

Е. С. СКРЯБИНА

ГЕЛЬМИНТЫ ОСЕТРОВЫХ РЫБ

ИЗДАТЕЛЬСТВО *НАУКА*

Е. С. СКРЯБИНА

ГЕЛЬМИНТЫ ОСЕТРОВЫХ РЫБ

(*ACIPENSERIDAE* BONAPARTE, 1831)



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1974

Гельминты осетровых рыб (Acipenseridae Bonaparte, 1831). С к р я -
б и н а Е. С. 1974 г.

В книге дан синтез и критическая оценка сведений о составе гельминтофауны осетровых рыб земного шара, анализ особенностей фауны гельминтов отдельных видов аципензерида, а также экологическая, зоогеографическая характеристика фауны паразитических червей этой группы рыб. Выявлены характерные особенности гельминтофауны осетровых, намечены закономерности ее формирования и факторы, влияющие на ее количественные изменения в настоящем и прошлом.

Рассчитана на биологов, гельминтологов, ихтиологов и рыбоводов.

Табл. 15, иллюстраций 63, библи. на 18 стр.

Ответственный редактор

К. М. РЫЖИКОВ

ПРЕДИСЛОВИЕ

Гельминтологической лабораторией АН СССР, где создавалась настоящая работа, регулярно издаются монографические труды. Тематически эти труды представлены двумя сериями. Книги одной из них посвящены характеристике видового состава различных таксономических групп гельминтов. Другая серия — это книги, характеризующие гельминтофауну отдельных групп хозяев. Работа Е. С. Скрябиной — очередное издание Лаборатории, относящееся ко второй из указанных серий книг.

В работе Е. С. Скрябиной обобщены все известные к настоящему времени данные о гельминтах, паразитирующих у осетровых рыб и зарегистрированных у них во всех регионах земного шара.

В основу книги положены результаты собственных исследований автора. При этом изучались обширные материалы, собранные самим автором во время ее работы в ряде экспедиций и специальных выездов, а также коллекции, хранящиеся в музеях. По существу Е. С. Скрябина располагала гельминтологическим материалом от осетровых рыб, полученным практически со всех водоемов нашей страны, где обитают представители этой интересной во многих отношениях, древнейшей группы рыб.

В работе полно использована соответствующая отечественная литература и публикации иностранных специалистов, относящиеся к рассматриваемой проблеме.

Основу работы составляют две главы — глава, посвященная систематическому обзору гельминтов осетровых рыб, и глава, содержащая результаты эколого-географического анализа гельминтофауны этих хозяев.

В первой из указанных глав приводится детальная характеристика всех видов гельминтов, найденных у осетровых рыб. При этом сообщаются сведения о хозяевах паразитов, локализации и географическом месте обнаружения. Приводится подробное морфологическое описание представителей всех видов. Для большей части видов это описание оригинально. Сообщаются имеющиеся в литературе сведения о жизненных циклах паразитов, а также результаты собственных наблюдений и литературные данные, касающиеся их экологии.

Автором работы были проведены некоторые систематические преобразования в пределах отдельных таксонов, включающих паразитов осетровых рыб. Результаты этих преобразований также нашли отражение в рассматриваемой главе.

Всего у осетровых рыб земного шара автор регистрирует 95 видов гельминтов, представителей всех четырех классов этой обширной группы паразитических организмов.

Во второй из отмеченных выше глав на основе анализа обобщенных фактических данных рассматривается значение отдельных биотических и абиотических факторов в формировании гельминтофауны осетровых рыб в целом и отдельных ее представителей. Большой интерес при этом представляют соображения автора о путях исторического формирования гельминтофауны этой группы рыб.

Мы оцениваем работу Е. С. Скрябиной как солидный вклад в разработку проблем ихтиогельминтологии. В отечественной гельминтологической литературе такая большая обобщающая работа по гельминтам осетровых рыб появляется впервые. Насколько нам известно, подобной работы нет и за рубежом.

Книга Е. С. Скрябиной, несомненно, представит интерес для ихтиологов и зоологов широкого профиля. И прежде всего она будет полезна для гельминтологов, паразитологов и специалистов, занимающихся изучением осетровых рыб.

К. М. Рыжиков

ВВЕДЕНИЕ

Осетровые — древняя группа рыб, распространенная в водоемах северного полушария — Европе, Азии и Северной Америке. Рыбы данного семейства имеют большую промысловую ценность. Однако их интенсивный отлов, изменения гидрологического и гидрохимического режимов водоемов — мест нереста и нагула осетровых — в связи со строительством гидроэлектростанций и ряд других факторов вызвали резкое сокращение запасов этих рыб. В настоящее время актуальным является вопрос о пополнении стада аципензерида. В этой связи в Советском Союзе проводятся успешные работы по искусственному воспроизводству (рыборазводные заводы, нерестово-выростные хозяйства) и акклиматизации осетровых. При решении этих задач существенную роль должны сыграть и исследования, которые позволят не допустить потерь осетровых рыб от гельминтозного фактора. При этом нельзя не учитывать, что разработать эффективные меры профилактики можно только при всестороннем знании биологии, экологии, таксономии гельминтов, слагающих фауну паразитических червей осетровых рыб в целом, а также отдельных их видов. В связи с этим возникла необходимость обобщить данные о гельминтофауне осетровых, выявить ее характерные особенности и закономерности формирования, а также факторы, влияющие на количественные и качественные ее изменения в настоящем и прошлом, оценить ее биоценотические связи.

Для сбора оригинального материала по гельминтофауне осетровых рыб мы участвовали в шести экспедициях на различные водоемы Советского Союза. В 1962 г. нами проводилась работа по изучению фауны гельминтов сибирского осетра в бассейне р. Лены (июль — август), в результате которой было обследовано 190 экз. рыб этого вида. 237 экз. осетровых трех видов — белуга, русский осетр и севрюга — было вскрыто нами в 1963 г. (май — сентябрь) на Азовском море. В 1964 г. (апрель — май) нами проводились исследования осетровых Каспия в районе Дагестанской АССР. Получен материал от 91 экз. аципензерида пяти видов — белуги, шипа, русского осетра, севрюга и стерляди. В устье Дуная нами обследовано 74 экз. осетровых пяти видов — белуга, балтийский осетр, русский осетр, стерлядь, севрюга. В 1965 г. (апрель — май) на р. Амударье (район г. Чарджоу) нами обследовалась гельминтофауна большого амударьинского лопатоноса. Впервые нами был изучен в гельминтологическом отношении сибирский осетр р. Колымы. В 1970 г. (июнь — август) было вскрыто 22 экз. этого вида рыб в среднем течении реки.

Помимо лично собранного материала нами изучены имеющиеся в музее Лаборатории гельминтологии АН СССР коллекции по гельминтам осетровых р. Лены, Енисея и Оби.

В итоге мы располагали гельминтологическим материалом от 802 экз. осетровых рыб, принадлежащих к восьми видам, обитающим в различных водоемах Советского Союза.

Опираясь на результаты собственных исследований и используя литературные данные, в настоящей работе мы собрали воедино, систематизировали и критически осмыслили сведения о видовом составе гельминтофауны аципензерида земного шара, особенности фауны гельминтов отдельных видов осетровых, а также составили эколого-географическую характеристику фауны паразитических червей этой группы рыб.

В заключение выражаю свою искреннюю признательность старшему научному сотруднику Лаборатории гельминтологии АН СССР В. А. Ройтману за советы и консультации при создании настоящей монографии.

КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ О СИСТЕМАТИКЕ И БИОЛОГИИ РЫБ СЕМЕЙСТВА ОСЕТРОВЫХ

В состав семейства осетровых входят 22 вида рыб, принадлежащих к 4 родам, 2 подсемействам.

Подсемейство *Acipenserini* Bonaparte, 1845.

Род *Huso* Brandt, 1869.

Huso dauricus (Georgi, 1775) — калуга

H. huso (Linne, 1758) — белуга

Род *Acipenser* (Linne, 1758)

Acipenser nudiventris Lov, 1828 — шип

A. ruthenus Linne, 1758 — стерлядь

A. güldenstädti Brandt, 1833 — русский осетр

A. naccarii Bonaparte, 1832 — адриатический осетр

A. baeri Brandt, 1869 — сибирский осетр

A. sinensis Gray, 1834 — китайский осетр

A. dabrianus Dumeril, 1868 — китайский осетр

A. kikuchii Tanaka, 1901 — японский осетр

A. multisculatus Tanaka, 1908 — японский осетр

A. sturio Linne, 1758 — атлантический, или балтийский осетр

A. brevirostris Le Sone, 1818 — тупорылый осетр

A. fulvescens Rafinisque, 1917 — озерный осетр

A. medirostris Ayres, 1854 — сахалинский осетр

A. transmontanus Richardson, 1831 — белый осетр

A. stellatus Pallas, 1771 — севрюга

Подсемейство *Scaphirhynchini* Bonaparte, 1845.

Род *Scaphirhynchus* Heckel, 1835

Sc. platorhynchus Rafinisque, 1820 — лопатонос

Sc. albus Forbes and Richardson, 1905 — бледный лопатонос

Род *Pseudoscaphirhynchus* Nicolsky, 1900

Ps. kaufmanni Bogdanow, 1874 — большой амударьинский лопатонос

Ps. hermanni Kessler, 1877 — малый амударьинский лопатонос

Ps. fedtschenkovi Kessler, 1872 — сырдарьинский лопатонос

Внутривидовая таксономия для большинства осетровых разработана недостаточно четко. Большинство видов — проходные формы, живущие в море, а нерестящиеся в реках: белуга, шип, русский осетр, адриатический осетр, японские осетры, атлантический осетр, тупорылый осетр, сахалинский осетр, белый осетр, севрюга; некоторые виды являются жилыми пресноводными рыбами, у которых весь жизненный цикл проходит в пресной воде: сибирский осетр, стерлядь, китайские осетры, озерные осетры, все виды лопатоносов.

Представители отдельных локальных стад некоторых видов туводных осетровых, обитающих в крупных реках, выходят для нагула в предустьевые солоноватоводные пространства, эти осетровые принадлежат к полупроходным формам рыб: сибирский осетр рек Оби и Енисея, амурские осетровые — калуга и амурский подвид сибирского осетра.

Проходные осетровые имеют «озимые» и «яровые» расы, представители которых в разные сезоны одного и того же года идут на нерест в одни и те же реки. Такое распределение хода рыб на нерест по сезонам дает возможность наиболее целесообразно использовать нерестилища. Половозрелость у осетровых рыб наступает поздно — в 12—15 лет. Нерестятся проходные осетровые через четыре-пять лет, пресноводные — чаще.

Почти все представители семейства осетровых — бентофаги. К типичным хищникам принадлежат самые крупные виды — калуга и белуга. Большинство видов осетровых ведет придонный образ жизни: излюбленные места нагула — песочногалечные грунты.

Осетровые — древняя группа рыб. Они отличаются большой пластичностью в выборе пищи, условий среды обитания.

К ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ ГЕЛЬМИНТОВ ОСЕТРОВЫХ РЫБ

Осетровые рыбы с давних времен привлекали внимание зоологов: первая работа, посвященная гельминтам аципензерид, появилась в конце XVIII в. (Abildgaard, 1794). В течение XIX в. вышел в свет ряд работ, главным образом европейских зоологов, в которых содержались данные о морфологии и систематике отдельных видов гельминтов осетровых (Rudolphi, 1809, 1819; Westrumb. 1821; Baer. 1826; Leuckart, 1835, 1842; Dujardin, 1845; Wedl, 1857; Molin. 1858; Cobbold. 1858. 1864; Van Beneden, 1871; Stossich, 1889, 1890; Ratz. 1897; Lupo. 1898; Volz, 1899).

Этими работами было положено начало исследованиям по морфологии и систематике гельминтоов осетровых рыб, которые продолжают по сей день. Интересно заметить, что из 27 известных в настоящее время специфичных для этой группы рыб гельминтов 15 видов были открыты до 1900 г.

В начале XX в. этими вопросами продолжали заниматься многие европейские ученые (Hein. 1904; Linstow, 1878. 1889, 1899, 1904b, 1909, 1914; Lühe, 1900. 1901. 1909. 1910. 1911; Looss, 1901, 1902, 1907; Odhner, 1902, 1905, 1910. 1911. 1912; Pinter. 1903. 1906; Nicoll, 1909). К тому же периоду относятся первые работы, посвященные гельминтам осетровых Северной Америки (Linton, 1898. 1901; Pratt, 1902; Stafford, 1904; Cooper, 1915; Ward. Magath. 1916; Ward. 1918).

Большой вклад в изучение гельминтов осетровых России сделан сотрудниками Волжской биологической станции: О. А. Гриммом (1870, 1871, 1873), Н. М. Мельниковым (1876). Б. Заленским (1876), В. П. Зыковым (1901, 1902, Зуккоff, 1912). А. С. Скориковым (1902, 1903), С. Лавровым (1908), А. Бенингом (Behning. 1904). В их работах содержатся сведения о морфологии и биологических особенностях патогенных и наиболее массовых гельминтов осетровых Волги.

Часть материала по гельминтофауне осетровых водоемов России изучалась немецкими учеными Линстовым (1886, Linstow, 1901, 1904a) и Вагнером (1868, 1889).

После 1917 г. начался качественно новый этап в изучении гельминтов аципензерид нашей страны. Трудами академика К. И. Скрябина, проф. В. А. Догеля и многочисленными учениками их школ гельминтофауна осетровых рыб СССР подверглась глубокому и всестороннему исследованию. Появляется значительное количество работ, посвященных вопросам систематики и морфологии отдельных видов гельминтов осетровых (Анненкова-Хлопина, 1918; Скрябин, 1923, 1924, 1929, 1948, 1958; Костылев, 1923, 1927; Скворцов, 1927, 1931; Dogiel, 1932; Захваткин, 1935; Иванов, Мурыгин, 1937; Быховский, Гусев, 1950; Полянский, 1952; Шульман, 1954a; Быховский, 1957; Быховский, Дубинина, 1954; Саидов, 1953, 1956a; Дубинина, 1960; Скрябина, 1966; Иванов, 1967).

Широко развернулись работы союзных экспедиций, охватившие почти все водоемы, где обитают осетровые рыбы. Наиболее полно изучена

гельминтофауна аципензерид Волго-Каспийского бассейна, где сосредоточены основные запасы этих рыб. Специально гельминтам осетровых этого района посвящены работы К. И. Скрябина (1924), А. А. Скворцова (1928), А. С. Иванова, И. И. Мурыгина (1937), В. Б. Дубинина (1941, 1952), Ю. С. Саидова (1956а), Т. К. Михайлова (1959, 1963), Г. С. Маркова, В. З. Трусова, А. В. Решетниковой (1963а, б, в, г, д, 1964, 1965), Н. Л. Нечаевой (1964), В. П. Иванова (1965а, б, в, 1966а, б, 1968), К. В. Смирновой, Л. П. Мищенко (1966), Ю. С. Саидова, А. М. Атаева, В. В. Ломакина (1970), В. П. Иванова, Г. С. Маркова (1972). Кроме того, в работах других авторов, изучавших ихтиогельминтофауну водоемов указанного бассейна, содержатся данные о гельминтофауне осетровых (Скрябин, 1917, 1923; Карохин, 1933, 1935; Захваткин, 1935, 1936а; Догель, Быховский, 1939; Судариков, 1952; Гусев, 1952; Изюмова, Шигин, 1958; Барышева, 1960; Кошева, 1961; Богданова, Никольская, 1965).

Специальных работ, посвященных изучению гельминтофауны осетровых Черного моря, в литературе нет. Ряд авторов при гельминтофаунистическом обследовании рыб бассейна этой акватории исследовал и фауну паразитических червей осетровых: С. А. Зернов (1913), Н. Н. Костылев (Kostylew, 1926), П. В. Власенко (1931), В. Н. Чулкова (1939), С. О. Османов (1940), Б. Е. Курашвили, И. А. Табидзе (1947), В. А. Захваткин, О. П. Кулаковская (1951), А. П. Маркевич (1951), А. С. Чернышенко (1955, 1960), А. В. Решетникова (1955), В. П. Коваль (1959а, 1962), Б. Е. Курашвили (1960), Р. П. Шумило (1958а), Т. И. Комарова (1963, 1964), О. Костюк (1966), Т. П. Погорельцева (1966).

Весьма скудные сведения о гельминтофауне осетровых бассейна Азовского моря. Они исчерпываются работами И. М. Исайчикова (1927), А. С. Лутта (по Шульману, 1954а), В. П. Каменева, З. М. Сахниной (1956), Н. И. Красильниковой (1966), Е. С. Скрябиной (1968а).

Благодаря работам В. А. Догеля, Б. Е. Быховского (1934), В. А. Догеля (1939а, 1940б), В. А. Догеля, А. С. Лутта (1937) и в большой степени С. О. Османова (1952, 1954а, б, 1957, 1958, 1959а, б, 1960, 1962а, б, 1964, 1965а, 1971), а также У. Д. Джалилова (1966а, б), Б. Алламуратова (1966), А. И. Агаповой (1966), Е. С. Скрябиной (1970) можно судить о гельминтофауне осетровых бассейнов Аральского моря.

Данные по гельминтофауне осетровых рек и озер Сибири содержатся в работах Н. Павлова (1932), Э. М. Ляймана (1933), В. А. Захваткина (1938), М. М. Волковой (1941), В. А. Догеля, К. В. Смирновой, Л. К. Розниченко (1945), Г. К. Петрушевского, М. В. Мосевич, И. Г. Шупакова (1948а), В. А. Догеля, И. И. Боголеповой, К. В. Смирновой (1949), О. В. Доброхотовой (1953, 1960), В. А. Догеля, И. И. Боголеповой (1957), С. Д. Титовой (1965), О. Н. Бауера (1948б, в), В. Е. Заики (1965), Е. С. Скрябиной (1966).

Сравнительно слабо изучена фауна паразитических червей осетровых бассейна Амура (Солдатов, 1915; Змеев, 1936; Ахмеров, 1941, 1952, 1957, 1958, 1960, 1961); Догель, Ахмеров, 1946; Шульман, 1954а; Ройтман, 1963а, б; Финогонова, 1967, 1971; Дубинина, 1971; Стрелков, 1971; Стрелков, Шульман, 1971). Сведения, содержащиеся в указанных работах, не отражают полной картины гельминтофауны амурских осетровых.

И, наконец, совсем скудные данные имеются об атлантическом осетре русского сектора Балтийского моря. Главная причина — исключительная редкость этого вида рыбы, которая давно перестала быть объектом промысла. Некоторое представление о фауне гельминтов осетра бассейна Балтийского моря дают работы А. Ф. Барышевой (1949) и А. Ф. Барышевой, О. Н. Бауера (1949) по Ладожскому озеру.

В области изучения экологии и географии гельминтов аципензерид много сделано В. А. Догелем (1945а, б, 1947, 1958) и его учениками С. С. Шульманом (1954, 1958а, б), О. Н. Бауером (1958, 1959а, б),

а также группой сотрудников Волгоградского пединститута под руководством проф. Г. С. Маркова (Марков, Трусов, Решетникова, 1963а, б, в, 1964; Иванов, 1965а, б, 1966а, б, 1968).

Одним из направлений в изучении гельминтофауны осетровых рыб являются исследования по биологии их гельминтов. В этой области успешно работали М. М. Левашов (1925, 1927), К. С. Яницкий (1928; Janicki, 1928а, б; 1930), К. С. Яницкий, К. Рашин (Jănicki, Rašin, 1928, 1930), В. А. Догель, Б. Е. Быховский (1939), К. Рашин (Rašin, 1930, 1931, 1949), Б. Е. Быховский, А. В. Гусев (1950), Э. Р. Геллер, Л. А. Бабич (1953), С. С. Шульман (1954), Э. Р. Геллер (1957), О. Н. Бауер (1959), В. Е. Судариков, Ю. В. Курочкин (1964).

В Советском Союзе проводятся большие работы по акклиматизации и искусственному разведению осетровых рыб. В связи с этим ведутся исследования гельминтофауны осетровых в искусственных водоемах, а также в районах, где осетры нашли для себя новое местообитание (Лутта, 1937; Догель, 1939а, 1940б, 1954а, б; Гвоздев, 1953б; Нечаева, 1953а, б; Богданова, 1957; Изюмова, Шигин, 1958; Барышева, 1960; Османов, 1962; Дергалева, 1970; Скрипченко, 1972).

В отечественной литературе стали появляться первые работы о влиянии отдельных видов гельминтов на организм осетровых рыб (Иванов, Головин, 1966; Иванов, Бакчеев, 1966; Андреев, Марков, 1971б), а также о содержании микроэлементов в теле паразитов указанных хозяев (Андреев, Марков, 1971а).

За рубежом к 20-м годам нашего столетия интерес к изучению гельминтофауны осетровых рыб значительно снизился, что связано, по-видимому, с резким падением промысла аципензериid в водоемах Европы и Северной Америки. Как правило, сведения о гельминтах осетровых в этот период фигурируют в фаунистических работах или монографических сводках, посвященных отдельным группам гельминтов (MacCallum, 1921; Pearce, 1924, 1933, 1936; Nybelin, 1922; Simer, 1929; Little, 1929, 1930; Torngvist, 1931, 1933, 1934; Chitwood, Wehr, 1934; Price, 1936, 1938, 1939, 1942; Dumitriu, 1937; Ward, 1938; Bangham, Hunter, 1939; Linton, 1940; Bangham, Venard, 1942; Riser, 1948; Cable, 1950, 1952, 1955; Chitwood, Macintosh, 1950; Bangham, 1955; Jankovic, 1958; Maprapurov, 1959, 1960; Коларов, 1961; Cancovič, 1964; Rukovina, Delic, 1965; Zitan, 1966; Edeleny, 1967; Hofmann, 1967; Pickel, Jones, 1967; Богату, Стенулеску, Мунтяну, 1969; Русев, 1969а, б; Becker, 1970, 1971).

Таким образом, мировая литература располагает довольно обширными сведениями по морфологии, таксономии гельминтов осетровых и в меньшем объеме по жизненным циклам, экологии, о путях расселения гельминтов и формировании фауны паразитических червей аципензериid. Тем не менее следует признать, что морфология ряда форм осетровых гельминтов до сих пор изучена слабо; многие виды требуют пересмотра их систематического положения.

Гельминтофауна осетровых рыб изучена крайне неравномерно. Особенно скудны сведения об осетровых, обитающих в водах Японии и Китая. Достаточно отметить, что статьей Гото и Иши (Coto, Ischii, 1936) ограничиваются наши знания о гельминтах осетровых из указанных акваторий.

К настоящему времени наиболее полно изучена гельминтофауна аципензериid СССР, благодаря планомерным гельминтологическим исследованиям, проведенным отечественными специалистами. В пределах нашей страны наиболее полное представление мы имеем о гельминтофауне осетровых, обитающих в Волго-Каспийском бассейне. Осетровые бассейна Тихого океана, заходящие на нерест в водоемы нашего Азиатского материка, до настоящего времени очень слабо изучены в гельминтологическом отношении. Сведения об экологии гельминтов осетровых рыб крайне скудны. Подобные работы проведены главным образом учеными Советского Союза, в основном в пределах Волго-Каспийского бассейна.

Чрезвычайно мало в литературе работ по изучению жизненных циклов гельминтов, паразитирующих у осетровых. Из 27 известных в настоящее время специфичных для этой группы рыб гельминтов жизненный цикл изучен только у семи видов. Работы, посвященные изучению гельминтофауны акклиматизированных, а также выращиваемых в прудовых хозяйствах осетровых, ведутся только в СССР.

Особого внимания заслуживает обзорная статья С. С. Шульмана (1954а) по паразитофауне осетровых СССР. Это первая работа, в которой были обобщены сведения о паразитах осетровых рыб, имеющиеся в мировой литературе до 1954 г. Автор внес определенный вклад в разработку конкретных вопросов по морфологии и экологии некоторых гельминтов осетровых рыб, привел географическую характеристику фауны паразитических червей аципензерид.

Из сказанного очевидно, что, несмотря на значительное число публикаций по исследованию различных аспектов гельминтофауны осетровых, неизученными остаются многие вопросы морфологии, биологии, экологии и географии гельминтов этой интересной в теоретическом и практическом отношениях группы рыб.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ГЕЛЬМИНТОВ ОСЕТРОВЫХ РЫБ

У осетровых рыб, населяющих воды земного шара, в настоящее время зарегистрировано 95 видов гельминтов (вместе с личиночными формами), принадлежащих к 70 родам, 48 семействам, 5 классам.

«Ядро» современной гельминтофауны осетровых составляют 27 видов гельминтов, специфичных для указанной группы рыб. Остальные виды гельминтов (68 видов), известных для осетровых в настоящее время, относятся к категориям факультативных и случайных паразитов. Основное внимание в своих исследованиях мы уделяем специфичным гельминтам осетровых. В данной главе мы даем морфологические описания, рисунки и определительные таблицы главным образом для представителей этой группы паразитических червей.

Основой для определения видового состава изучаемых нами гельминтов осетровых рыб послужили монографии, посвященные разным классам гельминтов: «Моногенетические сосальщики, их система, филогения» Б. Е. Быховского (1957); «Система гельминтов», т. 2. «Цестоды» Ямагути (Yamaguti, 1959); «Трематоды животных и человека» К. И. Скрябина (1947—1971); «Акантоцефалы домашних и диких животных» В. И. Петроченко (1956); «Основы нематодологии» (1953—1971). Система паразитических червей разных классов, предложенная авторами указанных монографий, взята нами за основу расположения материала в систематической части нашей работы.

Географическое место обнаружения гельминтов, которые паразитируют у широкого круга хозяев, нами отмечается только для осетровых рыб. Виды аципензериid, отмеченные в качестве хозяев того или иного гельминта, перечисляются в систематическом порядке, принятом в ихтиологической литературе.

КЛАСС *MONOGENOIDEA* BYCHOWSKY, 1937

У осетровых рыб обнаружено семь видов моногеней, принадлежащих к шести родам, пяти семействам, четырем отрядам.

ПОДКЛАСС *POLYONCHOINEA* BYCHOWSKY, 1937

О Т Р Я Д *DACTYLOGYRIDEA* BYCHOWSKY, 1937

СЕМЕЙСТВО *DACTYLOGYRIDAE* BYCHOWSKY, 1933

Род *Dactylogyrus* Diesing, 1850

Dactylogyrus sp. Dergaleva, 1970

Х о з я и н: *Huso huso* × *Acipenser ruthenus*.

Л о к а л и з а ц и я: жабры.

Х о р о л о г и я: Европа — СССР (пруды Ростовской и Донецкой областей).

Дактилагирусы паразитируют главным образом у карповых рыб. В указанных прудах содержалась, наряду с осетровыми рыбами, также молодь других видов рыб. Так что при сложившихся условиях произошло заражение молоди аципензерида несвойственным для них паразитом.

Л и т е р а т у р а: Дергалева, 1970.

СЕМЕЙСТВО CAPSALIDAE BAIRD, 1853

Род *Nitzschia* Baer, 1857

Nitzschia sturionis (Abildgaard, 1794) Kröyer, 1852

Рис. 1—4

С и н о н и м ы: *Hirudo sturionis* Abildgaard, 1794; *Phylline sturionis* Oken, 1815; *Tristoma elongatum* Nitzsch, 1826; *Nitzschia elegans* Baer, 1826; *T. elongatum* Diesing, 1836; *Capsala elongata* Nordmann, 1840; *T. elongatum* Dujardin, 1845; *Nitzschia elegans* Moguin-Tandon, 1846; *T. elongatum* Graeplin, 1846; *T. sturionis* Blanchard, 1847; *N. elegans* Diesing, 1850; *N. elongata* Diesing, 1858; *N. elegans* Van Beneden, 1863; *T. elongatum* Taschenberg, 1879; *N. elegans* Leidy, 1887; *T. elongatum* Braun, 1889; *N. elongata* Braun, 1889—1893; *N. elongata* Saint Remy, 1891; *N. elongata* Monticelli, 1891; *N. elegans* Linton, 1898; *N. elegans* Pratt, 1900; *N. elegans* Linstow, 1903; *N. elegans* Monticelli, 1904; *N. monticelli* Price, 1939; *N. superba* Mac Callum, 1921.

Х о з я е в а: *Huso huso*, *Acipenser nudiventris*, *A. ruthenus*, *A. güldenstädti*, *A. sturio*, *A. brevirostris*, *A. stellatus*, *A. güldenstädti* × *A. ruthenus*, *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*.

Л о к а л и з а ц и я: жабры, ротовая полость.

Х о р о л о г и я: Европа — побережье Атлантического океана, Северное, Балтийское, Средиземное, Черное, Азовское, Каспийское моря. Азия — Аральское море. Северная Америка — побережье Атлантического океана.

Т а к с о н о м и я и м о р ф о л о г и я. Со времени первоописания *Nitzschia sturionis* многие исследователи обращались к уточнению ее морфологии и к вопросам ее систематического положения. Предполагалось, что у осетровых паразитирует несколько видов рода *Nitzschia*. Советские ученые С. С. Шульман (1954а) и Б. Е. Быховский (1957) на основании изучения оригинального материала по гельминтам рода *Nitzschia* от осетровых Европы и Северной Америки доказали идентичность американских видов — *N. superba* MacCallum, 1924 и *N. monticelli* Price, 1939 с *N. sturionis*.

О п и с а н и е (по Иванову, Мурыгину, 1937). Длина тела 10,06 мм, ширина 3,06 мм. Тело продолговато-овальное, расширяющееся в задней части и несколько суженное на головном конце. Передний конец тела снабжен двумя переднелатеральными продольно сжатыми присосками длиной 1,05 мм, шириной 0,5 мм, между присосками в передней краевой выемке два ясно заметных ответвления нервной системы, а сзади четыре пигментных глазка. Задняя присоска (диаметр 2,06 мм) имеет правильную сферическую форму и вооружена тремя парами крючьев, одна пара длинных крючьев лежит в центре диска, а две пары остальных крючьев прикреплены к заднему краю диска по одной паре на некотором расстоянии друг от друга. Несколько отступая от переднего края тела, медианно располагается ротовое отверстие, ведущее в сферический фаринкс (диаметр 0,8 мм), который переходит в два ствола кишечника (длина 5,7 мм), соединяющихся перед задней присоской. Иногда брюшная присоска может прикрывать конечные стволы кишечника. Стволы кишечника с латеральных сторон снабжены ветвями. Экскреторное отверстие расположено в передней части тела близ уровня бифуркации кишечника. Семенники, в количестве 20, лежат в среднем поле тела между стволами кишечника; семяпровод у основания яичника идет вперед, загибаясь влево над желточным резервуаром, поворачивает вправо и, проходя под оотипом, впа-

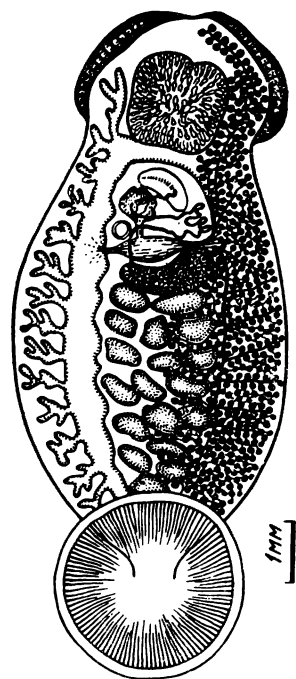


Рис. 1. *Nitzschia sturionis* (Abildgaard, 1794) (по Быховскому, 1957). Общий вид взрослой особи от *Huso huso* (L.) из бассейна Каспийского моря

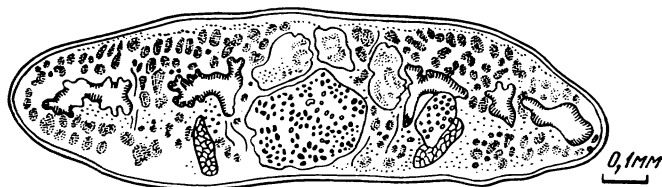


Рис. 2. *Nitzschia sturionis* (Abildgaard, 1794) (по Быховскому, 1957). Поперечный разрез тела

дает в семенной пузырек; бурса цирруса (длина 0,8 мм) не вооружена, но в своей передней части снабжена утолщением; половое отверстие лежит почти медианно сзади фаринкса.

Биология и экология. Специфичный вид для осетровых. Развитие *N. sturionis* изучено Б. Е. Быховским (1957) в экспериментальных условиях на материале, полученном от белуги Каспийского моря. Вылупившись из личинки, яйца сохраняют способность к заражению хозяина в течение 5—6 час. После формирования прикрепленного диска личинка задерживается на подводных предметах; живыми могут оставаться до 24 час. С подробным описанием строения личинки нитцшии можно ознакомиться в монографии Б. Е. Быховского (1957) на стр. 174—176 (рис. 4).

Исследования жизненного цикла *N. sturionis* показали, что развитие ее происходит в морской воде (Догель, Быховский, 1939; Быховский, 1957; Шульман, 1954а).

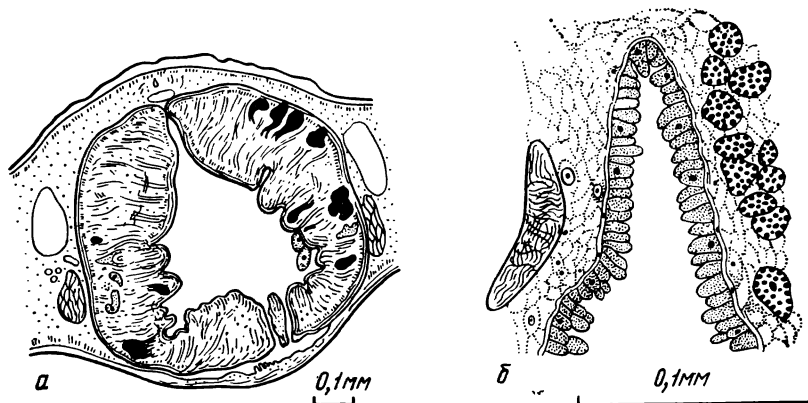


Рис. 3. *Nitzschia sturionis* (Abildgaard, 1794) (по Быховскому, 1957)
а — поперечный разрез через глотку; б — поперечный разрез через кишечную ветвь

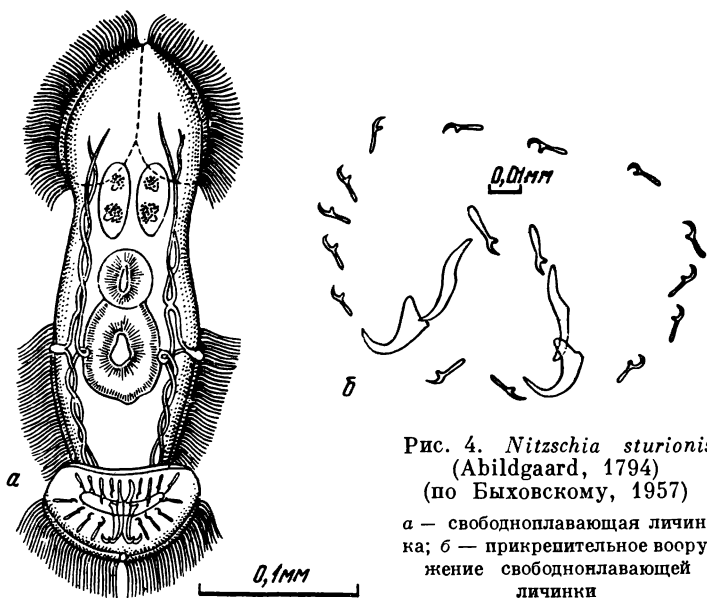


Рис. 4. *Nitzschia sturionis*
(Abildgaard, 1794)

(по Быховскому, 1957)

а — свободноплавающая личинка;
б — прикрепительное вооружение
свободноплавающей
личинки

Этот вид встречается у проходных осетровых в их морской период жизни и быстро покидает рыб при их нерестовых миграциях в пресные воды. Но в сильно опресненных участках морских акваторий у осетровых рыб нитцшия встречается, хотя и в небольших количествах. Такие наблюдения сделал С. О. Османов (1959а, 1971) для Аральского моря; наши исследования показали зараженность *Nitzschia sturionis* осетровых в опресненных участках Черного, Азовского и Каспийского морей.

Эпизоотия нитцшей в довоенные годы в Аральском море привела к гибели большого количества шипа (Лутта, 1937, 1941а; Догель, Лутта 1937). Это был результат неудачного эксперимента по акклиматизации севрюги в Арал. До сих пор количественные показатели инвазии аральского шипа остаются высокими — в некоторых участках моря до 100% (Османов, 1952, 1959б, 1971).

При высоких показателях инвазии нитцшей наблюдаются серьезные нарушения в дыхании рыб и воспалительные процессы на жабрах (Лутта, 1941б; Нечаева, 1953а).

Л и т е р а т у р а: Агапова, 1966; Быховский, 1957; Догель, 1939, 1940; Догель, Быховский, 1939; Догель, Лутта, 1937; Дубинин, 1952; Зернов, 1913; Иванов, Мурыгин, 1937; Исайчиков, 1927; Каменев, Сахнина, 1956; Лутта, 1937, 1941; Маркевич, 1951; Михайлов, 1959, 1963; Нечаева, 1953, 1964; Османов, 1940, 1952, 1958, 1959а, 1962а, 1971; Саидов, 1956а; Саидов, Азизова, Околот, 1963; Скрыбина, 1968а; Шульман, 1954а; Abildgaard, 1794; Baer, 1826; Brinkmann, 1952; Linton, 1898, 1901; Lühe, 1909; MacCallum, 1921; Monticelli, 1908; Price, 1939; Sprhen, 1933; Stafford, 1904.

О Т Р Я Д *GYRODACTYLIDEA* BYCHOWSKY, 1937

СЕМЕЙСТВО *GYRODACTYLIDAE* (BENEDEN ET HESSE, 1863)

Род *Gyrodactylus* Nordmann, 1832

Gyrodactylus elegans Nordmann, 1832

Х о з я и н: *Acipenser ruthenus* × *Huso huso*.

Л о к а л и з а ц и я: жабры.

Х о р о л о г и я: Европа — Дон.

Паразит встречается главным образом у карповых рыб. Широко распространен в пресных водах Европы, в Средней Азии и Казахстане. Для осетровых не характерен.

Л и т е р а т у р а: Красильникова, 1966.

Х о з я и н: *Acipenser güldenstädti*.

Л о к а л и з а ц и я: жабры.

Х о р о л о г и я: Европа — СССР (пруды в дельте Волги).

Гельминт инвазирует главным образом карповых рыб, широко распространен в водоемах Европы, а также в Амуре. У осетра встречается в осетровых выростных прудовых водоемах в дельте Волги.

Л и т е р а т у р а: Богданова, 1957.

ПОДКЛАСС *OLIGONCHOINEA* BYCHOWSKY, 1937

О Т Р Я Д *DICLYBOTHRIIDEA* BYCHOWSKY, 1957

СЕМЕЙСТВО *DICLYBOTHRIIDAE* BYCHOWSKY ET GUSSEV, 1950

Представители двух родов указанного семейства паразитируют у осетровых рыб: *Diclybothrium* Leuckart, 1835, *Paradiclybothrium* Bychowsky et Gussev, 1950.

Определительная таблица

родов семейства *Diclybothriidae* Bychowsky et Gussev, 1950
(по Гусеву, 1962)

- 1 (2) Суженная часть прикрепительного диска сильно развита, два из ее крупных крючьев почти такого же размера, как и крючья клапанов *Diclybothrium* Leuckart, 1835
- 2 (1) Суженная часть прикрепительного диска рудиментарная, ни один из ее крупных крючьев не достигает двух третей длины крючьев присосок *Paradiclybothrium* Bychowsky et Gussev, 1950

Род *Diclybothrium* Leuckart, 1835

У осетровых паразитируют два вида этого рода: *D. armatum* Leuckart, 1835, *D. hamulatum* (Simer, 1929).

Определительная таблица

видов рода *Diclybothrium* Leuckart, 1835,
паразитирующих у осетровых рыб

- 1 (2) Семенников около 200. Пищевод простирается до семенного пузырька, боковые отростки на заднем стволе кишечника имеются *D. armatum* Leuckart, 1835
- 2 (1) Семенников меньше. Пищевод более длинный, доходит до уровня вагинальных отверстий, боковые отростки на заднем стволе кишечника отсутствуют *D. hamulatum* (Simer, 1929)

Diclybothrium armatum Leuckart, 1835

Рис. 5—9

С и н о н и м ы: *Diclybothrium crassicaudatum* Leuckart et Kollar, 1836; *Diclybothrium armatum* Leuckart, 1836; *Diplobothrium armatum* (Leuckart, 1835) Leuckart, 1842; *Hexacotyle elegans* Nordmann, 1840; *Polystoma* (*Hexacotyle*) *armatum* (Leuckart, 1835) Dujardin, 1845; *Erpocotyle circularis* Linstow, 1904; *Diclybothrium circularis* (Linstow, 1904) Skworzoff, 1928; *Diclybothrium armatum* Layman, 1933; *Diclybothrium circularis* (Linstow, 1843) Dogiel et Bychowsky, 1938.

Х о з я е в а: *Huso dauricus*, *H. huso*, *Acipenser nudiventris*, *A. ruthenus*, *A. güldenstädti*, *A. baeri*, *A. fulvescens*, *A. stellatus*, *A. güldenstädti* × *A. ruthenus*, *A. baeri* × *A. ruthenus*.

Л о к а л и з а ц и я: жабры.

Х о р о л о г и я: Европа — Черное, Азовское, Каспийское моря; реки Дунай, Волга; Азия — реки Обь, Енисей, Лена, Колыма, Амур;

озера Байкал, Зайсан (с Иртышем); Северная Америка — р. Св. Лаврентия, озера Черное, Мичиган, Онтарио.

Таксономия и морфология. Несмотря на то, что этот вид был описан давно и многие авторы обращались к его изучению, морфология гельминта наиболее полно и детально изучена сравнительно недавно советскими исследователями Б. Е. Быховским и А. В. Гусевым (1950). На основании обстоятельного изучения морфологических особенностей *D. armatum* авторы уточняют его систематическое положение; роды *Diclybothrium* Leuckart, 1835 и *Paradiclybothrium* Bychowsky et Gussev, 1950 объединяют в новое семейство *Diclybothriidae* Bychowsky et Gussev, 1950. Позже Б. Е. Быховский (1957), сближая семейство *Diclybothriidae* с семейством *Hexabothriidae* Price, 1942, обосновывает для них отряд *Diclybothriidae* Bychowsky, 1957.

Описание (по Быховскому, Гусеву, 1950, сокращенно). Тело вытянуто в длину, с наибольшей шириной в конце передней трети, суживающееся к прикрепительному диску. Длина тела колеблется от 4,0 до 23 мм, наибольшая ширина от 0,32 до 1,2 мм. На переднем конце по его бокам располагается вытянутые в длину ботрии; передняя часть ботрий имеет более железистый характер, а задняя более мускулистая. Длина ботрий от 0,19 до 0,5 мм.

Прикрепительный аппарат сложно устроен. Диск, несущий вооружение, довольно резко отделен от остального тела и разделен на две части — переднюю расширенную, несущую на брюшной стороне три пары клапанов, и заднюю суженную, снабженную двумя редуцированными присосками и четырьмя парами различных по величине и форме крючков. Три пары развитых клапанов имеют одинаковое строение. Каждый из них состоит из двух лопастей, из которых верхняя несколько более массивна, а нижняя большей своей частью связана с диском и менее подвижна. На внутренней поверхности задней части прикрепительного диска, под верхней лопастью, располагается две явно видные редуцированные присоски. Первая, наиболее длинная пара крючков (вторая срединная) идет посередине продолжения диска и затем, резко изгибаясь, тупо заканчивается у середины верхней лопасти. Крючки второй пары (крючки редуцированной четвертой пары присосок или вторая пара боковых) идут کنارужи от первой пары, изгибаясь проходят кзади вдоль мускулистого валика редуцированных присосок и тупо заканчиваются у заднего края последних. Следующая пара (первая пара срединных) крючков лежит почти перпендикулярно к внутренней поверхности продолжения диска, а четвертая (первая пара боковых) целиком под покровами задней лопасти. В каждой присоске по ее срединной линии лежит дугообразно изогнутый крючок. На срезах видно, что крючок лежит в особом валике, тянущемся по внутренней поверхности обеих лопастей. Этот валик подразделяет мускулатуру клапана на правую и левую половины. Поверхность клапана имеет более или менее хорошо выраженную продольную исчерченность. Размеры различных образований прикрепительного диска: прикрепительный диск 0,43—0,95 мм длиной, 0,55—1,35 мм шириной; длина суженного продолжения 0,2—0,33 мм; размеры первой пары клапанов (задней) 0,28—0,42; 0,25—0,50 мм, второй 0,28—0,42; 0,25—0,47 мм, третьей — 0,28—0,42; 0,26—0,50 мм; длина крючков первой пары клапанов (третья пара боковых) около 0,4—0,63 мм, крючков второй пары (четвертая пара боковых) около 0,44—0,63 мм, третьей пары (пятая пара боковых) около 0,43—0,63 мм. Длина крючков редуцированных присосок 0,2—0,36 мм, длина первой пары срединных крючков 0,08—0,1 мм, длина второй пары срединных крючков 0,26—0,44 мм, длина первой пары боковых 0,016 мм.

Пищеварительная система начинается небольшой ротовой воронкой, расположенной на брюшной стороне почти на самом переднем конце тела. По бокам ее располагаются две мелкие присосочки диаметром около 0,05 мм (см. рис. 7). За ротовой воронкой расположена округлая

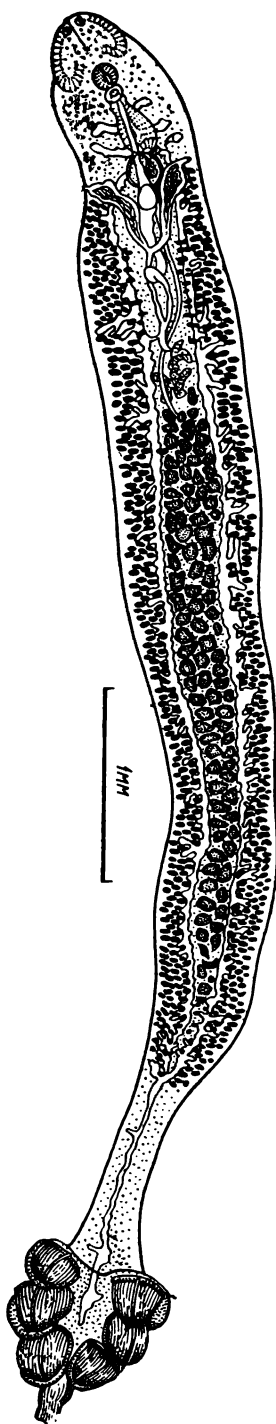


Рис. 5

Рис. 9 →

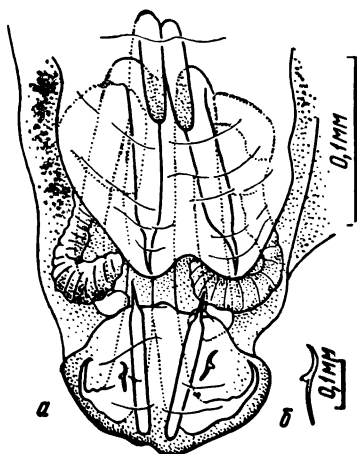


Рис. 6

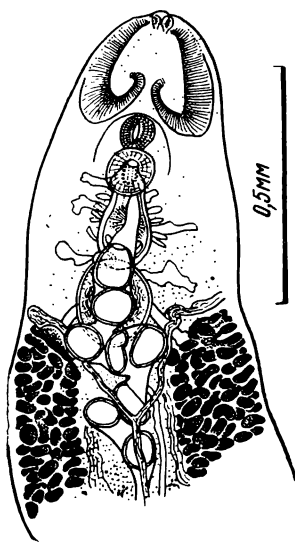


Рис. 7

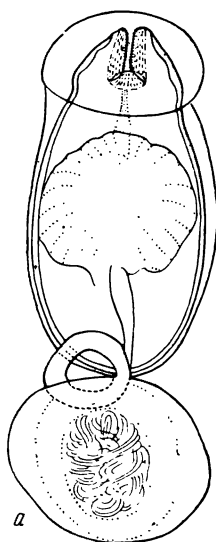
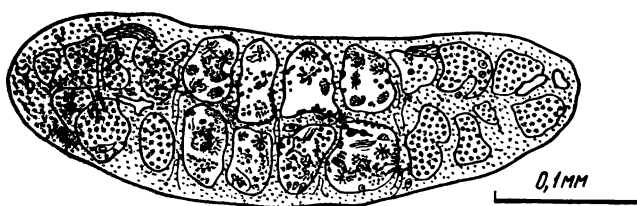
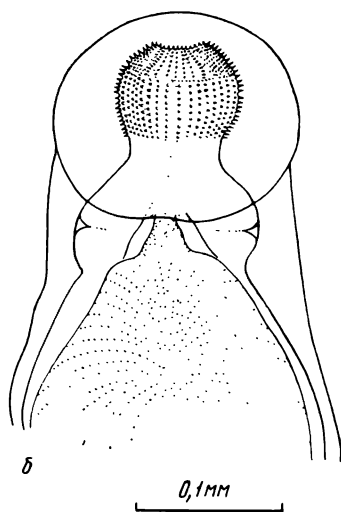


Рис. 8



или слегка вытянутая в длину глотка длиной 0,076—0,166 и шириной 0,066—0,16 мм. Кишечник начинается от глотки ветвистым пищеводом, который, развиваясь приблизительно на уровне семенного пузырька, затем идет двумя стволами параллельно бокам тела, образуя на своем протяжении многочисленные боковые наружные ветви и менее частые и более короткие внутренние. Не доходя довольно значительно до прикрепительного диска, оба ствола кишечника сливаются и образуют срединное непарное продолжение, идущее назад к прикрепительному диску и заканчивающееся в нем. Это продолжение также образует боковые отростки, расположенные несимметрично направо и налево. Нервная система представлена мощными головными ганглиями впереди от глотки, ближе к спинной стороне, продольными стволами, из которых наиболее мощно развиты два, лежащие по бокам на брюшной стороне тела, образующие мощное сплетение в прикрепительном диске с большим числом ганглиозных клеток. На спинной поверхности головных ганглиев, тесно с ним соприкасаясь, лежат две пары глаз черно-коричневого цвета, задняя их пара лежит на уровне переднего конца глотки или сдвинута к ее середине. Их длина приблизительно 0,015 мм (передняя пара несколько меньше задней). Отверстия выделительной системы лежат по бокам на дорсальной стороне тела приблизительно посередине между задним концом глотки и вагинальными отверстиями. Боковые стволы выделительной системы мощно развиты, отчетливо видны в заднем конце и заходят в прикрепительный диск. От каждого клапана отходит в тело мощный пучок продольных мускулов, начинающихся у основания валика крючков. Эти мускулы располагаются отдельными пучками на спинной и брюшной сторонах тела животного, далее переходят в мощный общий слой продольной мускулатуры кожно-мускульного мешка.

Задняя суженная часть прикрепительного диска (см. рис. 6) сильно подвижна и образует две лопасти — переднюю и заднюю. Передняя, несколько более крупная лопасть несет в себе задние концы наиболее длинных (вторая пара срединных) крючков и передние концы следующей, более короткой пары. В верхний край задней лопасти выходят наружу острия первой и второй пар срединных крючков. Тут же располагается и четвертая пара крючков.

Половое отверстие располагается почти непосредственно за задним концом глотки и окружено мускулистым присосковидным сфинктором, за которым лежит небольшая половая клоака, в которую открываются мужской копулятивный орган типа *cirrus* и матка.

Мужская половая система (см. рис. 8 и 9) представлена многочисленными округлыми семенниками диаметром около 0,09 мм, лежащими между

Рис. 5. *Diclybothrium armatum* Leuckart, 1835 (по Быховскому, Гусеву, 1950). Общий вид взрослой особи от *Acipenser ruthenus* (L.) из Волги

Рис. 6. *Diclybothrium armatum* Leuckart, 1835 (по Быховскому, Гусеву, 1950)
а — задняя часть прикрепительного диска; б — крючок первой пары боковых крючков

Рис. 7. *Diclybothrium armatum* Leuckart, 1835 (по Быховскому, 1957). Передний конец тела

Рис. 8. *Diclybothrium armatum* Leuckart, 1835 (по Быховскому, 1957). Концевая часть мужской половой системы
а — семенной пузырек и бурса цирруса; б — концевая часть бурсы цирруса

Рис. 9. *Diclybothrium armatum* Leuckart, 1835 (по Быховскому, 1957). Поперечный разрез в районе расположения семенников

кишечными стволами, занимающими почти всю толщу тела и располагающимися двумя слоями — брюшным и спинным. Спереди они оканчиваются на уровне яичника, а назад уходят почти до слияния обоих кишечных стволов. Число их весьма значительно и достигает 200. Семяпровод один, довольно тонкий, тянется, извиваясь, между кишечными стволами и переходит в крупный семенной пузырек большей частью правильной округлой формы с толстыми мускулистыми стенками, лежащий непосредственно под бурсой цирруса. Его размеры около 0,3 мм в длину и 0,26 мм в ширину. От переднего конца семенного пузырька отходит довольно толстый, сильно изгибающийся канал, проходящий в бурсу цирруса и заканчивающийся внутренним семенным пузырьком, окруженным мощными простатическими железами. Последние частично лежат внутри бursы цирруса, а частично снаружи его, двумя группами, лежащими по бокам на брюшной стороне тела. Семяизвергательный канал короткий, заканчивается типичным вворачивающимся циррусом. Последний хитинизирован, желтоватого цвета и покрыт многочисленными рядами мелких шипов (см. рис. 7). Размеры бursы цирруса 0,17—1,38 мм, длина цирруса около 0,09 мм.

Женская половая система состоит из одиночного яичника, мощных желточников и системы протоков. Яичник сильно извитый, трубковидный, с довольно расширенным слепым концом, лежащим с правой стороны тела вплотную к кишечному стволу. От яичника отходит вперед яйцевод с более или менее расширенным семеприемником. В продолжение яйцевода за семеприемником впадают *canalis genito-intestinalis* и вагинальный непарный проток, а сам он заканчивается у оотипа, за которым начинается матка. *Canalis genito-intestinalis* довольно длинный, впадает в правый ствол кишечника над яичником. Приблизительно в том же месте впадает непарный ствол вагинальных протоков, который затем идет посередине, ближе к брюшной стороне тела, и примерно на середине расстояния между семенным пузырьком и яичником раздваивается, изгибаясь, подходит к краям тела, где и открывается наружу двумя симметричными отверстиями со спинной стороны тела. Желточники весьма развиты, лежат по бокам тела, не заходя за кишечные стволы, хотя отдельные фолликулы иногда заходят за них. Передний конец желточников находится на уровне боковых вагинальных протоков, а задний — приблизительно на уровне заднего слияния кишечных стволов. Оотип небольшой, с многочисленными железами и довольно мощными сфинктерами. Матка идет от оотипа вперед, не очень сильно изгибаясь, и открывается в половую клоаку на брюшной стороне от конца мужской половой системы. Обычно в матке не свыше 15—20 яиц. Яйца имеют овальные очертания с хорошо выраженной крышечкой и без всяких следов ножки. Их длина 0,13—0,20 мм при ширине 0,07—0,10 см.

Биология и экология. Специфичный вид для аципензерида. Жизненный цикл *диклиботриумов* изучен О. Н. Бауером (1959в) на стерляди Волги. Заражение происходит в течение всего года заглатыванием рыбой воды и пропусканием ее через жабры. Основной период заражения падает на зимние месяцы (во время зимовки). С весенним повышением температуры форсируется рост его и созревание. К июню почти все паразиты достигают половой зрелости и в течение лета отмирают. Небольшое число паразитов, заражение которыми происходит в течение лета и ранней весной, достигает половой зрелости уже в первый сезон, перезимовывает и отмирает в начале следующего лета. Жизненный цикл *D. armatum* одногодичный. Оптимальными условиями для размножения *D. armatum* являются 18—20°, дальнейшее повышение температуры неблагоприятно отражается на выживаемости паразита на всех этапах развития. При понижении температуры процессы развития и роста замедляются, но удлиняется срок жизни свободноплавающей личинки (рис. 10). Свет стимулирует выклев личинки, но сокращает срок ее активности после

выклева. Б. Е. Быховский, А. В. Гусев (1950) установили, что в искусственных условиях (в солонках) паразиты откладывают яйца длиной свыше 3,5 мм. Яйца выделяются в течение суток. Выклев личинки происходит на восьмые сутки; первое время активность ее очень высока. Установлено, что развитие *D. armatum* протекает нормально только в пресной воде (Догель, Быховский, 1939; Быховский, Гусев, 1950; Бауер, 1959а, б). Тот факт, что все туводные пресноводные виды осетровых рыб в природе заражены *D. armatum*, является свидетельством развития этого паразита в пресной воде.

О возможности развития *D. armatum* в условиях моря существуют разные точки зрения. Опыты в искусственных условиях не дали положительного ответа на этот вопрос (Догель, Быховский, 1939; Бауер, 1959в). Но В. А. Догель и Б. Е. Быховский не исключают возможности развития *D. armatum* в соленой воде; О. Н. Бауер считает, что диклиботриум может сохраняться у осетровых после ската из пресноводных вод в море. Мнение Догеля и Быховского не лишено оснований. Проходные осетровые в свой морской период жизни инвазированы *D. armatum* (Догель, Быховский, 1939; Саидов, 1956). Г. С. Марков, В. З. Трусков, А. С. Решетникова (1964) отмечают высокую зараженность диклиботриумом озимых и яровых особей русского осетра, идущих на нерест из Каспия в Волгу. По нашим данным, *D. armatum* в Каспийском море были заражены взрослые особи осетровых различной стадии зрелости (II, III, IV), а также молодь старше одного года. Так как жизненный цикл диклиботриумов одногодичный (Бауер, 1959), очевидно, этот гельминт способен развиваться в условиях моря. Возможно, что развитие паразита может протекать только в условиях пониженной солености — в эстуариях больших рек (Волги, Терека, Куры), где в большинстве случаев и проводились исследования гельминтофауны осетровых рыб Каспия. В более осолоненном эстуарии — устье Дуная — у осетровых не обнаружен *D. armatum* (Шульман, 1954; Костюк, 1966). Наши вскрытия подтвердили эти данные. С большей или меньшей долей вероятности диклиботриум можно отнести к эвригалинной форме.

Догель, Быховский (1939) полагали, что *D. armatum* более типичен для осетровых рода *Acipenser*, чем *Huso*. Эти соображения были основаны на сравнительно небольшом материале. До сих пор белуга в свой морской период жизни изучена слабо. Поэтому такое сравнение на данном этапе провести трудно. В свой пресноводный период жизни белуга, по данным Г. С. Маркова, А. С. Решетниковой и В. З. Трускова (1965), инвазирована *D. armatum* довольно сильно (77% от 102 экз. обследованных

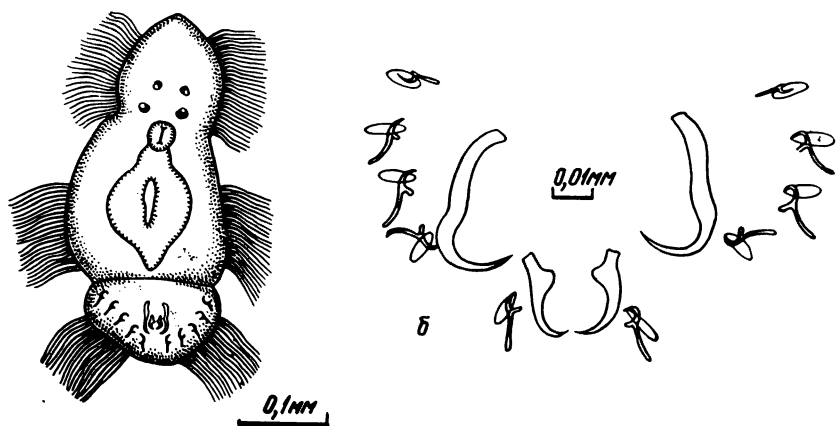


Рис. 10. *Diclybothrium armatum* Leuckart, 1835 (по Быховскому, 1957)

а — свободноплавающая личинка; б — прикрепительное вооружение свободноплавающей личинки

рыб). В. А. Догель, Б. Е. Быховский (1939) исследовали белугу только на юге Каспия — более осолоненном по сравнению с другими прибрежными участками моря. Возможно, осетровые локальных стад, приуроченных к югу Каспия, инвазированы *D. armatum* слабее, чем представители более опресненных северного и западного побережий моря.

Нами исследованы представители различных локальных стад сибирского осетра Лены. Замечено, что количественные показатели инвазии *D. armatum* увеличиваются с севера на юг. На Енисее сибирский осетр заражен значительно сильнее этим паразитом, чем на Лене (Бауер, 1948а, б; Скрябина, 1966). О. Н. Бауер (1948б) и С. С. Шульман (1954а) отмечали низкую инвазию *D. armatum* стерляди Енисея.

Для условий моря В. А. Догель, Б. Е. Быховский (1939) и С. С. Шульман (1954а) высказывают мнение, что диклиботриум более характерен для взрослых особей осетровых. Основываясь на наших данных и анализируя исследования ряда авторов (Саидов, 1956а; Иванов, 1968), мы склонны думать, что приуроченность диклиботриумов к взрослым особям осетровых не является правилом. По нашим материалам по осетровым Каспия, диклиботриумом заражены в равной мере как молодь, так и взрослые рыбы. Так, например, из 13 русских осетров, инвазированных *D. armatum*, только две рыбы были половозрелыми; в то же время все зараженные этим паразитом севрюги были взрослые.

У жилых форм осетровых разница между показателями инвазии *D. armatum* у взрослых и молоди еще менее четко выражена. Так, например, по нашим данным (1966), у молоди и взрослых сибирского осетра р. Лены интенсивность и экстенсивность заражения одинаковая. Это, вероятно, объясняется биологией жилых форм осетровых, все возрастные группы которых обитают в сходных биотопах. В искусственных условиях мальки осетровых способны заражаться *D. armatum* в возрасте одного месяца.

Существенное влияние на зараженность *D. armatum* так же, как на инвазию другими гельминтами, оказывает сезонность. Судя по литературным данным (Бауер, 1959а; Марков, Решетникова, Трусов, 1965), заражение диклиботриумом происходит в течение всего года. В условиях реки (Волги) для типичной пресноводной стерляди характерно массовое заражение этим паразитом в зимний период, во время скопления рыб в зимовальных ямах, в летние месяцы инвазия понижается. Различий в зараженности белуги *D. armatum* в пресноводный период ее жизни в течение года не наблюдается. У русского осетра во время нерестовой миграции в реки инвазия диклиботриумом увеличивается с апреля по сентябрь. По нашим данным, довольно сильно были инвазированы *D. armatum* осетровые дагестанского побережья Каспия в весенние месяцы (апрель — май). Особенно велика экстенсивность заражения шипа (у 9 из 11 исследованных).

Судя по всем этим неоднородным данным, зараженность диклиботриумом варьирует от года к году (здесь, возможно, решающее значение имеют погодные условия года). Вопрос о закономерностях заражения диклиботриумом осетровых в различные сезоны требует дальнейшего исследования и может быть решен на основе многолетних наблюдений.

Л и т е р а т у р а. Агапова, 1966; Ахмеров, 1961; Барышева, 1960; Бауер, 1948а, б, 1959а, б; Бенинг, 1914; Богданова, 1957; Богданова, Никольская, 1965; Быховский, 1939, 1957; Быховский, Гусев, 1950; Вагин, Любарская, Черенкова, 1966; Гусев, 1952; Доброхотова, 1960; Догель, 1940; Догель, Быховский, 1939; Дубинин, 1952; Заика, 1965; Захваткин, 1935, 1938; Иванов, 1965а, б, 1966а, б; Иванов, Мурыгин, 1937; Изюмова, Шигин, 1958; Исайчиков, 1927; Карохин, 1933; Кошева, 1955; Лавров, 1908; Линстов, 1904; Ляйман, 1933; Маркевич, 1951; Марков, Решетникова, Трусов, 1965; Марков, Трусов, Решетникова, 1963а, б, в, 1964; Никольская, 1940; Петрушевский, Шулаков, Мосевич, 1948; Помрясинская, 1959; Саидов, 1956а; Саидов, Азизова, Околот, 1963; Скворцов, 1928; Скорилов, 1903; Скрипченко, 1972; Скрябин, 1924; Скрябина, 1966; Судариков, 1951; Титова, 1965; Шульман, 1954а; Шумило, 1958а; Du-jardin, 1845; Leuckart, 1835, 1836, 1842; Price, 1936.

Х о з я и н: *Acipenser fulvescens*.

Л о к а л и з а ц и я: жабры.

Х о р о л о г и я: Северная Америка — оз. Верхний Петен и Гурон.

Вид описан от веслоноса *Polyodon spathula* водоемов Северной Америки. Эта группа рыб филогенетически близка к осетровым (*Chondrostei*). Бангхэм (Bangham, 1955) обнаружил указанный гельминт у озерного осетра в большом количестве, у одной особи паразитировало до сотни экземпляров *D. hamulatum*.

Л и т е р а т у р а: Bangham, 1955; Hofmann, 1967; Price, 1942; Simer, 1929; Yamaguti, 1961.

Под *Paradiclybothrium* Bychowsky et Gussev, 1950

Paradiclybothrium pacificum Bychowsky et Gussev, 1950

Рис. 11—12

Х о з я и н: *Acipenser medirostris*.

Л о к а л и з а ц и я: жабры.

Х о р о л о г и я: Азия — Охотское море.

О п и с а н и е (по Быховскому, Гусеву, 1950, сокращено). Тело вытянутое, с почти параллельными краями на большом своем протяжении, с плавно суживающимся передним закругленным концом и с резко обособленным прикрепительным диском несколько большего поперечника, чем тело. Длина тела колеблется от 8,5 до 13,0 мм, при наибольшей ширине (в середине тела) 1,3—1,5 мм. Передний конец (рис. 12) с двумя присосковидными ямками, расположенными по бокам с брюшной стороны. Стенки присосковидных ямок снабжены мощной мускулатурой, состоящей из волокон, перпендикулярных к внутренней поверхности ямок, и из мускульных волокон, идущих параллельно поверхности, но, по-видимому, некольцевых. Размеры прикрепительных ямок 0,24—0,28 мм. Ротовое отверстие располагается на переднем конце между прикрепительными ямками, несколько смещено на брюшную сторону. Оно ведет в сравнительно небольшую ротовую воронку, заканчивающуюся несколько вытянутой в длину глоткой. Последняя имеет довольно мощную мускулатуру, и в нее открываются многочисленные одноклеточные «слюнные» железы, лежащие непосредственно за глоткой в окружающей ее мускулатуре. За глоткой идет пищевод, на уровне семенной пузырька раздваивающийся на кишечные стволы и образующий боковые ветви. Оба кишечные ствола с многочисленными ветвящимися отростками, направленными как к бокам, так и к середине тела, сливаются на заднем конце тела и образуют непарный участок, который доходит до прикрепительного диска, но не заходит в него. Этот непарный участок также образует несколько менее многочисленные боковые ветви.

На уровне глотки располагаются две пары глаз, лежащих на спинной поверхности головного мозга. В связи с тем, что головной мозг значительно погружен в паренхиму, глаза лежат так же далеко от покровов. Они имеют обычную чашевидную форму и образные выпуклой своей поверхностью к мозгу и срединной линии тела. Каждый глаз снабжен небольшой гиалиновой линзочкой, приблизительно в половину меньшего, чем сам глаз, диаметра. Головной мозг развит очень сильно, лежит над глоткой, начинаясь несколько позади переднего конца и кончаясь на уровне ее заднего конца.

Покровы тела представлены толстой гладкой кутикулой и тремя слоями мускулатуры — кольцевой, слабо выраженной диагональной и мощной продольной, которая лежит более или менее резко выраженными лентами, причем более сильно развита на спинной стороне.

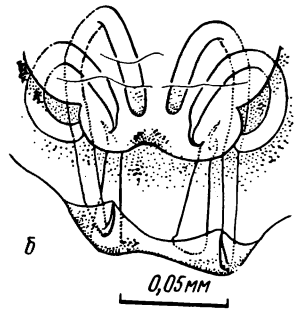
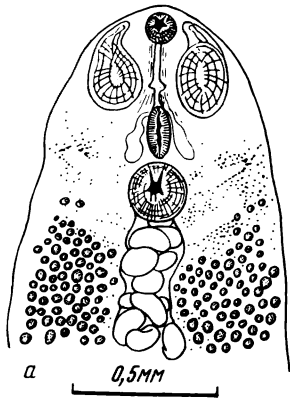
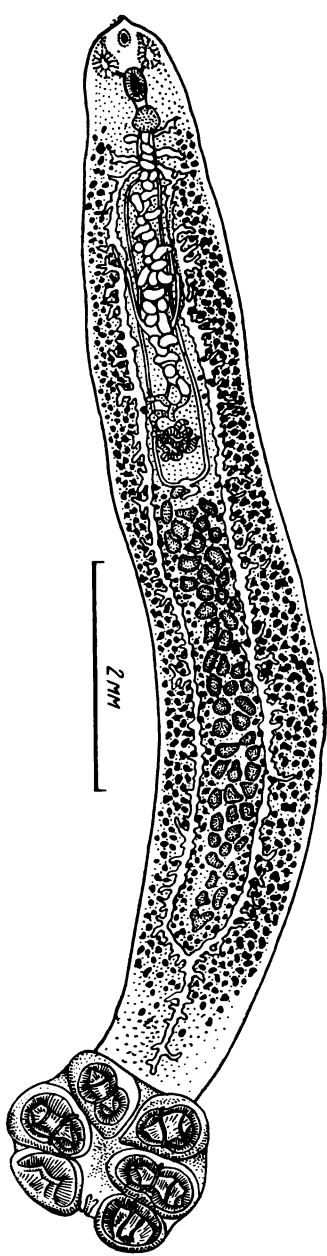


Рис. 12. *Paradiclybothrium pacificum* Bychowsky et Gussev, 1950 (по Быховскому, Гусеву, 1950)

а — передний конец тела; б — рудимент задней части диска

Рис. 11. *Paradiclybothrium pacificum* Bychowsky et Gussev, 1950 (по Быховскому, Гусеву, 1950). Общий вид взрослой особи от *Acipenser medirostris* (А.) из Татарского пролива Охотского моря

Половое отверстие располагается за глоткой по срединной линии тела и ведет в большую половую клоаку, которая имеет мускулистые стенки и образует явственно видные боковые карманы.

Женская половая система того же типа, что у *D. armatum*, но отличается рядом особенностей. Так, ductus genito-intestinalis относительно более слабо развитый, яйцевод более длинный и, наконец, основное — непарный вагинальный поток более короткий, а парные более длинные, чем у *D. armatum*. Последние идут почти параллельно кишечным стволам и открываются приблизительно на половине расстояния между кишечными стволами и краем тела, на спинной стороне. Желточники хорошо развиты, заходят вперед до уровня половой клоаки, а назад лишь немного не доходят до прикрепительного диска. Матка, слабо изгибаясь, идет прямо

к половой клоаке и содержит многочисленные яйца, число которых достигает 50. Яйца бобовидной формы, 0,166—0,193 мм длиной и 0,085—0,015 мм шириной, с явственной крышечкой и без следов ножки.

Мужская половая система представлена небольшими округлыми семенниками, расположенными в межкишечном пространстве, но в один слой по толще тела, ближе к брюшной стороне. Число их колеблется около 75. От семенников, сначала по брюшной, а затем ближе к спинной стороне идут два семяпровода, лежащие по бокам тела параллельно кишечным стволам — то ближе от них к середине тела, то непосредственно над ними. Оба эти семяпровода идут вперед и сливаются затем в мощный изогнутый проток, впадающий выше вагинальных отверстий в крупный семенной пузырек с мускулистыми стенками. От последнего идет сравнительно короткий семявыносящий канал, переходящий в семяизвергательный, лежа-

щий в мускулистом копулятивном органе, по-видимому, лишенном хитиноидного вооружения и напоминающем penis. Копулятивный орган открывается в верхнюю часть половой клоаки.

Прикрепительный диск округлый, 1,0—1,3 мм длиной и 1,3—1,9 мм шириной. На диске располагаются шесть прикрепительных образований, по типу и строению гораздо больше напоминающих присоски, чем клапаны. Это мускулистые с мощным краевым мускульным валиком ямки, на дне которых находятся две естественно выраженные поперечные септы, подразделяющие полость на три неравные отдела, из которых внутренний (к центру диска) крупнее остальных. Каждая присоска снабжена хитиноидным крючком, лежащим поперек нее, острием к переднему концу тела. Рудимент суженной части диска упрощен (см. рис. 13); слабо выражена передняя и задняя лопасти и хитиноидное вооружение. Это вооружение состоит из трех пар крупных крючков. Размеры прикрепительных образований: присоски длиной 0,38—0,47 мм, шириной 0,59—0,67 мм. Длина крючков присосок около 0,4 мм, длина крючков редуцированных присосок 0,08—0,13 мм, длина первой пары срединных крючков около 0,06 мм, длина второй пары срединных крючков около 0,21 мм.

Биология и экология. Специфичный вид для осетровых рыб. Жизненный цикл гельминта не изучен. Гельминт пока зарегистрирован только у проходного сахалинского осетра в его морской период жизни. Условно его можно отнести к морским видам. С. С. Шульман (1954а) полагает, что *P. pacificum* распространен более широко в тихоокеанском бассейне.

Литература: Быховский, Гусев, 1950; Быховский, 1957; Шульман, 1954а.

ОТРЯД MAZOCRAEIDEA BYCHOWSKY, 1957

СЕМЕЙСТВО DISCOCOTYLIDAE PRICE, 1936

Род *Diplozoon* Nordmann, 1832

Diplozoon paradoxum Nordmann, 1832

Хозяин: *Acipenser güldenstädti*.

Локализация: жабры.

Хорология: Европа — Волга.

Гельминт паразитирует главным образом у леща и распространен по всему ареалу хозяина. Обнаружен у мальков осетра в осетровых выростных хозяйствах в дельте Волги.

Литература: Богданова, 1957.

КЛАСС CESTOIDEA RUDOLPHI, 1808

У осетровых рыб мира зарегистрировано 17 видов (с личиночными формами) класса цестод, 12 родов, 10 семейств, 6 отрядов, 2 подклассов.

ПОДКЛАСС CESTODARIA MONTICELLI, 1892

ОТРЯД AMPHILINIDEA ROCHE, 1922

СЕМЕЙСТВО AMPHILINIDAE CLAUS, 1879

РОД AMPHILINA WAGENER, 1858

У осетровых паразитирует три представителя указанного рода: *Amphilina foliacea* (Rudolphi, 1819), *A. japonica* Goto, Ishii, 1936; *A. bipunctata* Riser, 1948.

**Определительная таблица
видов рода *Amphilina* Wagener, 1858,
паразитирующих у осетровых рыб**

- 1 (2) Семенники располагаются в беспорядке между петлями матки. Отверстие влагалища находится на значительном расстоянии в сторону от мужского полового отверстия *A. foliacea* (Rudolphi, 1819)
- 2 (1) Семенники концентрируются по бокам тела кнаружи от петель матки. Отверстие влагалища находится на заднем конце тела, рядом с мужским половым отверстием.
- 3 (4) Семенники простираются до переднего края желточников. Желточники не расчленены. Бульбус не достигает вагины *A. japonica* Goto et Ishii, 1936
- 4 (3) Семенники не простираются до переднего края желточников. Желточники в передней части тела расчленены. Бульбус достигает вагины *A. bipunctata* Riser, 1948

Amphilina bipunctata Riser, 1948

Рис. 13

Х о з я и н: *Acipenser* sp.

Л о к а л и з а ц и я: полость тела.

Х о р о л о г и я: Северная Америка — р. Орегон.

О п и с а н и е (по Riser, 1948). Длина тела 44 мм, максимальная ширина 20 мм, толщина 3 мм. Апикальный орган маленький, просвет 0,5 мм глубиной. Имеет продольные складки, в передней поперечной области диаметр 0,13—0,16 мм. В задней части он принимает звездовидную форму; выстлан общим эпителием тела, кутикулярный слой которого очень тонок и закрывает маленький слой плотной соединительной ткани. Мощный железистый слой отделен от соединительной ткани кольцом из мышц. Толщина железистого слоя 0,082—0,090 мм, что составляет общий диаметр этого органа 0,32 мм. Все это заключено в чехлик рыхлой соединительной ткани толщиной 0,04 мм.

К о ж н о - м ы ш е ч н ы й мешок. Железистый слой неравномерно распределен после круглых мускулов, субкутикулярные железы редки. Продольный мышечный слой хорошо развит и состоит из многочисленных мелких пучков и волокон.

Н е р в н а я с и с т е м а. Латеральные стволы лежат между желточниками и семенниками, их диаметр 0,075—0,090 мм. Дорсальные и вентральные нервы выходят от ганглия, который находится на наружной стороне нервных стволов. Их диаметр 0,03 мм. Мелкие пучки волокон отходят от основных стволов к обоим бокам тела. Кпереди от ганглия идут нервные окончания к апикальному органу; передняя комиссура находится в 3,7 мм от переднего конца тела, состоит из волокон, мелких клеточных тел и нескольких ганглиевых клеток. Задняя — находится вентрально от экскреторного пузыря и непосредственно лежит дорсально от семяизвергательного протока. Экскреторные сосуды лежат внутри от желточных и нервных стволов, их диаметр в среднем 0,06 мм, они уменьшаются в размерах в области яичника. Экскреторная пора находится у основания мужской папиллы на стороне, противоположной женскому половому отверстию.

Десять эмбриональных крючков лежат в паренхиме, окружая передний конец экскреторного пузыря. Семенников 350—400 с каждой стороны тела между желточниками и петлями матки, сзади слегка их прикрывают. Они не достигают сзади яичника и спереди — конца желточников. Большинство семенников имеют неправильную форму, некоторые — овальную и округлую. Диаметр их 0,24—0,52 мм. Семявыводные каналы большие; кпереди от яичника они сливаются, образуя пучок, из которого ведет семявыводной проток. Этот проток, длиной более 2 мм, ведет в извергательный бульбус, а тот — в извергательный проток. Извергательный проток выходит наружу на кончике папиллы, которая лежит в маленьком

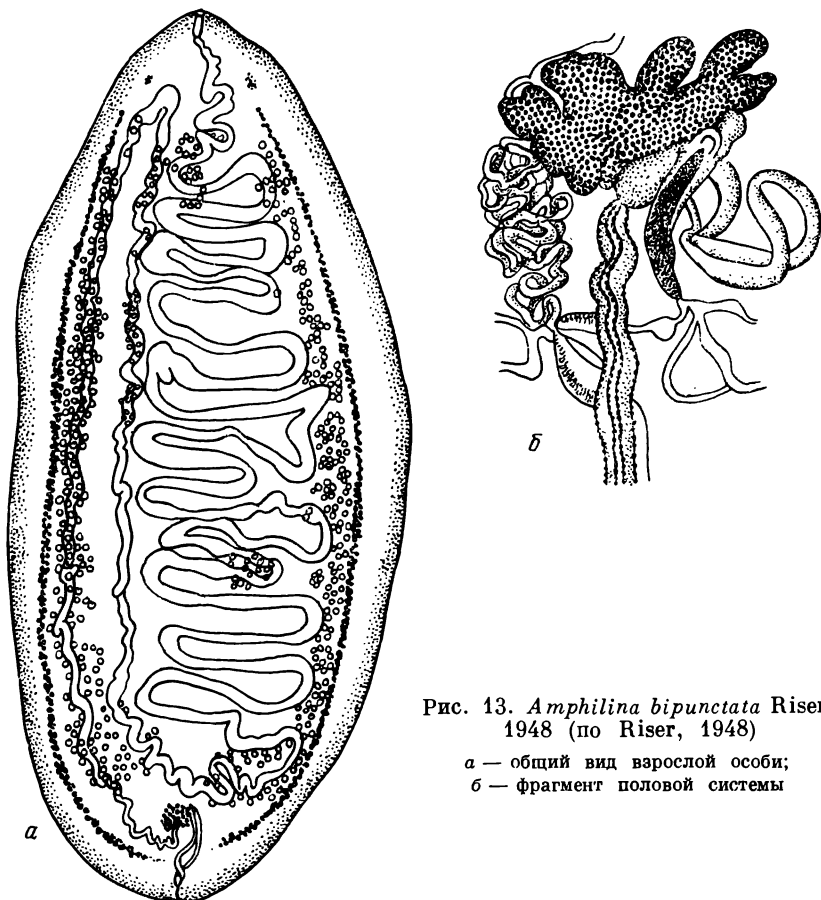


Рис. 13. *Amphilina bipunctata* Riser, 1948 (по Riser, 1948)

а — общий вид взрослой особи;
б — фрагмент половой системы

углублении, в заднем конце тела. Бульбус грушевидный, длиной 0,97 — 1,05 мм, максимальный диаметр мышечной части 0,39 — 0,46 мм, железистого слоя — 0,63 — 0,75 мм.

Яичник маленький, компактный, с несколькими пальцеобразными лопастями, расположен в задней $\frac{1}{11}$ части тела. Его длина 1,02 мм, ширина 2,10 мм. Яйцевод отходит от оокапа, который окружен кольцом из одноклеточных желез. Яйцевод — толстостенная трубка с маленьким просветом. Он простирается на короткое расстояние кзади, потом резко поворачивает дорсально и соединяется с протоком от семеприемника.

Вагина открывается через терминальную пору в вентральной поверхности тела напротив того края тела, где находится первая восходящая петля матки. Просвет ее в передней части выстлан реснитчатым эпителием. Передняя часть вагины — спиралевидная, задняя — прямая. Вагинальное отверстие находится в 0,04—0,07 мм латеральнее мужской папиллы. Вагина отделена от семеприемника сфинктером. Семеприемник грушевидной формы, его длина 0,76 мм. Тельце Мелиса длиной 1,78 мм, его диаметр 0,45 мм.

Желточники трубчатые, на каждом боку тела нити расщепляются, видны два протока или более. Эти протоки сливаются, образуя один проток на каждом боку позади извергательного бульбуса. Эти протоки тоже сливаются, образуя общий желточный проток, который простирается кпереди по дорсальной поверхности тельца Мелиса. Проток входит в оотип, резко сворачивая вентрально. Две небольшие желточные массы лежат в 0,52—0,88 мм кпереди от основной массы.

Яйца овальные, размеры 0,112—0,150 мм × 0,059—0,075 мм, толщина скорлупы 0,003 мм.

Экология. Специфичный вид для осетровых рыб. Биология вида не изучена. По-видимому, пресноводный гельминт, так как описан от осетра, выловленного в пресных водах.

Л и т е р а т у р а: Riser, 1948; Hofmann, 1967.

Amphilina foliacea (Rudolphi, 1819) Wagener, 1858

Рис. 14—15

С и н о н и м ы: *Monostomum foliaceum* Rudolphi, 1819; *Amphilina neritina* Salensky, 1874.

Х о з я е в а: *Huso huso*, *Acipenser nudiiventris*, *A. ruthenus*, *A. güldenstädti*, *A. baeri*, *A. sturio*, *A. stellatus*, *A. güldenstädti* × *A. ruthenus*.

Л о к а л и з а ц и я: полость тела, гонады, плавательный пузырь.

Х о р о л о г и я: Европа — бассейны Адриатического, Черного, Каспийского морей; реки Дунай, Днепр, Днестр, Волга, Урал, Кура; Азия — реки Обь, Иртыш, Енисей, Ангара, оз. Байкал.

Т а к с о н о м и я и м о р ф о л о г и я. *Amphilina foliacea* известна для науки с начала XIX в. (Rudolphi, 1819; Diesing, 1850). Зоологи, впервые исследовавшие амфилину из-за ее своеобразной морфологии, сильно отличающейся от морфологии других представителей класса цестод, не могли правильно определить ее место в системе гельминтов. Впервые Дюжарден (Dujardin, 1845) отнес этого паразита к цестодам, что вызвало новый интерес к амфилине. Первое серьезное анатомическое изучение вида произвел Уэдл (Wedl, 1855); Вагенер (Wagener, 1858) уточнил морфологию вида и обосновал для него род *Amphilina*.

Морфология амфилины подробно изучалась еще В. Заленским (Salensky, 1874) и О. А. Гриммом (Grimm, 1875). Но таксономия группы цестод *Amphilinidae* Claus, 1879 до сих пор вызывает интерес у исследователей.

Б. Е. Быховский (1937) и М. Н. Дубинина (1960) считают, что группа амфилинид настолько отличается морфологически от всех известных представителей плоских червей, что может быть выделена в самостоятельный класс, представляющий переходную форму между *Monogeneoidea* и *Cestodea*.

О п и с а н и е (по Дубининой, 1962). Тело овальное. Половозрелые черви достигают 6—5 мм длины и 3—10 мм ширины, реже, у крупных видов и экземпляров осетровых встречаются черви до 50 мм длиной и 25 мм шириной. Передний конец с присосковидным углублением, переходящим в мускулистый в относительно маленький хоботок. На заднем конце тела имеется очень узкое и довольно глубокое впячивание, окруженное железистыми клетками, на дне которого находятся еще сохраняющиеся у взрослых червей 10 очень мелких эмбриональных крючьев ликофоры. Их

О п и с а н и е (по Дубининой, 1962). Тело овальное. Половозрелые черви достигают 6—5 мм длины и 3—10 мм ширины, реже, у крупных видов и экземпляров осетровых встречаются черви до 50 мм длиной и 25 мм шириной. Передний конец с присосковидным углублением, переходящим в мускулистый в относительно маленький хоботок. На заднем конце тела имеется очень узкое и довольно глубокое впячивание, окруженное железистыми клетками, на дне которого находятся еще сохраняющиеся у взрослых червей 10 очень мелких эмбриональных крючьев ликофоры. Их

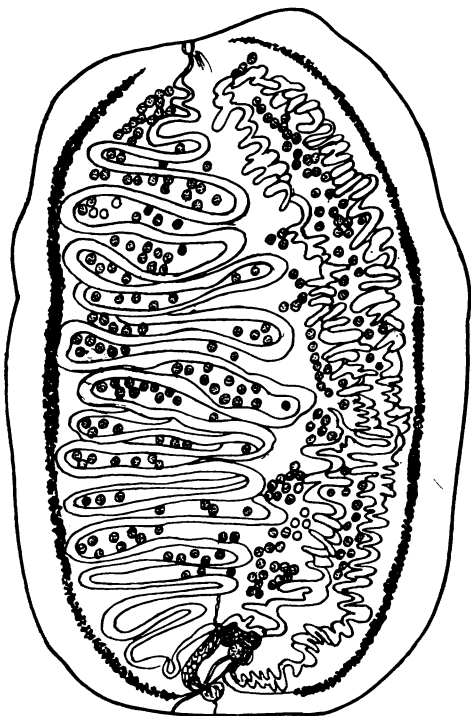


Рис. 14. *Amphilina foliacea* (Rudolphi, 1819) (по Roche, 1925). Общий вид взрослой особи

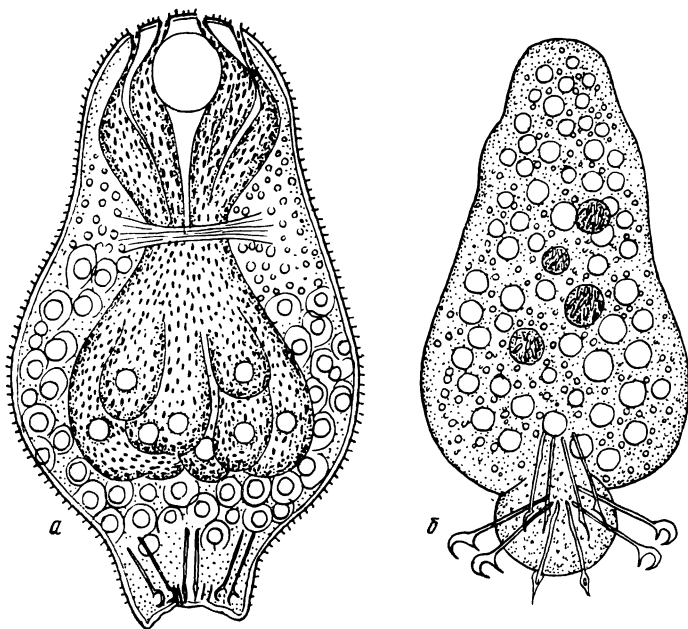


Рис. 15. *Amphilina foliacea* (Rudolphi, 1819) (по Janicki, 1928)

a — люкофора, извлеченная из зрелого яйца; **б** — процеркоид на пятый день развития в *Corophium curvispinum*

длина: крючья средней пары 0,024—0,025 мм, крючья двух боковых пар 0,017—0,019 мм и видоизмененные срединные крючья (две пары) 0,025—0,027 мм. Семенники в основном концентрируются между петлями матки, но ближе к переднему концу они отступают к боковым краям тела и отдельные фолликулы оказываются снаружи от петель матки. Отходящие от них семенные каналцы сливаются в семяпровод, который, направляясь назад, переходит в семяизвергательный канал, окруженный в начальной части мускулистым бульбусом. Мужское половое отверстие находится на заднем конце тела несколько дорсальнее впячивания с эмбриональными крючьями. Яичник глубоколопастный, асимметричный. Семе-приемник сравнительно небольшой. Идущее от него влагалище перекрещивается с мужскими половыми протоками чаще в области конечной части семяпровода, реже в области семяизвергательного канала за половым бульбусом. Желточные фолликулы в виде узких полос проходят по бокам тела; позади яичника желточные протоки каждой стороны соединяются в непарный восходящий поток, идущий к оотипу. Желточные ветви начинаются на уровне основания хоботка и тянутся вдоль тела до заднего края яичника. Отходящая от оотипа матка проходит в одной стороне тела к переднему концу, затем по этой же стороне возвращается назад до яичника, где переходит на противоположную сторону тела и, делая широкие поперечные петли, идет к переднему концу. Матка чаще открывается сбоку от хоботка. Яйца овальные, толстостенные, их размеры 0,089—0,102 × 0,050—0,061.

Биология и экология. Специфичный вид осетровых рыб. Жизненный цикл амфилины расшифрован К. С. Яницким (1928), который проводил свои наблюдения в бассейне Волги. Им показано, что яйца, отложенные *Amphilina foliacea* в полости тела стерляди, поступают через брюшные поры хозяина наружу и проглатываются одним из бокоплавов *Dikerogammarus haemobaphes*, *Gammarus platycheir*, *Corophium curvispinum* или мизидой *Metamysis strauchi*. Развитие в промежуточном хозяине длится около 30—40 дней. Из кишечника дефинитивного хозяина десятикрюч-

ный зародыш активно пробуравливается в полость тела, превращаясь здесь во взрослую форму.

Amphilina foliacea паразитирует у пресноводных жилых видов осетровых — стерляди и сибирского осетра, а также широко инвазирует проходных осетровых в их речной и морской период жизни. К сожалению, не установлен срок созревания и жизни амфилины в осетровых рыбах и трудно сказать, может ли заражение происходить в условиях соленой воды, или рыбы приносят амфилину в море из рек и она способна только выживать в хозяине в морских условиях. Опытами в искусственных условиях установлено, что яйца амфилины способны к выживанию в морской воде Каспия (13‰) в течение трех суток; в воде с океанической соленостью (38‰) яйца живут только 12 час. (Яницкий, 1928). Возможно, благодаря очень высокой плодовитости половозрелой амфилины (Яницкий, 1928) может осуществляться инвазия гаммарусов яйцами амфилины за небольшой срок в условиях высокой солености. Поэтому говорить определенно о солоноватоводном происхождении амфилины и ее вторичном приспособлении к размножению в пресной воде (Бауер, 1952а) впредь до изучения развития амфилины в море преждевременно. Факт зараженности амфилиной взрослых осетров, идущих на нерест из моря в реки (Марков, Трусов, Решетникова, 1964), а также значительная инвазия этим паразитом молоди и взрослых, нагуливающих в море (Догель, Быховский, 1939; Шульман, 1954а; Саидов, 1956а; Нечаева, 1964), дает нам основание полагать о возможности развития амфилины в условиях моря.

Наблюдения различных авторов показали, что амфилина чаще встречается у молоди осетровых, чем у взрослых особей (Яницкий, 1928; Догель, Быховский, 1939; Дубинин, 1952; Марков, Трусов, Решетникова, 1963а; Иванов, 1966в). Наши исследования на Каспии и Черном море также показали эту закономерность. Из 36 экз. осетровых, зараженных амфилиной, только одна особь севрюги была взрослой.

По данным Яницкого (1928), стерлядь Волги сильнее всего заражена амфилиной при длине 18—22 см (2+). По более поздним сведениям В. П. Иванова (1965а), наиболее интенсивно этим гельминтом инвазирована стерлядь длиной 25—30 см, молодь осетра и белуги при длине от 15 до 46 см. С возрастом инвазия амфилиной у осетровых рыб понижается (Яницкий, 1928; Дубинин, 1952; Марков, Трусов, 1966).

Существенных различий в зараженности осетровых, принадлежащих к различным локальным стадам Каспия, не наблюдается.

Количественные показатели инвазии осетровых амфилиной довольно высокие. Особенно высокий процент заражения амфилиной у стерляди и осетра Енисея и оз. Байкал (Бауер, 1948а). Автор объясняет это большим количеством различных видов бокоплавов, являющихся в этих водоемах промежуточными хозяевами *Amphilina foliacea*. В литературе достаточно много сведений о патогенном влиянии амфилины на осетровых (Яницкий, 1928; Дубинин, 1952; Шульман, 1954а; Марков, Трусов, Решетникова, 1963г; Нечаева, 1964; Иванов, 1966а; Иванов, Бакчеев, 1966; Иванов, Головин, 1966). При значительной инвазии амфилиной наблюдается нарушение углеводного обмена в организме хозяина. Снижение содержания гликогена в его печени, а также разрушение гонад снижает репродуктивную способность рыб.

Л и т е р а т у р а: Бауер, 1948а, 1959а; Барышева, 1960; Богату, Стенкулеску, Мэтяну, 1969; Быховский, 1937; Вагин, Любарская, Черенкова, 1966; Варпаховский, 1902; Grimm, 1871, 1873; Догель, 1940б; Догель, Быховский, 1939; Дубинин, 1952; Дубинина, 1960, 1962; Заика, 1965; Заленский, 1876; Захваткин, 1935; Захваткин, Кулаковская, 1951; Зыков, 1901; Иванов, 1965а, б, в; 1966а, б; Иванов, Бакчеев, 1966; Иванов, Головин, 1966; Иванов, Мурыгин, 1937; Изюмова, Шигин, 1958; Карохин, 1933; Кесслер, 1870; Коларов, 1961; Кошева, 1955; Лавров, 1908; Ляйман, 1933; Маргаритов, 1959; Маркевич, 1951; Марков, Решетникова, Трусов, 1965; Марков, Трусов, 1966; Марков, Трусов, Решетникова, 1963г, 1964; Меньшиков, 1940; Микаилов, 1959; Нечае-

ва, 1953а, 1964; Никольская, 1940 (по Шульману, 1954а); Османов, 1940; Помряскинская, 1959; Пробатов, 1935; Ревнивых, 1937; Русев, 1963; Саидов, 1956а; Саидов, Азизова, Околот, 1963; Скворцов, 1928; Скориков, 1903; Скрипченко, 1972; Скрыбин, 1924; Скрыбина, 1966; Титова, 1965; Шульман, 1954а; Шумило, 1958а; Яницкий, 1928; Behning, 1914; Cancović, Kiskarolj, Ramadanović, 1968; Diesing, 1850; Dujardin, 1845; Grimm, 1875; Linstow, 1901; Mokhayer, 1973; Molin, 1858; Radulesky, 1948; Rudolphi, 1819; Rukovina, Delič, 1965; Salensky, 1874; Semijankovski, 1947; Volz, 1899; Wagener, 1858; Wedl, 1855; Westrumb, 1891.

Amphilina japonica Goto et Ishii, 1936

Рис. 16—17

Синонимы: *Amphilina foliacea* Rud., 1819 из бассейна р. Амур.

Хозяева: *Huso dauricus*, *Acipenser baeri*, *A. medirostris*.

Локализация: полость тела.

Хорология: Азия — бассейн р. Амура, Охотское море.

Токсономия и морфология. Вид был описан японскими учеными от сахалинского осетра из Охотского моря. Долгое время считалось, что у амурских осетровых паразитирует *A. foliacea*. Работы М. Н. Дубининой (1962, 1971) доказали, что ареал *A. japonica* значительно шире и захватывает Амурский бассейн.

Предположение С. С. Шульмана о более широком распространении этого вида в акватории Тихого океана, на наш взгляд, не лишено оснований.

Описание (по Дубининой, 1971). Половозрелые черви достигают 20—73 мм длины и 8—30 мм ширины. На переднем конце тела находится мускулистый, втянутый внутрь хоботок, который при сокращении червя может выворачиваться. На заднем конце имеется очень узкое, но довольно глубокое втягивание, окруженное железистыми клетками, на дне которого находятся пять пар эмбриональных крючков. Крючья средней пары достигают 0,026—0,027 мм длины, крючья двух боковых пар — 0,023—0,024 мм и две пары видоизмененных краевых крючьев равны 0,025—0,026 мм. Семенники концентрируются по бокам тела, кнаружи от петель матки, и только в средней части отдельные фолликулы могут находиться между петлями матки. Отходящие от семенников семенные каналы сливаются в сильно извитый семяпровод, который, направляясь назад, переходит в семяизвергательный канал, окруженный в начальной своей части мускулистым половым бульбусом и открывающийся на заднем конце тела. Глубоколопастный, асимметричный яичник располагается близ заднего конца тела. У заднего края его находится оотип и большой семеприемник. Идущее от последнего назад слегка извилистое влагалище перекрещивается с мужскими половыми протоками в области семяизвергательного канала, позади полового бульбуса и открывается рядом с мужским половым отверстием на заднем конце тела. Желточные фолликулы группируются в узкие полосы, проходящие по бокам тела, кнаружи от семенников. Матка в виде извитой трубки проходит в боковой стороне червя, от оотипа вперед, затем по той же стороне нисходящей ветвью возвращается назад до яичника, где переходит в противоположную половину тела и, делая широкие поперечные петли, идет к переднему концу. Отверстие ее располагается дорсально, рядом с хоботком. Яйца овальные, по мере продвижения в матке увеличиваются в размерах; в последней восходящей ветви матки в них формируются десятикрючковые зародыши — ликофоры.

Биология и экология. Специфичный вид для осетровых рыб. Жизненный цикл не изучен. Дальневосточные осетровые в гельминтологическом отношении исследованы недостаточно полно, поэтому о каких-либо закономерностях инвазии *Amphilina japonica* пока судить трудно. По-видимому, *A. japonica* по аналогии с *A. foliacea* способна развиваться

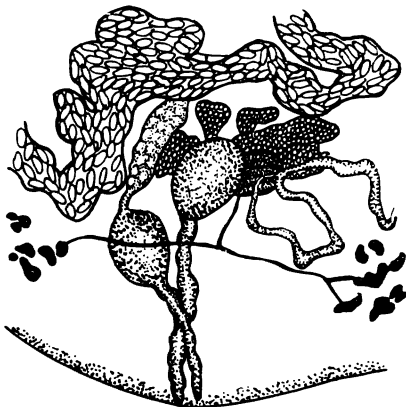
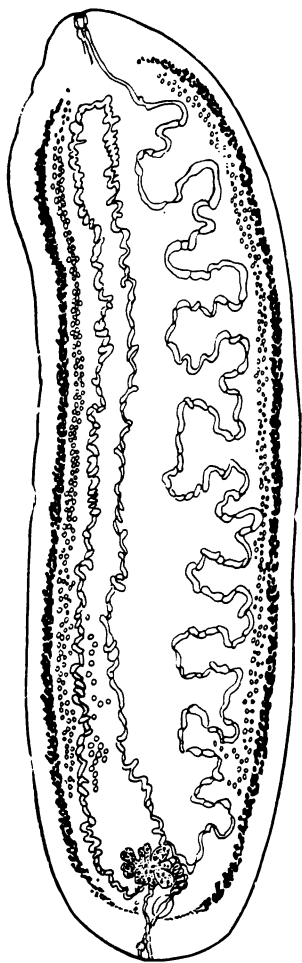


Рис. 17. *Amphilina japonica* Goto et Jshii, 1936 (по Goto, Jshii, 1936). Фрагмент половой системы

Рис. 16. *Amphilina japonica* Goto et Jshii, 1936 (по Дубининой, 1962). Общий вид взрослой особи

в условиях пресной и соленой воды и может быть отнесена к эвригалинным видам гельминтов.

Л и т е р а т у р а: Ахмеров, 1941, 1960; Дубинина, 1962, 1971; Солдатов, 1915; Шульман, 1954а.

ПОДКЛАСС *CESTODA* CARUS, 1863

О Т Р Я Д *SPATHEBOTHRIIDEA* WARDLE ET MCLEAD, 1952

СЕМЕЙСТВО *DIPLOCOTYLIDAE* MONTICELLI, 1892

Род *Bothrimonus* Duvernoy, 1842

У осетровых паразитируют два представителя этого рода: *Bothrimonus fallax* Lühe, 1900 и *Bothrimonus sturionis* Duvernoy, 1842.

Определительная таблица

видов рода *Bothrimonus* Duvernoy, 1842, паразитирующих у осетровых рыб

- | | |
|---|------------------------------------|
| 1 (2) Присоска на сколексе круглая | <i>B. fallax</i> Lühe, 1900 |
| 2 (1) Присоска на сколексе овальная | <i>B. sturionis</i> Duvernoy, 1842 |

Bothrimonus fallax Lühe, 1900

Рис. 18

С и н о н и м ы: *Bothriocephalus punctatus* Volz, 1899; *Bothrimonus pachycephalus* Linstow, 1904; *B. caspicus* Cholodkovsky, 1914.

Х о з я е в а: *Huso huso*, *Acipenser nudiventris*, *A. ruthenus*, *A. güldenstädti*, *A. sturio*, *A. stellatus*.

Л о к а л и з а ц и я: пищевод, желудок, пиларические отростки, толстый отдел кишечника.

Хорология: Европа — бассейны Черного и Каспийского морей. **Таксономия и морфология.** Первоописание *B. fallax* Lühe, 1900 от стерляди Дуная было весьма неполным. Морфология этого гельминта достаточно хорошо изучена Нибелиным (Nybelin, 1922), располагавшим материалом от севрюги Каспийского моря. Автор считал возможным поместить род *Bothrimonus* в обоснованное им семейство *Cyathocephalidae* Nybelin, 1922 отряда *Pseudophyllidae* Carus, 1922. Позже Уордл и Маклеод (Wardle, McLeod, 1952) выделили род *Bothrimonus* в самостоятельное семейство *Diplocotylidae*, которое, по воззрениям Ямагути (Yamaguti, 1959), было обосновано еще в 1892 г. Монтичелли (Monticelli, 1892). Вместе с семейством *Cyathocephalidae* семейство *Diplocotylidae* вошло в обоснованный Уордлом и Маклеодом отряд *Spathebothridea* Wardle et McLeod, 1952.

Описанный А. Холодковским (Cholodkovsky, 1914) от русского осетра Каспия новый вид рода *Bothrimonus* — *B. caspicus* — по единодушному мнению ученых, изучавших цестод этого рода, является идентичным виду *B. fallax* (Догель, Быховский, 1939; Маркевич, 1951; Шульман, 1954а; Судариков, Курочкин, 1964).

Описание (по Nybelin, 1922). Длина стробилы 20—170 мм, при ширине 1,4—4,5 мм. Вся стробила сильно уплотнена, лентовидная, без утолщения или со слабым утолщением, но оно не обозначено продольными бороздками. Задний конец стробилы широко закруглен.

Длина сколекса 1,5 мм, при ширине 1,4—1,5 мм, и в дорсовентральном диаметре 2—2,25 мм. Форма отверстий присасывательного органа сжатия то удлинненно-овальная, то почти круглая. Поперечная перегородка в основании присасывательного органа снаружи плохо развита. Число генитальных комплексов не так велико — у самого большого экземпляра 400—500. Семенники круглые или поперечно-овальные, в диаметре 0,10—0,19 мм. Продольный размер бursы цирруса 0,23—0,30 мм. Размеры яиц — 0,035—0,041 × 0,027—0,031 мм.

Биология и экология. Специфичный вид для осетровых. Жизненный цикл *B. fallax* изучен В. Е. Судариковым и Ю. В. Курочкиным (1964). Авторы установили, что промежуточным хозяином *B. fallax* является бокоплав *Dikerogammarus haemobaphes* (Amphipoda; Gammaridae).

Описание плероцеркоида (по Сударикову, Курочкину, 1964). Длина тела 25,48 мм, при максимальной ширине в средней трети длины в 1,30 мм. Ширина тела у сколекса 0,84 мм, в суженной задней части 0,56 мм. На поперечном срезе тело имеет форму овала с дорсовентральным диаметром 0,712—0,818 мм. На поверхности тела заметны тонкие поперечные складки, которые не соответствуют внутренней сегментации тела, слабо выраженной. Вдоль тела по медианной линии с дорсальной и вентральной сторон проходят глубокие складки, на дне которых располагаются половые отверстия. Справа и слева от медианных складок, параллельно им, заметны субмедианные складки, которые короче медианных и могут прерываться на своем протяжении. Довольно крупный, отчетливо заметный сколекс имеет вид груши, несколько сжатой с боков так, что на разрезе получается фигура эллипса, большая ось которого ориентирована дорсально — вентрально. Апикальная часть сколекса является наиболее узким ее участком. Размеры сколекса 1,176 × 1,176 × 0,784 мм.

На апикальной части сколекса, несколько субтерминально, располагается щель, ведущая в полость ботрий. Крупные дорсальная и вентральная ботрии занимают основную часть сколекса. Между ботриями располагается перегородка шириной 0,178—0,213 мм. Перегородка не доходит до верхней границы ботрий приблизительно на $\frac{1}{3}$ их длины. Толщина вентральных стенок ботрий около 0,2 мм, дорсальной и вентральной около 0,18 мм. Сколекс одет относительно толстой, гладкой кутикулой толщи-

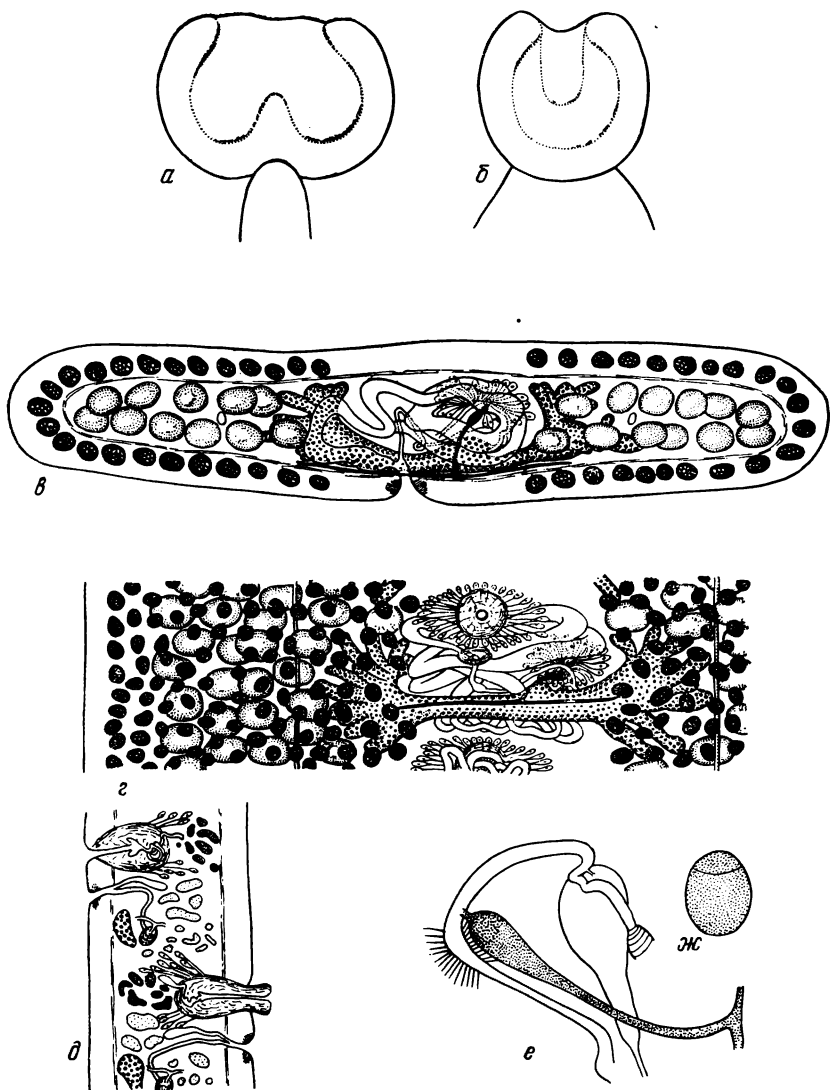


Рис. 18. *Bothrimonus fallax* Lühe, 1900 (по Nybelin, 1922)

а, б — сколекс; в — половой комплекс (поперечный срез); г — половой комплекс вентрально;
 д — половой комплекс сагиттально; е — женские половые протоки; ж — яйцо

ной 0,051 мм; несколько тоньше (0,038 мм) кутикула, выстилающая ботрий.

На окрашенных экземплярах плероцеркоидов заметны хорошо развитые зачатки органов половой системы. Половые отверстия открываются на вентральную и дорсальную стороны, без правильного чередования. Отверстие отчетливо развитой бursy располагается над утеровагинальным отверстием. Половые железы сконцентрированы в медуллярной части проглоттид. Кортикальный слой проглоттид относительно широкий. У фиксированных экземпляров в паренхиме не было заметно известковых телец.

B. fallax паразитирует у осетровых только в морской период жизни; этот факт дает основания характеризовать ботримонуса как морского гельминта. Тем более, что промежуточным хозяином указанной цестоды является морской вид бокоплава.

Эндемик Понто-Каспийского бассейна. Гельминт довольно редкий. Количественные показатели инвазии (по литературным данным) низкие.

Сведения по экологии гельминта в литературе крайне скудные. Г. С. Марков, В. З. Трусов, В. П. Иванов (1967) отмечают, что взрослые осетры Северного Каспия заражены *B. fallax* слабее молоди; взрослые особи севрюги, наоборот, инвазированы этим морским видом цестод несколько интенсивнее, чем молодь.

Довольно высокие показатели инвазии *B. fallax* зарегистрированы нами у осетровых Каспия у Дагестанского побережья. Из 35 вскрытых севрюг зараженными оказались 18 экз., а из 43 обследованных русских осетров — 14 особей, при интенсивности от 1 до 20 экз. на одну рыбу. В том же районе И. Г. Щупаковым (цит. по Догелю, Быховскому, 1939) было обнаружено большое число инвазированных *B. fallax* осетровых. По исследованиям Ю. С. Саидова и других (1956а; Саидов, Азизова, Околот, 1963), этот паразит по какой-то причине в районе устьев рек Сулак и Терек не регистрировался. Возможно, это связано с сезонностью. Саидов вскрывал рыб с мая по октябрь, наши данные относятся к апрелю.

По нашим материалам, в Каспийском море *B. fallax* были инвазированы в равной мере как взрослые особи осетровых (севрюга, осетр, шип), так и молодь этих видов. В Черном море, районе устья Дуная в нашем материале зараженными *B. fallax* оказались только молодые особи севрюги и атлантического осетра.

Л и т е р а т у р а: Догель, Быховский, 1939; Маркевич, 1951; Марков, Трусов, Иванов, 1967; Михайлов, 1959, 1963; Османов, 1940; Судариков, Курочкин, 1964; Шульман, 1954а; Cholodkovsky, 1914; Linstow, 1904; Lühe, 1900; Mokhayer, 1973; Monticelli, 1892; Nybelin, 1922; Volz, 1899; Wardle, McLeod, 1959; Yamaguti, 1959.

Bothrimonus sturionis Duvernoy, 1842

Х о з я и н: *Acipenser sturio*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Северная Америка — побережье Атлантического океана.

Долгое время ученые считали гельминт специфичным для осетровых рыб. Канадские исследователи Бурт и Зандеман (Burt, Sandeman, 1969) показали, что *B. sturionis* паразитирует у широкого круга хозяев — пресноводных, эстуарных и морских рыб. Авторы считают гельминт представителем субарктической и бореальной зон.

В цикле развития этой цестоды участвует один промежуточный хозяин — солоноватоводные гаммариды; в отдельных водоемах наблюдается строгая приуроченность личинок паразита одному виду гаммарид. Наблюдения за развитием *B. sturionis* от осетровых рыб не проводились.

Л и т е р а т у р а: Дубинина, 1962; Шульман, 1954а; Burt, Sandeman, 1969; Duvernoy, 1842; Nibelin, 1922; Wardle, McLeod, 1952; Yamaguti, 1959.

СЕМЕЙСТВО *CYATHOCEPHALIDAE* NYBELIN, 1922

Род *Cyathocephalus* Kessler, 1868

Cyathocephalus truncatus (Pallas, 1781) Kessler, 1868

Х о з я е в а: *Acipenser sturio*, *A. baeri*, *A. ruthenus*.

Л о к а л и з а ц и я: пиларические отростки, желудок, тонкий кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — Ладожское озеро; Азия — реки Енисей, Лена.

Паразитирует главным образом у пресноводных лососевых рыб и широко распространен по всему их ареалу. Промежуточными хозяевами

C. truncatus являются речные гаммарусы — *Gammarus lacustris*, *G. pas-ciatius*, *Pontogammarus bosniacus*, *Rivulofammarus pulex*, *R. spinicaudatum* (Wiśniewsky, 1933).

В реках Енисее и Лене отмечен для осетровых. На Лене *C. truncatus* встречен нами у взрослых осетров 43—70 см (возраст 7+ — 20+). Четыре осетра из пяти, зараженных *C. truncatus*, отловлены в устье Лены — в районе о-ва Столб, один осетр — из устья р. Алдан. Слабая зараженность *C. truncatus* сибирского осетра р. Лены зависит, по-видимому, от состава пищи этих рыб (Скрябина, 1966).

Процеркоиды *C. truncatus* развиваются в полости тела гаммарусов, которые в питании осетров играют ничтожную роль. Л. И. Соколов (1966) исследовал 166 желудков осетров о-ва Столб и только у 5 экз. были найдены остатки гаммарусов.

На Енисее, по данным О. Н. Бауера (19486), а также по нашим наблюдениям, процент заражения осетровых этим гельминтом более высокий, чем на Лене. Нами *C. truncatus* обнаружен у 8 экз. осетра из 24 вскрытых в северных широтах Енисея (25%), при интенсивности 1—10 экз. Бауер отмечает сильную инвазию этим гельминтом лососевых и стерляди в районе Верхне-Имбайского и под Красноярском (Атаманово)

Л и т е р а т у р а: Барышева, 1949; Бауер, 1948а, 19486; Скрябина, 1966; Шульман, 1954а.

О Т Р Я Д PSEUDOPHYLLIDEA CARUS, 1863

СЕМЕЙСТВО AMPHICOTYLIDAE ARIOLA, 1899

Род *Eubothrium* Nybelin, 1922

Eubothrium acipenserinum Cholodkovsky, 1918

Рис. 19

С и н о н и м: *Eubothrium crassoides* Nybelin, 1922.

Х о з я е в а: *Huso huso*, *Acipenser nudiiventris*, *A. gäldenstädti*, *A. stellatus*, *A. güldenstädti* × *A. ruthenus*.

Л о к а л и з а ц и я: пилярические придатки, толстый отдел кишечника.

Х о р о л о г и я. Европа — бассейны Черного и Каспийского морей.

М о р ф о л о г и я. Вид открыт и описан Холодковским (1918). Более детальное морфологическое описание *E. acipenserinum* приводит Нибелин (Nybelin, 1922), который изучил этот вид под названием *Eubothrium crassoides*.

О п и с а н и е (по Nybelin, 1922). Длина стробилы 300—400 мм, максимальная ширина 4 мм, толщина 2 мм. На сколексе массивные, довольно глубокие ботрии с сильно развитыми пластинками. Длина сколекса 1—1,2 мм, при ширине 0,5—0,66 мм; дорсовентральный поперечник над задним краем ботрии 0,54—0,74 мм; теменная пластинка 0,74—0,87 мм, толщина 0,58—0,87 мм. Боковые поля семенников соединены друг с другом через ряд фолликулов между половыми комплексами. Их число довольно большое, форма эллиптическая. Семявыводной проток достигает медианной линии и стробилы. Увеличенное расширение его дистального конца почти равно длине бursы цирруса. Бурса продолговатая, яйцевидная, достигает параллельного первного ствола, ее длина 0,20—0,26 мм, максимальная ширина 0,08—0,10 мм. Яичник сильнолопастный, его ширина 0,8—0,9 мм. Желточье фолликулы мелкие, расположены между продольными мышечными пучками. Фолликулы отдельных половых комплексов резко отделены друг от друга. Размеры яиц (по Холодковскому, 1918) 0,050—0,078 × 0,040—0,056 мм.

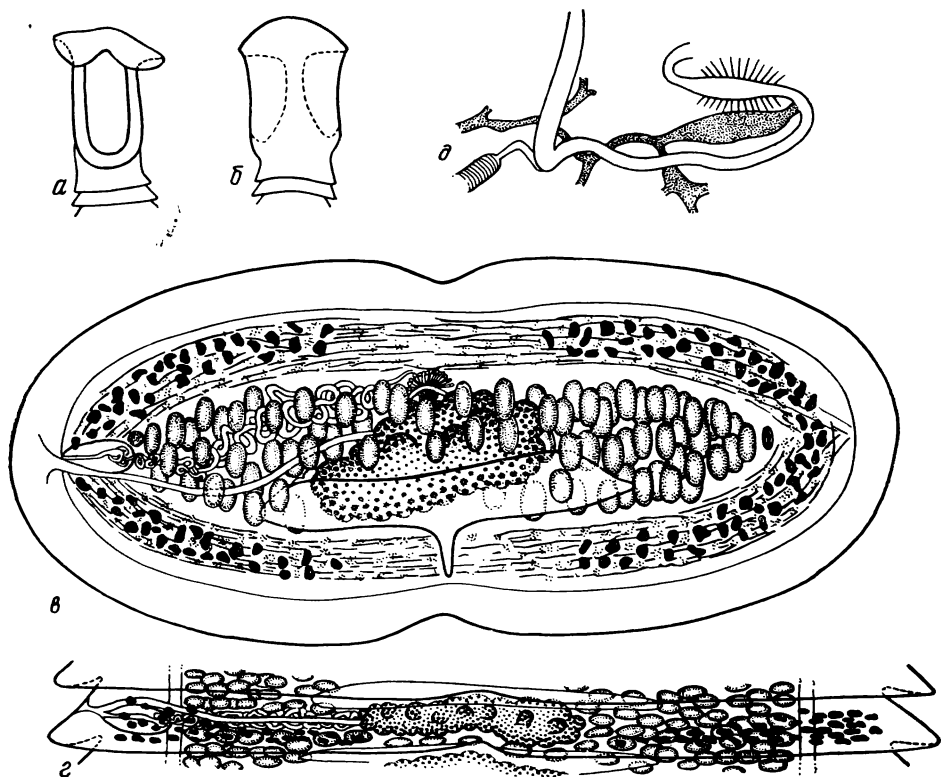


Рис. 19. *Eubothrium acipenserinum* Cholodkowsky, 1918 (по Nybelin, 1922)

а, б — сколекс; в — половой комплекс (поперечный срез); г — половой комплекс (вентрально); д — женские половые протоки

Биология и экология. Специфичный вид для осетровых. Жизненный цикл вида не изучен.

Eubothrium acipenserinum — морской паразит. Об этом свидетельствуют данные различных авторов, сводящиеся к тому, что инвазированы этим гельминтом только проходные осетровые в свой морской период жизни (Догель, Быховский, 1939; Шульман, 1954а; Саидов, 1956а; Саидов, Азизова, Околот, 1963; Марков, Трусков, Решетникова, 1964; Марков, Трусков, Иванов, 1967). У типично пресноводной стерляди, а также молодые осетровые, идущие в Волгу, быстро «теряют» этого паразита. По данным Догеля, Быховского (1939), зараженность осетровых *E. acipenserinum* выше на более осолоненном юге Каспия, чем на севере. Большие количественные показатели инвазии наблюдались этими авторами в южном районе моря у белуги и шипа.

У дагестанского побережья Каспия Ю. С. Саидовым (1956а) отмечена очень высокая зараженность зоботриумом севрюги. Интенсивность инвазии доходила до сотни экземпляров! По нашим материалам, зараженность *E. acipenserinum* в том же районе исследования у севрюги была несколько выше, чем у осетра, но интенсивность инвазии не превышала 7 экз. в одной рыбе. Довольно высокая зараженность паразитом наблюдалась у шипа — из 11 вскрытых 6 экз. зараженных, интенсивность до 10 экз. цестод на одну рыбу.

По данным указанных авторов, гельминт инвазирует как молодь, так и взрослых осетровых. По нашим наблюдениям, у севрюги из Каспия

(устье р. Сулак) заражены эоботриумом в одинаковой степени [особи всех исследованных возрастных групп.

Л и т е р а т у р а: Догель, Быховский, 1939; Иванов, 1968; Иванов, Мурыгин, 1937; Курочкин, 1964; Марков, Трусов, Иванов, 1967; Марков, Трусов, Решетникова, 1963б, в, 1964; Михайлов, 1959, 1963; Нечаева, 1964; Никольская, 1940 (по Шульману, 1954а); Османов, 1940; Саидов, 1956а; Саидов, Азизова, Околот, 1963; Холодковский, 1918; Шульман, 1954а; Mokhayer, 1973; Nybelin, 1922.

СЕМЕЙСТВО *TRIAENOPHORIDAE* LOENNBORG, 1829

Род *TRIAENOPHORUS* RUDOLPHI, 1793

Triaenophorus nodulosus (Pallas, 1781) Rudolphi, 1793

Х о з я и н: *Acipenser sturio*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — Ладожское озеро.

Облигатный паразит щуковых (*Esocidae*). Имеет широкое распространение в ареале хозяев. Для осетровых — случайный гельминт.

Л и т е р а т у р а: Барышева (по Шульману, 1954а).

СЕМЕЙСТВО *BOTHRIOCEPHALIDAE* BLANCHARD, 1849

Род *Bothriocephalus* Rudolphi, 1808

Bothriocephalus gowkongensis Yeh, 1955

Х о з я и н: *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Азия — р. Вахш.

Главным образом паразитирует у карповых рыб. В прудовые хозяйства Советского Союза завезен вместе с белым амуром из бассейнов рек Китая. Паразитирование у осетровых носит случайный характер.

Л и т е р а т у р а: Джалилов, 1966а, б.

Bothriocephalus sp. larvae E. Skriabina, 1968

Х о з я е в а: *Acipenser güldenstädti*, *Acipenser stellatus*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — Азовское море.

Л и т е р а т у р а, Скрыбина, 1968а.

О Т Р Я Д *TETRAPHYLLIDEA* CARUS, 1863

СЕМЕЙСТВО *PROTEOCEPHALIDAE* LA RUE, 1911

Род *Proteocephalus* Weinland, 1858

Proteocephalus skorikowi (Linstow, 1904) La Rue, 1911

Рис. 20

С и н о н и м ы: *Ichthyotaenia skorikowi* Linstow, 1904; *Proteocephalus skorikowi* Linstow, 1902) Netschaewa, 1953.

Х о з я е в а: *Acipenser stellatus*, *A. güldenstädti*.

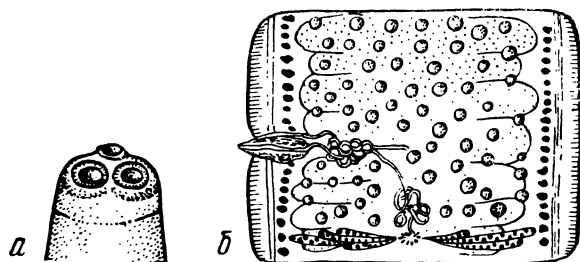
Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — Каспийское море.

Морфология. Вид описан Линстовым (Linstow, 1904a) от северо-южного Каспия. Н. П. Анненкова-Хлопина (1918) на основании изучения оригинального материала от того же хозяина сделала предположение об идентичности описываемого вида и *P. osculatus*. Авторы, обсуждавшие в той или иной связи этот вопрос в дальнейшем, не поддерживали соображения Анненковой-Хлопиной (Шульман, 1954a; Дубинина, 1962; Фрезе, 1965). К сожалению, в течение нескольких десятков лет *P. skorikowi* ни разу не был обнаружен, несмотря на многочисленные фаунистические исследования в бассейне Каспийского моря. Так что вызывает сомнение существование этого вида в природе. В бассейне Каспия

Рис. 20. *Protocephalus skorikowi* (Linstow, 1904) (по Linstow, 1904)

а — сколекс; б — зрелый членик



у рыб паразитирует несколько видов протеоцефалюсов, возможно, *P. skorikowi* — синоним одного из них, и осетровые рыбы являются для него случайными хозяевами. Догель, Быховский (1939) обнаружили на Каспии у осетровых личинки протеоцефалюсов, предположив, что это, возможно, *P. skorikowi*.

Описание (по Linstow, 1904, дополненное по Дубининой, 1962). Длина до 200 мм, наибольшая ширина 3,75 мм. Длина сколекса 0,63 мм, ширина 0,67 мм, вооружен четырьмя присосками диаметром 0,25 мм и апикальной присоской 0,13 мм в поперечнике.

Все членики стробилы обычно вытянуты в ширину, в члениках мощно развит слой внутренней продольной мускулатуры. Семенников 70—100 (по Дубининой, 1962). Диаметр их 0,053—0,088 мм. Семяпровод образует у внутреннего конца бурсы массивный клубок петель.

Циррус кеглевидной формы, длина его 0,141 мм, ширина 0,042 мм. Бурса цирруса занимает $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{6}$ ширины членика. Яичник состоит из двух колбовидных крыльев, соединенных узким перешейком. Желточники латеральные.

Половые поры неправильно альтернированы, располагаются на середине бокового края членика или несколько сзади от нее. Вагина открывается в половой атриум впереди бурсы цирруса, близ входа в интеровариальную полость образует многочисленные извивы.

Матка, судя по рисунку Линстова, образует семь-восемь боковых дивертикулов с каждой стороны. Яйца шаровидные, диаметр их 0,027 мм. Онкосфера 0,021—0,023 мм в поперечнике.

Литература: Анненкова-Хлопина, 1918; Догель, 1945a; Догель, Быховский, 1939; Дубинин, 1952; Дубинина, 1952, 1962; Нечаева, 1953a, Фрезе, 1965; Шульман, 1954a; La Rue, 1911, 1914a; Linstow, 1904a, b; McLeod, 1952; Meggitt, 1927; Wardle, McLeod, 1959; Yamaguti, 1959.

Proteocephalus osculatus (Goeze, 1782) Nybellin, 1942

Хозяин: *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*.

Локализация: кишечник.

Хоралогия: Азия — бассейн р. Амударьи (реки Вахш и Сурхандарья).

Типичный паразит сомовых рыб (*Siluridae*). Большой амударьинский лопатонос занимает одну экологическую нишу с сомом, обитающим

в Амударье; спектр питания этих двух хищников очень близок, так что неудивительно, что на данной акватории эти два вида рыб, стоящих далеко в систематическом отношении, имеют много общего в составе гельминтофауны.

О. С. Османовым (1965а) и нами (1970) у лопатоноса в районе г. Чарджоу обнаружены личинки протеоцефалюсов. Возможно, эти личинки принадлежат к виду *P. osculatus*.

Л и т е р а т у р а: Джалилов, 1966а,б.

Proteocephalus sp. p. pl. sensu lata

Х о з я е в а: *Acipenser nudiventris*, *A. stellatus*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — Азовское море; Азия — реки Амударья и Акдарья.

Личинки протеоцефалюсов у осетровых встречаются редко и в незначительных количествах. К сожалению, видовую принадлежность личинок установить не удалось.

Л и т е р а т у р а: Османов 1952, 1965а; Скрыбина, 1968а.

Под *Silurotaenia* Nybellin, 1942

Silurotaenia siluri (Batsch, 1786) Nybelin, 1942

Х о з я и н: *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Азия — реки Амударья и Вахш.

У облигатным хозяином указанного вида является сом (*Siluridae*).
У лопатоноса встречается редко.

Л и т е р а т у р а: Джалилов, 1966а, б; Османов, 1965а.

Личинки с невыясненным систематическим положением

ОТ Р Я Д *TETRAPHULLIDEA* CARUS, 1863

Scolex pleuronectis Müller, 1788

Х о з я и н: *Huso huso*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — Черное море.

Л и т е р а т у р а: Османов, 1940.

ОТ Р Я Д *TRYPANORHYNCHA* DIESING, 1863

Tetrarhynchus sp. Tschulkova, 1939

Х о з я и н: *Acipenser güldenstädti*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — Черное море.

Л и т е р а т у р а: Чулкова, 1939.

Tetrarhynchibothrium sp. Osmanov, 1940

Х о з я и н: *Huso huso*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — Черное море.

Л и т е р а т у р а: Османов, 1940.

Представители тетрафилид и трипаноринх у осетровых рыб встречаются чрезвычайно редко. Они зарегистрированы у осетровых Черного моря. Перечисленные выше личинки названных отрядов паразитируют у широкого круга морских и проходных рыб.

О Т Р Я Д C Y C L O P H Y L L I D E A BRAUN, 1900

Представители циклофилид в личиночной форме зарегистрированы у осетровых бассейна Аральского моря. Как правило, они паразитируют у широкого круга пресноводных рыб, а также у некоторых представителей морской ихтиофауны.

Cysticercus Paradilepis scolecina (Rudolphi, 1819)

Х о з я и н: *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*.

Л о к а л и з а ц и я: брыжейка.

Х о р о л о г и я: Азия — реки Амударья и Вахш.

Л и т е р а т у р а: Джалилов, 1966а, б; Османов, 1965а.

Cysticercus Gryporhynchus cheilanoristratus (Wedl, 1855)

Х о з я и н: *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*.

Л о к а л и з а ц и я: стенки кишечника.

Х о р о л о г и я: Азия — р. Амударья.

Л и т е р а т у р а: Османов, 1965а.

Cysticercus Gryporhynchus pusillus (Nordmann, 1832)

Х о з я и н: *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*.

Л о к а л и з а ц и я: стенки кишечника.

Х о р о л о г и я: Азия — р. Амударья.

Л и т е р а т у р а: Османов, 1958, 1959а, 1965а.

Cysticercus Dilepis inilateralis (Rudolphi, 1819)

Х о з я е в а: *Acipenser nudiventris*, *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*.

Л о к а л и з а ц и я: желчный пузырь.

Х о р о л о г и я: Азия — реки Амударья, Акдарья, Аральское море.

Л и т е р а т у р а: Османов, 1952, 1965а.

К Л А С С T R E M A T O D A RUDOLPHI, 1808

У представителей семейства осетровых зарегистрировано 28 видов (вместе с личиночными формами) этого класса, относящихся к 23 родам, 17 семействам, 40 подотрядам.

ПОДОТРЯД *ASPIDOGASTRATA* FAUST, 1932
СЕМЕЙСТВО *ASPIDOGASTRIDAE* РОСНЕ, 1907

Род *Aspidogaster* Baer, 1927

Aspidogaster limacoides Diesing, 1835

Х о з я и н: *Acipenser nudiventris*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Азия — Аральское море.

Случайный паразит осетровых. Понто-арало-каспийский вид. Облигатен для карповых.

Л и т е р а т у р а: Османов, 1958, 1959а, 1962б.

ПОДОТРЯД *BUCEPHALATA* LA RUE, 1926

СЕМЕЙСТВО *BUCEPHALIDAE* РОСНЕ, 1907

Род *Bucephalus* Baer, 1827

Bucephalus polymorphus Baer, 1827

Х о з я е в а: *Huso huso*, *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — реки Волга, Урал; Азия — р. Амударья.

Палеарктический вид, паразитирующий главным образом у хищных рыб. У осетровых встречается редко.

Л и т е р а т у р а: Агапова, 1956; Дубинин, 1952; Османов, 1952.

Bucephalus skrjabini Achmerov, 1963

Х о з я и н: *Huso dauricus*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Азия — реки Амур, Зея.

Облигатный паразит рыбы ауха (*Siniperca*) из бассейна р. Амура. У осетровых регистрируется редко.

Л и т е р а т у р а: Ахмеров, 1941, 1961; Стрелков, 1971; Шульман, 1954а.

Род *Rhipidocotyle* Diesing, 1858

Rhipidocotyle illense (Ziegler, 1883) Yejnar, 1956

Х о з я е в а: *Acipenser ruthenus*, *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — бассейн Дуная (р. Сава); Азия — р. Амударья.

Широко распространенный паразит хищных рыб. У осетровых встречается редко, но интенсивность инвазии наблюдается довольно высокая (у стерляди Дуная до 174 экз., у лопатоноса Амударьи — до 26 экз. на одну особь).

Л и т е р а т у р а: Османов, 1965а; Cankovič, Kiskarolj, Ramadanovič, 1968.

Rhipidocotyle kovalae Ivanov, 1967

Рис. 21

Х о з я е в а: *Huso huso*, *Asipenser güldenstädti*.

Л о к а л и з а ц и я: задний отдел кишечника.

Х о р о л о г и я: Европа — Волга, Каспийское море.

Морфология. Этот вид из группы буцефалид описан Ивановым (1967а) от осетровых Волги.

Описание (по Иванову, 1967а). Тело удлинненное, тонкое. Кутикула покрыта мелкими шипиками. Передний конец овальный, задний округлый с небольшим заострением. Длина тела 1,995—2,835 мм, ширина 0,525—0,735 мм. На переднем конце расположена конусообразная присоска с веерообразным задним краем и двумя выступами по бокам. Размеры ее 0,420—0,483 × 0,525—0,546 мм.

Ротовое отверстие лежит ниже середины тела на удалении 1,176—1,720 мм от его переднего конца. Фаринкс округлый, диаметр его 0,105—0,189 мм. Короткий пищевод соединяет фаринкс с мешковидным кишечником, направленным вперед. Кишечник достигает передней границы яичника и часто заходит за нее.

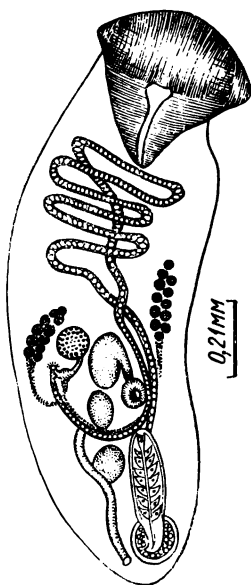
Имеются два округлых семенника. Они помещаются в задней половине тела, друг за другом или несколько наискось. Диаметр переднего 0,147—0,231 мм, заднего 0,147—0,168 мм. Мощная половая бурса лежит в задней четверти тела. Длина ее 0,420—0,673 мм, ширина 0,105—0,126 мм. В проксимальном отделе бursы заключен семенной пузырек, за которым следует простатическая часть. Половой синус расположен у заднего края тела и открывается на вентральную сторону.

Яичник лежит позади середины тела, впереди семенников, с правой стороны тела. Диаметр его 0,105—0,168 мм. От яичника отходит яйцевод, соединяющийся с желточным протоком. Далее яйцевод образует оотип и переходит в матку, которая огибает передний семенник и далеко заходит за верхнюю границу желточников, достигая присоски. Там матка делает несколько петель, возвращается и впадает в половой синус. Многочисленные яйца заполняют всю матку. Размеры их 0,036—0,040 × 0,020 мм.

Желточники располагаются по бокам тела в срединной его части. Задняя граница их лежит иногда кзади от середины тела. Фолликулы округлые, по 11—13 в каждой группе. Диаметр их 0,032—0,105 мм. Желточные протоки, соединяясь друг с другом, образуют арку между яичником и передним семенником. Левый желточный проток проходит между семенниками.

При исследовании осетровых дагестанского берега Каспия Ю. С. Саидов, А. М. Атаев, В. В. Ломакин (1970) обнаружили указанный гельминт у белуги. Авторы вносят дополнительные детали в описание этого вида. В изучаемых ими экземплярах петли матки трематоды не доходят до уровня ротовой присоски; количество желточных фолликулов в каждой группе 15. По-видимому, мы имеем дело с вариabельными признаками вида *R. kovalae*.

Биология и экология. Специфичный вид для осетровых. Жизненный цикл вида не изучен. Можно полагать о морском характере этой трематоды, судя по тому, что инвазия гельминтом зарегистрирована только у взрослых особей проходных осетровых, пришедших из моря в реку, а также у белуги в морской период ее жизни.



Род *Acrolichanus* Ward, 1918*Acrolichanus auriculatus* (Wedl, 1857) Ward, 1918

Рис. 22, 23

Синонимы: *Distomum auriculatum* Wedl, 1857; *Bunodera lintoni* Pratt in Linton, 1901; *B. auriculata* (Wedl, 1857) по Osborn, 1903; *Distomum petalosum* Lander in Looss, 1902; *Acrodactyla petalosa* Stafford, 1904; *A. auriculata* (Wedl, 1857) Odhner, 1910; *A. lintoni* (Pratt) Odhner, 1910; *Acrolichanus petalosa* (Wedl, 1857) Ward, 1917; *Crepidostomum lintoni* (Pratt, 1910) Hopkins, 1934; *C. auriculatum* (Wedl, 1857).

Хозяева: *Huso dauricus*, *Acipenser ruthenus*, *A. baeri*, *A. fulvescens*, *Scaphirhynchus platorhynchus*, *A. baeri* × *A. ruthenus*.

Локализация: пищевод, тонкий отдел кишечника.

Хорология: Европа — реки Рейн, Дунай, Волга, Западная Двина, Северная Двина, Дон; Азия — реки Обь, Иртыш, Енисей, Лена, Амур, озера Зайсан, Байкал; Северная Америка — р. Миссисипи, озера Эрио, Гурон, Верхний Петен, Мичиган.

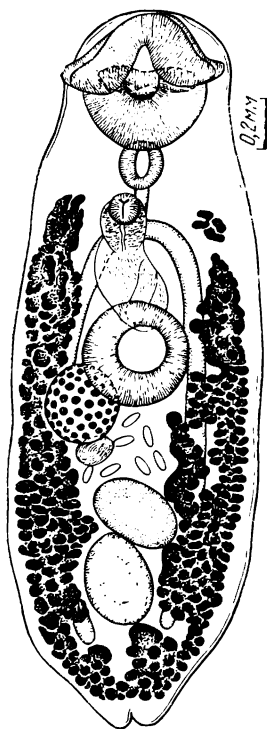
Таксономия и морфология. Первое описание вида привел Ведль (Wedl, 1857), дав ему название *Distomum auriculatum*. В 1918 г. Уорд (Ward) выделяет для этого вида новый род *Acrolichanus*. В 1934 г. Гопкинсом (Hopkins) указанный род сведен в синоним *Crepidostomum Braun*, 1900.

Различия между родами (степень мускулистости бursы цирруса и характер строения сосочков брюшной присоски) автор считал несущественными. После этого за видом *A. auriculatum* закрепилось название *Crepidostomum auriculatum*. Одни исследователи относили *A. auriculatum* к семейству *Bunoderidae* (Nicoll, 1909; Ward, 1918; Poche, 1925a), другие к семейству *Allocreadidae* (Looss, 1902; Lühe, 1909; Odhner, 1911; Скворцов, 1927).

К. И. Скрябин, В. П. Коваль (1966) при ревизии подотряда *Allocreadida* восстанавливают род *Acrolichanus*, относя его к семейству *Bunoderidae* Nicoll, 1914.

Подробно изучив *A. auriculatum* от сибирского осетра рек Енисея и Лены, мы присоединяемся к мнению Скрябина, Коваль (1966) о возникновении рода *Acrolichanus*, который четко дифференцируется от *Crepidostomum* по строению ротовой присоски и бursы цирруса. А. А. Скворцов (1927), изучавший *A. auriculatus* от стерляди Волги, провел подробный морфолого-анатомический анализ этого гельминта. Его описание вида до сих пор остается самым полным и подробным. С. С. Шульман (1954a) на основании обширного оригинального материала дает дополнительные детали в морфологическое описание трематоды, связанные в основном с вопросами вариативности вида. Автор аргументированно доказывает идентичность этого вида с *Crepidostomum lintoni* (Pratt et Linton, 1901) от североамериканских осетровых.

Описание (по Скворцову, 1927). Средняя длина взрослых особей 1,87 мм, наибольшая ширина 0,53 мм. Вокруг ротовой присоски имеется три пары мускулистых выростов. Первая пара имеет размеры 0,085 мм и располагается вентрально. Выросты эти располагаются по обеим сторонам присоски, как бы налегают на нее своими краями, почему отверстие присоски принимает трехугольную форму, а сами выросты напоминают ушки. Вторая пара имеет размеры 0,02—0,024 мм и располагается дорсально; третья пара выступов, самая меньшая, 0,012 мм длиной, располагается по бокам головы червя. Вторая и третья пары выростов имеют вид бугорков, и мускульные массы их располагаются между стенками



←

Рис. 22. *Acrolichanus tauriculatus* (Wedl, 1857) от сибирского осетра р. Лены (по Скрыбиной, 1966). Марита

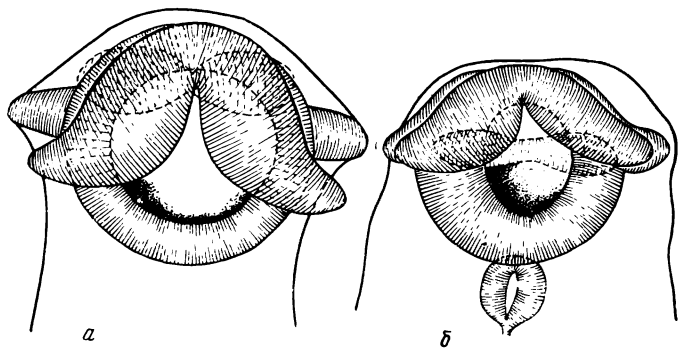


Рис. 23. *Acrolichanus tauriculatus* (Wedl, 1857). Вариации строения ротовой присоски. Оригинал

кожно-мышечного мешка и мышечной массой ротовой присоски. Все три пары выростов образуют как бы шейный воротник на голове трематоды. Треугольник, образующий отверстие ротовой присоски, достигает $0,24 \times 0,25$ мм. Брюшная присоска имеет размеры $0,27 \times 0,28$ мм и располагается несколько впереди середины длины тела.

Кутикула имеет толщину 0,0023 мм; везде гладкая, но может образовывать в различных местах тела мелкие складки.

Мускулатура мощно развита в головном отделе как в ротовой присоске, так и во всех описанных выростах, а также в брюшной присоске. Кожная мускулатура состоит из продольных, кольцевых, диагональных волокон. Паренхима сильно вакуолизирована и бедна клеточными элементами. В передней части тела, в области фаринкса, по обеим сторонам ее, расположены крупнозернистые железистые клетки, от которых идут протоки, открывающиеся в ротовое отверстие.

За ротовой присоской следует мускулистый фаринкс, длина которого 0,136 мм, а ширина 0,1 мм. За фаринксом следует короткий пищевод длиной 0,119 мм, на расстоянии немного менее одной трети всего расстояния от ротовой до брюшной присоски немного разветвляется и образует два ствола кишечника. Они немного заходят за задний край заднего семенника и не доходят до конца тела. Внутренняя стенка кишечника состоит из эпителия, клетки которого не ограничены друг от друга; некоторые из них образуют направленные выросты, направляющиеся в полость кишки. Ядра кишечного эпителия довольно крупные, диаметром 0,0054 мм, в ядре находится ядрышко и нежная хроматиновая сеть. Кнаружи от эпителия располагается тонкий слой кольцевой мускулатуры, который образует внешнюю стенку кишки. На этом слое без особого порядка разбросаны крупные миоциты овальной формы величиной около 0,011 мм; ядра их крупные, пузыревидные, с одним ядрышком и несколькими хроматиновыми зернами. Экскреторный пузырь длинный и имеет форму кишки. Стенки задней его части внутри покрыты кутикулой, которая достигает

значительной толщины — 0,0054 мм; на ней заметна радиальная штриховка. Между кутикулой и мускульным слоем помещается эпителий выделительного пузыря. Овальные миобласты расположены своей длинной осью перпендикулярно к кольцевой мускулатуре. Экскреторный пузырь располагается позади семенников, ближе к спинной стороне тела. Он тянется вперед до уровня яичника, где образует расширение. Сюда впадают два сосуда выделительной системы, которые, в свою очередь, около брюшной присоски разветвляются на два сосуда: передний и задний. В них впадают капилляры выделительной системы, каждый из которых начинается пламеневидной клеткой. Форма пламеневидных клеток обычная, овальная. Наибольшая длина клетки вместе с ресничками 0,018 мм, а наибольшая ширина 0,009 мм. Крупное ядро клетки на стороне, обращенной к ресничкам, имеет характерное вдавление.

На уровне задней половины фаринкса расположены в виде двух пятен церебральные ганглии, соединенные комиссурой. От ганглиев отходят в переднюю и заднюю части тела по три пары нервных стволов: два дорсальных, два вентральных, два латеральных, соединяющихся между собой комиссурами. По обеим сторонам фаринкса лежит по главному пигментному пятну. Каждое из них состоит из скоплений пигментных зернышек темно-коричневого цвета.

Половое отверстие находится на небольшом бугорке, сейчас же позади разветвления кишечника и несколько впереди брюшной присоски. Непосредственно позади брюшной присоски на правой, а иногда и на левой стороне находится яичник, который лежит ближе к спинной поверхности. Он имеет овальную форму; длина его достигает 0,13—0,16 мм, при наибольшей ширине 0,09—0,12 мм. Внутренняя поверхность стенки яичника покрыта на всем протяжении слоем зародышего эпителия клетки диаметром 0,0045 мм. Хроматин в них содержится в виде одного ядрышка и мелких зернышек. Ядра этих клеток в большинстве случаев находятся на разных стадиях кариоконеза, при этом из хроматина образуются 12 хромосом. Ближе к центру яичника располагаются яйцевые клетки, тесно прилегая друг к другу; ядра их имеют в диаметре 0,0081—0,0090 мм и снабжены одним крупным ядрышком. Зрелые яйца достигают $0,064 \times 0,036$ мм. От яичника идет короткий яйцевод, в который впадает семеприемник. Недалеко от места впадения семеприемника в яйцевод от последнего отходит лауреров канал, направляющийся к спинной стороне. Далее яйцевод идет по направлению к брюшной стороне тела и вскоре принимает в себя желточный резервуар, а затем железы тельца Мелиса. После этого яйцевод образует расширение, оотип, за которым начинается матка. Первая петля матки направляется кзади, по левой стороне, и доходит до переднего края переднего семенника. Затем, направляясь ближе к брюшной стороне, матка переходит на правую сторону, если смотреть с брюшной стороны, и отсюда поднимается кпереди. После этого матка опять разгибается налево, доходит до середины тела и направляется вперед по направлению к брюшной присоске. Затем матка поворачивает по направлению к брюшной стороне и снова идет к задней части тела по средней линии тела, образуя три петли, поворачивает кпереди, проходит под брюшной присоской и, образуя метратерм, впадает в общий половой синус.

Желточники тянутся по латеральным полям, начинаются от уровня фаринкса и доходят до заднего конца тела, где обе их полосы сливаются. Желточные клетки овальной формы, 0,0198 мм длиной и 0,0144 мм шириной. Плазма клетки сильно вакуолизирована и наполнена желточными ядрами. Ядра шарообразные, диаметром 0,0045 мм, в них находится крупное ядрышко и много хроматиновых зерен. Приблизительно в середине тела они образуют два хорошо заметных протока, которые идут навстречу друг к другу, сливаются и образуют короткий желточный резервуар, впадающий в яйцевод.

Семенники лежат медианно в задней трети длины тела, один поза-

ди другого; они имеют овальную форму, края их изрезаны в виде лопастей. Передний семенник своей наибольшей осью располагается поперек продольной оси тела, а задний — вдоль тела. Размеры этих семенников неодинаковы: у экземпляра величиной в 1,6, мм длина переднего семенника 0,187 мм, ширина 0,136 мм, а длина заднего 0,22 мм, при ширине 0,15 мм. Сперматогонии располагаются по внутренней стенке семенников, ядра их имеют диаметр около 0,0036 мм и заключают в себе ядрышко и и большое количество хроматиновых зерен. Хромосом у сперматогоний, находящихся в стадии деления, 12. Далее к центру семенника лежат разбросанные сперматогонии, находившиеся в стадии роста, с более крупными ядрами диаметром 0,0054 мм. В различных местах находятся сперматиды, соединенные друг с другом в группы, большая их часть на стадии деления. Образовавшиеся из них сперматиды собираются в шарообразные кучки в виде розеток диаметром в 0,017 мм. Ядра их перемещены к периферии, плазма вытянута и доходит суженным концом до центра розетки. Сперматиды превращаются в сперматозоиды таким образом, что объем плазмы уменьшается, ядро суживается и вытягивается, сперматиды перестают соприкасаться друг с другом своими стенками, и в конце концов в них образуются сперматозоиды нитевидной формы. Отходящие от семенников протоки *vasa efferentia* соединяются в очень короткий *vas deferens*, который впадает в семенной пузырек, помещающийся в половой бурсе.

Половая бурса очень большая: у экземпляров размером в 1,58 мм длина ее равняется 0,56 мм. Половая бурса, начинаясь на брюшной стороне тела, идет сначала назад к спинной стороне, а затем дает изгиб по направлению к брюшной стороне тела, охватывает брюшную присоску, после этого тянется назад и заканчивается своим дном на уровне яичника. В половой бурсе помещается семенной пузырек, циррус и простатические железы. Семенной пузырек занимает более половины бursы и образует три изгиба. Простатические клетки имеют грушевидную форму. Длина их 0,021 мм, а наибольшая ширина 0,0072 мм. Протоплазма их имеет тонкозернистое строение. В наиболее расширенной части клеток лежат крупные ядра 0,0054 мм в диаметре.

По нашим наблюдениям, особи *A. auriculatus* от сибирского осетра рек Енисея и Лены (Скрябина, 1966) несколько крупнее представителей этого вида от волжских стерлядей (Скворцов, 1928).

Просматривая экземпляры *A. auriculatus* от осетровых Амура (из музея ГЕЛАН), мы убедились в том, что у них мускулистые сосочки ротовой присоски более узкие, чем у особей этой трематоды от осетровых других водоемов (см. рис. 23).

Б и о л о г и я и э к о л о г и я. Специфичный гельминт для осетровых рыб. Единственное упоминание об обнаружении *A. auriculatus* на несвойственном ему хозяине имеется у О. В. Доброхотовой (1953), зарегистрировавшей этот вид у сазана оз. Зайсан. Определение нуждается в проверке.

Жизненный цикл не изучен. *A. auriculatus* паразитирует только у жилых форм осетровых, постоянно обитающих в пресных водах. Его пресноводный характер несомненен.

Представители отдельных локальных стад стерляди и сибирского осетра в таких крупных реках, как Дунай, Волга, Енисей и Лена (по другим водоемам таких нет), имеют различие в зараженности *A. auriculatus*. Интересно, что в нижнем течении Дуная и Волги акролиханус не встречается вообще. В Волге наблюдается некоторое увеличение инвазии с юга на север (Шульман, 1954а). Кстати, на Енисее изменения инвазии осетровых этим паразитом по течению реки наблюдали О. Н. Бауер (19486) и С. С. Шульман (1954а). Наибольшие показатели зараженности зафиксированы в районе Верхне-Инбатского; к северу и югу от этой точки Енисея экстенсивность и интенсивность инвазии акролиханусом уменьшается.

Нами в бассейне р. Лены *A. auriculatus* встречен от устья реки до Якутска (Скрябина, 1966). Интенсивность и экстенсивность инвазии возрастает с увеличением размеров рыб, а также при продвижении на юг. Бауер (1948в) тоже отмечает наиболее высокий процент заражения этим гельминтом в самой южной точке своих исследований — у Якутска. Это, вероятно, связано с тем, что промежуточным хозяином этого гельминта являются моллюски, роль которых в питании ленского осетра увеличивается с размерами, а также с продвижением вверх по реке. Так, в питании осетра в районе о-ва Столб моллюски составляют 3,6% по весу, а выше, в районе устья р. Натары, — 22,4%. Крупные особи осетра гораздо чаще потребляют моллюсков, чем мелкие. В районе устья р. Натары в пище рыб размером 40—50 см моллюски составляют по весу 10,6%, а размером 60—70 см — 90,5% (Соколов, 1966).

На Енисее количественные показатели инвазии выше, чем на Лене. Из 24 экз. вскрытых осетров заражены 10 экз. (41,6%). Интенсивность заражения 1—117 экз.

По данным В. А. Захваткина (1935), В. Е. Сударикова (1952), инвазия у стерляди Волги акролиханусом так же, как и у сибирского осетра Лены, возрастает с возрастом хозяина. Наиболее зараженными оказались стерляди длиной от 36 до 38 см (Судариков, 1952).

Сезонные изменения в зараженности осетровых *A. auriculatus* не изучены.

Л и т е р а т у р а: Ахмеров, 1941; Барышева, 1960; Бауер, 1948а, б; Богату, Стекулеску, Мунтяну, 1969; Быховский, 1929; Доброхотова, 1960; Догель, Смирнова, Розниченко, 1945; Заика, 1965; Захваткин, 1935; 1936а, б, 1938; Изюмова, Шигин, 1958; Исайчиков, 1927; Карохин, 1933; Красильникова, 1966; Кудрявцева, 1957; Ляйман, 1933; Петрушевский, Мосевич, Щупаков, 1948; Скворцов, 1927, 1928; Скрябин, 1924; Скрябин, Коваль, 1966; Скрябина, 1966; Стрелков, 1971; Судариков, 1952; Титова, 1946, 1965; Титова, Скрипченко, 1960, 1963; Шульман, 1954а; Bangham, 1955; Bangham, Hunter, 1939; Canković, Kiskarolj, Ramadanović, 1968; Cooper, 1915; Dumitriu, 1937; Faust, 1918; Linton, 1898, 1901; Looss, 1901; Lühe, 1909; Poche, 1925b; Nicoll, 1909; Odhner, 1910, 1911; Pratt, 1902; Radulesky, 1948, 1953; Rukovina, Delić, 1965; Stafford, 1904; Wedl, 1857.

СЕМЕЙСТВО *ALLOCREADIIDAE* STOSSICH, 1903

Род *Allocreadium* Looss, 1902

Allocreadium sp. Dzhalilov, 1966

Х о з я и н: *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Азия — р. Вахш.

Л и т е р а т у р а: Джалилов, 1966, 1966а.

Allocreadium sp. Bangham et Hunter, 1939

Х о з я и н: *Acipenser fulvescens*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Северная Америка — оз. Эрио.

Л и т е р а т у р а: Bangham, Hunter, 1939.

СЕМЕЙСТВО *DEROPRISTIDAE* SKRJABIN, 1958

У осетровых рыб паразитируют представители всех четырех родов указанного семейства — *Deroprists* Odhner, 1902, *Cestrahelmins* Fischthal, 1957, *Pristicola* Cable, 1952, *Skrjabinopsolus* Ivanov, 1934.

**Определительная таблица
родов семейства *Deropristidae* Skrjabin, 1958**

- 1 (6) Желточные фолликулы мелкие и многочисленные. Кишечные стволы достигают заднего конца тела.
- 2 (3) В передней части тела имеются выступающие латеральные расширения *Deropristis* Odhner, 1902
- 3 (2) В передней части тела нет латеральных расширений.
- 4 (5) Матка сильно развита, достигает самого заднего конца тела, не проходит между семенниками *Pristicola* Cable, 1952
- 5 (4) Матка не достигает заднего конца тела, ее петли заполняют пространство между семенниками *Skrjabinopsolus* Ivanov, 1934
- 6 (1) Желточные фолликулы крупные, малочисленные. Кишечные стволы не достигают заднего конца тела *Cestrahelmins* Fischthal, 1957

Род *Deropristis* Odhner, 1902

Deropristis hispida (Rudolphi, 1819) Odhner, 1902

Рис. 24—27

Синонимы: *Distomum hispidum* Viborg no Rudolphi, 1809; *Distoma hispidum* Abilgaard no Rudolphi, 1819; *Distomum hispidum* (Abilgaard) V. Beneden, 1870; *Deropristis hispida* (Rudolphi, 1819) Odhner, 1902; *D. hispida* (Abildgaard) Ward, 1938.

Хозяева: *Huso huso*, *Acipenser nudiiventris*, *A. ruthenus*, *A. güldenstädti*, *A. sturio*, *A. stellatus*.

Локализация: пищевод, кишечник.

Хорология: Европа — Северное, Средиземное, Черное, Азовское моря; Северная Америка — Атлантический океан.

Описание (Скрябина, 1968а). Тело вытянутое, его длина 6,0 (5,2—10,7) мм; передний конец тела суженный, его ширина 0,17 (0,15—0,21) мм, за узкой частью идет «шейное» расширение 0,54 (0,34—0,58) мм, после которого ширина до конца тела почти одинакова 0,38 (0,21—0,56) мм.

Тело покрыто шипиками. На суженной части головного конца (до уровня фаринкса) шипики мелкие, располагаются продольными рядами. На дорсальной стороне тела, в области фаринкса, имеется группа (10—12) крупных шипов длиной 0,025—0,043 мм. По бокам расширенной части головного конца расположены также крупные шипы. Их число непостоянно (возможно, у фиксированных трематод они отламываются), но чаще всего отмечалось 12 пар шипиков длиной 0,026—0,043 мм. На вентральной и дорсальной сторонах тела, между большими шипами, хаотично расположены мелкие шипики. Позади «шейного» расширения шипики расположены густо, в шахматном порядке. Чем ближе к хвостовому концу тела, тем они реже.

Размеры ротовой присоски: длина 0,14 (0,084—0,23) мм, ширина 0,19 (0,19—0,21) мм. Префаринкс длиной 0,042 (0,021—0,063) мм, фаринкс 0,16 (0,10—0,17) мм. Длина пищевода 0,21 (0,10—0,21) мм. Кишечник bifurкует посередине промежутка между присосками на расстоянии 0,55 мм от каждой из них. Кишечные стволы тянутся до конца тела. Диаметр брюшной присоски 0,17 (0,10—0,19) мм.

Яичник расположен в 4 мм от головного и в 1,8 мм от хвостового концов тела. Форма яичника чаще округлая, иногда овальная; его длина 0,21 — (0,21—0,37) мм, ширина 0,31 (0,18—0,31) мм. Семеприемник крупнее яичника — 0,27 × 0,28 мм. Желточные фолликулы некрупные, тянутся латерально, в некоторых частях тела заполняют всю ее полость. По направлению к переднему концу тела желточники у одних особей тянутся до нижней границы метратерма, у других доходят только до ниж-

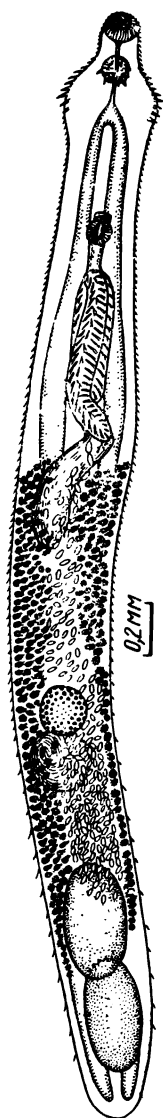


Рис. 24

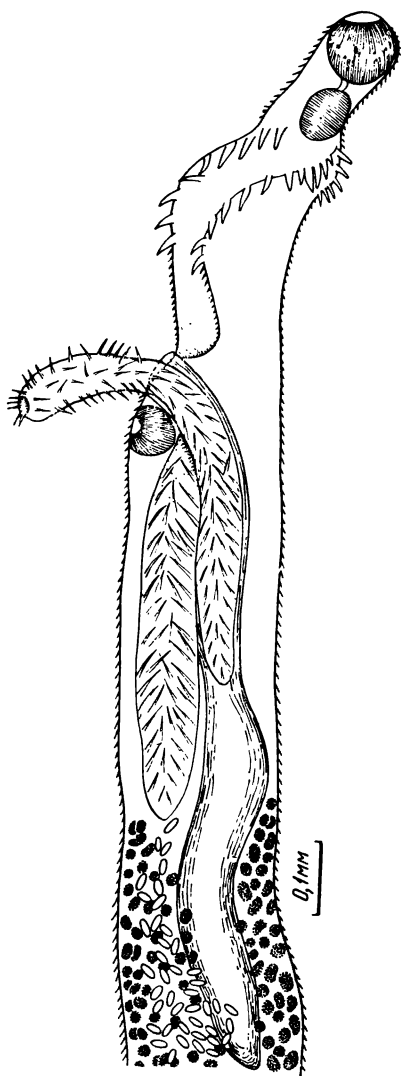


Рис. 25

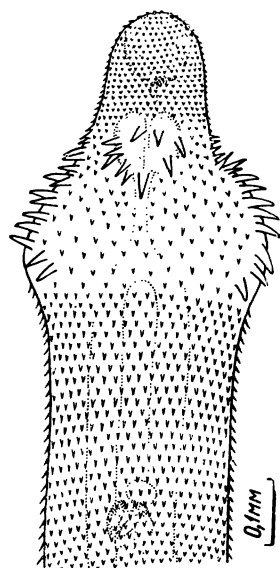


Рис. 26

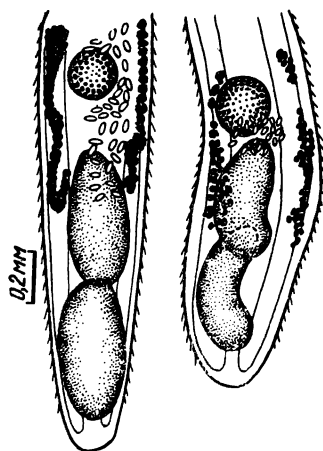


Рис. 27

Рис. 24. *Deropristis hispida* (Rudolphi, 1819) из *Acipenser stellatus* (P.) Азовского моря (по Скрыбиной, 1968). Марита

Рис. 25. *Deropristis hispida* (Rudolphi, 1819) (по Скрыбиной, 1968). Бурса цирруса

Рис. 26. *Deropristis hispida* (Rudolphi, 1819) (по Скрыбиной, 1968). Головной конец

Рис. 27. *Deropristis hispida* (Rudolphi, 1819) Вариации расположения яичника и формы семенников. Оригинал

него края семенного пузырька; к заднему концу тела они чаще простираются до конца переднего, реже до середины заднего семенника.

Матка в первой трети тела переходит в покрытый шипиками метратерм, в задней части тела она простирается до переднего семенника. Длина метратерма 0,84 (0,52—0,94) мм. Размеры яиц 0,043 × 0,021 мм.

Семенники крупные, овальные, расположены в конце тела один за другим, иногда несколько налегают друг на друга. Чаще семенники равны между собой, их длина 0,63 мм, ширина 0,29 мм; встречаются экземпляры трематод, у которых один из семенников незначительно крупнее другого (разница не превышает 0,10 мм). Задний семенник удален от хвостового конца тела на 0,33 мм. Длина семенного пузырька 0,63 (0,42—0,73) мм. Размеры бursы цирруса и полового синуса очень варьируют в зависимости от степени их сокращения. Длина бursы цирруса 1,1 (0,52—1,47) мм. Циррус покрыт шипиками. Отверстие полового синуса расположено непосредственно перед брюшной присоской. Длина полового синуса 0,30 (0,37—0,63) мм.

Биология и экология. Специфичный вид для осетровых рыб. Жизненный цикл вида не изучен. Инвазирует проходных осетровых в их морской период жизни. Мы рассматриваем этого гельминта как морскую форму, которая, однако, хорошо переносит перемещение осетровых во время их нагула в прибрежных опресненных частях моря.

По литературным и нашим данным, *D. hispida* чаще, чем у других видов азово-черноморских осетровых, встречается у севрюги (Власенко, 1931; Османов, 1940; Коваль, 1962; Скрыбина, 1968а; Солонченко, 1972).

По нашим данным, в устье Дуная 30 экз. севрюги из 47 вскрытых были заражены *D. hispida*, а в Азовском море — 100 экз. из 164 исследованных рыб. Интенсивность инвазии в обоих случаях была очень высокая — до 1000 экз. в одном хозяине.

Deropristis hispida паразитирует как у взрослых осетровых, так и у молоди (Коваль, 1962; Скрыбина, 1968а).

Гельминт встречался в нашем материале у взрослых осетровых с мая по октябрь (срок наблюдений). При этом в течение всего отмеченного периода встречались как имагинальные, так и личиночные стадии. Наибольшие показатели инвазии *D. hispida* наблюдались в мае, наименьшие — в сентябре.

Литература: Богату, Стенкулеску, Мунтяну, 1969; Власенко, 1931; Зернов, 1913; Каменев, Сахнина, 1956; Коваль, 1962; Комарова, 1964; Костюк, 1966; Маркевич, 1951; Маркевич, Коваль, Кулаковская, 1955; Османов, 1940; Скрыбина, 1968а; Солонченко, 1972; Чернышенко, 1955; Чулкова, 1939; Шульман, 1954а; Шульман (по Лутта), 1954а; Linton, 1940; Lühe, 1909; Rudolphi, 1819; Stossich, 1885; Westrumb, 1821.

Под *Cestrahelmins* Fischthal, 1957

Cestrahelmins rivularis Becker, 1971

Рис. 28

Хозяин: *Acipenser transmontanus*.

Локализация: кишечник.

Хорология: Северная Америка — р. Колумбия.

Описание (по Becker, 1971). Тело удлинненное, длиной 2,75—3,35 (2,99) мм, концы суживающиеся и округлые; максимальная ширина в середине тела, сразу позади брюшной присоски — 0,75—0,82 (0,79) мм. Все тело покрыто шипиками, за исключением дистальной части хвостового конца; шипики мелкие, расположены тесными поперечными рядами, одинаковыми по форме и расположению. Передняя часть тела 1,05—1,39 (1,25) мм, впереди не вздувается, остатки церкариевых глазных пятен не просматриваются; задняя часть — 1,37—1,83 (1,54) мм длиной. Рото-

вая присоска субтерминальная, без шипиков, размером $0,19-0,24$ ($0,21$) $\times$ $0,21-0,23$ ($0,22$) мм. Вентральная присоска преэкваториальная, сферическая, сравнительно маленькая, $0,20-0,22$ ($0,21$) $\times$ $0,21-0,23$ ($0,22$) мм. Соотношение ротовой и вентральной присосок $1:1,04$.

Префаринкс присутствует, составляет около половины длины пищевода, но это соотношение варьирует в зависимости от сокращения переднего конца. Фаринкс грушевидный, $0,15-0,17$ ($0,165$) $\times$ $0,12-0,17$ ($0,15$) мм. Пищевод тонкий, $0,44-0,61$ ($0,49$) мм длиной. Кишечное разветвление близ переднего края брюшной присоски. Кишечные отростки тонкие, незначительно шире, чем пищевод; простираются назад латерально, до уровня заднего семенника, заканчиваются на значительном расстоянии от заднего конца тела. Основной экскреторный пузырь мешковидный, позади семенников, с терминальной экскреторной порой. Длина пространства позади семенников $0,60-0,71$ ($0,64$) мм. Два семенника, почти овальные, равных размеров, расположены позади яичников наискосок в заднем теле; передний семенник левый, его размеры $0,20-0,31$ ($0,27$) $\times$ $0,24-0,29$ ($0,27$); задний семенник правый — $0,24-0,31$ ($0,27$) $\times$ $0,24-0,32$ ($0,27$). Циррусный мешок продолговатый, тыквообразный, его размеры $0,72-1,0$ ($0,91$) $\times$ $0,13-0,16$ ($0,15$); дистальный конец выходит из яичника; мешок поднимается по правой стороне, затем изгибается влево, вокруг переднего края брюшной присоски. В латеральном положении циррусный мешок идет антеродорсально, сгибается резко (45°) близ дорсальной поверхности на уровне слияния семенного пузырька



с простатической частью и продолжается антеровентрально до полового атриума. Циррусный мешок продолжает мускулистый, шиповатый циррус; продолговатая простатическая часть с диффузными железистыми клетками; мешковатый неразделенный семенной пузырек. Циррус соединяется с метратермом близ половой поры. Половая пора близ переднего края брюшной присоски, левосторонняя, окружена выступающим над поверхностью сфинктером. Половой атриум короткий.

Яичник один, почти овальный, $0,18-0,27$ ($0,23$) $\times$ $0,21-0,24$ ($0,22$), расположен справа от средней линии, перед семенниками; отделен от вентральной присоски диагонально пересекающим циррусным мешком, а от переднего семенника — дорсально расположенным семеприемником. Яйцевод короткий, слева от яичника. Железа Мелиса плохо очерчена. Семеприемник почти овальный, сравнительно большой, расположен дорсально и перекрывает яичник и передний семенник. Матка извилистая, с восходящими и нисходящими петлями, витки простираются от заднего края брюшной присоски почти до заднего конца тела. Если смотреть с латеральной стороны, то витки матки располагаются преимущественно вентрально, но занимают пространство позади заднего семенника. Метратерм трубчатый, мускулистый, отходит

Рис. 28. *Cestrahelminis rivularis* Becker, 1971 (по Becker, 1971). Марита

от вентральной присоски дорсально и назад, внутренность его покрыта мельчайшими шипиками. Яйца многочисленные, с крышечками, яйцевидные; $32, 21-41,5 (36,95) \times 15,29-24,39 (22,02)$. Желточники $0,53-0,66 (0,61)$ мм длиной ограничены латеральными полями, направлены кпереди от брюшной присоски, простираются до яичника; фолликулы компактные, 9—12 в поле, овальные, грушевидные или эллиптические. Левый и правый желточные протоки простираются от задних желточных полей близ уровня яичника.

Экология. Специфичный вид для осетровых рыб. Биологические особенности трематоды не изучены. Затруднительно характеризовать гельминт и в экологическом отношении. Зарегистрирован у проходного осетра во время нереста в реке. Возможно, вид занесен из моря и развивается в морской воде, тем более что близкие описываемому виду трематоды семейства *Deropristidae* относятся к морским формам.

Литература: Becker, 1971.

Под *Pristicola* Cable, 1952

Pristicola sturionis (Cobbold, 1858) Little, 1930

Рис. 29

Синонимы: *Distoma (Echinostoma) hispida* Cobbold, 1858; *Echinostoma hispida* Cobbold, 1864; *E. hispida* (Abildgaard) Beneden, 1871; *Dihemistephanus sturionis* Little, 1930.

Хозяева: *Acipenser sturio*, *Scaphirhynchus platorhynchus*.

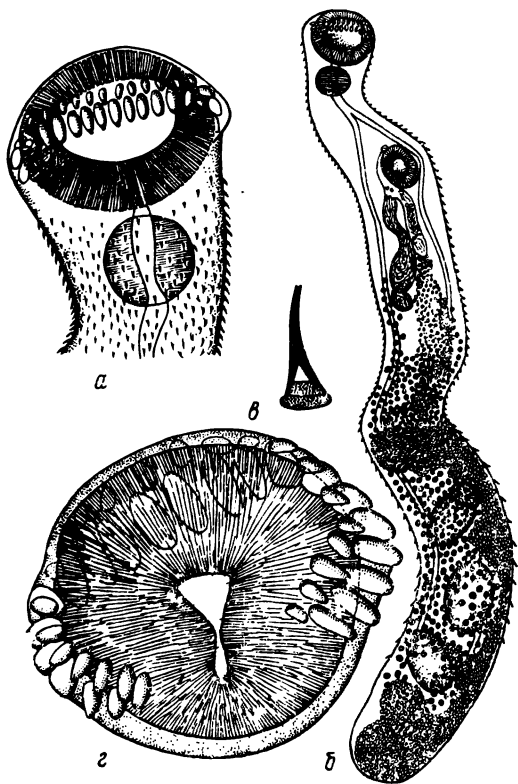
Локализация: кишечник.

Хорология: Европа — Атлантический океан (побережье Англии и Бельгии); Северная Америка — озера штата Индиана.

Таксономия и морфология. Впервые трематода была найдена и описана от балтийского осетра берегов Англии Коббольдом (Cobbold, 1859) под названием *Echinostoma hispida*. Много лет спустя Литтл (Little, 1930) обнаружил этого гельминта у того же хозяина и описал его под названием *Dihemistephanus sturionis* Little, 1930 и отнес к роду *Dihemistephanus* Looss, 1901. Кэбл (Cable, 1952) выводит *D. sturionis* из рода *Dihemistephanus* и обосновывает для него род *Pristicola* Cable, 1952, включив его, наряду с другими близкими родами, в обоснованное им с Хуннином подсемейство *Deropristinae* Cable et Hunninen, 1942. Позже К. И. Скрябин (1958) подсемейство *Deropristinae* возвел в ранг семейства *Deropristidae* Skrijabin, 1958.

Рис. 29. *Pristicola sturionis* (Little, 1930) (по Little, 1930)

а — головной конец; б — марита; в — кутикулярный шипик; г — головной конец апикально



Предложение С. С. Шульмана (1954а) о необходимости восстановить приоритет Коббольда мы считаем обоснованным, так как этот ученый, без сомнения, автор указанного вида.

О п и с а н и е (по Little, 1930). Длина тела достигает 3,5—6,2 мм, при максимальной ширине 0,49—0,69 мм. Тело длинное и узкое. Ширина тела постепенно увеличивается по направлению к заднему концу, который тупо закруглен. Вокруг ротовой присоски имеются 42—44 шипа. 42 или 44 шипа расположены в два прерванных ряда из 21 шипа (или 23 впереди и 21 позади). Эти шипы плоские, имеют форму миндалин; передние шипы составляют приблизительно половину длины задних шипов. У экземпляров длиной 6,2 мм дорсальные передние шипы достигают 0,040 мм длины и 0,22 мм ширины. Латеральные шипы $0,030-0,034 \times 0,015-0,017$ мм, вентральные $0,047-0,057 \times 0,025-0,026$ мм. Самый вентральный шип достигает 0,040 мм длины и 0,021 мм ширины. Длина шипов переднего ряда равна примерно их двойной ширине. Шипы заднего ряда чередуются с шипами переднего ряда; шипы, лежащие дорсально, имеют размер $0,083 \times 0,032-0,036$ мм, лежащие латерально — $0,051-0,083 \times 0,030-0,032$, лежащие вентрально — $0,053-0,057 \times 0,026$ мм. самый вентральный шип имеет размер $0,043 \times 0,025$ мм; передний и задний ряды ротовых шипов прерываются вентральным пространством.

Ротовая присоска имеет поперечно-овальный или круглый контур; у экземпляров, достигших 6,2 и 3,8 мм длины, она имеет размер соответственно $0,40 \times 0,50$ и $0,35 \times 0,35$ мм. Ротовая присоска расположена субвентрально. Многочисленные согнутые кзади когтеобразные шипики покрывают поверхность тела. Они появляются вначале на коротком расстоянии позади ротовой присоски и имеют характер небольших тонких шипиков, по мере же приближения к середине длины тела становятся крепче и появляются в большом количестве. В дальнейшем их становится меньше и, наконец, они исчезают в области от уровня заднего семенника до заднего конца тела.

Брюшная присоска расположена на уровне передней $\frac{1}{3}$ или $\frac{1}{6}$ части длины тела; она имеет круглый контур и у экземпляров в 6,2 и 3,8 мм длиной достигает $0,28 \times 0,29$ и $0,28 \times 0,28$ мм.

Пигментные глазки у этого вида отсутствуют. Общее половое отверстие расположено на вентральной поверхности тела, непосредственно впереди переднего края брюшной присоски.

От ротового отверстия отходит короткий префаринкс 0,072 мм длиной у экземпляра в 4—5 мм; за ним следует мощный мускулистый фаринкс овальной или круглой формы, $0,168 \times 0,11-0,15$ мм. Короткий пищевод достигает 0,096 мм длины у экземпляра длиной 4—5 мм. Бифуркация пищевода паходится на половинном расстоянии между задним краем ротовой присоски и передним краем брюшной присоски. Кишечные стволы доходят до заднего конца тела. Размер просвета кишечных стволов колеблется в пределах 0,10—0,18 мм в дорсальновентральном направлении и 0,04—0,12 мм в латеральном.

Экскреторный пузырь имеет форму Y. Два длинных латеральных ствола, вначале узкие, начинаются с каждой стороны тела от уровня фаринкса. Пройдя пищевод, они следуют по вентральной стороне очень извилистым путем вдоль наружной, а затем внутренней стороны каждого кишечного ствола и доходят до заднего конца тела, входя в короткий непарный участок экскреторного пузыря, достигающий 0,20 мм длины.

Два семенника овальной и ромбической формы расположены медианно, в задней $\frac{1}{4}-\frac{1}{3}$ части длины тела, один позади другого; они разделены друг от друга узким пространством, которое совершенно исчезает при сокращении тела; в таком случае края обоих семенников сближаются и перекрывают друг друга. У экземпляра, достигающего 4—5 мм длины, задний край второго семенника находится на расстоянии 0,56 мм от заднего конца тела. У экземпляра указанного размера оба семенника почти

одинаковой величины: передний семенник достигает $0,272 \times 0,25 \times 0,37$ мм, а задний семенник $0,256 \times 0,27 \times 0,39$ мм. Vasa efferentia представляют собой два длинных протока одного диаметра; правый занимает примерно $\frac{3}{8}$, левый $\frac{1}{3}$ длины тела. Они отходят от переднего медианного конца соответственных семенников. Семенной пузырек представляет собой большой, овальной формы орган, который у экземпляра длиной 4—5 мм достигает $0,536 \times 0,26—0,30$ мм. Он разделен на две части неодинакового размера посредством перепопчатой перегородки, в которой есть центральное круглое отверстие 0,04 мм в диаметре; передняя часть семенного пузырька примерно в два раза длиннее задней; обе части заполнены спермой и окружены широкими полосами продольных мускульных волокон. Впереди семенной пузырек переходит в циррус. Длина цирруса до его соприкосновения с метратермом достигает 0,504 мм (у экземпляра 4—5 мм длиной). Характер его соединения для образования общего полового протока заставляет предполагать, что циррус неспособен к выпячиванию. Просвет цирруса круглый; его диаметр достигает 0,045 мм у основания и 0,010 мм в дистальной части. В начальной части полость цирруса заполнена чешуйчатыми клетками, а позднее они заменяются многочисленными направленными кпереди крепкими шипиками, достигающими 0,053 мм длины. Внешний и внутренний пояс продольных мышц окружает циррус на всем его протяжении.

Яичник имеет сферическую или овальную форму и достигает у экземпляра длиной 4—5 мм $0,12 \times 0,11 \times 0,18$ мм. Другими словами, яичник немного меньше половины размера семенников. Он расположен впереди переднего семенника, прилегает к внутренней стороне левого кишечного ствола и к левой стороне семеприемника. Яйцевод круглый в поперечном сечении, достигает 0,017 мм в диаметре у места отхождения от яичника. Он проходит короткое расстояние вперед, затем поворачивает назад, проходит над семеприемником, снова поворачивает и проходит вперед расстояние, равное 0,112 мм. Прежде чем яйцевод присоединится к оотипу, он принимает непарный желточный проток от желточного резервуара, расположенного по его левую сторону. Оотип 0,05 мм длиной с максимальным диаметром, равным 0,03 мм. Он выстлан железистой тканью. Многочисленные крупные клетки с крупными ядрами беспорядочно располагаются вокруг оотипа, заменяя, вероятно, тельце Мелиса. Ооотип переходит в объемистую матку, заполненную яйцами, Матка доходит до самого заднего конца тела, занимая значительное пространство. Восходящий ствол матки подходит к семенному пузырьку, имея вид довольно прямого протока. Здесь просвет матки внезапно уменьшается, доходит до 0,902 мм, что указывает на переход ее в метратерм. Последний достигает 0,56 мм длины. Метратерм соединяется с циррусом в общий половой проток на уровне заднего края брюшной присоски. Метратерм проходит параллельно циррусу вдоль его левой стороны. Просвет метратерма, вначале круглый и небольшой, принимает в дальнейшем несколько овальную форму с диаметром, равным $0,09 \times 0,12$ мм. Он покрыт многочисленными, направленными кпереди, заостренными шипиками и находящимися между ними ресничками; максимальная длина шипиков 0,05 мм. Половой атриум 0,192 мм длиной у экземпляра длиной 4—5 мм. Его просвет имеет поперечно-овальное сечение и достигает $0,11—0,26$ мм. Он расположен непосредственно над медианной продольной осью брюшной присоски и открывается наружу впереди переднего края брюшной присоски. Семеприемник имеет длину 0,256 мм у экземпляра длиной 4—5 мм; он занимает медианное положение в промежутке между передним семенником и яичником, прилегая к правому и заднему краю последнего. Семеприемник имеет овальную форму и достигает размеров $0,13 \times 0,23$ мм. Он наполнен спермой, соединяется с лауреровым каналом. Отверстие лаурерова канала находится на дорсальной медианной поверхности тела, почти на одном уровне с задней границей семеприемника. Лауреров канал, достигающий

0,019 мм в диаметре, выслан толстой кутикулой. Он соединяется с семяприемником в левой части передней половины последнего.

Желточники состоят из многочисленных фолликулов.

Вначале они появляются с правой стороны семенного пузырька, на уровне его середины; фолликулы левой стороны начинаются недалеко от заднего уровня семенного пузырька. Постепенно желточные фолликулы каждой стороны увеличиваются в количестве, направляются в заднюю половину тела. На расстоянии 0,16 мм позади заднего края семенного пузырька правые и левые желточные фолликулы сливаются на медианной линии.

Оканчиваются желточники несколько позади заднего семенника, оставляя свободным самый задний участок тела. Желточный резервуар 0,080 мм длиной; располагается слева от яйцевода, прилегая непосредственно к внутренней стороне левого кишечного ствола. Непарный желточный проток возникает с дорсальной стороны желточного резервуара и соединяется с яйцеводом.

Зрелые яйца овальной формы, достигают 0,043—0,049 мм длины и 0,034—0,043 мм ширины; их ярко-желтая оболочка достигает 0,007—0,008 мм толщины.

Экология. Специфичный вид осетровых рыб. Жизненный цикл не изучен. Экологическую характеристику данному паразиту дать затруднительно, так как этот гельминт паразитирует у пресноводных осетровых — лопатоносов — и проходных — атлантического осетра в его морской период жизни. По-видимому, эвригалинная форма.

Литература: Скрябин, 1958; Шульман, 1954а; Beneden, 1871; Cable, 1952; Cobbold, 1858; Little, 1930; Yamaguti, 1961.

Род *Skrjabinopsolus* Ivanov, 1934

У осетровых паразитирует два вида указанного рода: *Skrjabinopsolus manteri* (Cable, 1952) и *S. semiarmatus* (Molin, 1858).

Определительная таблица видов рода *Skrjabinopsolus* Ivanov, 1934

- | | |
|-------|---|
| 1 (2) | Длина тела достигает 12 мм; семенники расположены далеко друг от друга . . . |
| | <i>S. manteri</i> (Cable, 1952) |
| 2 (1) | Длина тела не превышает 5,5 мм; семенники расположены непосредственно один за другим или на незначительном расстоянии один от другого |
| | <i>S. semiarmatus</i> (Molin, 1858) |

Skrjabinopsolus semiarmatus (Molin, 1858) Ivanov, 1934

Рис. 30

Синонимы: *Distomum semiarmatum* Molin, 1858; *Skrjabinopsolus skrjabini* Osmanov, 1940; *S. acipenseris* Ivanov, 1934; *S. minor* Bychowskaja, Mikailov, 1969.

Хозяева. *Huso huso*, *Acipenser nudiiventris*, *A. ruthenus*, *A. güldenstädti*, *A. naccari*, *A. sturio*, *A. stellatus*.

Локализация: пищевод, желудок, кишечник.

Хорология: Европа — бассейны Адриатического, Черного, Каспийского морей.

Таксономия и морфология. В 1858 г. Молин (Molin) обнаружил у адриатического осетра трематоду и описал ее под названием *Distomum semiarmatum*. А. С. Иванов, И. И. Мурыгин (1937), дифференцируя *S. acipenserina* от *D. semiarmatus*, признают сходство этих видов и считают вид Молина принадлежащим к роду *Skrjabinopsolus*.

В 1940 г. С. О. Османов описывает от осетровых Черного моря трематоду этого рода — *S. skrjabini* Osmanov, 1940. На основе большого фактического материала по видам этого рода из Черного и Каспийского

бассейнов С. С. Шульман (1954а) и Б. Е. Быховский, М. Н. Дубинина (1954) доказывают идентичность всех трех видов рода *Skrjabinopsolus*; их исследования показали, что дифференциация видов была основана на признаках, которые значительно варьируют (см. рис. 30)

Описанный И. Е. Быховской-Павловской и Т. К. Михайловым (1969) вид *S. minor* от северюги Каспия авторы дифференцируют на основании различия в размерах длины префаринкса и пищевода, которые являются самыми неустойчивыми в изучаемой группе трематод. В имеющемся в нашей коллекции материале по *S. semiarmatus* от осетровых Каспия встречаются особи из одной популяции этих гельминтов с предглоткой и пищеводом разной длины. У некоторых экземпляров, при определенной степени сокращения, эти органы не просматриваются вообще. Это обстоятельство и послужило поводом для описания вида *S. minor*, который является, несомненно, синонимом *S. semiarmatus*.

Предложение Быховской-Павловской и Михайлова (1969) о восстановлении у трематод видового названия, данного Молином (Molin, 1858), — *S. semiarmatus* — мы считаем правильным.

О п и с а н и е (по Быховскому, Дубининой, 1954). Длина половозрелых червей достигает 1,5—5,5 мм, при наибольшей ширине 0,3—0,7 мм (в области расположения половых желез). Кутикула покрыта острыми шипиками, количество и размеры которых убывают по направлению к заднему концу тела. Ротовая присоска, как правило, крупнее брюшной. Длина ротовой присоски 0,15—0,26 мм, брюшной 0,11—0,20 мм. Предглотка молодых червей развита слабо, у крупных половозрелых экземпляров достигает 0,08—0,15 мм длины. Диаметр глотки 0,10—0,17 мм. Длина пищевода 0,10—0,15 мм. При сокращении червя предглотка и пищевод могут сильно сокращаться.

Ветви кишечника достигают заднего конца тела. Половая пора открывается впереди брюшной присоски; последняя расположена кзади на значительном расстоянии от развилки кишечника. Овальные семенники находятся в задней части тела, один позади другого. Сумка цирруса длинная и содержит внутренний двураздельный семенной пузырек. Циррус булавовидный, вооружен мощными шипами. Овальный или круглый яичник лежит впереди семенников, отделяясь от них петлями матки. Простые желточные фолликулы располагаются по бокам тела в границах от заднего края сумки цирруса до переднего или заднего семенника. Задняя граница протяженности матки варьирует: у менее развитых экземпляров она доходит до переднего семенника, а у более развитых — до заднего конца тела. Концевой отдел матки открывается в обособленный метратерм с мощно развитыми мышечными стенками и с густо расположенными шипиками в просвете.

Яйца овальные, 0,048—0,060 мм длиной, 0,021—0,025 мм шириной.

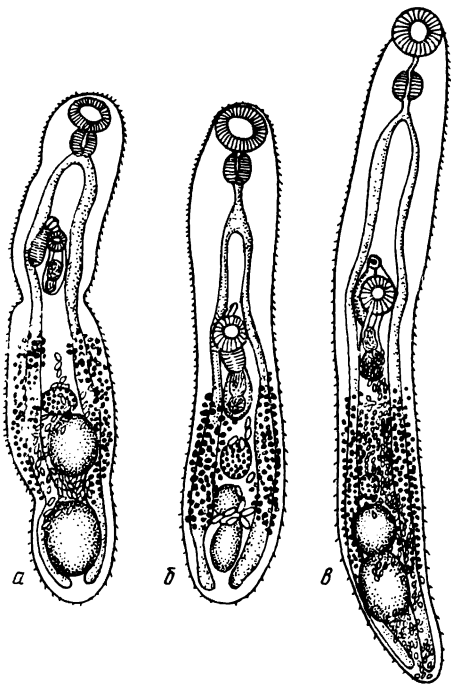


Рис. 30. *Skrjabinopsolus semiarmatus* (Molin, 1858) (по Быховскому, Дубининой, 1954). Изменчивость морфологических признаков у взрослых форм

Экология. Специфичный вид осетровых рыб. Жизненный цикл не изучен.

S. semiarmatus инвазирует проходных осетровых в их морской период жизни, а также пресноводную стерлядь в нижнем течении крупных рек, откуда она заходит иногда в море. Мы склонны характеризовать этого гельминта как морскую форму.

В Черном и Каспийском морях указанная трематода встречается у осетровых во всех исследованных районах. В некоторые годы наблюдаются довольно высокие показатели инвазии этим гельминтом (Марков, Решетникова, Трусов, 1965; Саидов, Атаев, Ломакин, 1970). *S. semiarmatus* паразитирует как у взрослых, так и молодых осетровых (Догель, Быховский, 1939; Коваль, 1962; Нечаева, 1964; Саидов, Атаев, Ломакин, 1970). Наши исследования в Каспийском и Черном морях также свидетельствуют об аналогичных выводах.

Сезонные изменения инвазии *S. semiarmatus* изучены слабо. Имеются сведения о том, что зараженность рыб этим гельминтом снижается с апреля по сентябрь (Марков, Трусов, Решетникова, 1965; Саидов, Атаев, Ломакин, 1970).

Литература: Агапова, 1966; Богату, Стенкулеску, Мунтяну, 1969; Богданова, Никольская, 1965; Быховская-Павловская, Михайлов, 1969; Быховский, Дубинина, 1964; Догель, Быховский, 1939; Дубинина, 1952; Иванов, Мурыгин, 1937; Коваль, 1962; Комарова, 1964; Костюк, 1966; Красильникова, 1966; Кулаковская, 1955; Маргаритов, 1959; Маркевич, 1951; Маркевич, Коваль, Кулаковская, 1955; Марков, Иванов, 1967; Марков, Решетникова, Трусов, 1965; Марков, Трусов, Решетникова, 1963а, б, 1964; Михайлов, 1959, 1963; Нечаева, 1953, 1964; Никольская, 1940 (по Шульману, 1954а); Османов, 1940; Решетникова, 1955, 1963; Русев, 1963а; Саидов, 1956а; Саидов, Азизова, Околот, 1963; Саидов, Атаев, Ломакин, 1970; Скрябин, 1958; Солонченко, 1972; Чулкова, 1939; Шумило, 1958а, б; Шульман, 1954а; Canković, Kiškarolj, Ramadanović, 1968; Mokhayer, 1973; Molin, 1858; Radulesky, 1953; Rukovina, 1965.

Skrjabinopsolus manteri (Cable, 1952) Cable, 1955

Рис. 31

Синоним: *Pristotrema manteri* Cable, 1952.

Хозяева: *Acipenser fulvescens*, *Scaphirhynchus platyrhynchus*.

Локализация: спиральный клапан кишечника.

Хорология: Северная Америка — бассейн р. Миссисипи.

Таксономия и морфология. Кэбл (Cable, 1952) описал новый род с единственным видом *Pristotrema manteri* Cable, 1952, включив его, наряду с другими родами, в обоснованное им с Хуннином подсемейство *Deropristinae* Cable et Hunninen, 1942. В 1955 г. автор признает идентичность родов *Pristotrema* и *Skrjabinopsolus* Ivanov, 1934 и указанный вид стал именоваться *Skrjabinopsolus manteri* (Cable, 1952). К. И. Скрябин (1958) включает род *Skrjabinopsolus* в обоснованное им семейство *Deropristidae* Skrjabin, 1958.

До сих пор лучшее описание морфологии *S. manteri* принадлежит Кэблу (1952).

Описание (по Cable, 1952). Длина тела 3,44—12,38 мм, при максимальной ширине 0,6—1,95 мм. Тело покрыто шипиками; наиболее крупные из них располагаются в передней части тела; в последующих рядах они становятся постепенно более мелкими и уменьшаются в количестве и размере к заднему концу тела. Брюшная присоска шаровидная или слегка овальная, 0,165—0,393 мм в диаметре. Префаринкс короче фаринкса, около 1,135 мм длиной; фаринкс имеет длину, равную 0,158—0,304 мм, при ширине 0,104—0,225 мм. Пищевод у умеренно вытянутых экземпляров достигает длины фаринкса. Половой атриум чрезвычайно короткий, не заходит кзади за брюшную присоску. Половая бурса

Рис. 31. *Skrjabinopsolus manteri* (Cable, 1952)
(по Cable, 1952)

а — марита; б — концевые элементы половой системы; в — женский половой аппарат; г — часть вывернутого цирруса; д — часть кутикулы с шипиками

0,470—1,14 мм длиной и 0,174—0,450 мм максимальной ширины на уровне семенного пузырька. Передняя часть семенного пузырька обычно крупнее задней. Яичник овальный или грушевидный, его размеры $0,276 \times 0,242$ — $0,662 \times 0,524$. Яйцевод отходит от яичника с правой стороны его дорсальной поверхности; он тянется к левому краю яичника, где в него открываются лауреров канал и семеприемник, расположенный как раз позади яичника. Лауреров канал открывается дорсально и слева, на уровне кишечного ствола соответственной стороны. Яйцевод затем поворачивает вперед, принимает желточный проток примерно у переднего края яичника. Тельце Мелиса слабо развито и мало заметно. От оотипа матка резко загибается и тянется назад, заполняя пространство между семенниками, накрывая задний семенник, или даже заходит в самую заднюю область тела; затем матка поворачивает и, образуя извилины, направляется вперед, переходя в метратерм, 0,186—0,590 мм длиной. Семенники овальные, почковидные, эллиптические или грушевидные в зависимости от состояния сокращения тела. Передний семенник достигает $0,47 \times 0,317$ — $1,52 \times 0,894$; размеры заднего семенника варьируют в пределах $0,586 \times 0,3$ — $2,14 \times 1,2$ мм. Яйца 0,043—0,052 мм длиной и 0,022—0,026 мм шириной. Экскреторный пузырь едва достигает заднего семенника, имеет заметные радиальные мускульные волокна; пламенеvidные клетки многочисленны, но формула их остается неопределенной.

Экология. Специфичный вид осетровых рыб. Вероятно, в отличие от *S. semiarmatus*, *S. manteri*, пресноводный гельминт, судя по тому, что инвазирует жилие формы североамериканских осетровых.

Литература: Скрыбин, 1958; Шульман, 1954а; Cable, 1950, 1952, 1955; Hofmann, 1967.

СЕМЕЙСТВО ORIENTOCREADIIDAE SKRJABIN ET KOVAL, 1960

Род *Orientocreadium* Tubangui, 1931

Orientocreadium siluri (Bychowsky et Dubinina, 1954) Jamaguti, 1958

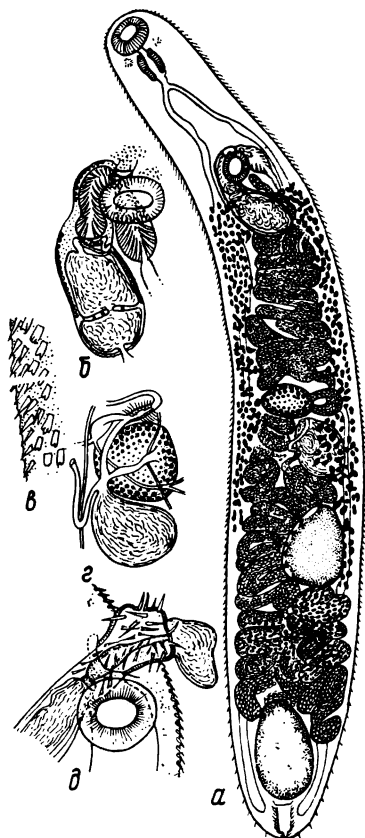
Хозяева: *Acipenser nudiventris*, *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*.

Локализация: кишечник.

Хорология: Азия — Аральское море, реки Амударья и Вахш.

Гельминт паразитирует главным образом у сомовых (*Siluridae*). У осетровых встречается довольно редко.

Литература: Догель, Быховский, 1934, 1939; Джалилов, 1966а; Османов, 1952, 1960, 1962а.



СЕМЕЙСТВО *OPESCOELIDAE* OSAKI, 1925

Род *Nicolla* Wisniewski, 1933

Nicolla skrjabini (Iwanitzky, 1928) Slusarski, 1972

Синоним: *Crowcrocaecum skrjabini* (Iwanitzky, 1928).

Хозяин: *Acipenser ruthenus*.

Локализация: кишечник.

Хорология: Европа — Днепр.

Облигатный паразит карповых рыб (*Cyprinidae*) и некоторых представителей хищных рыб. Для осетровых случайный гельминт.

Литература: Коваль, 1959а.

ПОДОТРЯД *HEMIURATA* (MARKEVITSCH, 1951)

СЕМЕЙСТВО *ISOPARORCHIDAE* ROCHE, 1925

Род *Isoparorchis* Southwell, 1913

Isoparorchis trisimilitubis Southwell, 1913, larva

Синоним: *Isoparorchis hypselobagri* (Billet, 1898).

Хозяин: *Huso dauricus*.

Локализация: полость тела.

Хорология: Азия — р. Амур.

Половозрелые формы паразитируют в плавательном пузыре широкого круга хозяев Амурского бассейна. Личинки этого вида встречаются в разных органах амурских рыб. У осетровых встречаются крайне редко.

Литература: Ахмеров, 1941, 1961; Шульман, 1954а.

СЕМЕЙСТВО *DINURIDAE* SKRJABIN ET GUSCHANSKAJA, 1954

Род *Tubulovesicula* Yamaguti, 1934

Tubulovesicula lindbergi (Layman, 1930) Yamaguti, 1954

Хозяин: *Huso dauricus*, *Acipenser transmontanus*.

Локализация: кишечник.

Хорология: Азия — р. Амур; Северная Америка — р. Колумбия.

Паразит морских рыб разных систематических групп бассейнов Тихого и Атлантического океанов. Осетровые в редких случаях инвазируются им во время нагула в море. Американский ученый Бекер (Becker, 1970) предполагает, что осетровые заражаются этим гельминтом при поедании трупов лососевых, погибших после нереста.

Литература: Ахмеров, 1941, 1961; Шульман, 1954а; Becker, 1970.

Tubulovesicula pinguis (Linton, 1940) Manter, 1947, larva

Хозяин: *Acipenser stellatus*.

Локализация: ротовая полость.

Хорология: Европа — Черное море.

Паразитирует в личиночной форме у широкого круга морских рыб. Для осетровых является случайным паразитом.

Литература: Зернов, 1913.

Род *Brachyphallus* Odhner, 1905

Brachyphallus crenatus (Rudolphi, 1802) Odhner, 1905

Х о з я и н: *Acipenser sturio*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник, пищевод, желудок.

Х о р о л о г и я: Европа — Северное, Средиземное и Балтийское моря.

Широко распространенный паразит широкого круга морских рыб. Для осетровых случайный гельминт.

Л и т е р а т у р а: Шульман, 1954а; Lühe, 1909.

Brachyphallus musculus (Looss, 1907) Skrjabin et Guschanskaja, 1955

Х о з я е в а: *Acipenser güldenstädti*, *A. sturio*.

Л о к а л и з а ц и я: желудок, кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — Черное море, Волга.

Паразитирует у широкого круга морских рыб. Зараженность осетровых этим гельминтом носит случайный характер.

Л и т е р а т у р а: Дубинин, 1952; Чулкова, 1939; Looss, 1907.

СЕМЕЙСТВО *HALIPEGIDAE* РОСНЕ, 1925

Род *Derogenes* Lühe, 1900

Derogenes varicus (Müller, 1784) Looss, 1901

Х о з я е в а: *Huso dauricus*, *Acipenser sturio*.

Л о к а л и з а ц и я: пищевод, желудок, кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — Атлантический океан, Северное море; Азия — р. Амур.

Морской паразит, инвазирует широкий круг хозяев самых разных систематических групп (*Clupeidae*, *Salmonidae*, *Gadidae* и др.). Амурские осетровые заносят гельминт в реку из дальневосточных морей. Атлантический осетр заражается *D. varicus* во время нагула в океане.

Л и т е р а т у р а: Ахмеров, 1961; Шульман, 1954а; Creplin, 1829; Lühe, 1909; Odhner, 1905.

СЕМЕЙСТВО *MONORCHIDAE* ODHNER, 1911

Род *Asymphyiodora* Looss, 1899

Asymphyiodora kubanicum Issaitschikoff, 1923

Х о з я и н: *Acipenser nudiventris*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Азия — Аральское море.

Облигатный паразит карповых рыб понто-арало-каспийского региона. Единичные находки этого гельминта зарегистрированы у шипа Аральского моря.

Л и т е р а т у р а: Догель, Быховский, 1934; Османов, 1962.

Род *Galactosomum* Looss, 1899

Galactosomum lacteum (Jögerskiöld, 1896) Looss, 1899, larva

Х о з я е в а: *Acipenser sturio*, *A. güldenstädti*.

Л о к а л и з а ц и я: мышцы.

Х о р о л о г и я: Европа — Черное море, Волга.

Личинки этого гельминта паразитируют у широкого круга морских рыб (*Glupeidae*, *Blennidae*, *Cottidae* и др.). У осетровых встречаются редко.

Л и т е р а т у р а: Дубинин, 1952; Чулкова, 1939.

ПОДОТРЯД *AZYGIATA* LA RUE, 1957

СЕМЕЙСТВО *AZYGIIDAE* ODHNER, 1911

Род *Azygia* Looss, 1899

Azygia lucii (Müller, 1776) Lühe, 1909

Х о з я е в а: *Huso dauricus*, *A. baeri*.

Л о к а л и з а ц и я: пищевод.

Х о р о л о г и я: Азия — реки Амур, Томь.

Палеарктический вид, облигатен для щуки (*Esocidae*). Осетровые являются для азии факультативными хозяевами.

Л и т е р а т у р а: Ахмеров, 1941, 1961; Шульман, 1954а; Щипачев, 1914.

[*Azygia robusta* Odnher, 1911

Х о з я и н: *Acipenser baeri*, *Huso dauricus*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Азия — реки Колыма, Амур.

Циркумполярный вид, типичный представитель пресноводных лососевых (*Stenodus*, *Salmo*) и щуковых (*Esox*). Для осетровых случайный паразит.

Л и т е р а т у р а: Скрыбина, 1973; Стрелков, Шульман, 1971.

ПОДОТРЯД *STRIGEATA* LA RUE, 1926

СЕМЕЙСТВО *DIPLOSTOMATIDAE* (POIRIER, 1888)

Род *Diplostomum* Nordmann, 1832

Из-за несовершенной методики фиксирования и неразработанной для метациркуляриев рода *Diplostomum* таксономической значимости отдельных признаков долгое время была затруднена дифференциация видов этого рода. Работы А. А. Шигина (1965, 1966) внесли ясность во многие вопросы морфологии, биологии, систематики изучения гельминтов рода *Diplostomum*. Автор показал, что, в частности, *D. spathaceum*, зарегистрированный в свое время ихтиогельминтологами у более чем 125 видов рыб, вид сборный. Представитель рода *Diplostomum*, встречающийся у осетровых, требует детального изучения под углом зрения новых научных достижений. Пока мы сохраняем для этих паразитов название *D. spathaceum*.

Diplostomum spathaceum (Rudolphi, 1819) Braun, 1893 metc.

Х о з я е в а: *Acipenser nudiventris*, *A. güldenstädti*, *A. baeri*, *A. stellatus*, *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*, *Huso huso* × *A. ruthenus*.

Л о к а л и з а ц и я: хрусталик глаза.

Х о р о л о г и я: Европа — бассейны Черного, Азовского, Каспийского морей, Нарвский рыбзавод, прудовые хозяйства Ростовской обл.; Азия — бассейн Аральского моря; реки Иртыш, Или, озера Балхаш, Зайсан.

Метацеркарий паразитирует у широкого круга рыб. Осетровые довольно часто регистрируются в роли хозяев этих гельминтов.

Л и т е р а т у р а: Агапова, 1966; Гвоздев, 1953а; Гвоздев, Агапова, 1960; Дергалева, 1970; Доброхотова, 1960; Догель, Быховский, 1934; Догель, Смирнова, Розниченко, 1945; Лутта, 1941а; Османов, 1952, 1962б, 1965а, 1971; Петрушевский, Мосевич, Щупаков, 1948; Саидов, 1956а; Саидов, Азизова, Околот, 1963; Саидов, Атаев, Ломакин, 1970; Семенова-Миндель, 1965; Скрыбина, 1968а; Смирнова, Мищенко, 1966.

Род *Bolbophorus* Dubois, 1935

Bolbophorus confusus (Krause, 1814) Dubois, 1935 metc.

Х о з я и н: *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*.

Л о к а л и з а ц и я: мускулатура.

Х о р о л о г и я: Азия — р. Амударья.

Личиночная форма этого гельминта паразитирует главным образом у карповых рыб (*Cyprinidae*). У осетровых встречается чрезвычайно редко.

Л и т е р а т у р а: Османов, 1952, 1965а.

Diplostomum sp., Bangham, 1955 metc.

Х о з я и н: *Acipenser fulvescens*.

Л о к а л и з а ц и я: хрусталик глаза.

Х о р о л о г и я: Северная Америка — оз. Гурон.

Л и т е р а т у р а: Bangham, 1955.

Род *Posthodiplostomum* Dubois, 1936

Posthodiplostomum cuticola (Nordmann, 1832) Dubois, 1936 metc.

Х о з я е в а: *Acipenser nudiventris*, *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*.

Л о к а л и з а ц и я: кожа, плавники, жабры.

Х о р о л о г и я: Азия — Аральское море, р. Амударья.

Личинки этого гельминта паразитируют главным образом у карповых рыб (*Cyprinidae*). В единичных случаях встречаются у осетровых.

Л и т е р а т у р а: Догель, Быховский, 1934; Лутта, 1941; Османов, 1952, 1960, 1965а.

Род *Tylodelphys* Diesing, 1850

Tylodelphys clavata (Nordmann, 1832) Diesing, 1850 metc.

Х о з я е в а: *Acipenser güldenstädti*, *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*.

Л о к а л и з а ц и я: хрусталик глаза

Х о р о л о г и я: Европа — Каспийское море; Азия — р. Амударья.

Широко распространенный паразит, в личиничной форме инвазирует представителей различных групп рыб, главным образом карповых (*Cyprinidae*). У осетровых встречается редко.

Л и т е р а т у р а: Саидов, Атаев, Ломакин, 1970; Османов, 1952, 1965а.

Род *Paracoenogonimus* Katsurada, 1914

Paracoenogonimus ovatus, Katsurada, 1914 metc.

Х о з я и н: *Acipenser ruthenus*.

Л о к а л и з а ц и я: жабры.

Х о р о л о г и я: Европа — бассейн Волги (Горьковское водохранилище).

Метацеркарии этого вида инвазируют рыб многих систематических групп, обитающих главным образом в водоемах Европы. У осетровых рыб встречается редко.

Л и т е р а т у р а: Барышева, 1960; Судариков, 1961.

Echinostomatidae gen. sp., larva Osmanov, 1962

Х о з я и н: *Acipenser nudiventris*.

Л о к а л и з а ц и я: не указана.

Х о р о л о г и я: Азия — Аральское море.

Л и т е р а т у р а: Османов, 1962.

КЛАСС *NEMATODA* RUDOLPHI, 1809

У осетровых мира зарегистрировано 30 видов гельминтов класса нематод (с личиночными формами), принадлежащих к 18 родам, 11 семействам, 6 подотрядам.

О Т Р Я Д *SPIRURIDA* CHITWOOD, 1933

ПОДОТРЯД *ASCARIDATA* SKRJABIN, 1917

СЕМЕЙСТВО *ANISAKIDAE* SKRJABIN ET KAROCHIN, 1945

Род *Contracaecum* Railliet et Henry, 1912

У осетровых паразитируют три вида нематод рода *Contracaecum*: *C. aduncum* (Rudolphi, 1802), *C. bidentatum* (Linstow, 1899), *C. clavatum* (Rudolphi, 1809).

Определительная таблица
видов рода *Contracaecum* Railliet et Henry, 1912,
паразитирующих у осетровых рыб

- | | | |
|-------|--|--------------------------------------|
| 1 (4) | Промежуточные губы с притупленной вершиной. | |
| 2 (3) | Постанальных сосочков четыре пары | <i>C. aduncum</i> (Rudolphi, 1802) |
| 3 (2) | Постанальных сосочков восемь пар | <i>C. bidentatum</i> (Linstow, 1899) |
| 4 (1) | Промежуточные губы с конической вершиной | <i>C. clavatum</i> (Rudolphi, 1809) |

Contracaecum aduncum (Rudolphi, 1802) Baylis, 1920

Х о з я е в а: *Huso dauricus*, *Acipenser güldenstädti*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — Черное море, Азия — р. Амур.

Паразит широкого круга морских и проходных рыб. У осетровых встречается редко.

Л и т е р а т у р а: Курашвили, Табидзе, 1947; Финогенова, 1971.

Contracaecum bidentatum (Linstow, 1899) Skrjabin, 1917

Рис. 32—33

С и н о н и м ы: *Ascaris bidentata* Linstow, 1899; *A. constricta* Rudolphi no Grimm, 1870, 1876; *A. ostroumovi* Golovin, 1901.

Х о з я е в а: *Huso huso*, *Acipenser ruthenus*, *A. güldenstädti*, *A. sturio*, *A. stellatus*, *A. nudiventris*.

Л о к а л и з а ц и я: пищевод, желудок, кишечник, редко плавательный пузырь, печень, полость тела.

Х о р о л о г и я: Европа — Черное и Каспийское моря; реки Дунай, Днепр, Волга, Кура.

Т а к с о н о м и я и м о р ф о л о г и я. Первое описание вида, сделанное Линстовым (Linstow, 1899), крайне неполно. В дальнейшем морфология *C. bidentatum* изучалась К. И. Скрябиным (1924), В. А. Захваткиным (1935), А. А. Мозговой (1953) в монографии по аскаридам хозяевами для *C. bidentatum*, помимо осетровых, указывает другие виды рыб. Автор, вероятно, в своем материале недостаточно четко отдифференцировал специфичный вид осетровых от других (или другого) видов нематод рода *Contracaecum*, паразитирующих у других хозяев.

О п и с а н и е (по Захваткину, 1935). Ротовая полость окружена тремя губами: одной дорсальной и двумя вентральными. Дорсальная губа имеет вид четырехугольной пластинки с закругленными углами. Пульпа ограничена линией, идущей параллельно наружному краю губы. Недалеко от переднего края губы, по бокам от медианной линии, расположены, несколько наискось, два небольших овальных сосочка. Со стороны ротовой полости дорсальная губа имеет более сложное строение. Приблизительно от середины губы к ее наружным углам идет по две, в виде латинской буквы S-изогнутых, снабженных острым краем, пластинки: внутренняя, ближе к медианной линии губы, и наружная. У основания губы,

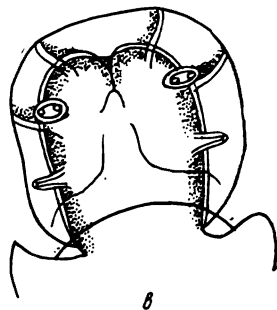
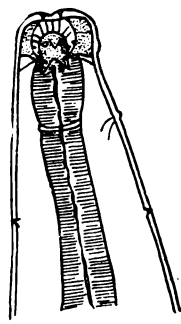
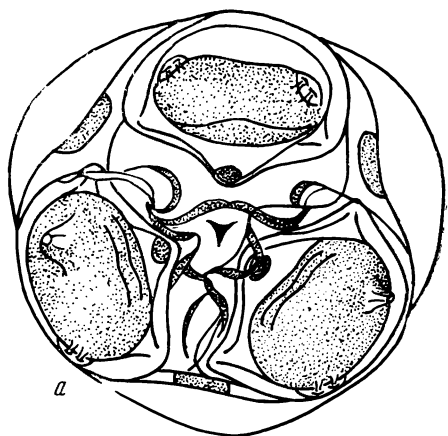


Рис. 32. *Contracaecum bidentatum* (Linstow, 1899) (по Мозговому, 1953)

а — головной конец апикально; б — головной конец дорсально; в — дорсальная губа

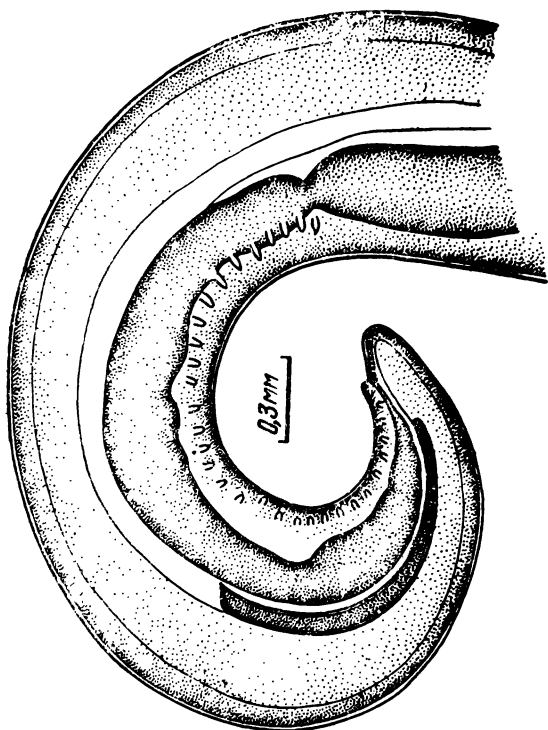
вблизи бокового края, с каждой стороны находится по одному острому, правильной конусовидной формы зубчику. Обе вентральные губы имеют совершенно одинаковое строение и расположены симметрично по ту и другую сторону от сагиттальной плоскости тела червя. На внутренних, обращенных друг к другу, краях губ имеется по два углубления: переднее — меньшее и заднее — меньшее. Края этих углублений острые, вытянутые в зубчики. Зубчики одной губы входят в соответствующие углубления другой губы. За описанными углублениями у внутреннего края каждой губы имеется еще по одному зубчику, совершенно такого же размера и формы, как зубчики дорсальной губы. За углублениями в задней половине губ по их внутреннему краю проходит по одному ряду мельчайших зубчиков.

Самец. Длина тела 21,5 мм, ширина 0,85 мм. Длина переднего слепого выроста 0,68 мм, ширина его при основании 0,15 мм. Длина заднего выроста 0,59 мм, его ширина 0,05 мм. Длина пищевода 3,22 мм. Отношение длины пищевода к длине тела 0,15, отношение длины переднего слепого выроста к длине пищевода 0,21. Спиккулы имеют сильно изогнутую дугообразную форму. Они одинаковой величины, каждая из них на всем протяжении имеет прозрачную мембрану. Длина спиккулы 1,15 мм. Преданальных сосочков 30 пар (по Скрыбину, 1923), постанальных 8 пар (по Мозговому, 1953).

Самка. Длина тела 31,1 мм, ширина 1,26 мм. Длина переднего слепого выроста 0,73 мм, его ширина 0,21 мм. Длина заднего слепого выроста 0,69 мм, его ширина 0,11 мм. Длина пищевода 4,26 мм. Отношение длины пищевода к длине тела 0,14 или несколько меньше $\frac{1}{7}$. Отношение длины переднего выроста кишечника к длине пищевода 0,17. Форма яиц овальная. Наибольшая величина яйца: длина 0,063 мм, ширина 0,052 мм.

Биология и экология. Специфичный вид осетровых рыб. Жизненный цикл *C. bidentatum* изучен Э. Р. Геллером и Л. А. Бабич (1953).

Оплодотворенное яйцо в матке созревает и претерпевает первые этапы



дробления до 8—16 blastomeres; отложенное в просвет кишечника хозяина, оно выделяется в воду, где проходит свой дальнейший эмбриогенез. Вылупившиеся личинки претерпевают две линьки, первая протекает еще до вылупления. Только что вылупившиеся личинки достигают 0,25—0,30 мм длины. Сразу же после вылупления из яйца происходит вторая линька. Продолжительность жизни личинки в свободном состоянии от 3 до 15 суток. Дальнейшее развитие происходит в теле промежуточного хозяина, по предположению авторов, бокоплава, где личинки увеличиваются в размере до 4—5 мм и проделывают третью

Рис. 33. *Contracaecum bidentatum* (Linstow, 1899) от *Acipenser stellatus* (P.) Черного моря. Хвостовой конец самца. Оригинал

линьку. В желудке окончательного хозяина инвазионные личинки проходят четвертую предимагинальную линьку, после чего наступает дифференциация полов.

Половая зрелость наблюдается у самцов в 16—20 мм, самок 25—30 мм. Геллер и Бабиц (1953) отмечают также, что при 20—22° эмбриогенез продолжается шесть — восемь суток. При повышенной температуре наблюдается гибель яиц, при понижении — замедленное развитие. М. И. Левашов (1925) находил внедрившиеся ювенильные формы *C. bidentatum* длиной 5—6 мм в личинках симулид (*Simulium*), ручейников (*Chironomidae*), а также в бокоплавах (*Corophium curvispinum*).

Contracaecum bidentatum — паразит пресноводный: инвазирует главным образом жилую форму осетровых — стерлядь, а также проходных рыб в их речной период жизни или в незначительных количествах в опресненных прибрежных районах моря (Скрябин, 1924; Захваткин, 1935; Догель, Быховский, 1939; Геллер, Бабиц, 1953; Шульман, 1954а; Бауер, 1959а; Марков, Трусов, Решетникова, 1963а, 1964; Иванов, 1965а, 1966а, 1968; Марков, Трусов, Иванов, 1967; Богату, Стенкулеску, Мунтяну, 1969).

Паразит инвазирует как взрослых особей осетровых, так и молодь этих рыб (Лавров, 1908; Левашов, 1925; Захваткин, 1935; Судариков, 1952; Геллер, 1957; Иванов, 1965а, 1966а). По Э. Р. Геллеру (1957), максимум инвазии наблюдался у стерляди размером 30 см (3 + — 5 +); по М. Левашову (1925), — при длине 35 см; другие виды — проходные осетровые — инвазированы в меньшей степени, чем стерлядь; молодь этих видов рыб, еще не скатывавшаяся в море, заражена несколько интенсивнее взрослых особей, пришедших из моря на нерест.

Изучение сезонных особенностей инвазии осетровых контрацекумом показало, что максимум заражения этим гельминтом падает на осенние месяцы (Левашов, 1925; Геллер, 1957; Русев, 1963а; Иванов, 1968).

На вред, вызываемый инвазией контрацекумом, указывает В. Б. Дубинин (1952), наблюдавший при высокой степени заражения воспалительные процессы на стенках кишечника и прободение плавательного пузыря. В. П. Иванов, Н. Ф. Головин (1966) выявили некоторые изменения гистоструктуры тканей кишечника, отек подслизистого слоя с незначительной коцитарной инфильтрацией, вызываемые контрацекуозом.

Меры борьбы с этим заболеванием испытывала А. И. Агапова (1957) в прудах, где выращивалась стерлядь, предназначенная для акклиматизации в р. Чу. Автором был использован сантонин (в дозе 0,04 г), действие которого привело к освобождению рыбы в течение 10—12 час. от гельминтов.

Л и т е р а т у р а: Геллер, 1957; Геллер, Бабиц, 1953; Головин, 1901; Догель, Быховский, 1939; Дубинин, 1952; Захваткин, 1935; Зыков, 1901, 1902; Иванов, 1965а, 1966а; Иванов, Мурыгин, 1937; Карохин, 1933; Коваль, 1962; Коларов, 1961; Кошева, 1955; Лавров, 1908; Левашов, 1925, 1927; Маргаритов, 1959; Марков, Трусов, Решетникова, 1963а, 1964, 1965; Маркевич, 1951; Мозговой, 1953; Нечаева, 1964; Никольская, 1940 (по Шульману, 1954а); Помрясинская, 1959; Пробатов, 1935; Решетникова, 1965; Саидов, 1956; Скворцов, 1928; Скориков, 1903; Скрябин, 1917, 1923, 1924; Смирнова, 1927; Судариков, 1952; Титова, 1946; Шульман, 1954а; Behning, 1914; Linstow, 1899; Mokhager, 1973; Radulesky, 1957; Rukovina, Delić, 1965.

Contracaecum clavatum (Rudolphi, 1809) Skrjabin, 1920

Х о з я е в а: *Huso huso*, *Acipenser güldenstädti*, *A. stellatus*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — Черное море.

Морской паразит широкого круга хозяев. Для осетровых черноморского бассейна довольно обычен. С. О. Османов (1940) отмечает значительные показатели инвазии этими гельминтами.

Л и т е р а т у р а: Костюк, 1966; Маркевич, 1951; Османов, 1940; Чулкова, 1939; Шульман, 1954а; Radulesky, 1948.

Contracaecum squalii (Linstow, 1907) Skrjabin, 1917, larvae

Х о з я е в а: *Acipenser nudiventris*, *A. stellatus*, *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*.

Л о к а л и з а ц и я: на внутренних органах.

Х о р о л о г и я: Европа — бассейн Каспийского моря; Азия — бассейн Аральского моря.

Личинки этого вида контрацекумов паразитируют у широкого круга рыб самых разных систематических групп (*Cyprinidae*, *Percidae*, *Clupeidae* и др.). Осетровых инвазируют в редких случаях.

Л и т е р а т у р а: Джалилов, 1966а; Догель, Быховский, 1939; Дубинин, 1952; Гвоздев, 1953а; Гвоздев, Агапова, 1960; Османов, 1962б, 1965а; Mokhayer, 1973.

Contracaecum sp. larva Finogenova, 1971

Х о з я и н: *Acipenser baeri*.

Л о к а л и з а ц и я: брыжейка.

Х о р о л о г и я: Азия — р. Амур.

Личинки этого рода инвазируют многих рыб, обитающих по всему течению Амура. Для осетровых редок.

Л и т е р а т у р а: Финогенова, 1971.

Род *Porrocaecum* Railliet et Henri, 1912

Porrocaecum reticulatum (Linstow, 1899) Baylis et Daubney, 1922, larva

Х о з я е в а: *Huso huso*, *Acipenser güldenstädti*.

Л о к а л и з а ц и я: полость тела, стенки пищевода.

Х о р о л о г и я: Европа — р. Дунай, Каспийское море.

Гельминты этого вида в личиночной стадии встречаются у рыб самых разных систематических и экологических групп. В Каспийском море показатели заражения осетровых этим паразитом низкие (Догель, Быховский, 1939). В бассейне Дуная румынские исследователи отмечают высокую экстенсивность инвазии у аципензерида (до 50%).

Л и т е р а т у р а: Богату, Стенкулеску, Мунтяну, 1969; Догель, Быховский, 1939.

Porrocaecum sp. larva Schulman, 1954

Х о з я и н: *Huso dauricus*.

Л о к а л и з а ц и я: полость тела.

Х о р о л о г и я: Азия — р. Амур.

Личинки данного рода свойственны главным образом рыбам, обитающим в море. Заражение калуги этим паразитом происходит во время ее выхода на определенное время в морские участки из района устья Амура (Шульман, 1954а).

Л и т е р а т у р а: Догель, Ахмеров, 1959; Шульман, 1954а.

Род *Rhaphidascaris* Railliet et Henry, 1915

Rhaphidascaris acus Bloch, 1779

Х о з я е в а: *Acipenser nudiventris*, *A. ruthenus*, *A. stellatus*, *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — бассейны рек Дуная и Волги; Азия — р. Амударья.

Облигатный паразит для щуки (*Esoxidae*). У осетровых встречается чрезвычайно редко.

Л и т е р а т у р а: Богату, Стенкулеску, Мунтяну, 1969; Изюмова, Шигин, 1958; Османов, 1952, 1971.

Род *Anisakis* (Dujardin, 1845)

Anisakis schupakovi Mosgovoy, 1951, larva

Х о з я е в а: *Huso huso*, *Acipenser güldenstädti*, *A. nudiventris*, *A. stellatus*.

Л о к а л и з а ц и я: брыжейка, полость тела.

Х о р о л о г и я: Европа — Каспийское море, р. Урал.

Указанные личинки встречаются у большого круга рыб, принадлежащих к разным систематическим и экологическим группам. У осетровых Каспийского моря зарегистрированы в небольших количествах.

Л и т е р а т у р а: Агапова, 1956; Саидов, 1956а; Саидов, Атаев, Ломакин, 1970.

Anisakis simplex (Rudolphi, 1809) Baylis, 1920, larvae

Х о з я и н: *Huso dauricus*.

Л о к а л и з а ц и я: полость тела, печень.

Х о р о л о г и я: Азия — р. Амур.

В Амуре указанная личинка инвазирует проходных (*Oncorhynchus*) и жилых лососевых (*Coregonus*). У калуги встречается довольно редко.

Л и т е р а т у р а: Догель, Ахмеров, 1959; Финогенова, 1971; Шульман, 1954а.

ПОДОТРЯД *SPIRURATA* RAILLIET, 1914

СЕМЕЙСТВО *PROLEPTIDAE* (SCHULZ, 1927) E. SKRIABINA, 1968

У осетровых паразитируют представители двух родов данного семейства: *Cyclozone* Dogiel, 1932 и *Dogielina* Sobolev, 1949.

Определительная таблица родов семейства *Proleptidae* (Schulz, 1927), паразитирующих у осетровых рыб

- | | | |
|-------|---|--------------------------------|
| 1 (2) | Хвостовая везикула отсутствует. Вульва позади середины тела | <i>Cyclozone</i> Dogiel, 1932 |
| 2 (1) | Хвостовая везикула имеется. Вульва в первой половине тела | <i>Dogielina</i> Sobolev, 1949 |

Род *Cyclozone* Dogiel, 1932

Cyclozone acipenserina Dogiel, 1932

Рис. 34—36

Х о з я е в а: *Huso huso*, *Acipenser güldenstädti*, *A. nudiventris*, *A. sturio*, *A. stellatus*.

Л о к а л и з а ц и я: пищевод, желудок, кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — бассейны Черного, Каспийского морей.

Таксономия и морфология. *Cyclozone acipenserina* Dogiel, 1932 был описан В. А. Догелем от русского осетра и севрюги Каспийского моря. Автор обосновал для этого вида род *Cyclozone* Dogiel, 1932 и отнес его к сем. *Acuariidae* Seurat, 1913 (*Acuarioidea* Sobolev, 1949), полагая, что имеющийся на головном конце гельминта кутикулярный ворготник есть гомолог канатиков, роговидных придатков или лучеобразных

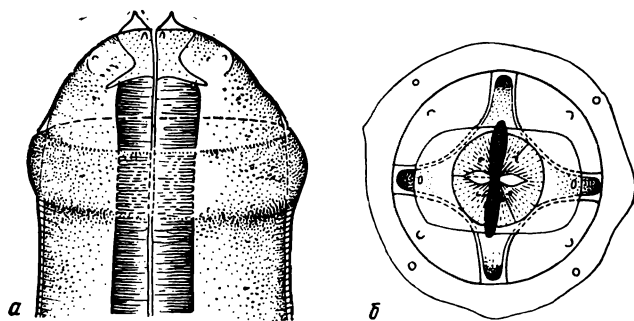
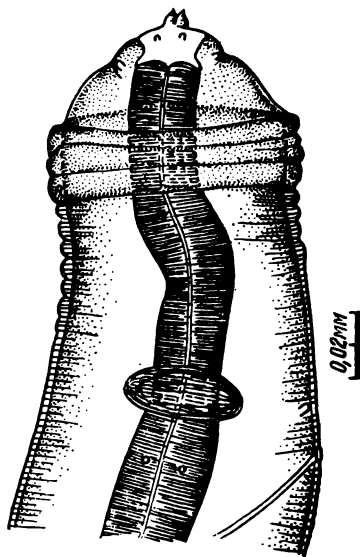


Рис. 34. *Cyclozone acipenserina* Dogiel, 1932 от *Acipenser stellatus* (P.) Каспийского моря (по Скрыбиной, 1968). Головной конец (латерально)

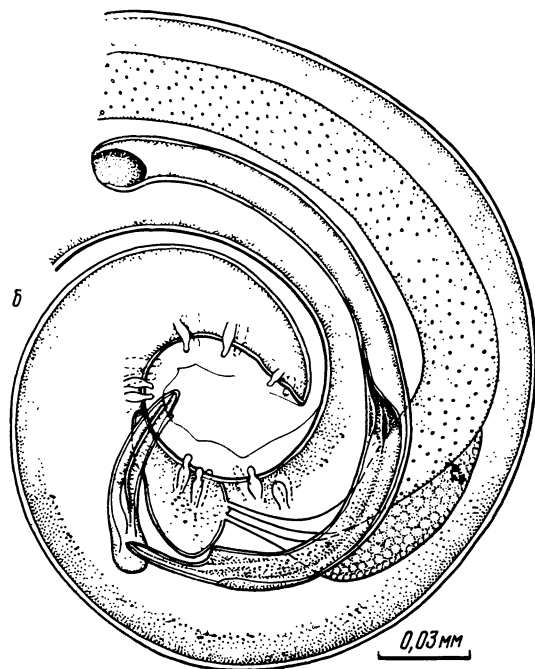
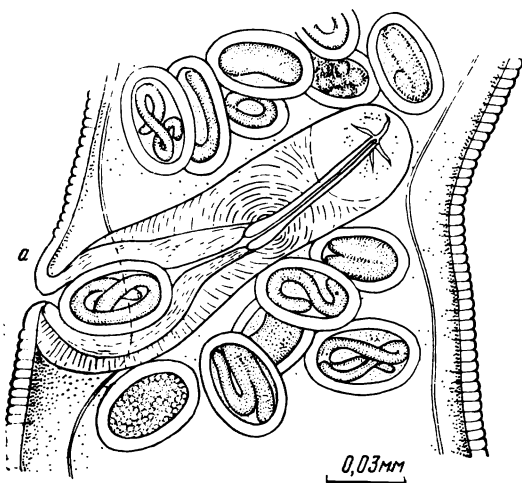
Рис. 35. *Cyclozone acipenserina* Dogiel, 1932 (по Скрыбиной, 1968). Головной конец дорсально (а) и апикально (б)

отростков акуариид. Позже *C. acipenserina* был зарегистрирован у осетровых бассейнов Каспийского (Догель, Быховский, 1939; Саидов, 1953, 1956а; Саидов, Азизова, Околот, 1963; Марков, Решетникова, Трусов, 1965) и Черного морей (Чулкова, 1939; Маркевич, 1951; Шульман, 1954а; Шумило, 1958а). Ю. С. Саидов (1953) вносит дополнения в первоописание вида.

О систематическом положении *C. acipenserina* в литературе существует несколько точек зрения. В 1934 г. Читвуд и Уэр (Chitwood, Wehr, 1934) свели в синоним рода *Ascarophis* Beneden, 1870 ряд родов, в том числе и род *Cyclozone*. В дальнейшем авторы, изучавшие род *Ascarophis*, опро-

Рис. 36. *Cyclozone acipenserina* Dogiel, 1932 (по Ломакину, публикуется впервые)

а — область вульвы самки; б — хвостовой конец самца



вергли идентичность этих родов (Спаский, Ракова, 1958; Жуков, 1960). А. А. Соболев (1949), проводя ревизию подотряда *Spirurata* Railliet, 1914, выделяет род *Cyclozone* в самостоятельное подсемейство *Cyclozoninae* Sobolev, 1949, основываясь на различиях в строении кутикулярной складки рода *Cyclozone* и органов фиксации акуарин, сохраняя его в семействе *Acuariidae*. Л. Х. Гушанская (1951) исключает подсемейство *Cyclozoninae* из семейства *Acuariidae* на том основании, что кутикулярный головной воротник циклозонин совершенно не соответствует типичным канатикам акуариид, а последнее объединяет виды гельминтов, паразитирующие исключительно у птиц. Автором предложено перевести подсемейство *Cyclozoninae* в семейство *Histiocephalidae* Skrjabin, 1941 (*Spiruroidea* Railliet et Henry, 1915). Шабо и Петтер (Chabaud, Petter, 1959) также утверждают, что нет оснований причислять род *Cyclozone* к *Acuariidae*. Саидов (1953) поддерживает мнение Гушанской об исключении подсемейства *Cyclozoninae* из акуариид и высказывается за включение его в семейство *Rhabdochonidae* Skrjabin, 1945 (*Thelasioidea*, Sobolev, 1949). Близость *C. acipenserina* с типичными рабдохонидами автор усматривает в сходстве их морфолого-анатомического строения и экологии. Отмечая существенную разницу в строении стомы — отсутствие у *Cyclozone* фаринкса, характерного для *Rhabdochonidae*, — автор все же считает возможным объединить циклозонин с рабдохонидами. Янишевская (Janiszewska, 1955) признает в составе семейства *Rhabdochonidae* в числе других подсемейств подсемейство *Cyclozoninae*. Ямагути (Yamaguti, 1961) придерживается этой же точки зрения. В. Я. Трофименко (1968), проводя перестройку системы семейства *Rhabdochonidae*, считает необоснованным сближение циклозонин с рабдохонидами, аргументируя свою точку зрения тем, что в семействе *Rhabdochonidae* не наблюдается тенденции к редукции стомы. Вопрос о месте циклозонин в системе нематод этот автор оставляет открытым. И, наконец, в монографии «Акуариоидеи» (Скрябин, Соболев, Ивашкин, 1965) авторы исключают подсемейство *Cyclozoninae* не только из семейства *Acuariidae*, но и из всего надсемейства *Acuariioidea* Sobolev, 1949.

Изучая морфолого-анатомическое строение паразита осетровых рыб *Cyclozone acipenserina* Dogiel, 1932, мы подвергли критическому анализу его положение в системе нематод. Нами установлена его принадлежность к надсемейству *Physalopteroidea* (Скрябина, 1968б). В дальнейшем обнаружилась близость *Cyclozone acipenserina* к пролептидам (*Physalopteridae: Proleptinae*). Мы обосновали выделение *Proleptinae* Schulz, 1927 из семейства *Physalopteridae* Leiper, 1908 в самостоятельное семейство *Proleptidae* (Schulz, 1927) Е. Skriabina 1968.

В семейство *Proleptidae* (Schulz, 1927) Е. Skriabina, 1968 мы включили кроме подсемейства *Proleptinae* Schulz, 1927 — паразитов акул, скатов, угрей — еще подсемейство *Cyclozoninae* Sobolev, 1949 — паразитов осетровых рыб. Наряду со сходными чертами морфологического строения эти две группы нематод различаются строением губного аппарата.

О п и с а н и е (по Скрябиной, 1969в). Нематоды небольших размеров, тело которых суживается к головному и хвостовому концам. Передняя часть тела окружена кутикулярным воротником. Позади него начинается поперечная исчерченность тела. У самок головной воротник и кутикулярная исчерченность выражены более отчетливо, чем у самцов.

Щелевидное ротовое отверстие окаймлено двумя латеральными нелопастными губами, дистальный конец которых имеет треугольную форму. Зубы на губах отсутствуют. Имеются две пары околоротовых сосочков, расположенных по бокам основания губ; папилл внешнего круга также две пары. Хорошо заметны четыре крупных сосочка на кутикулярном головном воротнике.

Ротовая капсула крупная, трапециевидная, внутренние стенки ее гладкие, невооруженные. В фундальной части капсулы имеются четыре

неглубоких карманообразных выроста, которые отчетливо заметны на апикальном срезе головного конца и с трудом просматриваются на тотальных препаратах нематод. Дистальные концы выростов располагаются ниже уровня начала пищевода. Последний слегка вдается в полость ротовой капсулы. Пищевод подразделяется на мышечный и железистый отделы, причем первый по длине меньше второго. Первое кольцо располагается на 0,14 (0,11—0,16) мм от головного конца. Экскреторное отверстие на незначительном расстоянии позади него; цервикальные сосочки примерно на уровне нервного кольца. На вентральной стороне тела, на некотором расстоянии от экскреторной поры, в сторону головного конца имеется крупный непарный сосочек.

Самец. Длина тела 4,0 (3,5—4,2) мм, ширина на уровне головного воротника 0,056 (0,050—0,067) мм, в середине тела 0,11 (0,098—0,14) мм, на уровне клоаки 0,067 (0,56—0,75) мм. Ротовая капсула длиной 0,014 мм, шириной 0,028 мм. Расстояние от головного конца до нервного кольца 0,14 (0,12—0,15) мм, до экскреторного отверстия — 0,13 (0,14—0,21) мм, до кутикулярного воротника — 0,030 (0,022—0,033) мм. Длина головного воротника 0,014 мм, ширина 0,081 (0,070—0,084) мм. Длина мышечной части пищевода 0,33 (0,28—0,36) мм, железистой 1,26 (1,11—1,80) мм.

Хвостовые крылья неширокие. Длина хвоста 0,11 (0,098—0,11) мм. Половые сосочки некрупные, стебельчатые, в количестве девяти пар: четыре пары преклоакальных и пять постклоакальных. Спикулы неравные и несходные по строению. Длина большей спикулы 0,23 (0,23—0,26) мм, ширина ее проксимального конца 0,11 мм. Длина меньшей 0,084 (0,070—0,084) мм, ширина 0,016 мм. Рулька нет. На вентральной стороне тела, начиная от клоаки и по направлению к переднему концу тела, кутикула снабжена продольными гребнями.

Самка. Длина тела 5 (3,92—5,6) мм, ширина головного конца на уровне кутикулярного воротника 0,070 (0,070—0,084) мм, в области вульвы — 0,14 мм, на уровне ануса — 0,056 мм. Расстояние от головного конца до нервного кольца 0,11 (0,098—0,14) мм, до экскреторного отверстия — 0,15 (0,14—0,18) мм, до кутикулярного воротника — 0,033 (0,028—0,044) мм. Длина головного воротника 0,022 (0,016—0,028) мм, ширина 0,095 (0,095—0,10) мм. Вульва расположена во второй половине тела, на расстоянии 3,0 (2,50—3,60) мм от головного конца. В районе вульвы клапаны или какие-либо другие кутикулярные образования отсутствуют. Вагина с мощной мускулатурой, на границе ее с яйцесетом снаружи располагается сильноразвитое мышечное кольцо. Ветвей матки две. Длина хвоста 0,084 (0,070—0,086) мм. Яйца с толстой оболочкой, без пробочек и филаментов, содержат личинку. Размеры яиц: 0,039—0,044 × 0,025—0,028 мм.

Э к о л о г и я. Специфичный вид осетровых рыб. Жизненный цикл нематоды не изучен.

Cyclozone acipenserina инвазирует осетровых в основном в морской период их жизни. Есть указание Р. П. Шумило (1958а) на заражение стерляди Днестра этим гельминтом. Это, безусловно, нетипичный случай инвазии пресноводной жилой формы осетровых (локальные стада стерляди, приуроченные к низовьям реки, часто заходят в прибрежные зоны моря). Все авторы, изучавшие гельминта, склонны считать его морской формой (Догель, Быховский, 1939; Шульман, 1954а).

В. А. Догель, Б. Е. Быховский (1939) отмечают, что циклозоны инвазируют только взрослых осетровых. Нами эта нематода была зарегистрирована у двух особей севрюги, не достигших половой зрелости ($l_2 = 71,0—83,0$ см). По-видимому, данный гельминт может инвазировать и молодые формы аципензерида.

Л и т е р а т у р а: Гушанская, 1951; Догель, Быховский, 1939; Жуков, 1960; Маркевич, 1951; Марков, Трусов, Решетникова, 1963а, 1965; Никольская, 1940 (по Шульману, 1954а); Саидов, 1953, 1956а; Саидов, Азизова, Околот, 1963; Саидов, Атаев,

Ломакин, 1970; Скрябин, Соболев, Ивашкин, 1965; Скрябина, 1968б, 1969в; Смирнова, Мищенко, 1966; Соболев, 1949; Спасский, Ракова, 1958; Трофименко, 1968; Чулкова, 1939; Шульман, 1954а; Шумило, 1958а; Chaboud, Petter, 1959; Dogiel, 1932; Janiszewska, 1955; Mokhager, 1973; Yamaguti, 1961.

Под *Dogielina* Soboлев, 1949

Dogielina inexpectata (Dogiel et Bychowsky, 1939) Soboлев, 1949

Рис. 37

Синоним: *Physaloptera inexpectata* Dogiel et Bychowsky, 1939.

Хозяева: *Acipenser güldenstädti*, *A. stellatus*.

Локализация: кишечник (?).

Хорология: Европа — Каспийское море, р. Урал.

Таксономия и морфология. В 1939 г. этот вид был описан В. А. Догелем и Б. Е. Быховским от русского осетра Каспийского моря и отнесен к роду *Physaloptera* Schulz, 1927. А. А. Соболев (1949) обосновал для этого вида самостоятельный род *Dogielina* Soboлев, 1949 и трибу *Dogielinae* Soboлев, 1949 в подсемействе *Proleptinae* Schulz, 1927.

D. inexpectata был обнаружен еще в количестве 2 экз. у севрюги р. Урала (Смирнова, Мищенко, 1966), но, к сожалению, авторами не дано описание вида. Анализ первоописания этого вида указывает на его сходство с *Cyclozone acipenserina*. Строение головного конца (к сожалению, в работе Догеля, Быховского, 1939 нет его рисунка), а именно наличие головного воротника, двух латеральных невооруженных губ, ротовой капсулы, отсутствие фаринкса, полностью совпадает с морфологией головного конца *C. acipenserina*. Разновеликость спикул, наличие нешироких хвостовых крыльев, кутикулярных гребней, стебельчатых сосочков — признаки, подчеркивающие сходство с *Cyclozone*. Вид описан недостаточно полно, в описании допущены неточности, некоторые диагностические признаки остались невыявленными. Имеются расхождения между описанием и рисунком (половые сосочки названы сидячими, число их указано восемь пар — на рисунке они стебельчатые, семь пар). Не указывается локализация гельминта, число ветвей матки указано авторами с оговоркой, так как самки были повреждены.

Все сказанное заставляет предположить идентичность видов *C. acipenserina* и *D. inexpectata*. Однако при сравнении этих видов выявляются и некоторые различия. Особи *D. inexpectata* крупнее, вульва расположена ближе к головному концу, в отличие от расположения вульвы в середине тела у *Cyclozone*. Различно и соотношение длины спикул у этих видов. Перечисленные различия кажутся нам существенными, что заставляет нас воздержаться от признания этих двух видов идентичными. Только тщательное изучение указанной нематоды на оригинальном материале позволит окончательно решить вопрос о ее систематическом положении.

Описание (по Догелю, Быховскому, 1939). Длина тела самки 12,85 мм, длина пищевода 1,8 мм. Вульва расположена от переднего конца тела на 2,35 мм, анальное отверстие располагается в 0,35 мм

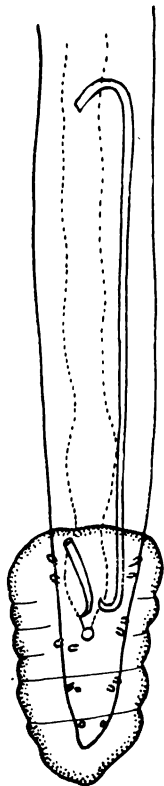


Рис. 37. *Dogielina inexpectata* (Dogiel et Bychowsky, 1939) (по Догелю, Быховскому, 1939). Хвостовой конец самца

от заднего конца гельминта. Головной конец несколько обособлен от остального тела, образует род довольно высокого воротничка. Передняя поверхность головы слегка выдается из воротничка и несет на себе рот с двумя зубчиками по краям его и четыре чувствительных сосочка. На месте своего перехода в более широкую среднюю кишку пищевод вдается в последнюю в виде короткого конуса. Самый задний конец тела постепенно суживается и закруглен на конце. У более крупной самки длина пищевода 2,5 мм. Длинное (3,5 мм) тонкое влагалище разбивается на три матки, заполненные яйцами. Яйца 0,055—0,060 мм длиной, 0,036—0,040 мм шириной. Внутри яиц находились спиралевидные личинки.

Самцы вдвое меньше самок: 6,6 и 7,4 мм. У более крупного самца пищевод 1,62 мм, у более короткого 1,95 мм длиной. Задний конец тела образует ясно выраженную бурсу, которая у меньшего из самцов 0,85 мм, у более крупного 0,95 мм длиной. Передний край бursы прямо обрезан в направлении, перпендикулярном к продольной оси гельминта, боковые края несколько складчатые, вследствие чего получается впечатление нескольких легких боковых выемок; к заднему своему концу бурса постепенно суживается. Боковые края бursы выдаются за боковой край самого тела в виде крыльев, вследствие чего хвостовой конец тела кажется листовидно расширенным. Брюшная сторона бursы негладкая, покрыта неправильной осью перекрещивающихся бороздок, ячейки между которыми слегка выдаются в виде плоских сосочков. Имеются две спикулы неравных размеров: большая в 2,0—2,4 мм, меньшая в 0,35 мм. Длинная спикула очень тонка, почти волосовидна. Задний конец ее изогнут на брюшную сторону и заканчивается раздвоенным зубчиком. На всем своем протяжении эта спикула обладает одинаковой толщиной. Малая спикула имеет вид рыболовного крючка, заканчивающегося опять-таки двойным зубчиком. Основная часть крючка несколько утолщена по сравнению с концевой. Бурса снабжена мелкими чувствительными сосочками — пять пар постанальных и три пары преанальных сосочков. Задняя пара преанальных сосочков, лежащая непосредственно впереди заднего конца спикулы, сильно сближена по направлению к брюшной медианной линии.

Гельминт зарегистрирован только у осетровых, так что его можно полагать специфичным видом для этой группы рыб. Но слабая изученность нематоды во всех отношениях не дает возможности характеризовать его с какой-либо стороны.

Л и т е р а т у р а: Догель, Быховский, 1939; Скрыбина, 1968б; Смирнова, Мищенко, 1966.

СЕМЕЙСТВО *RHABDOCHONIDAE* SKRJABIN, 1946

Род *Rhabdochona* Railliet, 1916

Rhabdochona amago Yamaguti, 1935

Х о з я и н: *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Азия — р. Амударья.

Паразитирует главным образом у проходных и жилых лососевых (*Salvelinus*, *Salmo*), обычен для некоторых групп карповых рыб (*Leuciscus*, *Barbus*). Для осетровых нехарактерна зараженность рабдохонией этого вида.

Л и т е р а т у р а: Османов, 1958.

Rhabdochona chodukini Osmanov, 1957

Х о з я и н: *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Азия — реки Амударья, Вахш.

Эндемик Аральского бассейна, паразитирует у усачей (*Barbus*), сомовь (*Siluris*). У осетровых встречается редко.

Л и т е р а т у р а: Джалилов, 1964, 1966а; Османов, 1957, 1958, 1964, 1965а, 1971.

Rhabdochona cascadilla Wigder, 1918

Х о з я и н: *Acipenser fulvescens*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Северная Америка — озера Гурон, Пепин.

Гельминт инвазирует широкий круг рыб, обитающих в пресных водах Северной Америки. Для осетровых регистрировался всего один раз.

Л и т е р а т у р а: Bangham, 1955.

Rhabdochona gnedini Skrjabin, 1946

Х о з я и н: *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Азия — реки Амударья, Вахш.

Паразитирует у рыб разных систематических групп, обитающих в водоемах Средней Азии. Для лопатоноса редок.

Л и т е р а т у р а: Джалилов, 1964; Османов, 1952, 1964, 1965а; Скрыбин, 1946.

Rhabdochona denudata (Dujardin, 1845) Railliet, 1916

Х о з я и н: *Acipenser ruthenus*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — бассейн Дуная; Азия — р. Амур.

Палеарктический вид, паразитирующий у широкого круга рыб разных систематических групп. Для осетровых случайный гельминт.

Л и т е р а т у р а: Богату, Стенкулеску, Мунтяну, 1969; Стрелков, Шульман, 1971.

Род *Filochona* (Saidov, 1953) Yamaguti, 1961

Filochona sulaki (Saidov, 1953) Yamaguti, 1961

Х о з я и н: *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Азия — реки Амударья и Вахш.

Гельминт некоторых рыб (*Barbus*, *Silurus* и др.) Каспийского и Аральского бассейнов. Для осетровых рыб нехарактерен, встречается чрезвычайно редко.

Л и т е р а т у р а: Джалилов, 1964, 1966а; Османов, 1958, 1960, 1964, 1965а.

Filochona acuminata (Molin, 1860) Yamaguti, 1961

Х о з я и н: *Acipenser güldenstädti*.

Л о к а л и з а ц и я: не указана.

Х о р о л о г и я: Европа — р. Кура.

Паразитирует у пресноводных рыб разных континентов (Южная Америка, Африка, Европа). В СССР инвазирует усачей (*Barbus*) Понто-Арало-Каспийского бассейна. Для осетровых случайный паразит.

Л и т е р а т у р а: Микаилов, 1963.

Filochona filamentosa (Bychowskaja-Pavlovskaja, 1936) Yamaguti, 1961.

Х о з я и н: *Acipenser nudiventris*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Азия — р. Или.

Паразит характерен для усачей (*Cyprinidae*) и сомов (*Siluridae*) с широким ареалом. У осетровых паразитирует редко.

Л и т е р а т у р а: Гвоздев, 1953а; Гвоздев, Агапова, 1960.

Род *Cystidicola* Fischer, 1798

Cystidicola sp., larva, Osmanov, 1952

Х о з я и н: *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Азия — р. Амударья.

Личинки цистодиколь, как правило, не паразитируют у осетровых — зарегистрирован всего один случай этой инвазии.

Л и т е р а т у р а: Османов, 1952.

СЕМЕЙСТВО *ASCAROPHIDIDAE* TROFIMENKO, 1967

Род *Ascarophis* Van Beneden, 1871

У осетровых паразитируют два вида рода *Ascarophis*: *A. ovotrichuria* (Skrjabin, 1924), *A. argumentosus* E. Skriabina, 1966.

Определительная таблица
видов рода *Ascarophis*, Van Beneden, 1871,
паразитирующих у осетровых рыб

- 1 (2) Яйцо с двумя филаментами с одного полюса; соотношение спикул 1 : 3,5
A. *argumentosus* E. Skriabina, 1966
2 (1) Яйцо с двумя филаментами с двух полюсов; соотношение спикул 1 : 2,5
A. *ovotrichuria* (Skrjabin, 1924)

Ascarophis argumentosus E. Skriabina, 1966

Рис. 38—41

С и н о н и м ы: *Ascarophis ovotrichuria* (Skrjabin, 1924) из Амура, рек Сибири, Азовского моря.

Х о з я е в а: *Huso huso*, *H. dauricus*, *Acipenser güldenstädti*, *A. baeri*, *A. sturio*, *A. stellatus*, *A. ruthenus*.

Л о к а л и з а ц и я: желудок, кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — Черное, Азовское моря, р. Дунай; Азия — реки Енисей, Лена, Амур.

М о р ф о л о г и я. Вид описан нами от сибирского осетра р. Лены.

О п и с а н и е (по Скрябиной, 1966). Тонкие нематоды. Кутикула с резкой поперечной исчерченностью. Ближе к головному и хвостовому концам она более частая, но выражена слабее. Ротовое отверстие овальное. Губы слабо развитые, удлиненной и закругленной формы. Имеются четыре окологотовых сосочка, столько же сосочков внешнего круга. Небольшая ротовая капсула апикально представляет собой шестиугольник, латерально — воронкообразной формы. Глотка в виде трубки с довольно толстыми мышечными стенками. Пищевод состоит из двух отделов: мышечного и железистого, последний длиннее первого. Граница между ними выражена хорошо.

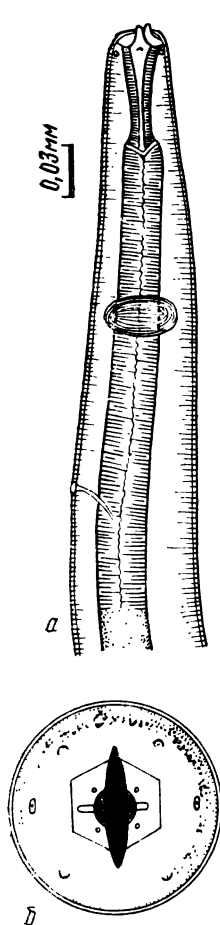


Рис. 38

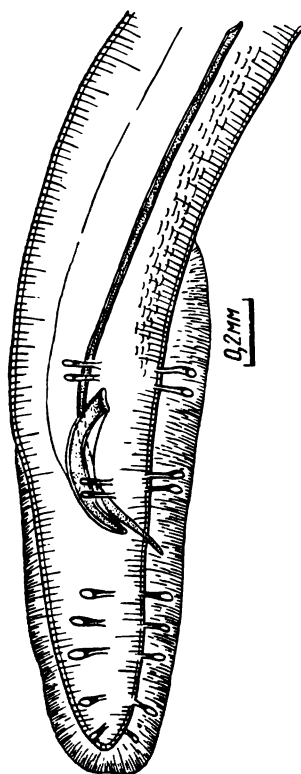


Рис. 39

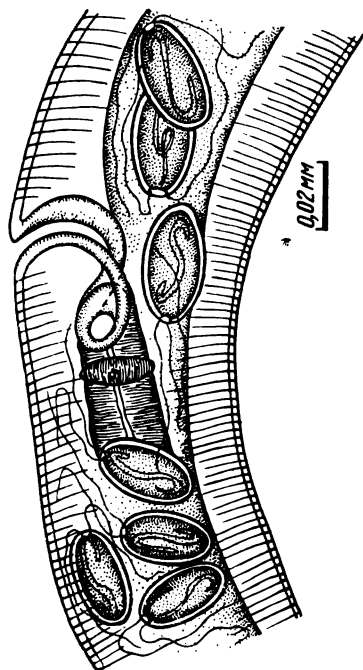


Рис. 40

Рис. 38. *Ascarophis argumentosus* E. Skriabina, 1966 от *Acipenser baeri* (В.) р. Лены (по Скрыбиной, 1966). Головной конец латерально (а) и апикально (б)

Рис. 39. *Ascarophis argumentosus* E. Skriabina, 1966 (по Скрыбиной, 1966). Хвостовой конец самца

Рис. 40. *Ascarophis argumentosus* E. Skriabina, 1966 (по Скрыбиной, 1966). Область вульвы самки

Рис. 41. *Ascarophis argumentosus* E. Skriabina, 1966 (по Скрыбиной, 1966). Яйца

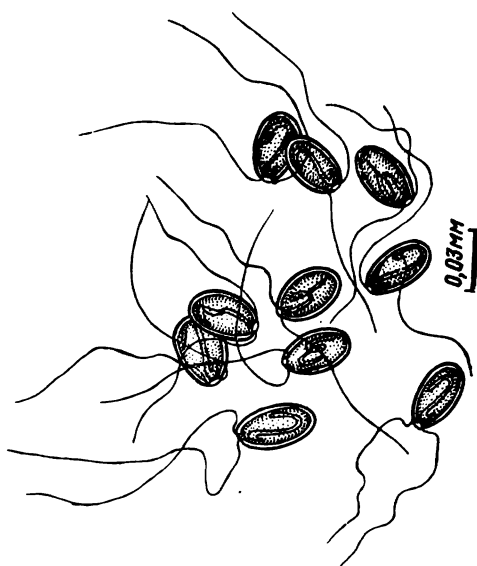


Рис. 41

Самец. Длина тела 8,1 (6,68—10,58) мм, ширина на уровне основания губ 0,032 (0,032—0,039) мм, на уровне начала кишечника 0,081 (0,062—0,081) мм. Мышечный отдел пищевода имеет длину 0,30 (0,25—0,40) мм, железистый — 1,12 (0,85—1,20) мм. Расстояние от головного конца до первого кольца 0,17 (0,17—0,22) мм, до экскреторного отверстия 0,30 мм. Задний конец тела спирально загнут в вентральную сторону. Длина хвостового отдела (от клоаки до конца тела) 0,11 (0,098—0,13) мм. Имеются две спикулы разной длины. Длина большей спикулы 0,32 (0,32—0,34) мм, меньшей 0,086 (0,081—0,086) мм. В среднем большая спикула в 3,5 раза длиннее меньшей. Хвостовые крылья хорошо выражены, соединяются на хвостовом конце тела. Преклоакальных сосочков четыре пары, постклоакальных — семь пар (две пары мелких постклоакальных сосочков обнаружены Саидовым, Атаевым, Ломакиным, 1970). Сосочки стебельчатые. Кутикулярные гребни выражены отчетливо.

Самка. Длина тела 16,8 (8,65—19,0) мм, ширина на уровне основания губ 0,040 (0,039—0,049) мм, на уровне вульвы 0,098 (0,065—0,14) мм, в области ануса 0,062 (0,042—0,065) мм. Длина глотки 0,13 (0,081—0,13) мм. Длина мышечной части пищевода 0,42 (0,32—0,47) мм, железистой 1,14 мм (0,89—1,29) мм. Первое кольцо располагается от головного конца на расстоянии 0,24 (0,19—0,29) мм, экскреторная пора 0,38 мм. Вульва находится в середине тела (8,20 мм от головного конца; 8,60 мм от хвостового конца). Отверстие вульвы хорошо заметно; вагина направлена к хвостовому концу, при переходе в яйцеклетку образует петлю. На границе вагины и яйцеклетки имеется мускулистый сфинктер. Матка амфидельного типа, с многочисленными яйцами, занимает все пространство между стенками тела нематоды. Яйца овальные, с толстой оболочкой, со свернувшейся личинкой; один полюс яйца снабжен пробочкой и двумя длинными филаментами. Размеры яиц: длина 0,029—0,035 мм, ширина 0,013—0,023 мм. Хвост слегка загнут в дорсальную сторону, его длина 0,065 мм (0,052—0,088) мм.

При изучении морфологии нематод рода *Ascarophis*, найденных нами у осетровых, мы обнаружили, что *A. argumentosus* инвазирует осетровых не только р. Лены, но Енисея, Амура, а также морей Черного и Азовского.

Особи *A. argumentosus*, паразитирующие у осетровых Черного и Азовского морей, отличаются от представителей этого вида из рек Енисея и Лены меньшими размерами тела.

Нематоды рода *Ascarophis*, обнаруженные другими авторами в Черном море (Чулкова, 1939; Маркевич, 1951; Шульман, 1954а; Коваль, 1962), а также в оз. Байкал (Ляйман, 1933; Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965) и Енисее (Бауер, 19486), требуют дополнительного морфологического изучения с целью установления видовой принадлежности.

Э к о л о г и я. Специфичный вид осетровых. *A. argumentosus*, по-видимому, является эвригалинной формой. Он паразитирует у типично пресноводных видов осетровых рыб, а также у проходных в их морской период жизни.

Показатели инвазии аскарофисом, по нашим данным, невысокие. Из 299 экз. вскрытых нами осетров на р. Лене, зараженными оказались только 17 экз. Интенсивность инвазии также невысокая — в большинстве случаев 1 экз., реже 2 экз. в одной рыбе, и только у двух осетров было найдено соответственно 9 и 56 экз. нематод. Показатели заражения растут с увеличением размеров и возраста хозяев. Так, на о-ве Столб из 115 экз. осетров длиной от 170—820 см (возраст 4+—25+) заражены 3 особи, а из 35 экз. длиной от 850—1150 см (26+—40+) — 8 экз. рыб. При этом интенсивность инвазии была выше у последней возрастной группы. На Енисее из 24 экз. обследованных осетров *A. argumentosus* заражены только 4 экз. (12,5%).

В Темрюкском заливе Азовского моря *A. argumentosus* обнаружен в желудке и кишечнике всех трех видов обследованных нами осетровых. Оказались инвазированными 18 экз. севрюги из 164 обследованных

(11%), из них 15 взрослых особей ($l_2 = 0,96-1,69$ м) и 3 экз. молоди ($l_2 = 240-380$ мм), интенсивность инвазии 1—15 экз.; 14 экз. осетров из 67 вскрытых (21%), из них 12 взрослых ($l_2 = 1,00-1,75$ м) и 2 экз. молоди ($l_2 =$ по 300 мм), интенсивность заражения 1—100 экз.; 3 экз. белуги из 6 экз. вскрытых, интенсивность 1—100 экз. в одной рыбе.

Анализируя эти данные, мы можем отметить, что в основном *A. arguentosus* заражены взрослые особи в различных стадиях зрелости. Отмеченная нематода встречалась у осетровых рыб во все месяцы нашей работы на Азовье — с мая по октябрь, но наибольшие количественные показатели инвазии падают на май и на июнь.

На Черном море нами наблюдалась зараженность только взрослых особей осетровых (атлантического и русского осетров) этим видом нематоды.

Л и т е р а т у р а: Ахмеров, 1941; Бауер, 1948б; Скрыбина, 1966, 1968а; Шульман, 1954а.

Ascarophis ovotrichuria (Skrjabin, 1924) Poljansky, 1952

Рис. 42—44

С и н о н и м: *Capillospirura ovotrichuria* Skrjabin, 1924.

Х о з я е в а: *Huso huso*, *Acipenser nudiventris*, *A. ruthenus*, *A. güldenstädti*, *A. baeri*, *A. stellatus*.

Л о к а л и з а ц и я: желудок, кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — Каспийское море, реки Волга, Дон, Кура; Азия — Енисей, оз. Байкал.

Т а к с о н о м и я и м о р ф о л о г и я. В 1924 г. К. И. Скрыбин описал нематоду *Capillospirura ovotrichuria* (по самкам) от стерляди Волги, обосновав для вида род *Capillospirura* Skrjabin, 1924. А. С. Иванов, И. И. Мурыгин (1937) впервые дают описание самца этого вида от осетровых того же бассейна. Впоследствии Э. М. Ляйман (1933) описывает новый подвид нематоды этого рода. В 1952 г. Ю. И. Полянский аргументированно доказывает идентичность рода *Capillospirura* роду *Ascarophis* Van Beneden, 1871, предлагая называть *Capillospirura ovotrichuria* *Ascarophis ovotrichuria*.

О п и с а н и е (по Скрыбиной, 1966). Тонкие мелкие нематоды. Исчерченность кутикулы на всем протяжении тела нежная. Ротовое отверстие овальное. Губы развиты слабо, остроконечной формы. На апикальном срезе головного конца хорошо видны две пары сосочков внешнего и столько же сосочков внутреннего круга, две амфиды. Ротовая капсула слабо развита. Глотка с толстыми мышечными стенками. Пищевод состоит из двух отделов: мышечного и железистого. Иванов и Мурыгин (1937) в описании гельминта фаринкс принимают за мышечный отдел пищевода.

Самец. Длина тела 4,4 (3,50—5,0) мм, ширина у основания губ 0,025 (0,021—0,026) мм, в области клоаки 0,038 (0,034—0,043) мм. Длина глотки 0,086 (0,086—0,11) мм. Мышечный отдел пищевода длиной 0,25 мм, железистый 0,86 мм. Расстояние от головного конца до нервного кольца 0,16 (0,15—0,17) мм, до экскреторного отверстия 0,24 (0,22—0,25) мм. Длина хвостового отдела (от клоаки до конца тела) 0,064 (0,064—0,086) мм. Имеются две неравные спикулы: длина большей 0,19 (0,17—0,21) мм, меньшей 0,086 (0,082—0,086) мм. В среднем большая спикула в два раза длиннее меньшей. Преклоакальных сосочков четыре пары, постклоакальных семь пар; сосочки стебельчатые. Латеральные крылья и кутикулярные гребни развиты хорошо.

Самка. Длина тела 8,40 (8,40—9,10) мм, ширина у основания губ 0,30 (0,030—0,034) мм, на уровне вульвы 0,063 (0,063—0,086) мм, в области ануса 0,038 (0,038—0,043) мм. Длина глотки 0,086 мм. Мышечный отдел пищевода длиной 0,25 (0,25—0,30) мм, железистый 0,77 (0,77—0,96) мм. Расстояние от головного конца до нервного кольца 0,16

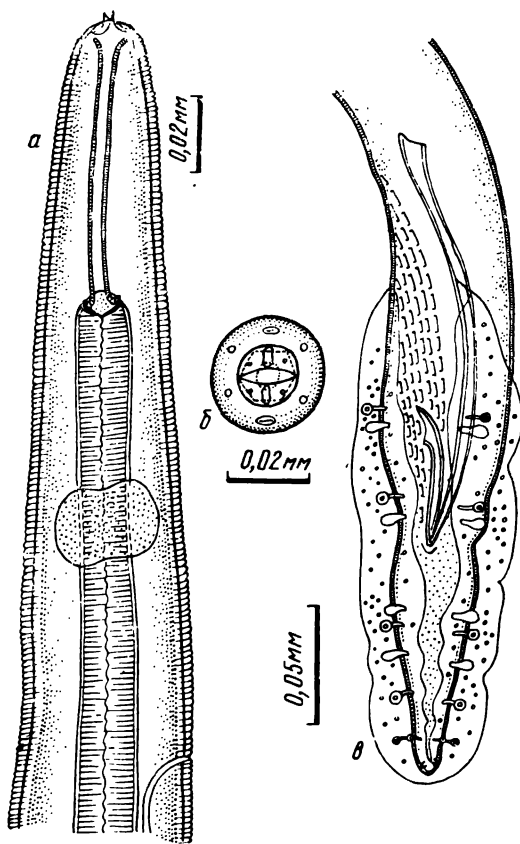


Рис. 42

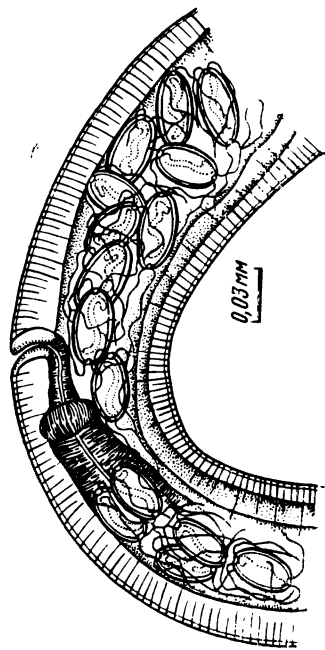


Рис. 43

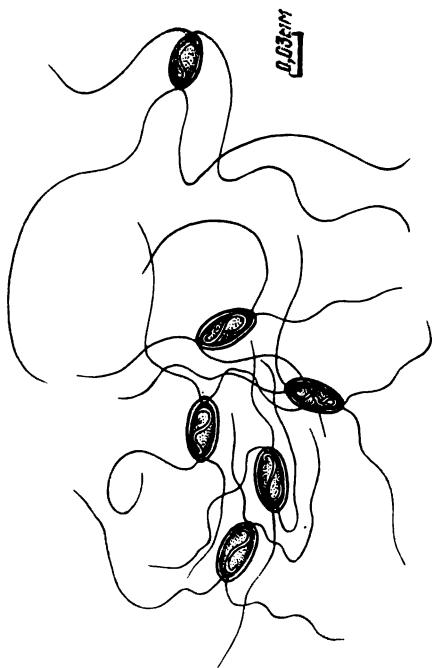


Рис. 44

Рис. 42. *Ascarophis ovotrichuria* (Skrjabin, 1924) (по Ломакину, публикуется впервые)

а — головной конец латерально; б — головной конец апикально; в — хвостовой конец самца

Рис. 43. *Ascarophis ovotrichuria* (Skrjabin, 1924) от *Acipenser baeri* (В.) Енисея (по Скрыбиной, 1966). Область вульвы самки

Рис. 44. *Ascarophis ovotrichuria* (Skrjabin, 1924) (по Скрыбиной, 1966). Яйца

(0,16—0,17) мм, до экскреторного отверстия 0,27 мм. Вульва расположена в середине тела. Вагина направлена к хвостовому концу тела, переходит в яйцеклетку, не образуя никаких петель. На границе вагины и яйцеклетки имеется сфинктер. Матка амфидельного типа, не заполняет все пространство между стенками тела. Яйцо овальное, с толстой оболочкой, со свернувшейся личинкой. Яйца имеют на обоих полюсах одинаковые пробочки с двумя длинными филаментами. Размеры яиц: длина 0,038—0,043 мм, ширина 0,021 мм. Хвостовой конец загнут в дорсальную сторону, имеет небольшой сосочек.

Экология. Специфичный вид осетровых. Жизненный цикл не изучен. Паразит инвазирует стерлядь (жилая форма), а также проходные виды осетровых в их речной и морской периоды жизни (Скрябин, 1924; Иванов, Мурыгин, 1937; Догель, Быховский, 1939; Марков, Трусов, Решетникова, 1964; Марков, Трусов, Иванов, 1967; Иванов, 1968). По-видимому, эвригалинная форма. Разница в количественных показателях зараженности аскарофисом осетровых, исследованных в солоноватых водах Южного Каспия и северной опресненной части моря, не наблюдается (Догель, Быховский, 1939). Некоторое снижение инвазии аскарофисом у проходного русского осетра при переходе из моря в реку отметили Г. С. Марков, В. З. Трусов, А. В. Решетникова (1964). *Ascarophis ovotrichuria* паразитирует как у молоди, так и взрослых осетровых рыб (Догель, Быховский, 1939; Дубинин, 1952; Иванов, 1965в, 1968). В. П. Иванов (1965б) наблюдал более высокую зараженность молоди стерляди (из Волги), чем взрослых особей этого вида. Тот же автор (1966а) отмечает снижение инвазии аскарофисом у молоди стерляди и осетра с увеличением размеров рыб от 15—25 до 36—71 см.

Не совсем ясно географическое распространение видов рода *Ascarophis*, паразитирующих у осетровых. *A. ovotrichuria* обитают, по нашим данным, у осетровых Волго-Каспийского бассейна и Енисея, *A. argumentosus* — у осетровых бассейнов Черного и Азовского морей, а также рек Амура, Лены и Енисея. В Енисее нами найдены у сибирского осетра (у разных особей) представители обоих видов нематод. Необходимо дальнейшее изучение морфологии, экологии, биологии нематод рода *Ascarophis* от осетровых рыб; возможно, оба вида распространены более широко, чем мы сейчас представляем; может быть, эти виды обладают большей внутривидовой изменчивостью, изучение которой внесет ясность и в видовой состав упомянутого рода (от осетровых рыб) и его географическое распространение.

Литература: Бауер, 1948; Догель, Боголепова, 1957; Догель, Быховский, 1939; Дубинин, 1952; Заика, 1965; Иванов, 1965б, в, 1966а, 1968; Иванов, Мурыгин, 1937; Коваль, 1962; Ляйман, 1933; Маркевич, 1951; Марков, Трусов, Решетникова, 1963а, 1964, 1965; Нечаева, 1964; Никольская, 1940 (по Шульману, 1954а); Саидов, Атаев, Ломакин, 1970; Скрябин, 1924; Скрябина, 1966; Чулкова, 1939; Шульман, 1954а; Mokhayer, 1973.

Род *Cystidicoloides* Skinker, 1931

Cystidicoloides tenuissima (Zeder, 1800) Rasheed, 1966

Хозяин: *Acipenser ruthenus*.

Локализация: кишечник.

Хорология: Азия — реки Обь и Бия.

Ледовитоморский гельминт, паразитирует главным образом у лососевых (*Salmonidae*) и хариусовых (*Thymallidae*). У осетровых встречается крайне редко.

Литература: Скрябин, 1946.

Личинки
подотряда *Spirurata* Railliet, 1914 г.
Род *Agamospirura* Henry et Sissoff, 1913

Agamospirura sp. Dogiel et Bychowsky, 1939

Х о з я е в а: *Huso huso*, *Acipenser stellatus*, *A. güldenstädti*.

Л о к а л и з а ц и я: стенки кишечника.

Х о р о л о г и я: Европа — Каспийское море.

В соленых водах на юге Каспия В. А. Догель, Б. Е. Быховский (1939) обнаружили данные личинки в рыбах разных систематических групп. Осетровые заражены этими личинками очень незначительно.

Л и т е р а т у р а: Догель, Быховский, 1939; Сапдов, Атаев, Ломакин, 1970.

Agamospirura sp. Osmanov, 1962

Х о з я и н: *Acipenser nudiventris*.

Л о к а л и з а ц и я: стенки кишечника.

Х о р о л о г и я: Азия — Аральское море.

В Аральском море,ряду с инвазией разных видов рыб, С. О. Османов (1962а) регистрирует также зараженность шипа указанной личинкой. Экстенсивность заражения этого вида осетровых незначительна.

Л и т е р а т у р а: Османов, 1962а.

ПОДОТРЯД *CAMALLANATA* CHITWOOD, 1936
СЕМЕЙСТВО *CAMALLANIDAE* RAILLIET ET HENRY, 1915

Род *Camallanus* Baylis et Daubney, 1922

Camallanus cotti Fujita, 1927

Х о з я и н: *Huso dauricus*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Азия — р. Амур.

Гельминт с широким кругом хозяев разных систематических групп, обитающих в водоемах Японии, а также в Амуре. У калуги встречается редко.

Л и т е р а т у р а: Догель, Ахмеров, 1959.

Camallanus truncatus (Rudolphi, 1814)

Х о з я е в а: *Acipenser nudiventris*, *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Азия — Аральское море.

Понто-каспийско-аральский вид, паразитирующий у широкого круга хозяев. У осетровых, обитающих в Аральском бассейне, показатели инвазии этим гельминтом незначительны.

Л и т е р а т у р а: Османов, 1971.

Род *Procamallanus* Baylis, 1923

Procamallanus fulvidraconis Li, 1935

Рис. 45—46

С и н о н и м: *Procamallanus siluri* Osmanov, 1964.

Х о з я е в а: *Acipenser nudiventris*, *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*.

Л о к а л и з а ц и я: к и ш е ч н и к .

Х о р о л о г и я: Азия — реки Амударья, Вахш, Сурхандарья.

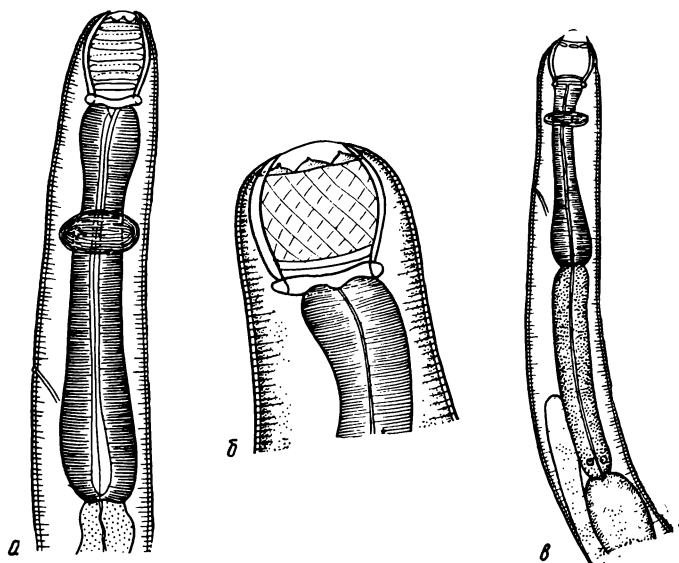


Рис. 45. *Procamallanus fulvidraconis* Li, 1935 от *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni* (В.) р. Амударья (по Скрыбиной, 1970). Вариации головного конца

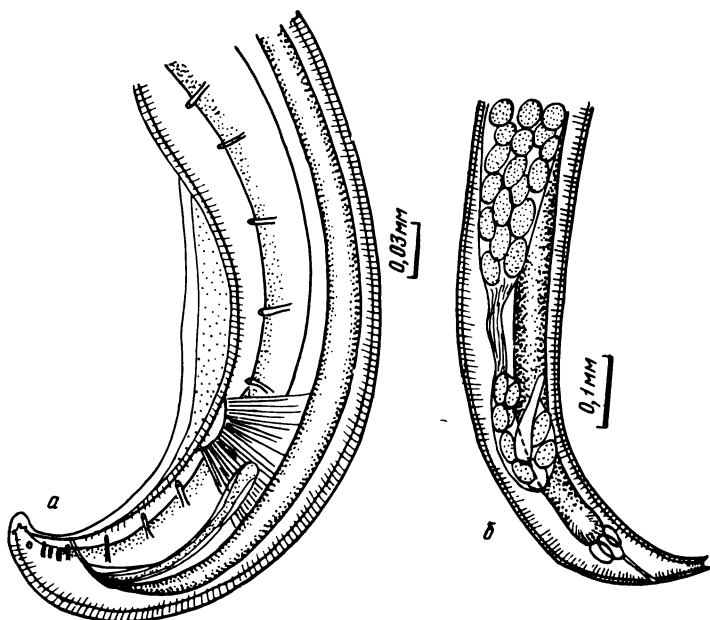


Рис. 46. *Procamallanus fulvidraconis* Li, 1935 (по Скрыбиной, 1970). Хвостовой конец самца (а) и самки (б)

Таксономия морфология. Нематоды рода *Procamallanus* Baylis, 1923 у лопатоноса впервые были обнаружены С. О. Османовым (1958, 1959а, 1961, 1963, 1964) и определены как *Procamallanus* sp. В 1964 г. Османов на тех же материалах описал новый вид *Procamallanus siluri* Османов, 1964. Изучив нематод рода *Procamallanus* от лопатоносов р. Амударья по собственным материалам, мы пришли к заключению, что *P. fulvidraconis* Li, 1935 — гельминт, встречающийся у рыб рек Китая. Сравнение морфологии прокаммалланусов от лопатоноса, обнаруженных Османовым и нами, с *P. fulvidraconis* Li, 1935, показало, что они

идентичны (Скрябина, 1970). Незначительные различия в размерах тела гельминтов, по Ли (Li, 1935), связаны с тем, что автор, по-видимому, имел дело с несколько более крупными экземплярами вида *P. fulvidraconis*, чем представитель этого вида из Амударьи. Видимо, это связано с географической вариабельностью; возможно, особи, обнаруженные Ли (1935), паразитировали у крупных экземпляров рыб.

О п и с а н и е (по Скрябиной, 1970). Мелкие нематоды с толстой исчерченной кутикулой. Ротовая капсула характерного для рода строения, чаще она имеет одинаковую ширину и длину, но у некоторых экземпляров длина немного превышает ширину; спиральные утолщения на ротовой капсуле имеются не у всех особей. Пищевод состоит из двух отделов: мышечного и железистого. Экскреторное отверстие расположено ниже нервного кольца. Шейные сосочки несколько выше границы мышечного и железистого отделов пищевода.

Самец. Длина тела 3,40 (2,80—3,40) мм, ширина головного конца в области ротовой капсулы 0,068 (0,064—0,070) мм, ширина в середине тела 0,13 (0,11—0,15) мм. Размеры ротовой капсулы: длина 0,064 (0,064—0,069) мм, ширина 0,052 (0,052—0,060) мм. Расстояние от головного конца до нервного кольца 0,15 (0,15—0,17) мм, до экскреторного отверстия 0,28 (0,027—0,28) мм. Длина мышечного отдела пищевода 0,26 (0,26—0,40) мм, железистого 0,43 (0,36—0,45) мм. Длина хвоста (от клоаки до конца тела) — 0,052 (0,043—0,052) мм. Имеются две резко неравные спикулы. Длина большей спикулы — 0,17 (0,11—0,17) мм, меньшей 0,021 (0,021—0,026) мм. Преклоакальных сосочков девять пар, постклоакальных пять пар. Имеются небольшие хвостовые крылья. Хвостовой конец заканчивается кутикулярными выростами.

Самка. Длина тела 5,80 (3,80—5,90) мм, ширина у головного конца 0,12 (0,086—0,12) мм, в области вульвы 0,13 (0,11—0,15) мм, ануса 0,052 (0,047—0,056) мм. Размеры ротовой капсулы: длина 0,10 (0,077—0,101) мм, ширина 0,12 (0,077—0,12) мм. Расстояние от головного конца тела до нервного конца 0,21 (0,13—0,21) мм, до экскреторного отверстия 0,26 (0,23—0,26) мм, до шейных сосочков 0,56 мм. Вульва расположена (от середины тела) ближе к хвостовому концу; расстояние от головного конца до вульвы 3,18 (2,10—3,18) мм.

Длина мышечного отдела пищевода 0,48 (0,38—0,48) мм, железистого 0,63 (0,47—0,63) мм. Длина хвостового конца тела 0,10 (0,064—0,10) мм. Хвостовой конец заканчивается двумя кутикулярными выростами.

Э к о л о г и я. Паразит широкого круга пресноводных рыб, главным образом сомовых (*Siluridae*) и касатковых (*Bagridae*). Для большого амурского лопатоноса обычен. По нашим данным (Скрябина, 1970), из 22 исследованных экземпляров этой рыбы инвазированы *P. fulvidraconis* были 16 особей (при интенсивности инвазии 1—8 экз. на одного хозяина). Заражены были лопатоносы в возрасте от 2+ до 5+ (l₂ тела 24—49 см). Паразиты встречались в оба сезона наших исследований: весной (апрель, май) и осенью (октябрь, ноябрь).

Л и т е р а т у р а: Алламуратов, 1966; Джалилов, 1966а, 1966б; Османов, 1958, 1959а, 1961, 1963, 1964, 1965а, 1971; Скрябина, 1970; Li, 1935.

ПОДОТРЯД *CUCULLANATA* SKRJABIN ET IVASCHKIN, 1968

СЕМЕЙСТВО *CUCULLANIDAE* COBBOLD, 1864

Род *Cucullanus* Müller, 1777

У осетровых рыб паразитируют три вида кукуллянусов: *C. clitellaris* Ward et Magath, 1917; *C. lebedevi* E. Skrjabina, 1966; *C. sphaerocephalus* (Rudolphi, 1809).

Определительная таблица
видов рода *Cucullanus* Müller, 1777,
паразитирующих у осетровых рыб

- | | | |
|-------|---|--|
| 1 (2) | Постклоакальных сосочков четыре пары разных размеров. Спиккулы длиннее 1,5 мм | <i>C. clitellaris</i> Ward et Magath, 1917 |
| 2 (1) | Постклоакальных сосочков пять пар равных размеров. Спиккулы короче 1,5 мм | |
| 3 (4) | Спиккулы короткие (до 0,44 мм) | <i>C. sphaerocephalus</i> (Rudolphi, 1809) |
| 4 (3) | Спиккулы длинные (до 1,11 мм) | <i>C. lebedevi</i> E. Skrjabina, 1966 |

Cucullanus clitellaris Ward et Magath, 1917

Х о з я и н: *Acipenser fulvescens*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Северная Америка — озера Сен-Клер, Мичиган.

М о р ф о л о г и я. О п и с а н и е (по Ward, Magath, 1917). Тело равной ширины, в передней части тела в 1,5 мм от головного конца имеется вздутие. Голова загнута дорсально под углом 60—90°. На каждой границе рта три сосочка. Ротовые клапаны 0,32 × 0,45 мм у самки и 0,33 × 0,24 мм у самца.

Самцы 10—11 мм длиной, 0,38 мм шириной. Длина пищевода 1,45 мм, ширина 0,12—0,22 мм. Хвостовая область загнута. Вентральная присоска в 0,51 мм кпереди от ануса, 0,1 мм в диаметре. От ануса до конца тела 0,39 мм. Спиккулы в форме полукруглого долата длиной 1,62 мм, шириной 0,035 мм. Губернакулум кинжалообразный, размером 0,06 × 0,015 мм. Два маленьких сосочка сразу перед анусом; четыре пары постанальных сосочков, из которых две пары крупные, круглые, расположены в 0,012 мм от конца тела.

Самки 12—17 мм длиной, 0,5 мм шириной. Пищевод 1,6 мм длиной, 0,13—0,32 мм шириной. Расстояние от переднего конца до вульвы составляет $\frac{9}{10}$ до $\frac{2}{3}$ общей длины. Матка и яичник двойные. Яйца 0,063 × 0,046 мм.

Э к о л о г и я. Специфичный паразит осетровых. По-видимому, пресноводная форма нематод, обнаружена у осетра, обитающего в пресных озерах.

Л и т е р а т у р а: Bangham, 1955; Bangham, Hunter, 1939; Hofmann, 1967; Ward, Magath, 1917.

Cucullanus lebedevi E. Skriabina, 1966

Рис. 47—49

С и н о н и м ы: *Cucullanus sphaerocephalus* (Rudolphi, 1809); *Cucullanus sibirica* Finogenova, 1967

Х о з я е в а: *Huso dauricus*, *Acipenser ruthenus*, *A. baeri*.

Л о к а л и з а ц и я: желудок, кишечник.

Х о р о л о г и я: Азия — реки Обь, Енисей, Лена, Колыма, Амур, Зея, оз. Зайсан.

М о р ф о л о г и я. Вид нами описан от сибирского осетра р. Лены. Изучая морфологию нематод рода *Cucullanus*, паразитирующих у осетровых из различных водоемов СССР, мы убедились в том, что *C. lebedevi* распространен в реках Сибири и бассейне Амура.

О п и с а н и е (по Скрябиной, 1966). Тело вытянутое, суживающееся к переднему и заднему концам, покрыто плотной поперечно исчерченной кутикулой. Головной конец несколько загнут на дорсальную сторону, хвостовой на вентральную. Самки крупнее самцов. Размеры ротовой капсулы 0,17—0,24 × 0,098—0,13 мм. Вокруг ротового отверстия расположено по две пары сосочков внутреннего и внешнего круга. Пищевод мышеч-

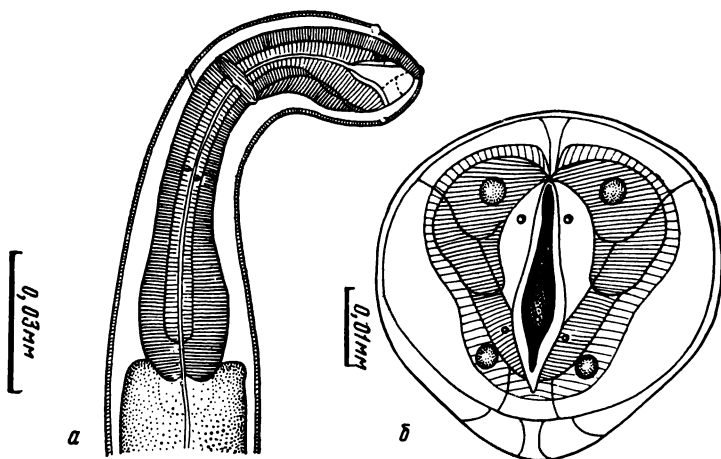


Рис. 47. *Cucullanus lebedevi* E. Skriabina, 1966 от *Acipenser baeri* (В.) р. Лены (по Скрыбиной, 1966). Головной конец латерально (а) и апиально (б)

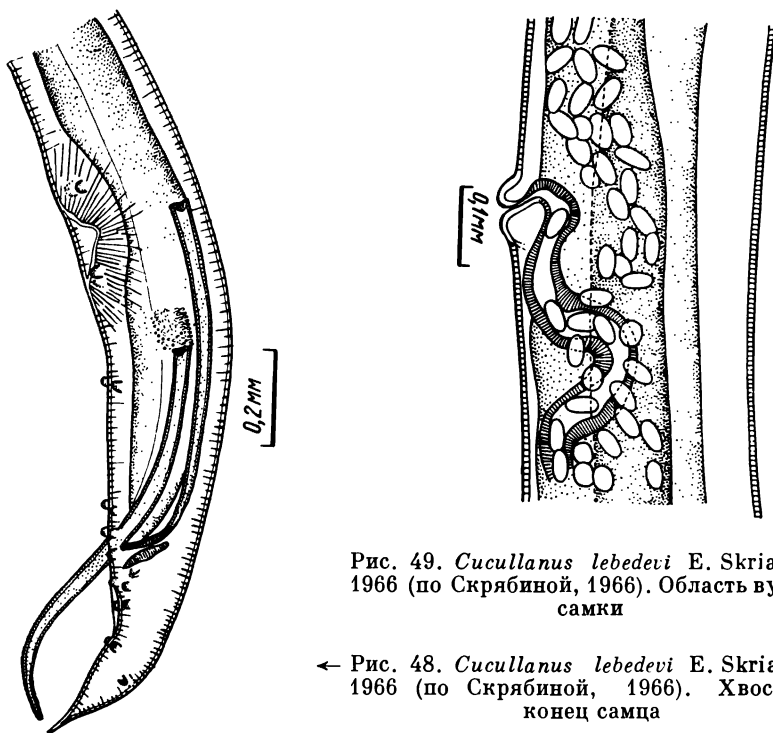


Рис. 49. *Cucullanus lebedevi* E. Skriabina, 1966 (по Скрыбиной, 1966). Область вульвы самки

← Рис. 48. *Cucullanus lebedevi* E. Skriabina, 1966 (по Скрыбиной, 1966). Хвостовой конец самца

ный на всем протяжении, его длина (с выростом, охватывающим капсулу, 1,22—1,95 мм. Экскреторное отверстие расположено ниже нервного кольца. В средней части пищевода имеются шейные сосочки. Хвостовой отдел заканчивается кутикулярным отростком.

Самец. Длина тела 11,7 мм (6,33—13,37). Ширина у головного конца на уровне ротовой капсулы 0,25 мм (0,21—0,31); в середине тела 0,35 (0,22—0,44) мм, на уровне клоаки 0,21 (0,14—0,21) мм. Длина пищевода 1,36 (1,22—1,79) мм. Он своеобразно «окаймляет» ротовую капсулу, образуя псевдокапсулу, затем суживается (ширина 0,12 мм), а дальше вновь расширяется, представляя собой булавовидную форму (ширина 0,19 мм).

Расстояние от головного конца до нервного ганглия 0,52 (0,10—0,65) мм. Длина хвостового отдела (от клоаки до конца тела) 0,41 (0,19—0,44) мм. Имеются две спикулы равного размера — 0,97 (0,73—1,11) мм. Рулек 0,098 мм длиной и 0,02 мм шириной. Преклоакальных сосочков пять пар, столько же постклоакальных. Две пары преклоакальных сосочков (которые ближе к головному концу) расположены по обеим сторонам присоскообразного вдавления, на некотором удалении от других пар папилл. Три пары других преклоакальных и первые три пары постклоакальных сосочков расположены латерально, на близком расстоянии друг от друга. Остальные две пары постклоакальных — одна пара вентральных и одна пара латеральных — расположены ближе к хвостовому концу. Сосочки крупные, сидячие, все одинаковой формы и размера. У клоаки имеется непарный латеральный сосочек.

Самка. Длина тела 12,3 (8,32—15,52) мм, ширина головного конца на уровне ротовой капсулы 0,30 (0,24—0,32) мм, ширина тела в районе вульвы 0,44 (0,27—0,52) мм, на уровне ануса 0,16 (0,13—0,21) мм. Длина пищевода 1,63 (1,22—1,95) мм. Расстояние от головного конца до нервного кольца 0,65 (0,40—0,65) мм.

Вульва расположена в 7,33 мм от головного конца (во второй половине тела), передняя петля матки — в 4,82 мм. Яйца овальной формы с тонкой оболочкой. Их размеры (в теле самки): длина 0,068 мм, ширина 0,043 (0,052—0,091 $\times$ 0,032—0,053) мм.

Э к о л о г и я. Специфичный вид осетровых. *C. lebedevi* — пресноводный паразит; он инвазирует жилые формы осетровых, обитающих в пресной воде.

У осетровых рек Сибири гельминт встречается довольно часто. В условиях Лены и Енисея, по нашим данным, это наиболее массовый гельминт сибирского осетра; он инвазирует 40,8% обследованных рыб в р. Лене (122 экз. из 299) и 41,5% (10 экз. из 24) в р. Енисее (Скрябина, 1966). Показатели инвазии *C. lebedevi* на р. Лене во всех районах исследования в среднем одинаковые.

Степень зараженности *C. lebedevi* различных возрастных групп сибирского осетра р. Лены очень близка. У крупных осетров процент инвазии гельминтом несколько выше, чем у более мелких.

У осетра, обитающего в бассейне р. Колымы, заражены этим гельминтом взрослые половозрелые особи (l_2 —от 100 до 120 см; 18+ и >).

Л и т е р а т у р а: Ахмеров, 1941; Бауер, 1948а, б; Волкова, 1941; Доброхотова, 1960; Догель, Ахмеров, 1959; Исайчиков, 1927; Петрушевский, Щупаков, Мосевич, 1948; Ревнивых, 1937; Ройтман, 1963а, б; Скрипченко, 1972; Скрябина, 1966; Титова, 1965; Титова, Скрипченко, 1960, 1972; Финогенова, 1967; 1971; Шульман, 1954а.

Cucullanus sphaerocephalus (Rudolphi, 1809) Sobolev, 1954

Рис. 50—53

С и н о н и м ы: *Pleurorhynchus* Nau, 1787; *Cucullanus acipenseris* Viborg, 1795; *Ascaris sphaerocephala* Rudolphi, 1908; *Ophiostoma sphaerocephalum* Rudolphi, 1809; *Dacnitis sphaerocephala* Dujardin, 1849; *Cucullanus papillifer* Molin, 1858; *Heterakis sphaerocephala* Schneider, 1866.

Х о з я е в а: *Huso huso*, *Acipenser nudiventris*, *A. ruthenus*, *A. güldenstädti*, *A. stellatus*, *A. sturio*.

Л о к а л и з а ц и я: пищевод, желудок, кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — Атлантический океан, Северное, Балтийское Адриатическое, Средиземное, Черное, Азовское, Каспийское моря, реки Дунай, Днепр, Волга, Урал, Кура, оз. Балатон.

Т а к с о н о м и я и м о р ф о л о г и я. До недавнего времени считалось, что у всех осетровых рыб бассейнов Европы и Азии паразитирует один вид рода *Cucullanus* — *C. sphaerocephalus* (Rudolphi, 1809) с его двумя подвидами: *C. s. sphaerocephalus* и *C. s. caspicus* Ivanov et Murigin 1937.

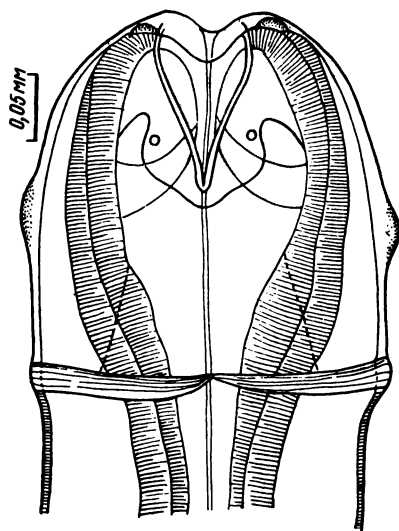
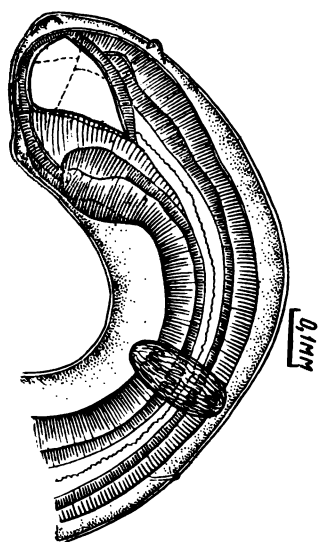


Рис. 50. *Cucullanus sphaerocephalus* (Rudolphi, 1809) от *Acipenser güldenstädti* (В.) Каспийского моря. Головной конец латерально. Оригина́л.

Рис. 51. *Cucullanus sphaerocephalus* (Rudolphi, 1809) от *Acipenser stellatus* (P.) Азовского моря (по Скрыбиной, 1968). Головной конец дорсально

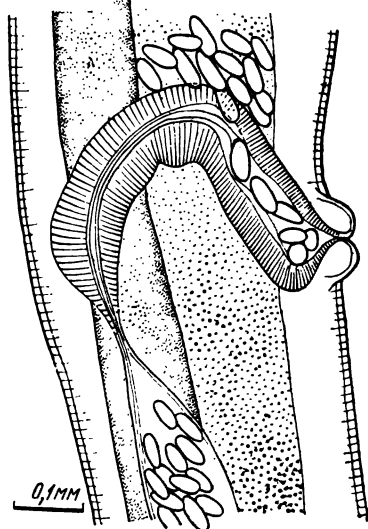
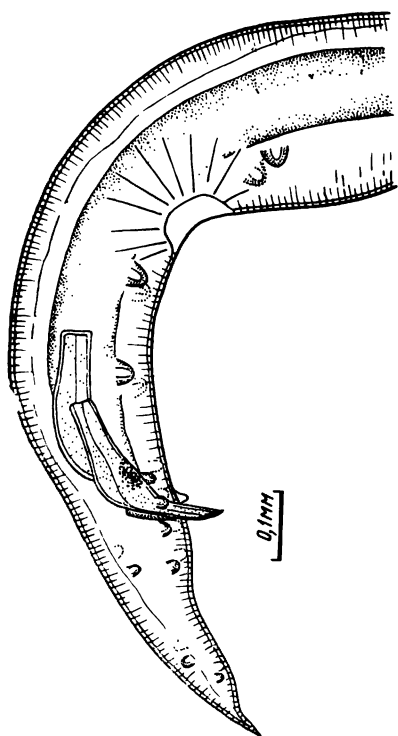


Рис. 53. *Cucullanus sphaerocephalus* (Rudolphi, 1809) от *Acipenser güldenstädti* (В.) Каспийского моря. Область вульвы самки. Оригина́л.

← Рис. 52. *Cucullanus sphaerocephalus* (Rudolphi, 1809) (по Скрыбиной, 1968). Хвостовой конец самца

Изучая морфологию этих гельминтов на оригинальном материале, мы убедились, что у осетровых СССР паразитируют два вида гельминтов рода *Cucullanus*: *C. sphaerocephalus* у осетровых бассейнов Черного, Азовского и Каспийского морей и *C. lebedevi* Е. Skriabina, 1966 у «жилых» форм осетровых рыб, обитающих в реках Сибири и Амура.

Сравнение представителей вида *Cucullanus sphaerocephalus* от осетровых Черного, Каспийского и Азовского морей показало, что подвида *C. sphaerocephalus caspicus* идентичен подвиду *C. s. sphaerocephalus*. Положение экскреторного отверстия ниже нервного кольца — признак, на основании которого А. С. Иванов и И. И. Мурыгин (1937) дифференцируют свой каспийский подвид, — было обнаружено у всех изученных нами особей *C. sphaerocephalus* из различных водоемов. Кроме того, этот признак свойствен всем известным видам рода *Cucullanus*, в том числе и другому виду кукуллянусов осетровых рыб — *C. lebedevi*. Торнквист (Torngquist, 1931) в работе по системе камалланид и кукулланид отмечает для *C. sphaerocephalus* расположение экскреторного отверстия выше нервного кольца. Мы полагаем, что в описании *C. sphaerocephalus* Торнквистом неточно установлено положение экскреторного отверстия. Признак расположения экскреторной поры ниже нервного кольца, вероятно, характерен для всего рода *Cucullanus*.

О п и с а н и е (по Скрыбиной, 1968а). Крупные нематоды, с толстой исчерченной кутикулой. Головной конец загнут в дорсальную сторону, его строение характерно для рода *Cucullanus* — отсутствие губ, наличие ротовой капсулы, окаймленной передней частью пищевода. Пищевод мышечный. Шейные сосочки позади нервного кольца, экскреторное отверстие расположено за шейными сосочками.

Самец. Длина тела 15,34 (11,24—19,52) мм, ширина у головного конца 0,30 (0,25—0,32) мм, на уровне клоаки 0,25 (0,16—0,25) мм, в середине тела 0,43 (0,32—0,48) мм. Размеры ротовой капсулы 0,20 × 0,11 (0,16—0,24 × 0,11—0,12) мм. Длина пищевода 1,76 (1,64—1,92) мм, его ширина в передней узкой части 0,16 мм, в задней широкой — 0,32 (0,24—0,36) мм. Расстояние от головного конца до нервного кольца 0,59 (0,52—0,64) мм. Экскреторное отверстие позади нервного кольца. Длина хвостового конца 0,43 (0,33—0,47) мм. Спикулы равные, их длина 0,44 (0,32—0,44) мм; длина рулька 0,096 мм. Половых сидячих сосочков 10 пар: пять пар вентральных преклоакальных, столько же более мелких постклоакальных. Среди последних три пары вентральных и две пары латеральных. Имеется еще один непарный преклоакальный сосочек. Между двумя передними парами преклоакальных сосочков имеется характерное для кукуллянусов овальное присоскообразное вдавление.

Самка. Длина тела 17,44 мм, ширина у головного конца 0,35 мм. Размеры ротовой капсулы 0,24—0,11 мм. Длина пищевода 1,92 мм, ширина в его передней части 0,16 мм, в задней 0,32 мм. Вульва расположена от головного конца в 9,92 мм. Расстояние до нервного кольца 0,64 мм, экскреторное отверстие позади нервного кольца. Длина хвостовой части тела 0,40 мм. Размеры яиц: 0,086—0,032 × 0,045—0,048 мм.

Э к о л о г и я. Специфичный вид осетровых рыб. *C. sphaerocephalus* редко встречается у пресноводной стерляди и молоди проходных осетровых в условиях реки и значительно сильнее заражает проходных взрослых осетровых, идущих на нерест из моря в реки.

Нам кажется правомочным предположение Г. А. Батычкова, В. П. Иванова (1967) о том, что инвазия этой нематодой осетровых происходит в морских условиях. В Каспийском море у проходных осетровых, принадлежащих к локальным стадам более осолоненной южной части моря, показатели инвазии кукуллянусом более высокие, чем у осетровых опресненного северного района моря (Догель, Быховский, 1939; Михайлов, 1959, 1963).

Наши данные (Скрябина, 1968а) подтверждают наблюдения, сделанные другими авторами, о том, что кукулянус паразитирует главным образом у взрослых рыб, хотя встречается и у молоди (Дубинин, 1952; Нечаева, 1963; Иванов, 1966а, 1968). Экстенсивность инвазии *C. sphaerocephalus* у севрюги Азовского и Каспийского морей ниже, чем у других видов осетровых из тех же водоемов (Догель, Быховский, 1939; Нечаева, 1964; Саидов, 1956а; Скрябина, 1968а). Интенсивность заражения этим гельминтом у осетровых сравнительно невысокая.

Л и т е р а т у р а: Агапова, 1956; Богату, Стенкулеску, Мунтяну, 1969; Догель, Быховский, 1939; Дубинин, 1952; Иванов, 1965, 1966а, 1968; Иванов, Марков, 1972; Иванов, Мурыгин, 1937; Коваль, 1962; Комарова, 1964; Каменев, Сахнина, 1956; Маркевич, 1951; Марков, Трусов, Решетникова, 1963а, б; 1964; Михайлов, 1959, 1963; Нечаева, 1964; Никольская, 1940 (по Шульману, 1954а); Османов, 1940; Саидов, 1956а; Саидов, Азизова, Околот, 1963; Саидов, Атаев, Ломакин, 1970; Скрябина, 1968а; Чулкова, 1939; Шульман, 1954а; Cobbald, 1858; Linstow, 1909; Mokhayer, 1973; Molin, 1858; Radulesky, 1953.

О Т Р Я Д *TRICHOCEPHALIDA* (SKRJABIN ET SCHULZ, 1928)

ПОДОТРЯД *TRICHOCEPHALATA* SKRJABIN ET SCHULZ, 1928

СЕМЕЙСТВО *CAPILLARIIDAE* NEVEU-LEMAIRE, 1936

Под *Capillaria* Zeder, 1800

***Capillaria tuberculata* (Linstow, 1914) Travassos, 1915**

Рис. 54—55

С и н о н и м: *Trichosoma tuberculatum* Linstow, 1914.

Х о з я е в а: *Huso huso*, *Acipenser nudiventris*, *A. guldenstädti*, *A. ruthenus*, *A. stellatus*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — Черное, Каспийское моря, Волга, бассейн Дуная.

М о р ф о л о г и я. Гельминт описан О. Линстовом (Linstow 1914), но морфология нематоды изучена автором очень неполно. Данные по морфометрии этого вида капиллярии исследователей, впоследствии изучавших его (Скрябин, 1924; Догель, Быховский, 1939), мало что добавляют для понимания строения нематоды. В. В. Ломакин изучил *C. tuberculata* от осетровых Каспия и дал подробное ее описание.

О п и с а н и е (по Ломакину, публикуется впервые). Тело длинное, суживается к обоим концам. Кутикула тонкая, нежная, с хорошо заметной поперечной исчерченностью на всем протяжении тела. Имеются две узкие латеральные бациллярные ленты с мозаичным рисунком и мелкими редкими точечными включениями. Головной конец заострен, имеются короткие латеральные головные крылья, начинающиеся на расстоянии 0,005 мм от переднего края тела. Губ нет, ротовое отверстие открывается терминально. Заметны два маленьких головных сосочка. Стома отсутствует, ротовое отверстие ведет в пищевод, состоящий из двух частей: короткой, узкой мышечной и длинной, окруженной цепочкой паразеофагеальных клеток железистой. Нервное кольцо расположено в верхней трети мышечного отдела пищевода.

Самец. Длина тела 3,97—5,70 мм, ширина его на уровне проксимальной части пищевода 0,018—0,019 мм, в середине 0,045—0,047 мм и в области клоаки 0,025—0,028 мм. Головные латеральные крылья имеют ширину 0,0018 мм, длину 0,021 мм. Нервное кольцо расположено на расстоянии 0,07 мм от переднего конца тела. Длина пищевода 2,58—3,04 мм. На месте перехода пищевода в кишечник по бокам имеются две железистые клетки бобовидной формы. Кишечник 1,39—2,25 мм длиной, переходит в клоаку на расстоянии 0,30—0,37 мм от заднего конца тела.

Рис. 54. *Capillaria tuberculata* (Linstow, 1914) (по Ломакину, публикуется впервые)

Слева направо: головной конец латерально; область вульвы самки; хвостовой конец самки

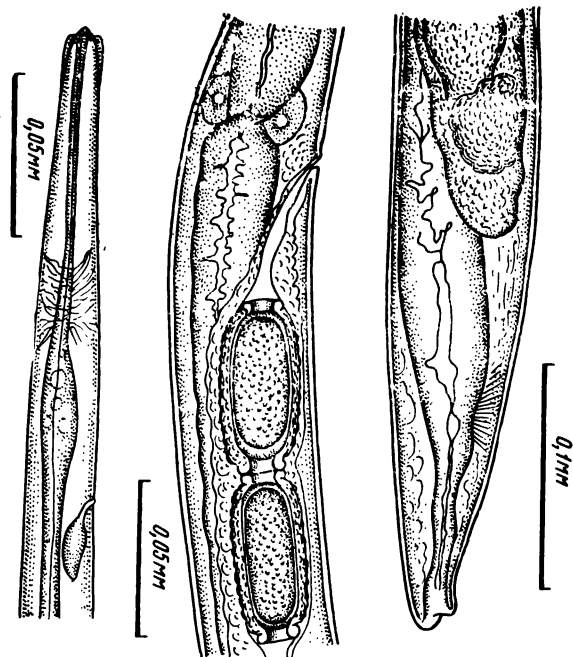
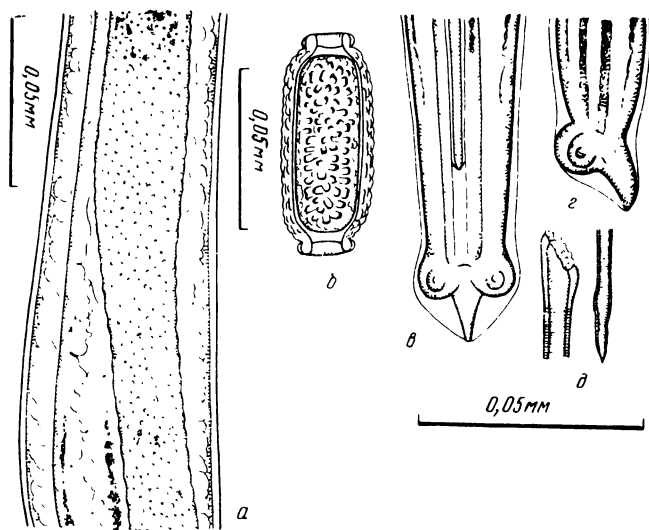


Рис. 55. *Capillaria tuberculata* (Linstow, 1914) (по Ломакину, публикуется впервые)

а — часть матки самки; б — яйцо; в, г — хвостовой конец самца; д — детали строения спикюлы самца



Семенник начинается от границы между пищеводом и кишечником, без ясно выраженного семенного пузырька переходит в петлеобразно изгибающийся семяизвергательный канал и впадает в клоаку на расстоянии 0,62—0,65 мм от заднего конца тела. Спикюла одна, длиной 0,52—0,65 мм, проксимальный ее конец закругленный, а дистальный слегка заострен. Спикюлярное влагалище гладкое, без поперечной исчерченности. Клоакальное отверстие расположено почти терминально. По бокам от последнего и несколько ниже располагается пара бугров, на которых, в свою очередь, имеется по одному сосочку. Имеется небольшая половая бурса, представленная прозрачной кутикулярной пленкой, которая поддерживается с боков двумя округлой формы ребрами и дорсальным, клювовидной формы ребром.

Самка. Длина тела 7,7—9,62 мм, ширина его на уровне проксимальной части пищевода 0,016—0,017 мм, максимальная ширина 0,056—0,062 мм и в области прямой кишки 0,028—0,030 мм. Общая длина пищевода 4,2—5,1 мм. Нервное кольцо расположено на расстоянии 0,064—0,070 мм от переднего конца тела. Кишечник длиной 5,84—6,01 мм заканчивается ректумом, открывающимся в почти терминально расположенный anus. Яичник начинается на расстоянии 0,066—0,078 мм от заднего конца тела, петлеобразно изгибаясь, заполняет почти всю полость хвостовой части. Постепенно суживаясь, переходит в узкий (0,014 мм) яйцевод, который направляется назад, делает петлю, ложится в обратном направлении и переходит в матку. В последней находится несколько десятков яиц на разных стадиях развития. Перед вагиной яйца расположены в один ряд, имеют удлинненно-овальную форму, на обоих полюсах расположены пробочки, размеры яиц 0,063—0,077 × 0,28—0,035 мм. Наружная оболочка яиц покрыта мелкими бугорками, общая толщина оболочек 0,0054 мм. Матка незаметно переходит в толстостенную вагину. Отверстие вульвы расположено напротив границы между пищеводом и кишечником.

Изменчивость признаков: в зависимости от степени зрелости нематод значительно меняется соотношение между длиной пищевода и кишечника.

Э к о л о г и я. Специфичный гельминт осетровых. Пресноводный паразит, инвазирует главным образом жилую форму осетровых — стерлядь, а также проходных рыб в их речной период жизни.

Инвазирует как молодь, так и взрослых осетровых, но «предпочитает» представителей первой группы (Дубинин, 1952). После изменения условий в Волге в связи со строительством на реке гидростанций гельминт стал встречаться крайне редко. Иванов (1966а, б, 1968), много исследовавший за последние годы молодь проходных осетровых и стерлядь, один раз обнаружил эту нематоду у молоди осетра. По-видимому, изменившиеся условия ведут к исчезновению гельминта. Дубинин (1952) отмечал, что *Capillaria tuberculata* способна вызвать у молоди осетровых воспаление кишечника.

Л и т е р а т у р а: Богату, Стенкулеску, Мунтяну, 1969; Догель, Быховский, 1939; Дубинин, 1952; Иванов, Марков, 1972; Изюмова, Шигин, 1958; Кошева, 1955; Курашвили, Табидзе, 1947; Никольская, 1940 (по Шульману, 1954а); Скрыбин, 1923; Linstow, 1914.

СЕМЕЙСТВО CYSTOOPSIDAE SKRJABIN, 1923

Род *Cystoopsis* Wagner, 1867

Cystoopsis acipenseris Wagner, 1867

Рис. 56—59

Х о з я е в а: *Huso huso*, *Acipenser nudiventris*, *A. güldenstädti*, *A. ruthenus*, *A. baeri*, *A. transmontanus*, *A. stellatus*.

Л о к а л и з а ц и я: под кожей между жучками.

Х о р о л о г и я: Европа — Каспийское, Азовское моря, реки Дунай, Волга, Кура; Азия — Аральское море, р. Амур; Северная Америка — р. Колумбия.

Т а к с о н о м и я и м о р ф о л о г и я. Со времени описания этого вида многие исследователи обращали внимание на этот своеобразный гельминт и изучали его. Много существенного в наши знания о строении этой нематоды внесли К. И. Скрыбин (1923), К. Яницкий, К. Рашин (Janicki, Rasin, 1928, 1930), Ю. С. Саидов (1954). Особенно ценны морфологические исследования Саидова, который уточнил некоторые детали строения гельминта. Автор также определил положение цистоопсиса в системе нематод, которое было весьма неопределенно. В. В. Ломакин, занимающийся изучением нематод рыб Каспия, внес дополнения в морфологию гельмин-

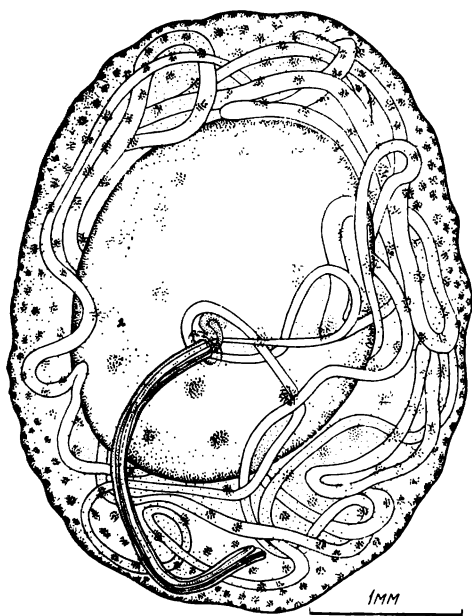
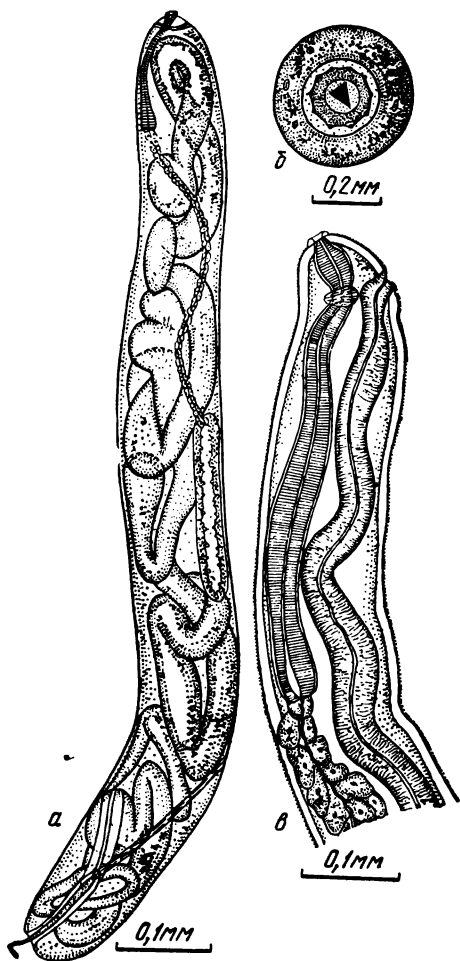


Рис. 56. *Cystoopsis acipenseris* Wagner, 1867 (по Ломакину, публикуется впервые).
Общий вид гельминта — самец и самка
в цисте

Рис. 57. *Cystoopsis acipenseris* Wagner, 1867 (по Ломакину, публикуется впервые)
 α_1 — самец; б — головной конец (апикально);
в — головной конец (латерально)



та, в частности в строение головного конца паразита. Его описание указанного вида отличается полнотой и точностью.

О п и с а н и е (по Ломакину, публикуется впервые). Нематоды заключены попарно в цисты диаметром до 9 мм. Половой диморфизм выражен очень резко: самец и самка отличаются друг от друга размерами тела, формой, внутренним строением. Общим для представителей обоих полов является лишь строение головного конца и пищевода. Головной конец закруглен, ротовое отверстие треугольной формы, расположено терминально. Оно окружено кольцевидным валиком, по которому симметрично располагаются 10 зубчиков, хорошо различимых на апикальном срезе. У основания валика имеются семь небольших головных сосочков и пара латерально расположенных амфид. Стома отсутствует. Пищевод состоит из двух отделов: хорошо развитого мышечного и железистого, представленного цепочкой клеток, среди которых хорошо заметна узкая капиллярная трубка. Кишечник как у самца, так и у самки заканчивается слепо.

Самец. Тело цилиндрической формы, несколько расширенное в средней части, оба конца его закруглены. Длина тела 2,10—2,25 мм, ширина его на уровне нервного кольца 0,18—0,19 мм, в середине 0,22—0,24 мм и на уровне проксимального участка спикеры 0,19—0,20 мм. Кутикула очень тонкая, нежная, гладкая. Ю. С. Саидов (1954) указывает на многочисленные шипики, покрывающие всю поверхность тела самцов, однако на наших экземплярах червей мы не обнаружили подобных образований. На поверхности кутикулы имелись лишь очень мелкие плоские, округлые

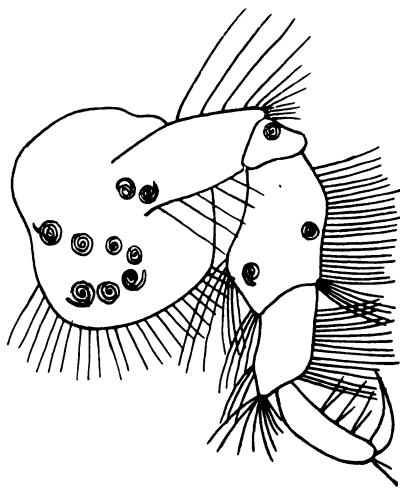
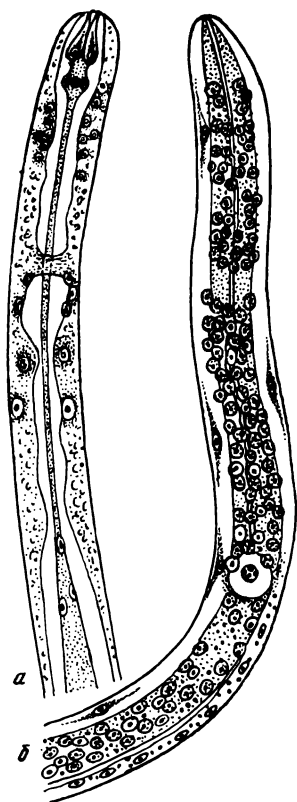


Рис. 59. *Cystoopsis acipenseris* Wagner, 1867 (по Яницкому, Рашину, 1929). Личинки в коксальных пластинках гаммаруса на 14-й день после заражения

←

Рис. 58. *Cystoopsis acipenseris* Wagner, 1867 (по Яницкому, Рашину, 1929). Личинки, развивающиеся в гаммарусах на разных стадиях жизни

а — на 5-й день; б — на 12-й день после заражения

бляшки. Длина мышечной части пищевода 0,27—0,28 мм, железистой 0,70—0,73 мм. Нервное кольцо окружает мышечный пищевод непосредственно у переднего конца тела. Экскреторная система не обнаружена. Пищевод переходит в слепо заканчивающийся кишечник длиной 0,34—0,36 мм и шириной 0,05 мм. Семенник, образуя многочисленные петли, заполняет всю полость тела от переднего до заднего конца. Имеется одна спикула, нежная, рыхлая и, по-видимому, совершенно нехитинизированная, поскольку ее трудно различить на тотальном препарате. Длина ее 0,25—0,26 мм, ширина в проксимальной части 0,015—0,019 мм, в дистальной 0,0079—0,0082 мм. Имеется спикулярное влагалище.

Самка. Тело разделено на две части: переднюю — нитевидную длиной 2,48—2,54 мм и заднюю — шарообразную диаметром до 5—6 мм. Тело покрыто тонкой кутикулой. Поверхность передней части тела нематоды покрыта мелкими шипиками, расположенными в шахматном порядке правильными поперечными рядами. Длина мышечной части пищевода 0,54—0,57 мм, ширина 0,031—0,039 мм. Длина железистого отдела пищевода вдвое превышает длину мышечного и равняется 1,09—1,18 мм. В передней нитевидной части тела железистый пищевод соединяется с кишечником, который в виде прямой трубки проходит в заднюю шарообразную часть, где заканчивается пузыревидным расширением диаметром 2—2,5 мм. Нервное кольцо располагается на расстоянии 0,48—0,52 мм от переднего конца тела. Экскреторная система не обнаружена. Отверстие вульвы расположено у переднего конца тела на расстоянии 0,080—0,085 мм от него. Вагина в виде длинной трубки с толстыми мышечными стенками и узким просветом проходит через всю нитевидную часть; в задней части тела она соединяется с маткой, петли которой вместе с яичником и пищеводом заполняют всю полость тела. Матка содержит огромное количество яиц, находящихся на разных стадиях развития. Зрелые яйца имеют сформировавшуюся личинку. Яйца имеют характерную для трихоцефалат боченкооб-

разную форму с пробочками на обоих полюсах. Оболочка яиц очень тонкая, гладкая, легко разрушается.

Размер яиц $0,063-0,068 \times 0,021-0,025$ мм.

Биология, экология. Специфичный вид осетровых рыб. Жизненный цикл *Cystoopsis acipenseris* изучен К. Яницким, К. Рашиным (Janicki, Rašin, 1928, 1930). В искусственных условиях исследователи заражали промежуточных хозяев — рачков *Dikerogammarus haemobaphes* и *Gammarus platycheir* (в Волге), *Gammarus pulex* (в Дунае) яйцами цистоопсиса. Через 4 часа в кишечнике бокоплавов выводились личинки длиной 0,2 мм. Вскоре они пробуравливают стенку кишечника и попадают в полость тела бокоплава, где личинки развиваются в течение 2 недель. К этому времени они достигают 0,38 мм длины; формируется ротовое отверстие, фаринкс, длинный пищевод и кишечник, заканчивающийся анальным отверстием. До того как перейти в покоящееся состояние (через 3 месяца), личинка мигрирует по органам промежуточного хозяина. Скорость развития личинки в бокоплаве зависит от температуры: при $18-20^\circ$ личинка достигает инвазионности через 14—15 дней после заражения, при 8° — только через 22 дня.

Цистоопсис — эвригалинный гельминт, паразитирующий главным образом у жилой стерляди и молоди проходных осетровых, еще не спускавшейся в море. Многие авторы отмечали более высокую инвазию цистоопсисом молоди стерляди, чем взрослых особей этого вида рыбы (Скорилов, 1903; Лавров, 1908; Бенинг, 1912; Скрябин, 1924; Скворцов, 1928; Бауер, 1959а; Шульман, 1954а). На Волге В. П. Иванов (1966б) наблюдал высокий процент зараженности взрослых особей стерляди этой нематодой. Продолжительность жизни паразита в окончательном хозяине предположительно год или несколько меньше (Скорилов, 1903).

На патогенное влияние цистоопсиса на организм рыб указывает В. П. Иванов (1966а, 1968), наблюдавший разрушение ткани на теле хозяина и образование вокруг гельминта соединительнотканной капсулы, а также отек и разрыхление соединительной ткани.

Л и т е р а т у р а: Бауер, 1959а; Бенинг, 1912, 1913, 1914; Вагин, Любарская, Черенкова, 1966; Быстрицкий, 1902; Вагнер, 1868, 1889; Грим, 1870; Дубинин, 1952; Захваткин, 1935; Зыков, 1902; Иванов, 1965б, 1966а, 1968; Иванов, Головин, 1966; Иванов, Марков, 1972; Иванов, Мурыгин, 1937; Изюмова, Шигин, 1958; Кабаиванский, 1943; Каменев, Сахнина, 1966; Кесслер, 1870; Коларов, 1961; Кошева, 1955; Лавров, 1908; Маргаритов, 1959; Маркевич, 1951; Марков, Трусов, Иванов, 1967; Мельников, 1876; Нечаева, 1964; Никольская, 1940 (по Шульману, 1954а); Османов, 1952, 1958, 1959а; Русев, 1963б; Сайдов, 1954, 1956а; Сайдов, Азизова, Околот, 1963; Сайдов, Атаев, Ломакин, 1970; Скворцов, 1928, 1931; Скорилов, 1902, 1903; Скрябин, 1923; Шульман, 1954а; Яницкий, Рашин, 1928; Chitwood, Mc Intosh, 1950; Janicki, Rašin, 1928, 1930; Linstow, 1904; Radulesky, 1948, 1953

ПОДОТРЯД *DIOCTOPHYMATA* SKRJABIN, 1927

СЕМЕЙСТВО *DIOCTOPHYMIDAE* RAILLIET, 1915

Под *Eustrongylides* Jagerskiöld, 1909

Eustrongylides excisus Jagerskiöld, 1909, larva

Х о з я е в а: *Huso huso*, *Acipenser nudiventris*, *A. ruthenus*, *A. güldenstädti*, *A. stellatus*.

Л о к а л и з а ц и я: полость тела.

Х о р о л о г и я: Европа — Черное, Каспийское моря.

Наряду с широким кругом резервуарных хозяев *E. excisus* фигурируют и осетровые рыбы (Карманова, 1965). Личинками этого гельминта аципензериды заражаются в их морской период жизни. Паразит довольно обычен для этих рыб, хотя количественные показатели инвазии им

невелики. Инвазированы могут быть как взрослые, так и молодые особи рыб (Дубинин, 1952; Нечаева, 1964). В. А. Догель, Б. Е. Быховский (1939) отмечали отсутствие инвазии этим паразитом у севрюги. Работы других авторов и наши данные подтвердили низкий показатель инвазии этого вида рыб личинками *Eustrongylides excisus* (Саидов, 1956а; Нечаева, 1964) по сравнению с другими осетровыми.

На патогенное влияние личинок этой нематоды на осетровых рыб указывали Догель, Быховский (1939), Дубинин (1952): в стенке кишечника хозяина образуются гноящиеся нарывы.

Л и т е р а т у р а: Догель, Быховский, 1939; Дубинин, 1952; Иванов, Мурыгин, 1937; Карманова, 1965; Михайлов, 1959; Нечаева, 1964; Саидов, 1956а; Саидов, Атаев, Ломакин, 1970; Шумило, 1958а; Mokhayer, 1973.

Род *Diectophyma* Collet-Meygret, 1802

Diectophyma renale (Goese, 1782) Stiles, 1901, larva

Х о з я е в а: *Acipenser nudiventris*, *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*.

Л о к а л и з а ц и я: стенки кишечника.

Х о р о л о г и я: Азия — Аральское море, р. Амударья.

В число многих видов резервуарных хозяев *D. renale* входят и осетровые Аральского бассейна. Личинки диактофимат редко встречаются у аципензерид.

Л и т е р а т у р а: Карманова, 1965; Османов, 1952, 1965а, 1971.

КЛАСС АКАНТОЦЕФАЛА RUDOLPHI, 1808

У осетровых мира зарегистрировано 13 видов акантоцефалов, принадлежащих к 11 родам, 5 семействам, 3 отрядам.

ОТРЯД НЕОЕЧИНОРХИНЧИДА SOTHWELL ET MACFIE, 1925

СЕМЕЙСТВО НЕОЕЧИНОРХИНЧИДАЕ VAN CLEAVE, 1919

Род *Neoechinorhynchus* Hamann, 1892

Neoechinorhynchus rutili (Müller, 1780) Hamann, 1892

Х о з я и н: *Acipenser baeri*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Азия — реки Енисей, Лена.

Палеарктический вид, паразитирующий у широкого круга хозяев разных систематических групп. Встречается у осетровых Сибири, но чрезвычайно редко.

Л и т е р а т у р а: Бауер, 1948а; Скрыбина, 1966.

СЕМЕЙСТВО ТЕНУИСЕНТИДАЕ VAN CLEAVE, 1936

Род *Tanaorhamphus* Ward, 1918

Tanaorhamphus ambiguus Van Cleave, 1921

Х о з я и н: *Acipenser fulvescens*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Северная Америка — Великие озера.

Гельминт угрей (*Anguilla*) и лососевых (*Salmo*). Для осетровых крайне редкий паразит.

Л и т е р а т у р а: Hofmann, 1967; Meyer, 1933.

О Т Р Я Д *ECHINORHYNCHIDAE* SOUTHWELL ET MACFIE, 1925

СЕМЕЙСТВО *ECHINORHYNCHIDAE* (COBBOLD, 1879)

Род *Echinorhynchus* Müller, 1776

Echinorhynchus attenuatus Linton, 1888

Х о з я и н: *Acipenser brevirostris*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Северная Америка — побережье Атлантического океана.

Паразит инвазирует главным образом представителей тресковых рыб (*Gadidae*). Для осетровых случайный гельминт.

Л и т е р а т у р а: Петроченко, 1956.

Echinorhynchus gadi Müller, 1776

Х о з я и н: *Acipenser sturio*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — Ладожское озеро, Адриатическое море.

Типичный представитель тресковых рыб (*Gadidae*). У осетровых паразитирует редко.

Л и т е р а т у р а: Барышева, 1949; Барышева, Бауер, 1957; Lühe, 1911.

Род *Pseudoechinorhynchus* Petrotschenko, 1956

Pseudoechinorhynchus clavula (Dujardin, 1845) Hamann, 1892

Х о з я е в а: *Acipenser ruthenus*, *A. güldenstädti*, *A. baeri*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — Волга; Азия — р. Енисей, оз. Байкал.

Паразит широкого круга хозяев, обитающих в пресных водах ледовитоморской провинции. Для осетровых рек Волги и Енисея обычен. Встречается как у молоди, так и у взрослых рыб (Дубинин, 1952; Иванов, 1966а, 1968; Нечаева, 1964).

Л и т е р а т у р а: Бауер, 1948а; Догель, Боголепова, 1957; Дубинин, 1952; Заика, 1965; Иванов, 1966а, 1968; Кошева, 1955; Ляйман, 1933; Марков, Трусов, Решетникова, 1963б; 1964; Нечаева, 1964; Скрыбина, 1966.

Род *Metechinorhynchus* Petrotschenko, 1956

Metechinorhynchus salmonis (Müller, 1780) Petrotschenko, 1956

Х о з я е в а: *Acipenser ruthenus*, *A. baeri*, *A. sturio*, *A. fulvescens*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — Ладожское озеро; Азия — реки Енисей, Лена; Северная Америка — оз. Мичиган.

Паразит большого числа рыб разных систематических групп. Облигатный гельминт лососевых рыб (*Salmonidae*). Имеет широкий ареал. Для осетровых рыб является факультативным паразитом.

Л и т е р а т у р а: Барышева, Бауер, 1957; Бауер, 1948а; Скрыбина, 1966; Bangham, 1955; Hofmann, 1967.

Род *Acanthocephalus* Koelreuther, 1771

Acanthocephalus anguillae (Müller, 1780) Lühe, 1911

Х о з я е в а: *Acipenser rutnenus*, *A. sturio*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — Балтийское море, бассейны рек Дуная и Волги.

Широко распространенный гельминт, паразитирующий у большого числа видов пресноводных рыб, главным образом у лососевых (*Salmonidae*) и карповых (*Cyprinidae*). У осетровых регистрируется крайне редко.

Л и т е р а т у р а: Богату, Стенкулеску, Мунтяну, 1969; Иванов, 1966б; Lühe, 1911.

Род *Paracanthocephalus* Achmerov et Dombrowskaja-Achmerova, 1941

Paracanthocephalus tenuirostris Achmerov et Dombrowskaja-Achmerova, 1941

Х о з я и н: *Huso dauricus*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — р. Зей (бассейн Амура).

Паразитирует у широкого круга рыб, обитающих в бассейне Амура. Для осетровых нетипичен и редко встречается у представителей этой группы рыб.

Л и т е р а т у р а: Ройтман, 1961.

Род *Acanthocephaloides* Meyer, 1933

Acanthocephaloides incrassatus (Molin, 1858) Meyer, 1933

Х о з я и н: *Huso huso*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — Черное море.

Паразитирует у широкого круга морских рыб. Для осетровых рыб случайный гельминт.

Л и т е р а т у р а: Османов, 1940.

Род *Leptorhynchoides* Kostylew, 1924

Leptorhynchoides plagicephalus (Westrumb, 1821) Kostylew, 1924

Рис. 60—62

С и н о н и м ы: *Echinorhynchus plagicephalus* Westrumb, 1821; *E. husohis* Rudolphi, 1819; *E. acipenseris rutheni* Rudolphi, 1819.

Х о з я е в а: *Huso huso*, *Acipenser nudiventris*, *A. ruthenus*, *A. güldenstädti*, *A. sturio*, *A. stellatus*, *A. ruthenus* × *A. güldenstädti*, *H. huso* × *A. ruthenus*.

Л о к а л и з а ц и я: пищевод, желудок, кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — Адриатическое, Черное, Балтийское, Средиземное, Каспийское моря, реки Дунай, Волга, Урал, Кура.

М о р ф о л о г и я. Строение лепторинхоидес хорошо изучено благодаря работам Н. Н. Костылева (1924, 1927, Kostylew, 1924). Автор обосновал и диагностировал род *Leptorhynchoides* Kostylew, 1924, сделал описание вида от осетровых СССР.

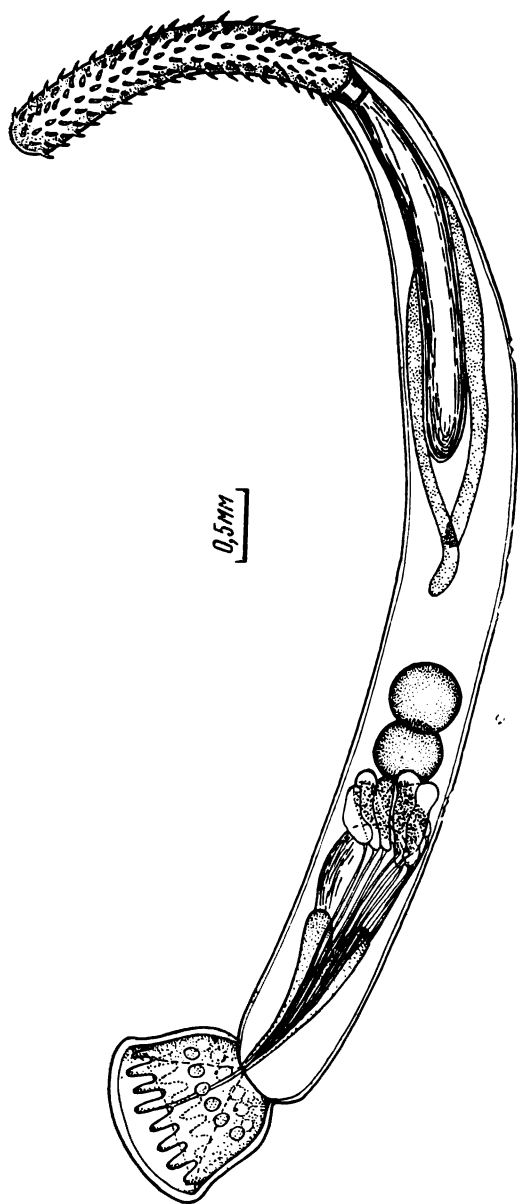


Рис. 60. *Leptorhynchoides plagicephalus* (Westrumb, 1821) от *Acipenser ruthenus* (L.) Каспийского моря.
Общий вид самца. Оригинал

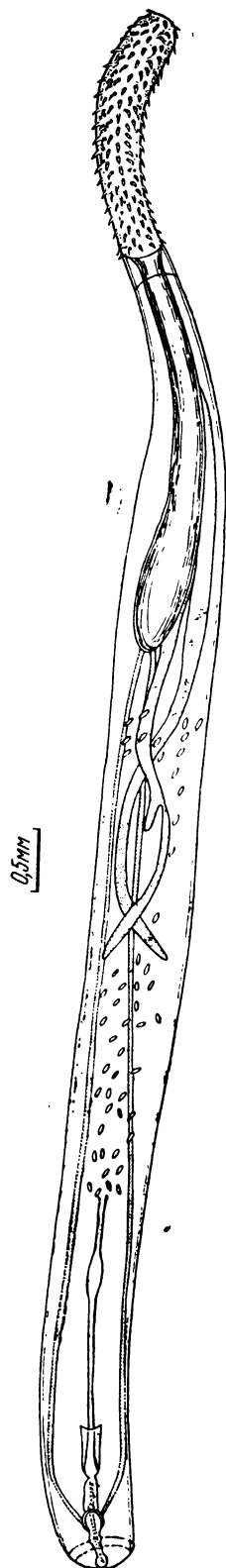
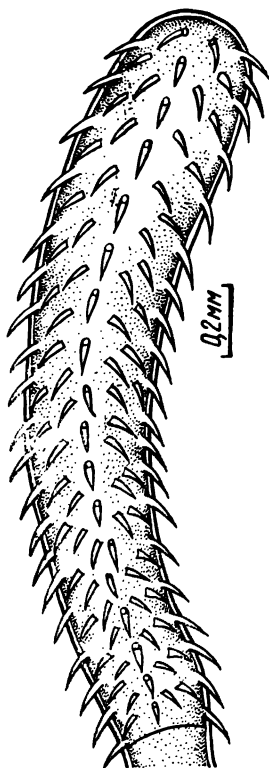


Рис. 61. *Leptorhynchoides plagicephalus* (Westrumb, 1821) от *Acipenser stellatus* (P.) Каспийского моря.
Общий вид самки. Оригинал



Описание (по Костылеву, 1924). Тело цилиндрическое, слегка суживающееся к обоим концам. В поперечном сечении округлое. Поверхность тела гладкая. Длина тела самца 13 мм, самки — 20—25 мм. Хоботок очень длинный, 2,0—3,2 мм, слегка расширяется к вершине. Ширина его в основании 0,38—0,44 мм. По отношению к оси тела хоботок загнут на вентральную сторону. На поперечном сечении хоботок более или менее скручен. Шейка короткая, около 0,32 мм длиной. На хоботке 14 продольных рядов крючков по 22—24 крючка в ряду. Крючки несколько меньших размеров в области сгиба на вентральной стороне, чем на дорсальной. Длина острия крючков на вентральной стороне 0,109—0,115 мм у передних крючков, 0,089—0,099 мм у средних и 0,082 мм у задних; корень немного короче острия. Длина острия на дорсальной стороне 0,099—0,115 мм у передних крючков, 0,066—0,082 мм у средних и задних. Лемниски длинные, достигают середины тела. Семенники округлые в средней области тела. Цементных желез восемь, они округлые.

Первый ганглий в передней половине хоботкового влагалища. Яйца веретенообразной формы 0,136—0,150 мм длиной, 0,035—0,039 мм шириной, средняя оболочка образует выпячивание к полюсам.

Биология и экология. Специфичный вид осетровых рыб. Развитие этого гельминта происходит с одним промежуточным хозяином — гаммарусом — *Gammarus pulex* (Grustacea, Amphipoda) (Rašin, 1949).

Паразитирует у стерляди, а также у проходных видов осетровых в их речной и морской период жизни. Вид эвригалинный, способный инвазировать рыб в пресной и осолоненной воде (Марков, Трусов, Решетникова, 1964; Марков, Трусов, Иванов, 1967).

Лепторинхоидес инвазирует как взрослых, так и молодь осетровых рыб (Иванов, 1966а, 1968). Наши исследования на Каспии показали, что северюга заражена лепторинхоидесом выше, чем осетр. Высокий процент инвазии этим скребнем мы наблюдали у шипа, исследованного в том же районе: все 11 экз. вскрытых рыб были заражены, при сравнительно высокой интенсивности инвазии от 2 до 42 экз. на рыбу. Более высокую инвазию северюги по сравнению с осетром отмечают Ю. С. Саидов (1956а), исследовавший осетровых в районе наших работ, и В. П. Иванов (1966а) для рыб Волги.

Иванов (1966а, 1968) наблюдал в среднем одинаковые показатели инвазии этим гельминтом в течение всего года.

Патогенное влияние *L. plagicephalus* отмечали Н. А. Нечаева (1953а), В. П. Иванов, Н. Ф. Головин (1966). Последние авторы наблюдали в местах прикрепления хоботка скребня к стенкам кишечника хозяина образование соединительнотканной прослойки с лейкоцитарной инфильтрацией вокруг и преобладанием эозинофильных лейкоцитов.

Литература: Агапова, 1956, 1966; Батычков, Иванов, 1967; Богату, Стенкулеску, Мунтяну, 1969; Бородин, 1904; Быховская, 1936; Догель, Быховский, 1939; Захваткин, 1935; Иванов, 1965а, 1966а, 1968; Иванов, Головин, 1966; Иванов, Марков, 1972; Иванов, Мурыгин, 1937; Костылев, 1923; 1927; Kostylew, 1924; Маргаритов, 1959;

Маркевич, 1951; Марков, Трусков, Иванов, 1967; Марков, Трусков, Решетникова, 1963б, 1964, 1965; Михайлов, 1959, 1963; Нечаева, 1953; Русев, 1963б; Саидов, 1956а; Саидов, Азизова, Околот, 1963; Скориков, 1903; Скрыбин, 1924; Смирнова, Мищенко, 1966; Никольская, 1940 (по Шульману, 1954а); Lühe, 1911; Meyer, 1933; Mokhayer, 1973; Molin, 1858; Radulesky, 1948, 1953; Rašin, 1949; Rudolphi, 1819; Westrumb, 1821.

СЕМЕЙСТВО POMPHORHYNCHIDAE YAMAGUTI, 1939

Род *Pomphorhynchus* Monticelli, 1905

Pomphorhynchus laevis (Müller, 1776) Monticelli, 1905

Х о з я е в а: *Huso huso*, *Acipenser nudiventris*, *A. ruthenus*, *A. güldenstädti*, *A. sturio*, *A. ruthenus* × *A. güldenstädti*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — Балтийское, Черное моря, реки Дунай, Волга, Урал.

Пресноводный гельминт, паразитирующий у широкого круга рыб. Для осетровых обычен, особенно в условиях Волги. Приводим описание вида от русского осетра р. Волги (по Иванову, 1967). Тело цилиндрическое, суживающееся на заднем конце. Шейка длинная с бульбусом. Длина тела 10,29—13,65 мм, ширина 0,84—0,90 мм. Хоботок цилиндрический, длиной 0,82—0,90 мм, шириной 0,32—0,37 мм. На хоботке 16 продольных рядов крючьев. Передние более массивные. Длина острия первых пяти крючьев 0,052—0,054 мм, толщина 0,016 мм, длина корня 0,036 мм, длина шейки 4,83—5,25 мм. На переднем конце шейка образует бульбус диаметром 0,84—1,72 мм. Хоботковое влагалище расширено на передней части, тянется по всей длине шейки. У одного экземпляра оно образует петлю в бульбусе. Длина лемнисков 0,60 мм. Семенники вытянуты — 1,05 мм длиной и 0,27 мм шириной. Цементных желез шесть, они округлые, расположены тремя парами.

Л и т е р а т у р а: Агапова, 1966; Богату, Стенкулеску, Мунтяну, 1969; Иванов В. П., 1966а, 1967б, 1968; Иванов, Марков, 1972; Иванов, Мурыгин, 1937; Коваль, 1962; Кошева, 1955; Маркевич, 1951; Смирнова, Мищенко, 1966; Lühe, 1911; Mokhayer, 1973; Radulesky, 1948, 1953.

О Т Р Я Д POLYMORPHIDA PETROTSCHENKO, 1956

СЕМЕЙСТВО POLYMORPHIDAE MEYER, 1931

Род *Corynosoma* Lühe, 1904

Corynosoma semerme (Fossell, 1904), larva

Х о з я и н: *Acipenser sturio*.

Л о к а л и з а ц и я: кишечник.

Х о р о л о г и я: Европа — Ладожское озеро.

Личинки указанного гельминта паразитируют у резервуарных хоз-яев — многих рыб разных систематических групп. Для осетровых случайный гельминт.

Л и т е р а т у р а: Барышева, Бауер, 1957.

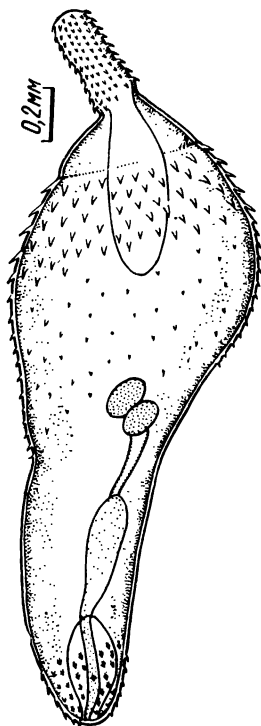
Corynosoma strumosus (Rudolphi, 1802) Lühe, 1904 larva

Рис. 63

Х о з я е в а: *Huso huso*, *Acipenser nudiventris*, *A. güldenstädti*, *A. stellatus*.

Л о к а л и з а ц и я: пищевод, желудок, толстый отдел кишечника.

Рис. 63. *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802), larva от *Acipenser stellatus* (P.) Каспийского моря. Общий вид личинки. Оригинал



Х о р о л о г и я: Европа — Каспийское море.

Личинки *C. strumosum* имеют широкий круг резервуарных хозяев — рыб разных систематических групп. В Каспийском море этот паразит зарегистрирован у русского осетра (Микайлов, 1959). Наши исследования показали, что личинка указанного скребня паразитирует также и у белуги, шипа и севрюги этого водоема. Личинки встречены нами только у взрослых особей осетровых.

Приводим данные по морфологии личинки *Corynosoma strumosum* от севрюги Каспия.

Самец. Длина тела 3,67 мм, ширина в расширенной передней части 1,05 мм, в хвостовой части 1,68 мм. Длина хоботка 0,52 мм, его ширина 0,19 мм. Расположение шипов на хоботке квинкункциальное, поперечных рядов 18, продольных 10. Длина острия крючьев по продольному ряду: 0,043; 0,047; 0,052; 0,056; 0,041; 0,069; 0,047; 0,043; 0,034. Длина влагалища хоботка 1,26 мм, длина шейки 0,38 мм.

Тело покрыто шипами: более крупными, расположенными в шахматном порядке в первой трети тела ($b_2 = 0,043; 0,047; 0,052$) и более мелкими, расположенными хаотично в остальной части. Диаметр семенников 0,19 мм.

Самка (от шипа; описание по 2 экз.). Длина тела 4,00—4,15 мм, ширина в передней расширенной части тела 1,26—1,38 мм, хвостовой—1,47—1,78 мм. Длина хоботка 0,52—0,63 мм, ширина 0,21 мм. Число рядов крючьев на хоботке и размеры крючьев на хоботке и на поверхности тела те же, что и у самца. Длина влагалища 1,05—1,09 мм, длина шейки 0,27—0,35 мм.

Л и т е р а т у р а: Микайлов, 1959.

Виды нематод с невыясненным систематическим положением

Ascaris lucii Pearse, 1924

A. scaphirhynchus Pearse, 1924

Х о з я и н: *Scaphirhynchus platyrhynchus*

Х о р о л о г и я: Северная Америка.

Л и т е р а т у р а: Pearse, 1924, Yamaguti, 1961.

ГЕЛЬМИНТОФАУНА ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ОСЕТРОВЫХ РЫБ

Несмотря на богатую историю изучения гельминтов осетровых, некоторые виды рыб этой группы оказались не охваченными в гельминтологическом отношении: китайские (2 вида), японские (2 вида) осетры, сьрдарьинский, малый амударьинский и бледный лопатоносы. Более полно изучены наиболее распространенные массовые виды осетровых рыб: стерлядь, русский осетр и севрюга.

СЕМЕЙСТВО *ACIPENSERIDAE* BONAPARTE, 1831 — ОСЕТРОВЫЕ

Род *Huso* Brandt, 1869 — белуги

В род *Huso* входят два вида: *Huso huso* — белуга и *Huso dauricus* — калуга. Первый из них населяет водоемы южных морей СССР, второй — бассейн Амура. Это самые крупные рыбы из семейства осетровых, ведут хищнический образ жизни.

Huso dauricus (Georgi, 1775) — калуга

Обитает в бассейне Амура — от Амурского лимана до его верховьев. Встречается в притоках Амура — Аргуни, Шилке, Сунгари, Зее, Уссури. Летом заходит в крупные озера: Ханка, Болонь, Орель. Пресноводный вид; совершает местные нерестовые миграции в реке, образует несколько локальных стад, самое «нижнее» выходит для нагула в Амурский лиман, а иногда и в море. Половозрелости достигает в возрасте 16—17 лет. Хищник, первый год жизни питается только беспозвоночными. Держится на галечных и песчаных грунтах в русле реки (Солдатов, 1915; Пробатов, 1930; Никольский, 1956; Кожин, 1965).

Гельминтофауну калуги изучали: В. К. Солдатов (1915), Г. Я. Змеев (1936, исследовано 2 экз.), С. С. Шульман (1954а, вскрыто 9 экз.), В. А. Догель, А. Х. Ахмеров (1959), А. Х. Ахмеров (1960, 1961, исследовано 12 экз.), В. А. Ройтман (1963б, вскрыто 3 экз.), Ю. А. Стрелков, С. С. Шульман (1971, вскрыто 7 экз.). Исследования проводились в основном в нижнем течении Амура, в озерах Петровское, Болонь, Удыль, Орель, Хиванда, а также в устье р. Зеи (верхнее течение Амура).

В гельминтологическом отношении калуга изучена слабо. В настоящее время зарегистрировано 15 видов гельминтов¹. *Monogenoidea* (1): *Diclybothrium armatum*; *Cestoidea* (1): *Amphilina japonica*; *Trematoda* (7): *Bucephalus skrjabini*, *Acrolichanus auriculatus*, *Isoparorchis hypselobagri*, larva, *Tubulovesicula lindbergi*, *Derogenes varicus*, *Azygia lucii*, *Azygia robusta*;

¹ Здесь и далее — в общее число зарегистрированных гельминтов не входят формы, не определенные до вида (sp.)

Nematoda (5): *Contracaecum aduncum*, larva, *Porrocaecum* sp., larva, *Anisakis simplex*, larva, *Ascarophis argumentosus*, *Cucullanus lebedevi*, *Camallanus cotti*; *Acanthocephala* (1): *Paracanthocephalus tenuirostris*.

Специфичные пресноводные гельминты *Diclybothrium armatum*, *Acrolichanus auriculatus*, *Cucullanus lebedevi* и *Ascarophis argumentosus* — общие для калуги и осетровых рек Сибири. Диклиботриум и акролиханус распространены также и у осетровых Понто-Каспийского бассейна. *Amphiliina japonica* — это единственный из специфичных видов, общий для калуги и осетровых Тихого океана. В составе гельминтофауны калуги присутствуют также пресноводные неспецифические паразиты, свойственные другим хищным рыбам Амура: *Bucephalus skrjabini*, *Isoparorchis hypselobagri*, *Azygia lucii*, *A. robusta*, *Camallanus cotti*, *Paracanthocephalus tenuirostris*. Это, по-видимому, связано со сходством питания калуги с другими хищниками Амура.

Морские неспецифичные гельминты — *Derogenus varicus*, *Tubulovesicula lindbergi*, *Contracaecum aduncum*, larva, *Anisakis simplex*, larva — зарегистрированы у калуги, принадлежащей к локальному стаду нижнего течения Амура, представители которого в поисках пищи выходят в осолоненный Амурский лиман. По мнению Ю. А. Стрелкова, С. С. Шульмана (1971), оба вида трематод попадают к калуге при поедании проходных лососевых рыб и живут определенное время в пищеварительном тракте хозяина.

Возрастные и сезонные изменения видового состава гельминтов у калуги остаются неизученными. Известно только, что *Bucephalus skrjabini*, *Cucullanus lebedevi*, *Paracanthocephalus tenuirostris* калуга заражается в молодом возрасте при достижении длины 1,5 м (Ройтман, 1963; Стрелков, Шульман, 1971).

Huso huso (Linne, 1758) — белуга

Обитает в Адриатическом, Черном, Азовском и Каспийских морях. Проходная форма. Для нереста заходит в реки: Дунай, Днепр, Днестр, Десну, Буг, По, Дон, Кубань, Волгу, Урал, Терек, Куру. Ихтиологи выделяют три подвида белуги: *Huso h. caspicus* — каспийский, *Huso h. ponticus* — черноморский, *Huso h. maoticus* — азовский. Белуга — хищник, питается с первого года жизни рыбой (сельдь, тюлька, бычки, вобла и др.). Половозрелости достигает в 16—18 лет. В море во время нагула держится более глубоководных участков по сравнению с другими видами проходных осетровых (Сальников, Малятский, 1934; Бабушкин, 1942; Амброз, 1960; Кожин, 1965).

Гельминтофауну белуги изучали: в бассейне Черного моря — Рудольфи (Rudolphi, 1819), Веструмб (Westrumb, 1821), С. О. Османов (1940, 15 экз.), А. П. Маркевич (1951), С. С. Шульман (1954а, 5 экз.), Б. Е. Курашвили (1960, 3 экз.), В. П. Коваль (1962, 2 экз.), О. Костюк (1966), Д. Богату, В. Стенкулеску, Г. Мунтяну (1969, 11 экз.); в Азовском море — Е. С. Скрябина (1968, 6 экз.); в бассейне Каспийского моря — А. С. Скориков (1903), О. Линстов (Linstow, 1904), А. С. Иванов, И. И. Мурыгин (1937, 11 экз.), В. А. Догель, Б. Е. Быховский (1939, 8 экз.), В. Б. Дубинин (1952, 20 экз.), А. И. Агапова (1956, 1 экз.) Т. К. Микаилов (1959, 8 экз.), Г. С. Марков, А. В. Решетникова, В. З. Трусов (1965, 102 экз.), В. П. Иванов (1966а, 3 экз.), Ю. С. Саидов, А. М. Атаев, В. В. Ломакин (1970, 29 экз.).

Нами обследовано 12 экз. рыб этого вида и обнаружено пять видов гельминтов (в Черном море исследованные белуги оказались без гельминтов) (табл. 1).

Впервые нами обследована белуга Азовского моря и констатирована инвазия *Nitzschia sturionis* и *Ascarophis argumentosus*. У белуги Дагестанского побережья Каспия мы первый раз отмечаем инвазию личинкой *Corynosoma strumosum*.

Таблица 1

Гельминтофауна белуги и характер ее зараженности отдельными видами гельминтов

Гельминт	Азовское море (Темрюкский залив) 6 экз. юв. ♀ IV♂ IV, l ₂ = 24—248 см		Каспийское море (устье р. Сулак) 1 экз. ♀ IV, l ₂ = 235 см	
	Заражено, экз.	Интенсивность	Заражено, экз.	Интенсивность
<i>Nitzschia sturionis</i>	1	2	—	—
<i>Skrjabinopsolus semiarmatus</i>	—	—	1	100
<i>Ascarophis argumentosus</i>	3	1—10	—	—
<i>Cucullanus sphaerocephalus</i>	—	—	1	8
<i>Corynosoma strumosum</i> , larva	—	—	1	1

У белуги зарегистрировано 25 видов гельминтов: *Monogenoidea* (2): *Nitschia sturionis*, *Diclybothrium armatum*; *Gestoidea* (4): *Amphilina foliacea*, *Bothrimonus fallax*, *Eubothrium acipenserium*, *Scolex pleuronectis*, *Tetrarhynchobothrium* sp., larva; *Trematoda* (4): *Bucephalus polymorphus*, *Rhipidocotyle kovalae*, *Deropristis hispida*, *Skrjabinopsolus semiarmatus*; *Nematoda* (11): *Contracaecum bidentatum*, *C. clavatum*, *Porrocaecum reticulatum*, larva, *Anisakis schupakovi*, larva, *Cyclozone acipenserina*, *Ascarophis argumentosus*, *A. ovotrichuria*, *Cucullanus sphaerocephalus*, *Capillaria tuberculata*, *Cystoopsis acipenseris*, *Eustrongylides excisus*, larva, *Agamospirura* sp., larva; *Acanthocephala* (4): *Acanthocephaloides incrassatus*, *Leptorhynchoides plagicephalus*, *Pomphorhynchus laevis*, *Corynosoma strumosum*, larva.

Наиболее полно обследована гельминтофауна каспийского подвида белуги. Значительно скуднее сведения об инвазии гельминтами белуги бассейнов Адриатического, Черного и Азовского морей. Между тем уже сейчас ясно, что фауна специфичных гельминтов осетровых у белуги трех перечисленных бассейнов очень близка по видовому составу. Гельминты *Cyclozone acipenserina* и *Diclybothrium armatum*, пока не встреченные у белуги Черного моря, но распространенные у каспийской белуги и отмеченные для других осетровых Понтийского бассейна, по-видимому, со временем будут обнаружены. Особенностью черноморской белуги является инвазия ее (наряду с другими видами осетровых этого бассейна) морским паразитом *Deropristis hispida*, вообще не встречающимся у рыб восточнее Черного моря; в то же время каспийский подвид белуги заражен трематодой *Rhipidocotyle kovalae*, ареал которой ограничен только Каспийским бассейном.

Видовой состав неспецифичных гельминтов у белуги из бассейна Черного и Каспийского морей различается более существенно. В том и другом бассейнах белуга инвазирована гельминтами, типичными для широкого круга рыб, обитающих в каждом из этих водоемов. В Черном море для белуги характерна инвазия *Bucephalus polymorphus*, *Contracaecum clavatum*, *Scolex pleuronectis*, *Tetrarhynchobothrium* sp., larva; в Каспии — это личинки нематод *Porrocaecum reticulatum*, *Anisakis schupakovi*, *Eustrongylides excisus*, скребни *Corynosoma strumosum*, larva, *Pomphorhynchus laevis*. Но выявленная фауна вряд ли отражает истинную картину зараженности белуги гельминтами. Исследования черноморской белуги в ее речной период жизни, несомненно, расширят список гельминтов этого вида осетровых.

Изменения в составе гельминтов фауны белуги в связи с ее нерестовыми миграциями из моря в реку (и наоборот) изучались Г. С. Марковым, А. В. Решетниковой, В. З. Трусовым (1965). Авторы на большом факти-

ческом материале (102 вскрытые белуги!) показали, что взрослые особи белуги в период нагула в море (Каспийском) инвазированы в основном морскими гельминтами: *Nitzschia sturionis*, *Eubothrium acipenserium*, *Bothrimonus fallax*, *Cyclozone acipenserina*, личинками *Eustrongiloides excisus*; половозрелые особи, идущие на нерест в реку (Волгу), постепенно «теряют» морских гельминтов и приобретают виды: *Diclybothrium armatum*, *Contracaecum bidentatum*, *Leptorhynchoides plagicephalus*, *Amphilina foliacea*, *Pomphorhynchus laevis* и др. Видами *Skrjabinopsolus semiarmatus* и *Ascarophis ovotrichuria* белуга сильнее заражена в свой морской период жизни. По всей вероятности, та же картина смены гельминтов во время нерестовых миграций белуги в реки (и обратно) происходит в условиях Черного и Азовского морей.

У проходных осетровых южных морей имеются различные локальные стада, приуроченные к определенным участкам моря. О каких-либо особенностях гельминтофауны отдельных локальных стад белуги Черного и Азовского морей судить трудно, для этого нет еще достаточных сведений. В условиях Каспия исследователи отмечают, что гельминтофауна северокаспийского стада белуги, обитающей в менее осолоненных участках моря, имеет более пресноводный характер, чем представители южнокаспийской формы (Догель, Быховский, 1939; Михайлов, 1959). Следует отметить, что различия эти выражены главным образом в количественных показателях инвазии, в то время как видовой состав гельминтофауны почти одинаков.

Особенности инвазии гельминтами различных возрастных групп белуги остаются пока неизученными. Имеются сведения В. Б. Дубинина (1952) и В. П. Иванова (1966а) о зараженности молоди белуги в низовье Волги *Amphilina foliacea*, *Contracaecum bidentatum*, личинками *Eustrongylides excisus*. Обследованные нами молодые белуги в устье Дуная ($l_2=38-45$ см) и на Азовском море ($l_2=29-43$ см) оказались свободными от гельминтов.

Фауна паразитических червей белуги не отличается оригинальностью — в ее составе зарегистрированы те же виды гельминтов, которые присущи другим видам проходных осетровых, обитающих в ареале белуги. Характеризуя гельминтофауну белуги Каспия, Догель и Быховский (1939) подчеркивали более морской ее характер по сравнению с гельминтофауной других видов аципензерида. В самом деле, более поздние исследования этих рыб в южных морях показали, что количественные показатели некоторых морских паразитов (*Nitzschia sturionis*, *Skrjabinopsolis semiarmatus*, *Eustrongylides excisus*, larva, и др.) выше, чем у других видов осетровых. Это — результат биологической особенности белуги — ее обитания во время нагула в море в более глубинных и тем самым более осолоненных его участках.

Род *Acipenser* (Linne, 1758) — осетры

Наиболее многочисленная в видовом отношении группа осетровых рыб, насчитывающая 16 видов. Это широко распространенная группа рыб, населяющих акватории Атлантического и Тихого океанов, пресноводные водоемы Европы, Азии и Северной Америки. Стерлядь, сибирский осетр, озерный осетр являются типично пресноводными формами, остальные представители этого рода — проходные рыбы. Осетровые рода *Acipenser* — бентофаги. Очень разнообразная по образу жизни группа рыб.

Acipenser nudiiventris Lou, 1828 — шип

Обитает в бассейнах Черного, Каспийского и Аральского морей. Проходная форма. На нерест заходит в реки Дунай, Днепр, Волгу, Урал, Куру, Сефидруд, Сырдарью, Амударью. Бентофаг. Половозрелости до-

стигает в 12—14 лет. В морской период жизни придерживается более глубинных частей моря, чем другие виды проходных осетровых (Пискунов, 1965; Кожин, 1965).

Сведения о гельминтофауне шипа в бассейне Черного моря имеются в работах Веструмба (Westrumb, 1821), О. Линстова (Linstow, 1901) и А. С. Скорикова (1903, по сборам Брандта); в бассейне Каспия шипа изучали В. П. Зыков (1901), А. С. Скориков (1903), К. С. Яницкий (1928), В. А. Догель, Б. Е. Быховский (1939, 5 экз.), В. Б. Дубинин (1952, 8 экз.), А. И. Агапова (1956, 5 экз.), Т. К. Микаилов (1959, 1963, 9 экз.), Ю. С. Саидов, А. М. Атаев, В. В. Ломакин (1970, 9 экз.); гельминтофауну шипа бассейна Аральского моря исследовали: Т. А. Крепкогорская (1927, 5 экз.), Б. Е. Быховский (1931), В. А. Догель, Б. Е. Быховский (1934, 8 экз.), А. С. Лутта (1937, 1941а, 16 экз., просмотрено 737 экз.), С. О. Османов (1958, 1959а, 1962а, 97 экз.), из р. Или — А. Х. Ахмеров (1941, 2 экз.), Е. В. Гвоздев (1953а, 50 экз.), Е. В. Гвоздев, А. И. Агапова (1960, 100 экз.).

Нами на Каспии (Дагестанское побережье) исследовано 11 экз. шипа и обнаружено 14 видов гельминтов (табл. 2).

Впервые для шипа отмечаем инвазию личинками *Anisakis schupakovi* и *Corynosoma strumosum*.

В настоящее время у шипа зарегистрировано 30 видов гельминтов: *Monogeneoidea* (2): *Nitzschia sturionis*, *Diclybothrium armatum*; *Cestoidea* (4): *Amphilina foliacea*, *Eubothrium acipenserinum*, *Bothrimonus fallax*, *Proteocephalus* sp., larva, *Cysticercus Dilepis inilateralis*; *Trematoda* (7): *Dero-pristis hispida*, *Skrjabinopsolus semiarmatus*, *Aspidogaster limacoides*, *Orientocreadium siluri*, *Asymphyiodora kubanicum*, *Diplostomum spathaceum* metc., *Posthodiplostomum cuticola* metc., *Echinostomatidae* gen sp., larva; *Nematoda* (14): *Contracaecum bidentatum*, *C. squalii*, larva, *Anisakis schupakovi*, larva, *Rhaphidascaris acus*, *Cyclozone acipenserina*, *Filochona filamentosa*, larva, *Ascarophis ovotrichuria*, *Camallanus truncatus*, *Cucullanus sphaerocephalus*, *Procamlanus fulvidraconis*, *Capillaria tuberculata*, *Eustrongylides excisus*, larva, *Cysto-opsis acipenseris*, *Agamospirura* sp., larva, *Dioctophyma renale*, larva; *Acanthocephala* (3): *Leptorhynchoides plagiccephalus*, *Pomphorynchus laevis*, *Corynosoma strumosum*, larva.

Слабая изученность гельминтофауны шипа объясняется его малочисленностью. Особенно редок этот вид в бассейне Черного моря.

Наиболее ясное, хотя далеко не полное представление о фауне паразитических червей шипа имеется по бассейнам Каспия и Арала. В Каспий-

Таблица 2

Гельминтофауна шипа и характер зараженности его гельминтами ($I_2=90-104$ см)

Гельминт	Зараже- но, экз.	Интен- сивность	Гельминт	Зараже- но, экз.	Интен- сивность
<i>Nitzschia sturionis</i>	7	1—5	<i>Anisakis schupakovi</i> , larva	1	4
<i>Diclybothrium armatum</i>	9	1—7	<i>Ascarophis ovotrichuria</i>	2	4—5
<i>Amphilina foliacea</i>	2	По 1	<i>Cucullanus sphaerocephalus</i>	8	1—14
<i>Bothrimonus fallax</i>	3	1—11	<i>Cyclozone acipenserina</i>	1	26
<i>Eubothrium acipenserinum</i>	6	1—10	<i>Eustrongylides excisus</i> , larva	1	10
<i>Skrjabinopsolus semiarmatus</i>	5	1—99	<i>Leptorhynchoides plagiccephalus</i>	11	2—42
<i>Diplostomum spathaceum</i> , metc.	1	2	<i>Corynosoma strumosum</i> , larva	3	1—3

ском море у шипа зарегистрированы почти все специфичные гельминты осетровых, типичные для других видов проходных рыб этой группы данного водоема. Отсутствие в списке гельминтов шипа *Rhipidocotyle kovalae*, а также редко встречающегося *Proteocephalus skorikowi*, вероятно, результат слабой изученности шипа, особенно в его пресноводный период жизни.

В. А. Догель, Б. Е. Быховский (1939) отмечали, что состав гельминтофауны шипа (наряду с белугой) носит более выраженный морской характер по сравнению с ее составом других проходных осетровых Каспия. Наши данные по гельминтофауне шипа Каспия также говорят в пользу этого вывода: мы обнаружили у этого вида по сравнению с другими осетровыми более высокие показатели заражения морскими гельминтами: *Skrjabinopsolus semiarmatus*, *Eubothrium acipenserum*, *Cucullanus sphaerocephalus*. Это объясняется, по-видимому, тем, что излюбленными местами нагула шипа являются более глубокие участки моря с повышенной соленостью по сравнению с водами прибрежной зоны.

Сравнение зараженности представителей отдельных стад шипа в Черном и Каспийском морях пока не представляется возможным в силу скудности соответствующих сведений. Известно только, что фауна паразитических червей шипа южного стада Каспия несколько беднее по сравнению с таковой Дагестанского побережья.

Шип Аральского моря (в силу исторических причин) потерял значительную часть специфичных для осетровых гельминтов, сохранив только *Cystoopsis acipenseris* и вновь приобретенную от акклиматизированной севрюги *Nitzschia sturionis* (Догель, Быховский, 1939).

Существенно различается состав неспецифических гельминтов у шипа Каспия и Арала. В каждом водоеме шип заражается некоторыми видами паразитических червей, характерными для широкого круга рыб того или другого бассейна.

Не представляется возможным из-за недостаточности полных данных проследить возрастные изменения гельминтофауны шипа. Известно только, что молодь шипа из низовья Волги инвазирована *Amphilina foliacea*, *Capillaria tuberculata*, *Ascarophis ovotrichuria*, *Contracaecum bidentatum* (Дубинин, 1952). Гвоздев (1953а) отмечал для молоди шипа р. Или инвазию личинками *Diplostomum spathaceum* и *Contracaecum squali*.

Acipenser ruthenus Linne, 1758 — стерлядь

Обитает в реках бассейнов Адриатического, Черного, Азовского, Каспийского, Балтийского морей, а также в реках Сибири (от Оби до Енисея), озерах Ладожском, Онежском, Зайсан. В сибирских реках стерлядь образует подвид *A. ruthenus marsigli*. Пресноводная форма. Самый мелкий вид осетровых рыб. Половозрелость наступает раньше, чем у других осетровых, — на четвертом — шестом году жизни. Нерестится через один-полтора года. Питается в основном бентосом, но обладает большой пластичностью в выборе пищи. Держится в руслах рек на песчано-галечных и галечно-каменистых грунтах. В крупных реках образует локальные стада. Представители предустьевых локальных стад иногда заходят в эстуарии рек (Белогуров, 1937; Никольский, 1950; Magnin, 1959; Аристовская, 1960; Кожин, 1965).

Гельминтофауну этого вида рыб изучали: в Рейне — Люе (Lühe, 1909, 1911), в бассейне Дуная — Рудольфи (Rudolphi, 1819), Веструмб (Westrumb, 1821), Ведль (Wedl, 1857), Вольц (Volz, 1899), Линстов (Linstov, 1899), Люе (Lühe, 1909, 1911), Думитриу (Dumitriu, 1937), Кабаиванский (1943), Земиянковский (Ziemiankowski, 1947), Рашин (Rašin, 1930, 1949, 10 экз), Радулеску (Radulesku, 1953, 198 экз.), С. С. Шуль-

ман (1954а, 8 экз.), Маргаритов (1959), Коларов (1961), Русев (1963а, б, 1 экз.), Руковина и Делич (Rukovina, Delič, 1965, 46 экз.), Житнан (Zitnan, 1966, 1 экз.), Канкович, Кискароли, Рамадонович (Cančkovič, Kiškaroli, Ramadonovič, 1968), Богату, Стенкулеску, Мунтяну (1969, 58 экз.); в озере Балатон — Ратц (Ratz, 1897); в Днепре — П. В. Коваль (1959а, 3 экз.); в Днестре — В. А. Захваткин, О. П. Кулаківські (1951, 1 экз.), Р. П. Шумило (1958), А. С. Чернышенко (1960); в Дону — К. В. Смирнова (1954, 16 экз.), Н. И. Красильникова (1966); в Цимлянском водохранилище — К. В. Смирнова (1954, 3 экз.), А. В. Решетникова (1965, 35 экз.); в бассейне Волги — Н. П. Вагнер (1867, 1889), К. Ф. Кесслер (1870), О. А. Гримм (1871, 1873), В. Заленский (Salensky, 1874, 1876), В. П. Зыков (1900, 1901), Е. П. Головин (1901), П. Н. Быстрицкий (1902), А. С. Скориков (1903, 209 экз.), С. Лавров (1908, 32 экз.), А. Л. Бенинг (1912, 1913, Behning, 1914), О. Линстов (Linstow, 1914), К. И. Скрябин (1923, 1924, 14 экз.), М. М. Левашов (1925, 150 экз.), А. А. Скворцов (1927, 1928, 119 экз.), Б. Е. Быховский (1929, 2 экз.), В. И. Карохин (1933, 43 экз.), В. А. Захваткин (1935, 1936а, 22 экз.), А. Н. Пробатов (1935), А. С. Иванов, И. И. Мурыгин (1937, 26 экз.), В. А. Догель, Б. Е. Быховский (1939, 12 экз.), В. А. Догель (1940), М. И. Меньшиков (1940), Н. П. Никольская, по Шульману, 1954а (1940, 30 экз.), В. Б. Дубинин (1952, 161 экз.), А. В. Гусев (1952), В. Е. Сударинов (1952, 45 экз.), Э. Р. Геллер, Л. А. Бабич (1953, 716 экз.), А. Ф. Кошева (1955), Н. А. Изюмова, А. А. Шингин (1958, 20 экз.), О. Н. Бауер (1959), Н. А. Помряскинская (1959), А. Ф. Барышева (1960, 26 экз.), В. П. Иванов (1965б, 1966б, 180 экз.), Вагин, Любарская, Черенкова (1966, 17 экз.); в р. Урале — А. И. Агапова (1956, 2 экз.); в Западной Двине — Е. С. Кудрявцева (1957, 6 экз.); в Северной Двине — К. И. Скрябин (1930, 5 экз.), Н. Л. Нечаева, В. А. Догель (по Шульману, 1954а); в Оби — Н. Павлов (1932, 26 экз.), К. И. Скрябин (1948, 5 экз.), М. М. Волкова (1941, 25 экз.), Г. К. Петрушевский, М. В. Мосевич, И. Г. Шупаков (1948, 39 экз.), С. Д. Титова, Э. Г. Скрипченко (1960, 1963, 89 экз.), С. Д. Титова (1965, 56 экз.); в р. Томь — В. Г. Щипачев (1914, 200 экз.), С. Д. Титова (1946, 19 экз.); в р. Иртыш и оз. Зайсан — И. М. Исайчиков (1927б, 40 экз.), А. И. Ревнивых (1937), В. А. Захваткин (1938, 1 экз.), О. В. Доброхотова (1960, 3 экз.); в р. Енисее — В. А. Захваткин (1935), О. Н. Бауер (1948б, 96 экз.), С. С. Шульман (1954а, 53 экз.), Е. С. Скрябина (1966, 2 экз.).

Нами обследовано 7 экз. стерляди из Черного (1 экз.), Каспийского (4 экз.) морей и р. Енисея (2 экз.). Установлена инвазия 10 видами гельминтов (табл. 3).

Впервые для этого хозяина констатируем инвазию *Nitzschia sturionis*; для стерляди р. Енисея первый раз регистрируем инвазию *Metechinorhynchus salmonis*.

В результате этих исследований установлено, что у стерляди паразитируют 28 видов гельминтов: *Monogenoidea* (2): *Nitzschia sturionis*, *Diclybothrium armatum*; *Cestoidea* (3): *Amphilina foliacea*, *Bothrimonus fallax*, *Cyathocephalus truncatus*; *Trematoda* (6): *Acrolichanus auriculatus*, *Deropristis hispida*, *Skrjabinopsolus semiarmatus*, *Rhipidocotyle illense*, *Nicolla skrjabini*, *Paracoenogonimus ovatus*, metc.; *Nematoda* (12): *Contracacum bidentatum*, *Rhaphidascaaris acus*, *Cyclozone acipenserina*, *Ascarophis ovotrichuria*, *A. argumentosus*, *Cucullanus sphaerocephalus*, *C. lebedevi*, *Capillaria tuberculata*, *Eustrongylidae excisus*, larva, *Cystoopsis acipenseris*, *Cystidicoides tenuissima*, *Rhabdochona denudata*; *Acanthocephala* (5): *Leptorhynchoides plagicephalus*, *Pomphorhynchus laevis*, *Pseudoechinorhynchus clavula*, *Acanthocephalus anguillae*, *Metechinorhynchus salmonis*.

По сравнению с другими видами осетровых гельминтофауна стерляди изучена наиболее полно.

Таблица 3

Гельминтофауна стерляди и характер зараженности ее гельминтами

Гельминт	Черное море (устье Дуная) l ₂ = 32 см		Каспийское море (устье р. Сулак) l ₂ = 41—49 см		р. Енисей l ₂ = 56—65 см	
	Вскрыто, экз.					
	1		4		2	
	Зараже- но, экз.	Интен- сивность	Зараже- но, экз.	Интен- сивность	Зараже- но, экз.	Интен- сивность
<i>Nitzschia sturionis</i>	—	—	2	2—6	—	—
<i>Diclybothrium armatum</i>	—	—	—	—	2	1
<i>Amphilina foliacea</i>	—	—	1	3	1	3
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	—	—	—	—	1	1
<i>Skrjabinopsolus semiar- matus</i>	1	35	—	—	—	—
<i>Acrolichanus auriculatus</i>	—	—	—	—	1	1
<i>Ascarophis ovotrichuria</i>	—	—	—	—	2	24—32
<i>Leptorhynchoides plagi- cephalus</i>	—	—	1	100	—	—
<i>Metechinorhynchus sal- monis</i>	—	—	—	—	1	1
<i>Pseudoechinorhynchus clavula</i>	—	—	—	—	1	1

Наиболее богата в видовом отношении фауна гельминтов у стерляди бассейна Волги, на запад и восток от бассейна Каспия число видов гельминтов в ней уменьшается. Так, в Волге у стерляди зарегистрировано 18 видов паразитических червей, а в Дунае и в реках Сибири по 11 видов. При сравнении видового состава специфичных гельминтов стерляди из различных водоемов обращает на себя внимание почти полное сходство его у дунайской и волжской стерляди. В Волге не обнаружен отсутствующий у рыб этого бассейна, но обитающий в Дунае *Deropristis hispida*; в Дунае у стерляди не зарегистрирована *Capillaria tuberculata*, не распространенная у осетровых этой реки.

Гельминтофауна европейской стерляди по сравнению с фауной паразитических червей проходных видов осетровых обеднена. Обитание в пресной воде определяет состав гельминтофауны этого вида рыб. В основном это типично пресноводные формы: *Acrolichanus auriculatus*, *Contracaecum bidentatum*, *Capillaria tuberculata*, а также эвриалинные — *Diclybothrium armatum*, *Amphilina foliacea*, *Leptorhynchoides plagicephalus*, *Ascarophis ovotricuria*, *Cystoopsis acipenseris*, развитие которых может происходить в пресной и морской воде. У стерляди, принадлежащей к локальным стадам устьев крупных рек — Дуная, Волги, — зарегистрированы и некоторые виды морских гельминтов: *Nitzschia sturionis*, *Eubothrium acipenserum*, *Cyclozone acipenserina*, *Eustringylides excisus*, larva, *Cucullanus sphaerocephalus*, *Deropristis hispida* и др. Представители этих локальных стад заходят в морские участки; так, в Северном Каспии граница проникновения стерляди в море — изобота 5—6 м (Белогуров, 1937).

Фауна пресноводных гельминтов стерляди в реке (Волге) в видовом и количественном отношении богаче таковой у проходных видов осетровых в их речной период жизни (Дубинин, 1952; Иванов, 1968).

По наблюдениям Т. В. Аристовской (1954), стерлядь Волги обладает большой пластичностью в выборе пищи и широко использует все кормовые возможности. Проходные же осетровые при нерестовом ходе хотя и продолжают питаться, но спектр их питания очень ограничен, потребление пищи не интенсивно. Теряя морских гельминтов, они заражаются пресноводными формами в меньшей степени, чем стерлядь.

Наиболее высокие показатели зараженности отмечены у стерляди Дуная и Волги нематодой *Contracaecum bidentatum*. Для волжской стерляди характерна большая инвазия *Cystoopsis acipenseris*. Для этих гельминтов стерлядь является облигатным хозяином; долгое время ученые считали эти виды даже специфичными для стерляди. Довольно высокая инвазия у этого вида рыб наблюдается *Amphilina foliacea*, *Diclybothrium armatum*.

Изменение гидрологического и гидробиологического режимов рек (в частности, Волги) в результате строительства плотин оказывает сильное влияние на состав гельминтофауны обитающих в них рыб. Для стерляди Волги В. П. Иванов (1965б, 1966б) отмечает почти полное исчезновение характерной в прошлом для этого хозяина *Capillaria tuberculata*. В то же время автор наблюдал увеличение инвазии скребнями, обусловленное возросшей численностью популяций бокоплавов — промежуточных хозяев акантоцефал.

Фауна специфичных гельминтов осетровых рыб у стерляди Сибири сильно обеднена; у нее зарегистрировано только пять видов. Обеднение произошло в основном за счет «потери» сибирской стерлядью морских и эвригалинных видов гельминтов, которые стерлядь рек Черного и Каспийского морей приобретает при частичном проникновении в эстуарии рек этих бассейнов. Для стерляди Оби, Иртыша, оз. Зайсан и Енисея общими из специфичных осетровых гельминтов являются *D. armatum*, *A. auriculatus*, *C. lebedevi*. В Оби пока не обнаружены *Amphilina foliacea* и нематоды рода *Ascarophis*, характерные для стерляди других перечисленных водоемов Сибири.

Из водоемов Сибири наиболее богата в видовом и количественном отношении гельминтофауна стерляди Енисея. Помимо отмеченных специфических гельминтов, енисейская стерлядь заражается паразитическими червями, характерными для широкого круга рыб других групп: *Cyathocephalus truncatus*, *Pseudoechinorhynchus clavula*, *Metechinorhynchus salmonis*. Остается непонятным факт слабой инвазии сибирской стерляди *Diclybothrium armatum* по сравнению с зараженностью этим гельминтом сибирского осетра и стерляди других водоемов (Шульман, 1954а).

Сведения о возрастных изменениях гельминтофауны стерляди (в условиях Волги) приводят в своих работах В. Б. Дубинин (1952), В. Е. Судариков (1952), В. П. Иванов (1965б, 1966б, 1968); для стерляди Дуная — П. П. Коларов (1961).

На первом году жизни стерлядь Волги заражается видами *Contracaecum bidentatum*, *Capillaria tuberculata*, *Amphilina foliacea*, *Cucullanus sphaerocephalus*, личинками *Eustrongyloides excisus*, на втором году ($l_2 = 30—35$ см) появляется *Cystoopsis acipenseris*. В Дунае на первом году жизни стерлядь инвазируется *Amphilina foliacea*, *Contracaecum bidentatum*, *Cystoopsis acipenseris*.

Анализируя данные названных авторов, мы убедились, что видовой состав гельминтофауны молоди и взрослой стерляди одинаков. Это объясняется обитанием различных возрастных групп стерляди в одних стадиях, а также схожим спектром питания. Но количественно молодь стерляди сильнее инвазирована *Amphilina foliacea*, *Contracaecum bidentatum*, *Ascarophis ovotrihuria*, *Cystoopsis acipenseris*, взрослые особи несколько выше заражены *Diclybothrium armatum*, *Acrolichanus auriculatus*, *Skrjabinop-solus semiarmatus*. Конечно, в разные годы исследований, а также в различных участках рек количественные показатели зараженности стерляди отдельными видами гельминтов колеблются. Так, В. П. Иванов (1965б) в районе Волгограда отмечает более высокую экстенсивность инвазии *Cystoopsis acipenseris* у взрослых особей стерляди; в тех же условиях автор наблюдал примерно одинаковую инвазию всех возрастных групп стерляди *Diclybothrium armatum* и *Contracaecum bidentatum*.

Данные по возрастным изменениям гельминтофауны сибирского под-вида стерляди в литературе отсутствуют.

Обитает в бассейне Черного, Азовского и Каспийского морей. Ихтиологи выделяют южнокаспийский подвид осетра — *A. g. persicus*. Пролодная форма. Нерестится в реках — Дунае, Днепре, на Дону, Кубани, в Волге, Урале, редко в Самуре, Тереке, Сулаке, Сефидруде. Бентофаг; у взрослых рыб в спектре питания немаловажную роль играют и рыбы. Во время нагула в море держится ближе к берегу, чем белуга и шип; предпочитает илистое дно; во время нереста в реках придерживается галечных грунтов (Мартин, 1940; Кожин, 1965; Пискунов, 1965).

Русский осетр — один из наиболее многочисленных видов осетровых рыб. Он играет ведущую роль в промысле. Возможно поэтому исследования его гельминтофауны посвящено большое количество работ и фауна паразитических червей этого вида по сравнению с гельминтофауной других проходных осетровых изучена наиболее полно и разносторонне.

Гельминтофауну русского осетра изучали: в бассейне Черного моря — Н. Н. Костылев (1926), В. Н. Чулкова (1939, 5 экз.), С. О. Османов (1940, 12 экз.), Б. Е. Курашвили, И. А. Табидзе (1947, 3 экз.), Радулеску (Radulescu, 1948), А. П. Маркевич (1951), В. П. Коваль (1962, 57 экз.), С. С. Шульман (1954а, 15 экз.), Р. П. Шумило (1958а, б, 2 экз.), Б. Е. Курашвили (1960, 16 экз.), Т. И. Комарова (1964, 9 экз.), Д. Богату, В. Стенкулеску, Г. Мунтяну (1969, 6 экз.); в бассейне Азовского моря — К. В. Смирнова (1954), В. П. Каменев, З. М. Сахнина (1956), Е. С. Скрябина (1966, 67 экз.), Солонченко (1972); в бассейне Каспия — О. Гримм (1871), Н. А. Холодковский (Cholodkovsky, 1914), Н. Н. Костылев (1927, 28 экз.), В. И. Карохин (1933, 1935, 25 экз.), В. А. Захваткин (1935, 7 экз.), А. С. Иванов, И. И. Мурыгин (1937, 26 экз.), В. А. Догель, Б. Е. Быховский (1939, 54 экз.), Н. П. Никольская (1940, 15 экз.), Шульману (1954а), А. В. Гусев (1952, 1 экз.), В. Б. Дубинин (1952, 184 экз.), Н. Л. Нечаева (1953а, 1964), Б. Е. Быховский, М. Н. Дубинина (1954), А. Ф. Кошева (1955), А. И. Агапова (1956, 2 экз.), Ю. С. Саидов (1956а, 60 экз.), Ю. С. Саидов, Н. Азизова, А. Н. Околот (1963, 21 экз.), Е. А. Богданова (1957, 316 экз.), Т. К. Михайлов (1959, 1963, 15 экз.), Т. С. Марков, В. З. Трусов, А. В. Решетникова (1963, 1964, 165 экз.), Ю. В. Курочкин (1964, 1 экз.), В. П. Иванов (1966а, 1967, 28 экз.), В. П. Иванов, Н. Ф. Головин (1966), К. В. Смирнова, А. П. Мищенко (1966, 15 экз.).

Мы исследовали 177 экз. русского осетра в Черном, Азовском и Каспийском морях и зарегистрировали у него 16 видов гельминтов (табл. 4). Впервые нами у этого вида рыб из Черного моря регистрируется зараженность *Nitzschia sturionis*, *Deropristis hispida*, *Diplostomum spathaceum*, metc., *Amphilina foliacea*; в Азовском море первый раз мы обнаружили у осетра *Bothriocephalus* sp., larva, *Diplostomum spathaceum*, metc., *Ascarophis argumentosus*; у Дагестанского побережья Каспийского моря впервые регистрируем инвазию осетра *Bothrimonus fallax*, *Corynosoma strumosum*, larva.

В результате проведенных нами исследований и литературных данных у русского осетра в настоящее время зарегистрировано 33 вида гельминтов: *Monogeneoidea* (4): *Nitzschia sturionis*, *Diclybothrium armatum*, *Gyrodactylus medius*, *Diplozoon paradoxum*; *Cestoidea* (4): *Amphilina foliacea*, *Eubothrium acipenserinum*, *Bothrimonus fallax*, *Proteocephalus skorikowi*, *Bothriocephalus* sp., larva, *Tetrarhynchus* sp., larva; *Trematoda* (7): *Deropristis hispida*, *Skrjabinopsolus semiarmatus*, *Brachyphallus musculus*, *Rhipidocotyle kovalae*, *Diplostomum spathaceum*, metc., *Galactosomum lacteum*, larva; *Tylodelphys clavata*, metc.; *Nematoda* (14): *Contacaecum bidentatum*, *C. aduncum*, *C. clavatum*, *Porrocaecum reticulatum*, larva, *Anisakis schupakovi*, larva, *Cyclozone acipenserina*, *Dogielina inexpectata*, *Filochona acuminata*, *Ascarophis argumentosus*, *A. ovotrichuria*, *Cucullanus sphaerocephalus*, *Capillaria tuberculata*, *Eustrongylides excisus*, larva, *Cystoopsis acipenseris*, *Aga-*

Таблица 4

Гельминтофауна русского осетра и характер зараженности его гельминтами

Гельминт	Черное море (устье Дуная)		Азовское море (Темрюкский залив)		Каспийское море (устье Сулак)	
	Вскрыто, экз.					
	8		67		42	
	Зараже- но, экз.	Интен- сивность	Зараже- но, экз.	Интен- сивность	Зараже- но, экз.	Интен- сивность
<i>Nitzschia sturionis</i>	1	1	—	—	11	1—2
<i>Diclybothrium armatum</i>	—	—	—	—	13	1—3
<i>Amphilina foliacea</i>	4	1—11	—	—	6	1—2
<i>Eubothrium acipenserinum</i>	—	—	—	—	1	1
<i>Bothrimonus fallax</i>	—	—	—	—	14	1—9
<i>Bothriocephalus</i> sp., larva	—	—	3	1—2	—	—
<i>Deropristis hispida</i>	1	1	18	1—40	—	—
<i>Skrjabinopsolus semiarmatus</i>	3	1—45	—	—	7	1—13
<i>Diplostomum spathaceum</i> , metc.	1	1	3	1—2	8	1—5
<i>Anisakis schupakovi</i> , larva	—	—	—	—	2	1—3
<i>Ascarophis argumentosus</i>	3	2—4	14	1—100	—	—
<i>A. ovotrichurta</i>	—	—	—	—	3	2—3
<i>Cucullanus sphaerocephalus</i>	1	18	24	1—18	10	1—3
<i>Cystoopsis acipenseris</i>	—	—	—	—	2	6—7
<i>Leptorhynchoides plagicepha- lus</i>	—	—	—	—	8	1—6
<i>Corynosoma strumosum</i>	—	—	—	—	4	1—20

mospirura sp. larva; *Acanthocephala* (4): *Leptorhynchoides plagicephalus*, *Corynosoma strumosum*, larva, *Pseudoechinorhynchus clavula*, *Pomphorhynchus laevis*.

Сравнение состава гельминтофауны русского осетра из разных водоемов Понто-Каспийского бассейна показывает, что наиболее богато в видовом отношении она представлена в Каспийском море.

В Черноморском бассейне у осетра не обнаружены специфичные для осетровых виды гельминтов, характерные для этого вида рыб из Каспийского бассейна: *Diclybothrium armatum*, *Contracaecum bidentatum*, *Cystoopsis acipenseris*, *Cyclozone acipenserina*, *Eubothrium acipenserinum*, *Bothrimonus fallax*, а также *Capillaria tuberculata*, *Rhipidocotyle kovalae*, *Protocephalus skorikowi*, *Ascarophis ovotrichuria*. Первые семь из перечисленных видов гельминтов зарегистрированы у других видов осетровых бассейна Черного моря и, по-видимому, со временем будут обнаружены и у русского осетра этого водоема.

У каспийского осетра отсутствует *Deropristis hispida*, характерный только для осетровых, и в частности русского осетра, Черного моря.

Из неспецифичных для осетровых рыб гельминтов общими для русского осетра Черного и Каспийского морей являются личинки *Diplostomum spathaceum*, *Eustrongylides excisus*. В Черном море осетр заражен еще тремя, типично морскими формами: *Brachyphallus musculus*, *Contracaecum clavatum*, личинками *Tetrarhynchus* sp. В Каспии фауна неспецифичных гельминтов у русского осетра богаче, чем в Черном море, — помимо отмеченных *D. spathaceum*, *E. excisus*, насчитывает еще 10 видов гельминтов.

Гельминтофауна осетра Азовского моря близка к гельминтофауне Черного моря, но по сравнению с черноморской и каспийской сильно обед-

нена: в ее составе всего пять видов гельминтов, из них три специфичных *Deropristis hispida*, *Ascarophis argumentosus* и *Cucullanus sphaerocephalus*. Такое обеднение фауны свойственно всем видам осетровых моря и может быть объяснено историческими причинами.

При сравнении гельминтофауны русского осетра с фауной паразитических червей других видов осетровых очевидна близость ее к фауне паразитических червей севрюги. Видовой состав специфичных гельминтов у этих хозяев (в Каспии) одинаков (только редко встречающийся *Rhipidocotyle kovalae* пока не отмечен для севрюги). В условиях моря эти два вида осетровых нагуливаются в сходных биотопах — придерживаются береговой зоны (летом на глубине не более 40 м, зимой — 50 м). Спектры питания у осетра и севрюги очень близки. Поэтому видовой состав гельминтофауны этих двух видов рыб одинаков. Различия наблюдаются в количественных показателях инвазии тех или других видов гельминтов.

По нашим данным, в Черном (устье Дуная) и Азовском (Темрюкский залив) морях осетр значительно слабее севрюги инвазирован трематодой *Deropristis hispida*. При большом проценте заражения этим гельминтом севрюги наблюдалась высокая интенсивность инвазии, достигающая до 1000 экз. в одной рыбе (см. табл. 11, 13).

Для Каспийского моря видовую общность и количественные отличия в зараженности осетра и севрюги отдельными видами гельминтов отмечали Догель, Быховский (1939), Саидов (1956а, 1963).

По нашим данным, осетр Каспия по сравнению с севрюгой слабее инвазирован *Eubothrium acipenserinum*, *Skrjabinopsolus semiarmatus*, но значительно экстенсивнее заражен *Nitzschia sturionis*, *Diclybothrium armatum*, *Bothrimonus fallax*, *Cucullanus sphaerocephalus*, *Leptorhynchoides plagicephalus*, что согласуется с соответствующими материалами упомянутых авторов.

В реках во время нерестовых миграций различия в гельминтофауне осетра и севрюги выступают более четко. Так, в Волге ход осетра значительно более продолжителен, чем севрюги. Поэтому севрюга не успевает заразиться некоторыми пресноводными видами гельминтов, которые характерны для осетра в его речной период жизни: *Pseudoechinorhynchus clavula*, *Pomphorhynchus laevis*. Многими видами гельминтов осетр в разных условиях заражен более сильно, чем севрюга.

При нерестовых миграциях каспийского осетра происходит уменьшение его зараженности в период нахождения в реке морским видом *Eubothrium acipenserinum*, увеличение инвазии видами гельминтов *Diclybothrium armatum*, *Skrjabinopsolus semiarmatus*, *Amphilina foliacea*, появление пресноводных форм *Contracaecum bidentatum*, *Pseudoechinorhynchus clavula* и др. (Марков, Трусов, Решетникова, 1964). Марков с соавторами подметили некоторые различия в составе фауны гельминтов у «яровых» и «озимых» рас русского осетра Каспийского моря. Состав гельминтофауны представителей обеих рас, идущих из моря, одинаков; показатели инвазии «озимого» осетра несколько меньше, чем «ярового». В реке «озимые» осетры, в отличие от «яровых», продолжают питаться и остаются на зимовку; поэтому в условиях реки представители «озимой» расы осетров в большей степени, чем «яровые», заражены пресноводными формами гельминтов. Ихтиологи различают в Каспийском море два локальных стада осетровых рыб — северное и южное. Догель, Быховский (1939) находили различия в видовом составе фауны гельминтов осетра этих районов моря. Литературные данные, появившиеся с 1939 г., значительно расширили список гельминтов русского осетра из северного и южного Каспия, и в настоящее время очевидно, что видовой состав паразитических червей этих двух локальных стад осетра одинаков. Различия носят главным образом количественный характер и выражаются в увеличении инвазии осетра морскими формами гельминтов на юге и пресноводными на севере Каспия. Све-

дения по гельминтофауне осетровых, принадлежащих к различным локальным стадам в других морях, пока очень малочисленны.

Возрастные особенности инвазии гельминтами русского осетра изучались В. А. Догелем, Б. Е. Быховским (1939), В. Б. Дубининым (1952), Н. Л. Нечаевой (1953а, 1964), Е. А. Богдановой (1957), В. П. Ивановым (1965а, 1966а, 1967, 1968). Все эти исследования касаются осетра, населяющего бассейн Каспийского моря.

Анализируя данные названных авторов, а также свои материалы (табл. 5, 6, 7) по возрастной динамике заражения осетра Дагестанского берега Каспия, мы пришли к заключению, что «детским» гельминтом у данного вида осетровых является только *Cystoopsis acipenseris*. Все остальные гельминты зарегистрированы как у молоди, так и взрослых особей этого вида рыб.

По данным В. Б. Дубинина (1952), В. П. Иванова (1965а, 1966а) и Г. А. Батычкова, В. П. Иванова (1967), молодь осетра в Волге уже при

Т а б л и ц а 5

Зараженность гельминтами различных возрастных групп русского осетра Черного моря

Гельминт	Возрастные группы и пол рыб			
	I ₂ = 25—32 см juv		I, = 101—118 см ♂ II ♀ IV	
	Вскрыто, экз.			
	5		3	
	Заражено, экз.	Интенсив- ность	Заражено, экз.	Интенсив- ность
<i>Nitzschia sturionis</i>	—	—	1	1
<i>Amphilina foliacea</i>	4	1—11	—	—
<i>Deropristis hispida</i>	1	1	—	—
<i>Skrjabinopsolus semiarmatus</i> ,	2	1—2	1	45
<i>Diplostomum spathaceum</i> metc.	1	1	—	—
<i>Ascarophis argementosus</i>	—	—	2	2—4
<i>Cucullanus sphaerocephalus</i>	—	—	1	18

Т а б л и ц а 6

Зараженность гельминтами различных возрастных групп русского осетра Темрюкского залива Азовского моря

Гельминт	Возрастные группы рыб							
	I ₂ = 4,5—29 см juv		I ₂ = 30—55 см juv		I ₂ = 90—130 см		I ₂ = 140—170 см	
	Вскрыто, экз							
	14		27		11		15	
	Зараже- но, экз.	Интен- сивность	Зараже- но, экз.	Интен- сивность	Зараже- но, экз.	Интен- сивность	Зараже- но, экз.	Интен- сивность
<i>Bothriocephalus</i> sp., larva	—	—	3	2—5	—	—	—	—
<i>Deropristis hispida</i>	1	1	6	1—39	3	1—2	3	5—27
<i>Diplostomum spathaceum</i> , metc.	2	1—2	1	1	—	—	—	—
<i>Ascarophis argumentosus</i>	—	—	2	1—2	3	1—100	9	2—44
<i>Cucullanus sphaerocephalus</i>	—	—	—	—	11	1—17	13	2—18

Таблица 7

Зараженность гельминтами различных возрастных групп русского осетра Каспийского моря (по нашим наблюдениям)

Гельминт	Возрастные группы рыб			
	l ₂ = 25—50 см juv		l ₂ = 60—85 см juv	
	Вскрыто, экз.			
	15		9	
	Зараже- но, экз.	Интен- сивность	Зараже- но, экз.	Интен- сивность
<i>Nitzschia sturionis</i>	4	1—2	1	2
<i>Diclybothrium armatum</i>	5	1—3	6	1—2
<i>Amphilina foliacea</i>	6	1—2	—	—
<i>Bothrimonus fallax</i>	8	1—6	3	2—3
<i>Skrjabinopsolus semiarmatus</i>	2	По 1	2	2—4
<i>Diplostomum spathaceum</i> , metc.	4	1—4	1	5
<i>Anisakis schupakovi</i> , larva	1	3	1	1
<i>Ascarohis [ovotrichuria]</i>	—	—	1	3
<i>Cucullanus sphaerocephalus</i>	—	—	3	1—2
<i>Cystoopsis acipenseris</i>	2	6—7	—	—
<i>Leptorhynchoides [plagiccephalus]</i>	4	1—6	3	1—4
<i>Corynosoma strumosum</i> , larva	—	—	1	1

Гельминт	Размерные группы и пол рыб			
	l ₂ = 90—119 см ♀ II ♂ II		l ₂ = 120—150 см ♀ II	
	Вскрыто, экз.			
	12		6	
	Заражено, экз.	Интен- сивность	Заражено, экз.	Интен- сивность
<i>Nitzschia sturionis</i>	3	1—2	3	1—2
<i>Diclybothrium armatum</i>	2	1—2	—	—
<i>Eubothrium acipenserinum</i>	1	1	—	—
<i>Bothrimonus fallax</i>	2	1—9	1	1
<i>Skrjabinopsolus semiarmatus</i>	2	3—13	1	3
<i>Diplostomum spathaceum</i> , metc.	3	По 1	—	—
<i>Ascarophis ovotrichuria</i>	1	2	1	3
<i>Cucullanus sphaerocephalus</i>	4	По 1	3	1—3
<i>Leptorhynchoides plagiccephalus</i>	—	—	1	1
<i>Corynosoma strumosum</i> , larva	2	1—20	1	1

длине в 15 см инвазирована: *Diclybothrium armatum*, *Amphilina foliacea*, *Contracaecum bidentatum*, *Ascarophis ovotrichuria*, *Leptorhynchoides plagiccephalus*, *Pseudoechinorhynchys clavula*; при длине 26 см происходит заражение *Cystoopsis acipenseris*, *Pomphorhynchus laevis*, *Agamospirura* sp. В более поздний период у молоди осетра происходит заражение *Cucullanus sphaerocephalus*.

По исследованиям В. Б. Дубинина (1952), молодые особи осетра в низовье Волги были инвазированы также *Skrjabinopsolus semiarmatus*, *Capil-*

laria tuberculata, *Eustrongylides excisus*, larva. В настоящее время в бассейне Волги после зарегулирования стока заражение капиллярией молоди осетра резко сократилось, а скрябинополосус и личинки эустронгилидес совсем не встречаются у молодых особей этого вида рыб. Иванов (1966а, 1967, 1968) отмечает возросшую роль в гельминтофауне осетра скребней. Отмеченные изменения в составе гельминтофауны молоди осетра Волги произошли, вероятно, в связи со строительством плотин, изменивших гидробиологический и гидрологический режим реки.

В. П. Иванов отметил (1966а, 1968), что с увеличением размера молоди осетра снижается инвазия *Diclybothrium armatum*, *Amphilina foliacea*, *Contracaecum bidentatum*, *Ascarophis ovotrichuria* и, наоборот, увеличивается зараженность *Cucullanus sphaerocephalus*, *Leptorhynchoides plagi-cephalus*.

По нашим наблюдениям (табл. 7), у осетров Дагестанского побережья Каспия только у молоди были обнаружены *Amphilina foliacea* и *Cystoopsis acipenseris*, только у взрослых особей — *Eubothrium acipenserinum*. Количественные показатели зараженности *Diclybothrium armatum*, *Bothriomonus fallax*, *Skrjabinopsolus semiarmatus*, *Diplostomum spathaceum*, larva, *Anisakis schupakovi*, larva, *Leptorhynchoides plagiccephalus* с возрастом хозяев уменьшались. Осетры менее 60 см длиной не были инвазированы *Cucullanus sphaerocephalus*, *Ascarophis ovotrichuria*, личинками *Corynosoma strumosum*.

На юге Каспийского моря, в искусственных выростных водоемах Куринского рыбоводного завода, у молоди осетра Н. Л. Нечаевой (1964) зарегистрирована незначительная инвазия *Nitzschia sturionis*, *Eubothrium acipenserinum*, *Proteocephalus skorikowi*, *Contracaecum bidentatum*, *Cystoopsis acipenseris*, *Eustrongylides excisus*, larva; сильная зараженность молоди осетра наблюдалась втором *Amphilina foliacea* и *Leptorhynchoides plagiccephalus*.

Для осетра Черного и Азовского морей мы впервые приводим данные по возрастным изменениям его гельминтофауны.

В устье Дуная (см. табл. 5) только у молоди осетра зарегистрированы *Deropristis hispida*, *Diplostomum spathaceum*, larva, *Amphilina foliacea*; только у взрослых — *Nitzschia sturionis*, *Ascarophis argumentosus*, *Cucullanus sphaerocephalus*, *Skrjabinopsolus semiarmatus* отмечен для молоди и взрослых осетров.

Для молоди осетра Темрюкского залива Азовского моря (см. табл. 6) характерна инвазия личинками *Bothriocephalus* sp., *Diplostomum spathaceum*; для взрослых — *Cucullanus sphaerocephalus*. Общими для той и другой возрастных групп осетра являются *Deropristis hispida* и *Ascarophis argumentosus*. Зараженность хозяина аскарофисом с возрастом увеличивается.

Acipenser naccarii Bonaparte, 1832 — адриатический осетр

Обитает в Адриатическом море; проходная форма. На нерест заходит в р. По. Очень редкий вид (Кожин, 1965).

Гельминтофауна этого вида осетровых изучена очень слабо. Известно об инвазии *A. naccarii* гельминтом *Skrjabinopsolus semiarmatus* (Molin, 1858).

Acipenser baeri Brandt, 1869 — сибирский осетр

Жилая пресноводная форма, населяющая бассейны рек Оби, Иртыша, Енисея, Лены, Яны, Индигирки, Амура, озера Зайсан и Байкал. В низовьях рек Оби, Енисея, Амура образует локальные стада, мигрирующие в опресненные участки моря. В. Г. Свирский (1967) приводит аргументированные доводы в пользу того, что амурский осетр — *Acipenser schrencki* Brandt, 1869 — является подвидом сибирского осетра — *A. baeri schrencki*.

Половой зрелости сибирский осетр достигает к 16—20 годам. Предпочитает глубинные участки рек, держится песчано-илистых и песчано-галечных грунтов. Бентофаг (Пирожников, 1955б, 1959; Подлесный, 1955, 1958; Никольский, 1956; Кожин, 1965; Сви́рский, 1967).

Гельминтофауну сибирского осетра изучали: в р. Оби — Н. А. Варпаховский (1902, 13 экз.), А. С. Скориков (1903), Н. Павлов (1932, 1 экз.), М. М. Волкова (1941, 4 экз.), Т. К. Петрушевский, М. В. Мосевич, Н. Г. Щупаков (1948, 16 экз.), С. Д. Титова, Э. Г. Скрипченко (1960, 20 экз.), Э. Г. Скрипченко (1972, 25 экз.); в Иртыше и оз. Зайсан — А. И. Ревнивых (1937), В. А. Захваткин (1938, 1 экз.), В. А. Догель, К. В. Смирнова, Л. К. Розниченко (1945, 13 экз.), О. В. Доброхотова (1960, 12 экз.); в р. Енисее — О. Н. Бауер (1948, 53 экз.), Е. С. Скрябина (1966, 24 экз.); на Лене — О. Н. Бауер (1948, 45 экз.), Е. С. Скрябина (1966, 299 экз.); в оз. Байкал — Э. М. Ляйман (1933, 9 экз.), В. А. Догель, И. И. Боголепова (1957), В. Е. Зайка (1965, 10 экз.); в р. Амуре — В. К. Солдатов (1915), Ю. С. Саидов (1954), С. С. Шульман (1954а, 12 экз.), А. Х. Ахмеров (1941), А. Х. Ахмеров, В. А. Догель (1959, 1 экз.), Ю. А. Стрелков, С. С. Шульман (1972, 4 экз.); в р. Зее — В. А. Ройтман (1963, 3 экз.).

Нами обследовано 376 экз. сибирского осетра из рек Оби, Енисея, Лены, Колымы. На Оби был вскрыт 31 экз. осетра, у которых обнаружены *Diclybothrium armatum* (у 20, интенсивность 5—32 экз.), *Amphilina foliacea* (у 10, интенсивность 1—10 экз.), *Cucullanus lebedevi* (у 27, интенсивность 2—42); на Колыме мы обнаружили у 22 экз. осетра: *Diclybothrium armatum* (у 8, интенсивность 1—4 экз.), *Azigia robusta* (у 1, интенсивность 1 экз.), *Cucullanus lebedevi* (у 5, интенсивность 1—7 экз.). (Зараженность гельминтами обследованного осетра в Енисее и Лене отражена в табл. 8.)

Впервые для осетра Енисея установлена инвазия цестодой *Cyathocephalus truncatus*, для ленского осетра — нематодой рода *Ascarophis*, а также скребнем *Neoechinorhynchus rutili*. В настоящее время у сибирского осетра выявлено 18 видов гельминтов: *Monogenoidea* (1): *Diclybothrium armatum*; *Cestoidea* (3): *Amphilina foliacea*, *A. japonica*, *Cyathocephalus truncatus*; *Trematoda* (4): *Acrolichanus auriculatus*, *Diplostomum spathaceum*, *metc.*, *Azigia lucii*, *A. robusta*; *Nematoda* (7): *Contracaecum bidentatum*,

Таблица 8

Гельминтофауна сибирского осетра из Енисея и Лены и характер зараженности его гельминтами

Гельминт	Енисей (нижнее течение)		Лена (по всему течению)	
	Вскрыто, экз.			
	24		299	
	Зараже- но, экз.	Интен- сивность	Зараже- но, экз.	Интен- сивность
<i>Diclybothrium armatum</i>	24	1—24	77	1—11
<i>Amphilina foliacea</i>	5	1—3	—	—
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	8	1—10	5	1—40
<i>Acrolichanus auriculatus</i>	10	1—117	23	1—60
<i>Ascarophis argumentosus</i>	4	2—17	17	1—56
<i>A. ovotrichuria</i>	3	1—50	—	—
<i>Cucullanus lebedevi</i>	10	1—25	122	1—11
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	—	—	1	1
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	2	1—8	2	1—3
<i>Pseudoechinorhynchus clavula</i>	5	1—4	—	—

C., sp., larva, *Ascarophis ovotrichuria*, *A. argumentosus*, *Rhabdochona denu-data*, *Cystidicoloides tenuissima*, *Cucullanus lebedevi*, *Cystoopsis acipenseris*; *Acanthocephala* (3): *Neoechinorhynchus rutili*, *Metechinorhynchus salmonis*, *Pseudoechinorhynchus clavula*.

Наиболее полно в настоящее время изучена гельминтофауна сибирского осетра р. Лены (табл. 9 и 10).

Скребни, зарегистрированные у осетра р. Лены, а также нематода *Ascarophis argumentosus* обнаружены только в дельте реки и ее низовье. Остальные виды найдены во всех районах исследований. При продвижении с севера на юг (вверх по течению) увеличивается процент заражения и интенсивность инвазии *Diclybothrium armatum* и *Acrolichanus auriculatus*. С увеличением размера осетра растут показатели инвазии *Acrolichanus auriculatus*, *Ascarophis argumentosus*, *Cucullanus lebedevi*. В основном видовой состав гельминтофауны молоди и взрослых особей осетра одинаков. Это, вероятно, объясняется биологией жилых форм осетровых, все возрастные группы которых обитают в сходных биотопах и компоненты питания которых одни и те же.

Гельминтофауна осетра различных водоемов Сибири, а также Амура обладает большим сходством. В местах своего обитания сибирский осетр инвазирован специфичными для осетровых рыб — *Diclybothrium armatum*, *Acrolichanus auriculatus*, *Cucullanus lebedevi* (не отмечен в оз. Байкал), а также *Ascarophis argumentosus* (пока этот вид не зарегистрирован у осетра бассейна р. Оби и в плохо изученных реках восточнее Лены) и гельминтами рода *Amphilina* (кроме рек Сибири восточнее Лены), представленными в водоемах Сибири видом *A. foliacea*, а в бассейне Амура — *A. japonica*.

В гельминтофауне осетра каждого водоема неспецифичные гельминты встречаются в незначительных количествах. Так, *Diplostomum spathaceum*, metc. найдены у осетра бассейна Оби, Иртыша и оз. Зайсан; *Metechinorhynchus salmonis* и *Neoechinorhynchus rutili*, *Cyathocephalus truncatus* — гельминты, встречающиеся у осетра в реках Енисее и Лене, *Pseudoechinorhynchus clavula* — у осетра оз. Байкал и Енисея.

Самые высокие количественные показатели инвазии гельминтами сибирского осетра отмечены для этого хозяина в Енисее, что связано, по-видимому, с большей по сравнению с другими водоемами Сибири биомассой бентоса в этой реке (Соколов, 1966), многие представители которого являются пищей для осетра, а некоторые из них служат промежуточными хозяевами гельминтов, паразитирующих у сибирского осетра.

Таблица 9

Зараженность гельминтами различных возрастных групп обследованного нами сибирского осетра р. Лены в районах о-ва Столб и р. Натары

Гельминт	Возрастные группы рыб							
	$l_2 = 20-39$ см juv 2+—5+		$l_2 = 40-59$ см juv 6+—14+		$l_2 = 60-79$ см 15+—23+		$l_2 = 80-155$ см 24+—40+	
	Вскрыто, экз.							
	31		85		38		36	
	Зараже- но, экз.	Интен- сивность	Зараже- но, экз.	Интен- сивность	Зараже- но, экз.	Интен- сивность	Зараже- но, экз.	Интен- сивность
<i>Diclybothrium armatum</i>	7	1—2	15	1—11	9	1—3	6	1—6
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	1	40	1	1	—	—	—	—
<i>Acrolichanus auriculatus</i>	—	—	4	1—2	5	1—15	2	28—60
<i>Ascarophis argumentosus</i>	1	1	—	—	4	1—56	5	1—9
<i>Cucullanus lebedevi</i>	10	1—4	34	1—6	17	1—5	20	1—11

Таблица 10

Зараженность сибирского осетра в различных районах р. Лены

Гельминт	Чай-Тумус I ₂ = 35—75		о-в Столб I ₂ = 20—155		Сектях I ₂ = 15—117	
	Вскрыто, экз.					
	23		173		30	
	Заражено, экз.	Интен- сивность	Заражено, экз.	Интен- сивность	Заражено, экз.	Интен- сивность
<i>Diclybothrium armatum</i>	3	1—2	28	1—3	14	1—10
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	2	2—17	2	1—40	—	—
<i>Acrolichanus auriculatus</i>	2	1—3	9	1—60	3	1—2
<i>Ascarophis argumentosus</i>	2	1—8	10	1—56	5	1—5
<i>Cucullanus lebedevi</i>	10	1—6	74	1—11	8	1—10
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	1	1	—	—	—	—
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	2	1—3	—	—	—	—

Гельминт	Натары I ₂ = 41—103		Устье р. Вилюй I ₂ = 38—95		Устье р. Алдана I ₂ = 37—85	
	Вскрыто, экз.					
	17		19		37	
	Заражено, экз.	Интен- сивность	Заражено, экз.	Интен- сивность	Заражено, экз.	Интен- сивность
<i>Diclybothrium armatum</i>	9	1—11	10	1—41	13	1—23
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	—	—	—	—	1	1
<i>Acrolichanus auriculatus</i>	2	9—28	5	1—44	2	13—33
<i>Cucullanus lebedevi</i>	7	1—4	10	1—11	13	1—3

Осетр Амура, помимо перечисленных выше специфичных для осетровых гельминтов, инвазирован *Cystoopsis acipenseris*, нематодой, характерной также для осетровых Понто-Каспийско-Аральского бассейна, а также пресных озер Северной Америки; из неспецифичных гельминтов амурский осетр инвазирован личинками *Porrocaecum* sp. Таким образом, гельминтофауна сибирского осетра представлена в основном типично пресноводными формами гельминтов, а также эвригалинными *Ascarophis argumentosus*, *Amphilina foliacea*, *A. japonica*, *Cystoopsis acipenseris*, полностью приспособившимися к развитию в пресных водах.

Acipenser sinensis Grau, 1834 и *A. dabrianus* Dumeril, 1968 — китайские осетры

A. kikuchi Tanaka, 1901 и *A. multisculatus* Tanaka, 1908 — японские осетры

Очень редкие виды осетровых. Сведения о гельминтофауне этих видов рыб в литературе не встречены.

Acipenser sturio Linne, 1758 —
атлантический, или балтийский осетр

Обитает в водах Атлантического океана: от Барангер-фьорда и Балтики до Средиземного и Черного морей, у берегов Северной Америки во-

дится от Лабрадора и р. Св. Лаврентия до Флориды. Проходная форма. Половозрелость наступает на 9—14-м году жизни. На нерест заходит в реки Франции, Испании, Англии, Италии, а также в Дунай, Риони, реки Канады и США. Владыков (Vladykov, 1963) считает атлантического осетра, обитающего у берегов Северной Америки, отдельным видом — *A. oxyrhynchus*; советские ихтиологи рассматривают его как подвид — *A. st. oxyrhynchus*. Основные объекты питания бентос и рыба (Никольский, 1953; Vladikov, 1963; Кожин, 1965).

В гельминтологическом отношении *A. sturio* исследован недостаточно полно и сведения о его гельминтофауне довольно скудны.

Данные по фауне гельминтов этого вида осетра содержатся в работах Рудольфи (Rudolphi, 1819), Веструмба (Westrumb, 1824), Креплина (Crepin, 1829), Дувернуа (Duvernoy, 1842), Молина (Molin, 1858), Кобальда (Cobbold, 1858, 1864), Бенедена (Beneden, 1871), Люе (Lühe, 1901, 1909, 1911), Однера (Odhner, 1905), Лоосса (Looss, 1907), Линстова (Linstow, 1909), Литла (Little, 1930), Шпрена (Sprehn, 1933), Чулковой (1939, 8 экз.), Линтона (Linton, 1940), Барышевой (1949, 20 экз.), Барышевой, Бауера (1957, 12 экз.), Коваль (1962, 45 экз.). Нами исследовано 11 экз. атлантического осетра в устье Дуная. Впервые для осетра этого вида отмечаем инвазию *Contracaecum bidentatum*; для атлантического осетра в названном районе первый раз регистрируем зараженность *Bothrimonus fallax*.

Всего у атлантического осетра, по литературным и нашим данным, зарегистрировано 24 вида гельминтов. *Monogenoidea* (1): *Nitzschia sturionis*; *Cestoidea* (5): *Amphilina foliacea*, *Bothrimonus fallax*, *B. sturionis*, *Cyathocephalus truncatus*, *Triaenophorus nodulosus*; *Trematoda* (8): *Deropristis hispida*, *Priscicola sturionis*, *Skrjabinopsolus semiarmatus*, *Brachyphalus crenatus*, *Brachyphalus musculus*, *Galactosomum lacteum*, metc., *Derogenes varicus*, *Paracoenogonimus ovatus*, metc.; *Nematoda* (4): *Contracaecum bidentatum*, *Cyclozone acipenserina*, *Ascarophis argumentosus*, *Cucullanus sphaerocephalus*; *Acanthocephala* (6): *Leptorhynchoides plagicephalus*, *Metechinorhynchus salmonis*, *Echinorhynchus gadi*, *Corynosoma semerme*, larva, *Pomphorhynchus laevis*, *Acanthocephalus anguillae*.

Гельминтофауна балтийского осетра, обитающего в Атлантическом океане у берегов Европы, а также в бассейне Северного и Балтийского морей, состоит в подавляющем своем большинстве из морских гельминтов *Nitzschia sturionis*, *Brachyphalus crenatus*, *Deropristis hispida*, *Priscicola sturionis*, *Derogenes varicus*, *Cucullanus sphaerocephalus*, а также эвригалинного *Leptorhynchoides plagicephalus*.

У осетра этого вида, обитающего в бассейнах Адриатического, Средиземного и Черного морей, помимо указанных, из специфичных морских гельминтов осетровых рыб (кроме *P. sturionis*) встречаются *Amphilina foliacea*, *Skrjabinopsolus semiarmatus*. В Черном море фауна паразитических червей балтийского осетра богаче в видовом отношении за счет гельминтов — понто-каспийских эндемиков: *Bothrimonus fallax*, *Contracaecum bidentatum*, *Cyclozone acipenseris*, а также не обитающего в Каспийском море *Ascarophis argumentosus*.

Priscicola sturionis и *Deropristis hispida* характеризуют Локальное стадо балтийского осетра, обитающего у берегов Северной Америки.

С. С. Шульман (1954а) совместно с А. Ф. Барышевой исследовали гельминтофауну осетра Ладожского озера и установили полную утрату у этого осетра специфичных для осетровых рыб гельминтов и инвазию паразитами (цестодами, скребнями), характерными для других рыб озера.

Гельминтофауна балтийского осетра, по имеющимся данным, существенно отличается от гельминтофауны других осетровых рыб. Но обитание его в глубинных районах океана и в морях, имеющих с ним связь, несомненно, обуславливает более морской характер состава его гельминтофауны по сравнению с гельминтофауной других видов проходных осетровых.

Данных о возрастных изменениях гельминтофауны этого вида осетра в литературе не имеется. Наши исследования в дельте Дуная дают некоторое представление по этому вопросу. Только у молоди осетра обнаружены *Amphilina foliacea*, *Bothrimonus fallax*, *Contracaecum bidentatum*; у взрослых зарегистрирован *Ascarophis argumentosus*. Гельминты *Deropristis hispida* и *Skrjabinopsolus semiarmatus* встретились у обеих возрастных групп.

Acipenser brevirostris Le Sener, 1818 — тупорылый осетр

Обитает в Атлантическом океане у берегов Северной Америки от залива Гудзон до Флориды. Проходная форма. Очень редкий вид (Линдберг, 1961; Vladykov, 1963; Кожин, 1965).

Данные о гельминтофауне этого вида осетровых содержатся в работах Линтона (Linton, 1901), Стэффорда (Stafford, 1904), Маккаллума (MacCallum, 1921), Майера (Meyer, 1933), Прайса (Price, 1939).

В результате указанных исследований у тупорылого осетра зарегистрировано всего два вида гельминтов: *Monogenoidea* (1): *Nitzschia sturionis*; *Acanthocephala* (1): *Echinorhynchus attenuatus*.

Acipenser fulvescens Rafinisque, 1917 — озерный осетр

Населяет воды североамериканских Великих озер, бассейнов рек Св.Лаврентия, Миссисипи, Оттавы. Пресноводная форма (Vladikov, 1963; Кожин, 1965).

Сведения о гельминтофауне озерного осетра содержатся в работах Линтона (Linton, 1898), Лоосса (Looss, 1901), Уарда, Магата (Ward, Magath, 1917), Фауста (Faust, 1918), Самейра (Simer, 1929), Гопкинса (Hopkins, 1934), Листера (Lister, 1939), Бэнгема, Хантера (Bangham, Hunter, 1939), Прайса (Price, 1939, 1942), Кебла (Cable, 1952, 1955), Бэнгема (Bangham, 1955), Гофмана (Hofmann, 1967).

В результате этих исследований у озерного осетра насчитывается 8 видов гельминтов: *Monogenoidea* (2): *Diclybothrium armatum*, *D. hamulatum*; *Trematoda* (2): *Acrolichanus auriculatus*, *Allocreadium* sp., *Skrjabinopsolus manteri*, *Diplostomum* sp. metc.; *Nematoda* (2): *Cucullanus clitellaris*, *Rhabdochona cascadilla*, *Spinitectus* sp.; *Acanthocephala* (2): *Metechinorhynchus salmonis*, *Tanaorhamphus ambiguus*.

Гельминтофауна озерного осетра близка к фауне паразитических червей стерляди и осетра Сибири. Общие для них гельминты — *Diclybothrium armatum*, *Acrolichanus auriculatus*, *Metechinorhynchus salmonis*; возможно, что и нематоды рода *Cucullanus* рек Сибири и Северной Америки принадлежат к одному и тому же виду.

Общие черты в гельминтофауне озерного осетра и стерляди Европы отражены в наличии у того и другого вида гельминтов *Diclybothrium armatum* и *Acrolichanus auriculatus*. Трематода *Skrjabinopsolus manteri* и нематода *Cucullanus clitellaris* являются эндемиками Северной Америки.

Данных по экологии гельминтофауны озерного осетра в литературе не найдено. Можно только сказать, что гельминты, слагающие фауну этой жилой формы осетровых, носят пресноводный характер.

Acipenser medirostris Ayres, 1854 — сахалинский осетр

Обитает в водах азиатского побережья Тихого океана от Корейского полуострова до Берингова моря; по западноамериканскому — от Аляски до Калифорнии. Советские ихтиологи выделяют японский подвид сахалинского осетра — *A. medirostris mikadei*, живущий в Японском море. Проходная форма. Бентофаг, большую роль в питании играет и рыба (Андрианов, Панин, 1953; Никольский, 1953; Кожин, 1965).

Сахалинский осетр в гельминтологическом отношении изучен очень слабо. Сведения о составе его гельминтофауны имеются в работах Гото, Иши (Goto, Ischii, 1936), Быховского, Гусева (1950): *Monogenoidea* (1): *Paradiclybothrium pacificum*; *Cestoidea* (1): *Amphilina japonica*.

P. pacificum пока зарегистрирован только у данного вида осетровых; его относят к морским гельминтам (Быховский, Гусев, 1950). Паразитирование *A. japonica* у сахалинского осетра сближает его с амурскими осетровыми.

Acipenser transmontanus Richardson, 1831 —
белый осетр

Проходная рыба, обитает у североамериканского побережья Тихого океана от Аляски до Калифорнии. На нерест идет в р. Колумбию через рыбопропускные сооружения Бонневильской плотины (Magnin, 1959; Кожин, 1965).

Гельминтофауна изучена крайне слабо. Сведения о ней содержатся в работах Беккера (Becker, 1970, 1971), Читвуда, Макинтоша (Chitwood, McIntosh, 1950) и Гофмана (Hofmann, 1967).

У белого осетра зарегистрировано три вида гельминтов: *Trematoda* (2): *Cestrahelminis ruvilaris*, *Tubulovesicula lindbergi*; *Nematoda* (1): *Cystoopsis acipenseris*.

Скудные данные о гельминтофауне этого вида осетровых не позволяют дать ее характеристику и провести анализ ее особенностей.

Acipenser stellatus Pallas, 1771 — севрюга

Обитает в бассейнах Адриатического, Черного, Азовского и Каспийского морей, завезена и успешно акклиматизирована в Аральском море. Проходная форма. На нерест входит в реки, впадающие в указанные моря. Половозрелости достигает в 9—17 лет. В большинстве рек образует «озимые» и «яровые» расы. В морях в определенных участках обитают отдельные локальные стада этой рыбы. Держится береговых участков моря, главным образом над самым дном. Бентофаг; большую роль в питании играют также и рыбы. Среди осетровых в промысле занимает одно из первых мест (Никольский, 1953; Magnin, 1959; Кожин, 1965).

Гельминтофауна севрюги изучена сравнительно неплохо. Сведения о ней отражены в работах: в бассейне Черного моря — Дизинга (Diesing, 1950), С. А. Зернова (1913), Н. Н. Костылева (Kostylev, 1926, 18 экз.), П. В. Власенко (1931, 24 экз.), С. О. Османова (1940, 7 экз.), Л. П. Маркевича (1951), С. С. Шульмана (1954а, 30 экз.), Р. П. Шумило (1958а, 4 экз.), А. С. Чернышенко (1955, 1960, 11 экз.), В. П. Коваль (1962, 60 экз.), Т. И. Комаровой (1964, 1 экз.), О. Костюк (1966); в бассейне Азовского моря — А. С. Лутта (по Шульману, 1954а, 4 экз.), В. П. Каменева, З. М. Сахниной (1966), Е. С. Скрябиной (1966, 164 экз.), А. М. Солонченко (1972); в бассейне Каспия — Гримма (1876), Бородина (1901), А. С. Скорикова (1903), Линстова (Linstow, 1904), Нибелина (Nybelin, 1922), Н. Н. Костылева (1927, 42 экз.), И. Е. Быховской (1936), А. С. Иванова, И. И. Мурыгина (1937, 25 экз.), В. А. Догеля, Б. Е. Быховского (1939, 42 экз.), Н. Л. Никольской (1940, по Шульману, 1954а, 15 экз.), А. С. Гусева (1952, 4 экз.), В. Б. Дубинина (1952, 31 экз.), Н. Л. Нечаевой (1953а, 1964), Ю. С. Саидова (1956а, 25 экз.), Ю. С. Саидова, Н. А. Азизовой, А. Н. Околота (1963, 60 экз.), А. И. Агаповой (1956, 1 экз.), Т. К. Михайлова (1959), Г. С. Маркова, В. З. Трусова, А. В. Решетниковой (1963д, 20 экз.), В. П. Иванова, (1965б, 1968), А. И. Агаповой (1966); в Аральском море — С. О. Османова (1958, 1959б, 1962б).

Нами исследовано 246 экз. севрюги из Черного, Азовского и Каспийского морей (табл. 11). Впервые для этого вида рыб отмечаем инвазию личинками *Corynosoma strumosum*. У севрюги устья Дуная нами впервые зарегистрированы *Nitzschia sturionis*, *Contracaecum bidentatum*; в Азовском

Таблица 11

Гельминтофауна северюги из различных водоемов СССР и характер ее зараженности отдельными видами гельминтов

Гельминт	Черное море (устье Дуная)		Азовское море (Темрюкский залив)		Каспийское море (Аграханский залив)	
	Вскрыто, экз.					
	49		164		38	
	Заражено, экз.	Интен- сивность	Заражено, экз.	Интен- сивность	Заражено, экз.	Интен- сивность
<i>Nitzschia sturionis</i>	2	По 1	2	1—2	5	1—4
<i>Diclybothrium armatum</i>	—	—	—	—	13	1—4
<i>Amphilina foliacea</i>	14	1—9	—	—	5	1—4
<i>Eubothrium acipenserinum</i>	—	—	—	—	12	1—7
<i>Bothrimonus fallax</i>	1	1	—	—	18	1—20
<i>Proteocephalus</i> sp., larva	—	—	3	1—2	—	—
<i>Bothriocephalus</i> sp., larva	—	—	1	1	—	—
<i>Deropristis hispida</i>	30	1—100	100	1—1000	—	—
<i>Skrjabinopsolus semiarmatus</i>	14	1—35	—	—	22	1—170
<i>Diplostomum spathaceum</i> , metc.	4	1—7	2	1—2	1	1
<i>Contracaecum bidentatum</i>	5	1—2	—	—	—	—
<i>Cyclozone acipenserina</i>	—	—	—	—	8	1—18
<i>Ascarophis argumentosus</i>	—	—	18	1—15	—	—
<i>Cucullanus sphaerocephalus</i>	—	—	24	1—15	3	1—4
<i>Cystoopsis acipensertis</i>	—	—	—	—	2	По 1
<i>Leptorhynchoides plagicephalus</i>	—	—	—	—	22	1—21
<i>Corynosoma strumosum</i> , larva	—	—	—	—	2	1—2

море — личинки *Proteocephalus* sp., *Bothriocephalus* sp., *Diplostomum spathaceum*, а также *Ascarophis argumentosus*; у дагестанского берега Каспия — *Bothrimonus fallax*, *Corynosoma strumosum*, larva.

С учетом всех известных нам данных у северюги зарегистрировано 25 видов гельминтов: *Monogenoidea* (2): *Nitzschia sturionis*, *Diclybothrium armatum*; *Cestoidea* (4): *Amphilina foliacea*, *Eubothrium acipenserinum*, *Bothrimonus fallax*, *Proteocephalus skorikowi*, P. sp., larva, *Cysticercus* sp., larva, *Bothriocephalus* sp., larva; *Trematoda* (4): *Deropristis hispida*, *Skrjabinopsolus semiarmatus*, *Diplostomum spathaceum*, metc., *Tubulovesicula pinguis*, larva; *Nematoda* (13): *Contracaecum bidentatum*, *C. squalii*, *C. clavatum*, *Anisakis schupakovi*, larva, *Cyclozone acipenserina*, *Dogielina inexpectata*, *Ascarophis argumentosus*, *A. ovotrichuria*, *Cucullanus sphaerocephalus*, *Capillaria tuberculata*, *Eustrongylides excisus*, larva, *Cystoopsis acipenseris*, *Agamospirura* sp., larva, *Rhaphidascaris acus*; *Acanthocephala* (2): *Leptorhynchoides plagicephalus*, *Corynosoma strumosum*, larva.

Гельминтофауна северюги наиболее богата видами в бассейне Каспия, что характерно для фауны паразитических червей и других осетровых этого водоема.

В бассейне Черного моря северюга изучена слабее; вероятно, поэтому ряд специфичных гельминтов — *Diclybothrium armatum*, *Eubothrium acipenserinum*, *Cyclozone acipenserina*, *Cucullanus sphaerocephalus*, *Leptorhynchoides plagicephalus*, — зарегистрированных у других проходных осетровых этого моря, а также у северюги Каспия, пока у нее не обнаружен.

У черноморской северюги обитает *Deropristis hispida*, отсутствовавший в бассейне Каспия. Фауна гельминтов северюги, как и других осетровых Азовского моря, очень обеднена в силу исторических причин.

Некоторые особенности гельминтофауны севрюги, связанные с ее нерестовыми миграциями в реки, а также с принадлежностью к отдельным локальным стадам, выявлены только для бассейна Каспийского моря. Г. С. Марков, В. З. Трусов, А. В. Решетникова (1963) указывают на исчезновение у севрюги в Волге морских форм паразитов — *Nitzschia sturionis*, *Bothrimonus fallax*, появление *Amphilinea foliacea* и *Contracaecum bidentatum*. Благодаря биологической особенности — стремительного хода на нерест в реку и ската в море — количественные показатели ее инвазии пресноводными видами гельминтов довольно низкие.

Сравнивая состав специфических для осетровых рыб гельминтов, зарегистрированных у севрюги северного и южного локальных стад Каспия (по литературным данным), мы отмечаем их полное совпадение.

По числу зарегистрированных видов гельминтофауна севрюги немного уступает лишь гельминтофауне русского осетра. Состав специфических видов гельминтов у этих двух видов рыб очень близок (см. русский осетр). По сравнению с русским осетром, а также другими видами проходных осетровых севрюга слабо заражена *Nitzschia sturionis*, *Cucullanus sphaerocephalus* (морские формы), *Contracaecum bidentatum*, *Cystoopsis acipenseris* (пресноводная и эвригалинная формы).

В низовье Волги у севрюги отмечены высокие показатели зараженности цестодами и скребнями (Марков, Трусов, Иванов, 1967). Авторы объясняют этот факт тем, что в спектре питания севрюги в этом районе преобладают бокоплавы и рыбы, являющиеся промежуточными хозяевами для отмеченных групп гельминтов.

По нашим данным (табл. 12), севрюга из Каспия (Дагестанское побережье) довольно высоко заражена цестодами *Eubothrium acipenserinum*.

Таблица 12

Зараженность гельминтами разных размерных групп севрюги из Каспийского моря

Гельминт	Возрастные группы и пол рыбы									
	$l_2 = 30-45$ см juv		$l_2 = 60-80$ см juv		$l_2 = 100-120$ см ♂ II ♂ IV ♀ II ♀ IV		$l_2 = 120-140$ см ♂ II ♂ IV ♀ II ♀ IV		$l_2 = 140-150$ см ♀ II ♀ IV ♂ IV	
	Вскрыто, экз.									
	6		4		8		7		8	
	Зараже- но, экз.	Интен- сивность	Зараже- но, экз.	Интен- сивность	Зараже- но, экз.	Интен- сивность	Зараже- но, экз.	Интен- сивность	Зараже- но, экз.	Интен- сивность
<i>Nitzschia sturionis</i>	1	3	1	1	—	—	1	4	2	По 1
<i>Diclybothrium armatum</i>	—	—	—	—	3	3—4	4	1—3	6	1—4
<i>Amphillina foliacea</i>	3	1—4	1	2	—	—	1	2	—	—
<i>Eubothrium acipenserinum</i>	1	2	3	1—5	3	1—7	3	1—3	2	1—4
<i>Bothrimonus fallax</i>	3	1—6	3	2—20	4	1—9	3	1—4	5	6—15
<i>Skrjabinopsolus semiar- matus</i>	—	—	—	—	8	1—50	6	1—92	8	1—170
<i>Diplostomum spathaceum</i> , metc.	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—
<i>Cyclozone acipenserina</i>	—	—	2	3—4	1	2	3	1—9	2	1—11
<i>Cucullanus sphaerocephalus</i>	—	—	—	—	—	—	2	1—4	1	2
<i>Cystoopsis acipenseris</i>	—	—	2	По 1	—	—	—	—	—	—
<i>Leptorhinchoides plagi- cephalus</i>	4	1—3	4	3—12	5	1—23	5	2—21	4	1—19
<i>Corynosoma strumosum</i> , larva	—	—	—	—	2	1—2	—	—	—	—

Таблица 13

Зараженность гельминтами разных размерных групп севрюги из Черного моря

Гельминт	Возрастные группы и пол рыб							
	I ₂ = 15—29 см juv		I ₂ = 30—49 см juv		I ₂ = 50—80 см juv		I ₂ = 90—115 см ♀ IV	
	Вскрыто, экз.							
	21		15		8		5	
	Зараже- но, экз.	Интен- сивность	Зараже- но, экз.	Интен- сивность	Зараже- но, экз.	Интен- сивность	Зараже- но, экз.	Интен- сивность
<i>Nitzschia sturionis</i>	—	—	—	—	2	По 1	—	—
<i>Amphilina foliacea</i>	6	1—9	6	1—4	2	По 1	—	—
<i>Bothrimonus fallax</i>	—	—	1	1	—	—	—	—
<i>Deropristis hispida</i>	8	3—14	12	4—1000	7	8—1000	3	1—100
<i>Skrjabinopsolus semiarmatus</i>	12	1—35	2	1—2	—	—	—	—
<i>Diplostomum spathaceum</i> , metc.	2	1—3	1	7	—	—	1	1
<i>Contracaecum bidentatum</i>	4	1—2	1	1	—	—	—	—

и *Bothrimonus fallax*, скребнем *Leptorhynchoides plagicephalus*; нами установлены также высокие показатели инвазии севрюги трематодой *Skrjabinopsolus semiarmatus*.

В устье Дуная (табл. 13) и в Темрюкском заливе Азовского моря (Скрябина, 1968а) мы наблюдали высокие показатели инвазии трематодой *Deropristis hispida*. Возрастные изменения гельминтофауны севрюги в бассейне Черного моря изучали С. С. Шульман (1954а), В. П. Коваль (1962). Шульман в устье Дуная только у взрослых особей севрюги наблюдал инвазию *Bothrimonus fallax*, *Ascarophis argumentosus* и *Diplostomum spathaceum*, metc., только у молоди — *Amphilina foliacea*, *Skrjabinopsolus semiarmatus*, *Contracaecum aduncum*. Наши материалы по этому же району дали несколько другую картину (табл. 13). Только у молоди севрюги мы обнаружили, помимо *A. foliacea* и *S. semiarmatus*, также *Nitzschia sturionis*, *Contracaecum bidentatum*, *Bothrimonus fallax*. Гельминты *Deropristis hispida* и *Diplostomum spathaceum*, metc. встречены у взрослых и молодых особей. Зараженность *Amphilina foliacea*, *Skrjabinopsolus semiarmatus* и *Contracaecum bidentatum* падает с увеличением возраста хозяина.

В Днепровском лимане В. П. Коваль (1962) отмечает большую зараженность молоди севрюги *Skrjabinopsolus semiarmatus* (из 60 вскрытых 47 заражены; интенсивность от 82—700 экз. на одну рыбу). По данным того же автора, молодь севрюги в меньших количествах, чем взрослые, инвазирована *Deropristis hispida* и *Amphilina foliacea*.

Только у молоди севрюги из Азовского моря мы регистрируем зараженность личинками *Proteocephalus* sp., а у взрослых — *Nitzschia sturionis*, личинками *Bothriocephalus* sp. Все исследованные возрастные группы данного хозяина инвазированы *Ascarophis argumentosus*, *Deropristis hispida*. Нематода *Cucullanus sphaerocephalus* больше характерна для взрослых особей, чем для молоди.

Исследованные нами молодые особи севрюги, только что скатившиеся в море из р. Кубани, оказались стерильными. Это согласуется с биологической особенностью осетровых кубанского локального стада: взрослые рыбы после нереста и молодь после выклева сразу же скатываются в море, не успевая заразиться в реке гельминтами.

В низовье Волги В. Б. Дубинин (1952) для молодежи севрюги отметил инвазию *Amphilina foliacea*, *Capillaria tuberculata*, *Ascarophis ovotrichuria*, *Contracaecum bidentatum*.

В районе Волгограда, в Волге, В. П. Иванов (1965в, 1968) обнаружил у сеголетков этого вида рыб *Diclybothrium armatum*, *Amphilina foliacea*, *Contracaecum bidentatum* и *Ascarophis ovotrichuria*. Два первых из перечисленных гельминтов автор регистрирует и для взрослых хозяев; оба вида нематод зарегистрированы только у молодежи, и для них отмечен довольно большой процент инвазии (50—60%).

Наши исследования севрюги из района Дагестана Каспийского моря показали большую зараженность молодежи этого хозяина *Amphilina foliacea*, *E. acipenserinum* и *B. fallax*, а также *L. plagicephalus*, по нашим данным, почти одинаково инвазируют все исследованные возрастные группы данной рыбы; только у взрослых севрюг встретились *Diclybothrium armatum*, *Corynosoma strumosum*, larva, *Skrjabinopsolus semiarmatus*, *Cucullanus sphaerocephalus*. Исключительно молодь севрюги, по нашим материалам, инвазирована *Diplostomum spathaceum*, *Cystoopsis acipenseris*. Нематода *Cyclozone acipenserina* появляется у особей севрюги более 60 см длиной, и инвазия этим гельминтом увеличивается с возрастом хозяина. Для юга Каспия Догель и Быховский (1939) отмечали большую зараженность взрослых севрюг *Diclybothrium armatum*, *Skrjabinopsolus semiarmatus*, *Cyclozone acipenserina*. По их данным, молодь севрюги в этих же условиях сильнее инвазирована *Amphilina foliacea*.

Таким образом, состав гельминтофауны молодежи и взрослых особей севрюги, исследованной в различных водоемах, в разные годы и сезоны неоднороден. На данном этапе изучения этого вопроса можно сказать, что только у молодой севрюги зарегистрирован *Cystoopsis acipenseris*, типичных гельминтов для взрослых рыб этого вида нет. Взрослые особи севрюги значительно выше по сравнению с молодыми инвазированы *Cyclozone acipenserina* и *Cucullanus sphaerocephalus*.

Род *Scaphirhynchus* Heckel, 1835 — лопатоносы

К этому роду принадлежат два вида лопатоносов, обитающих в пресных водах Северной Америки.

Scaphirhynchus albus Forbes et Richardson, 1905 — бледный лопатонос

Встречается в бассейне р. Миссисипи, главным образом в низовьях р. Миссури. Пресноводная форма. Редкий вид (Vladikov, 1963; Кожин, 1965).

Сведений о гельминтофауне этого вида лопатоноса нам обнаружить в литературе не удалось.

Scaphirhynchus platyrhynchus Rafinisque, 1820 — лопатонос

Обитает вместе с бледным лопатоносом в бассейне р. Миссисипи. Пресноводный и очень редко встречающийся вид осетровых (Vladikov, 1963; Кожин, 1965).

Данные о составе гельминтов этого вида лопатоносов содержатся в работах Пирса (Pearse, 1924, 1936), Ямагути (Yamaguti, 1961), Гофмана (Hofmann, 1967), Кэбла (Cable, 1952, 1955).

Всего у лопатоноса зарегистрировано пять видов гельминтов: *Trematoda* (3): *Acrolichanus auriculatus*, *Pristicola sturionis*, *Skrjabinopsolus manteri*; *Nematoda* (2): *Ascaris* (?) *scaphirhynchus*, *A.* (?) *lucii*.

Гельминтофауна лопатоноса носит пресноводный характер, близка к гельминтофауне озерного осетра, обитающего также в бассейне Миссисипи и в системах Великих озер Северной Америки.

К этому роду относятся три вида осетровых рыб, обитающих в бассейне Аральского моря, — реках Сырдарье и Амударье (Никольский, 1953).

Pseudoscaphirhynchus kaufmanni Bogdanov, 1874—
большой амударьинский лопатонос

Водится в Амударье. Пресноводная форма. Половозрелости достигает в шесть-семь лет, нерестится каждые два-три года. Образует в Амударье несколько локальных стад, представители которых отмечаются рядом морфо-биологических признаков. Питается бентосом и рыбой (Никольский, 1953; Сагитов, 1968а, б).

Изучением гальминтофауны большого лопатоноса занимались: К. И. Скрябин (1927в, 1948, 10 экз.), С. О. Османов (1952, 1954, 1959б, 1960, 1965а, 63 экз.), У. Д. Джалилов (1966а, 29 экз.), Б. Алламуратов (1966, 10 экз.).

Нами обследовано 22 экз. лопатоноса этого вида из района г. Чарджоу р. Амударьи. Обнаружено было три вида гельминтов (Скрябина, 1970).

В результате всех исследований у большого амударьинского лопатоноса зарегистрировано 24 вида гельминтов: *Monogenoidea* (1): *Nitzschia sturionis*; *Cestoidea* (7): *Bothriocephalus gowkongensis*, *Proteocephalus osculatus*, *P. sp.*, larva, *Silurotaenia siluri*, *Cysticercus Paradilepis scolecina*, *C. Gryporhynchus pusillus*, *C. G. cheilanocristatus*, *C. Dilepis inilateralis*; *Trematoda* (7): *Bucephalus polymorphus*, *Rhipidocotyle illense*, *Allocreadium sp.*, *Oriento-creadium siluri*, *Diplostomum spathaceum*, metc., *Bolbophorus confusus*, metc., *Posthodiplostomum cuticola*, metc., *Tylodelphys clavata*, metc.; *Nematoda* (9): *Contracaecum squalii*, larva, *Rhaphidascaris acus*, *Rhabdochona amago*, *R. chodukini*, *R. gnedini*, *Filochona sulaki*, *Cystidicola sp.* larva, *Procamallanus fulvidraconis*, *Camallanus truncatus*, *Diectophyme renale*, larva.

В результате больших изменений среды в бассейне Аральского моря в течение длительного исторического времени лопатонос потерял специфичную фауну, присущую осетровым рыбам. Гельминтофауна лопатоноса очень близка к гельминтофауне хищных рыб Амударьи, главным образом сома и щуки, а также бентофага — усача.

Наиболее многочисленный гельминт у лопатоноса — *Procamallanus fulvidraconis*, также характерный для сома и усача Амударьи. Интересно, что *P. fulvidraconis* типичен для рыб рек Индии, что говорит в пользу теории о связи в отдаленную геологическую эпоху водоемов Северной Азии и Индии (Джалилов, Гаврилова, 1967).

Pseudoscaphirhynchus hermanni Kessler, 1871 — малый амударьинский лопатонос

Редкая пресноводная рыба, обитающая в бассейне Амударьи. Биология вида не изучена (Никольский, 1953).

С. О. Османов (1952) исследовал 2 экз. этого вида лопатоносов, оказавшихся стерильными в гельминтологическом отношении.

Pseudoscaphirhynchus fedtschenkovi Ressler,
1842 — сырдарьинский лопатонос

Водится в бассейне Сырдарьи; очень редкая рыба. Пресноводная форма. Питается бентосом и рыбой (Никольский, 1953).

Исследован В. А. Догелем (1945а, 5 экз.) и И. П. Индейкиным (по Шульману, 1954а, 20 экз.). Обнаружена одна форма гельминтов: *Cestoidea* (1): *Proteocephalus sp.*, larva.

В литературе имеются данные по зараженности гельминтами некоторых скрещенных в природных условиях видах осетровых.

Huso huso × *Acipenser ruthenus* — стерлядь × белуга из Верхнего Дона (Красильникова, 1966) инвазирована *Gyrodactylus elegans*; из прудов Ростовской и Донецкой областей (Дергалева, 1970) — *Dactylogyrus* sp. и *Diplostomum spathaceum*, metc., в Волге (Иванов, Марков, 1972) — *Nitzschia sturionis*, *Eubothrium aciperinum*.

Acipenser ruthenus × *A. güldenstädti* — стерлядь × русский осетр из Волги (Яницкий, 1928; Иванов, 1966а, 1968; Иванов, Марков, 1972) заражен большим количеством *Amphilina foliacea*, а также *Nitzschia sturionis*, *Diclybothrium armatum*, *Eubothrium acipenserinum*, *Diplostomum spathaceum*, metc., *Ascarophis ovotrichuris*, *Cucullanus sphaerocephalus*, *Leptorhynchoides plagicephalus*, *Pomphorhynchus laevis*.

Acipenser baeri × *Acipenser ruthenus marsigli* — сибирский осетр × × сибирский подвид стерляди из Енисея (Бауер, 1948б) оказался заражен *Diclybothrium armatum*, *Acrolichanus auriculatus*.

Acipenser ruthenus × *Acipenser güldenstädti* — стерлядь × русский осетр из Дуная (Antoni-Murgoci, 1942) была инвазирована *Amphilina foliacea*.

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ И ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ ОСЕТРОВЫХ РЫБ

У осетровых рыб, обитающих в водоемах земного шара, в настоящее время зарегистрировано 95 видов гельминтов, принадлежащих к 70 родам, 48 семействам, 5 классам. По числу видов доминирующее положение в составе гельминтофауны аципензериid занимают представители класса нематод, затем по убывающей — трематод, цестод, акантоцефал, моногеней (табл. 14).

Количество видов, составляющих фауну паразитических червей осетровых, следует признать сравнительно небольшим, если учесть, насколько разнообразна эта группа рыб по своему географическому месту обитания, образу жизни и другим экологическим параметрам. Тем более, что осетровые являются облигатными хозяевами только для 27 видов гельминтов, специфичных для представителей этого семейства рыб. Гельминты этой группы паразитических червей характеризуются абсолютной специфичностью (по терминологии Шульмана, 19586) по отношению к своим хозяевам, так как в настоящее время не присущи никаким другим видам или группам рыб.

Специфичные гельминты, как правило, характеризуют семейство осетровых в целом. Специфичность гельминтов аципензериid к отдельным группам (подсемействам, родам) и видам осетровых выражена слабо. Некоторые из этих гельминтов встречаются у одного или у двух видов хозяев: *Paradiclybothrium paciicum* у сахалинского осетра, *Cestrahelmins rivularis* у белого осетра, *Skrjabinopsolus manteri* и *Cucullanus clitellaris* у озерного осетра, *Pristicola sturionis* у атлантического осетра и лопатоноса, *Proteoce-*

Т а б л и ц а 14

Число видов, родов, семейств гельминтов разных классов,
зарегистрированных у осетровых рыб

Класс	Число видов		Число родов		Число семейств	
	Всего	Из них специфичных	Всего	Из них специфичных	Всего	Из них специфичных
<i>Monogenoidea</i>	7	3	6	1	5	—
<i>Cestioidea</i>	17	6	12	—	10	—
<i>Trematoda</i>	28	7	23	2	17	—
<i>Nematoda</i>	30	10	18	2	11	1
<i>Acanthocephala</i>	13	1	11	—	5	—
Всего	95	27	70	5	43	1

phalus skorikowi у севрюги и русского осетра, *Cyclozone inexpectata* у русского осетра и севрюги, *Rhipidocotyle kovalae* у белуги и русского осетра. Это в основном касается или редко встречающихся видов гельминтов, у которых в силу исторических причин сузился ареал, или паразитов, район обитания которых плохо изучен в фаунистическом отношении. Возможно, со временем, после более тщательного изучения гельминтофауны североамериканских и тихоокеанских видов осетровых, список хозяев для отмеченных узкоспецифичных паразитов расширится. Остальные виды специфичных гельминтов паразитируют у широкого круга осетровых рыб. Для всех видов специфичных гельминтов осетровые являются дефинитивными хозяевами.

Из числа неспецифичных гельминтов 20 видов встречается у осетровых в личиночной стадии. Для этих гельминтов осетровые являются резервуарными хозяевами; представители этой группы рыб, как правило, не участвуют в циклах развития гельминтов других рыб или представителей иных классов животных, поэтому ни для каких видов паразитов они не значатся в качестве промежуточных хозяев. Из остальных 48 видов неспецифичных гельминтов, встречающихся у осетровых в разных водоемах, многие зарегистрированы у хозяев этой группы всего по одному разу, а в случаях их нахождения показатели инвазии ими весьма незначительны; для этих гельминтов рыб семейства осетровых следует расценивать как случайных хозяев. И только для небольшого числа неспецифичных паразитов аципензериды являются факультативными хозяевами.

Бросается в глаза большая «разбросанность» гельминтов осетровых по системе царства паразитических червей. В редких случаях у осетровых паразитирует несколько видов гельминтов, принадлежащих к одному роду или даже одному семейству. Особенно это касается представителей специфичной исторически сложившейся фауны гельминтов осетровых, весьма слабо связанных с процветающими в настоящее время группами паразитов разных классов.

Становление фауны гельминтов какого-либо хозяина или группы хозяев обусловлено воздействием сложного комплекса экологических факторов среды I и II порядков на всех этапах исторического развития системы «гельминт — хозяин» (Догель, 1927, 1935, 1947, 1948, 1958; Павловский, 1945; Бауер, Шульман, 1948; Петрушевский, 1955б; Бауер, 1959а, б).

Размышляя о влиянии факторов среды I порядка (организм хозяина) на формирование фауны гельминтов осетровых, мы с сожалением констатируем, что исследования в этой области находятся в начальной стадии изученности. Ясно, что интенсивность пищеварения, упитанность, физиологическое состояние, зависящее от возраста рыб, безусловно, влияют на размножение, развитие и жизнь гельминтов осетровых. Но, к сожалению, конкретных наблюдений по выявлению отмеченных связей между осетровыми-хозяевами и гельминтами-паразитами очень мало.

В литературе имеются сообщения о возможном формировании постинвазионного иммунитета у осетровых рыб к некоторым гельминтам. Так, снижение зараженности *Amphilina foliacea*, *Contracaecum bidentatum*, *Cystoopsis acipenseris* с возрастом некоторые ученые объясняют наличием иммунитета к этим гельминтам (Яницкий, 1928; Геллер, 1957; Бауер, 1959а). Есть основание предполагать, что в случае с эпизоотией аральского шипа на Арале ницшиозом причиной заболевания явилось отсутствие у данного хозяина иммунитета к *Nitzschia sturionis* (Бауер, 1959а). Но, к сожалению, экспериментальных исследований, подтверждающих все эти предположения, пока нет.

Совершенно не изучено непосредственное влияние организма осетровых на паразитирующих у них гельминтов. Но можно с уверенностью сказать, что, наряду с защитной реакцией организма хозяина на паразитирование специфичных гельминтов осетровых, которые являются обли

гательными для этих хозяев, организм аципензерида представляет собой благоприятные условия для развития и жизни этих паразитов. Кстати сказать, при такой строгой приуроченности гельминтов к своим хозяевам осетровые рыбы могли бы служить удобной «моделью» для изучения влияния условий организма хозяина на жизнеспособность паразитирующих у него гельминтов.

В большей степени мы можем судить о влиянии экологических факторов среды II порядка (условия внешней среды) на формирование фауны гельминтов осетровых.

К сожалению, пока не удастся проследить влияние многих из абсолютных факторов среды на формирование гельминтофауны осетровых в силу отсутствия сведений по биологии и экологии большинства специфичных гельминтов аципензерида. Поэтому, при характеристике экологических особенностей отдельных видов гельминтов осетровых, приходится исходить из данных экологии самих хозяев и условий тех водоемов, где они обитают.

Осетровые — одна из самых древних групп рыб, живущих на Земле. Их жизнь на протяжении нескольких геологических эпох протекала в исключительно нестабильных условиях и только благодаря чрезвычайно широкому диапазону приспособлений, выработанных в процессе эволюции, они дожили до нашего времени. Специфичные гельминты осетровых, прошедшие большой путь развития вместе со своими хозяевами, естественно, приспособились также к существованию в разных абиотических условиях, и по аналогии с осетровыми их можно характеризовать как эврибионтов. Многие гельминты, составляющие фауну паразитических червей осетровых, развиваются в различных по термическому режиму водоемах, и естественно отнести их к эвритермным формам. Так, гельминты, паразитирующие у осетровых рек Сибири и развивающиеся в суровых условиях термического режима, свойственны также этим рыбам, обитающим в более мягких температурных условиях Понто-Арало-Каспийского бассейна. Многие из осетровых гельминтов, широко представленные в водоемах, впадающих в южные моря, обитают также в реках, связанных с северными акваториями.

Более углубленную классификацию гельминтов осетровых на теплолюбивые и холоднолюбивые можно будет осуществить только после тщательного изучения их экологии и биологии. Известно только, что у некоторых гельминтов осетровых (*Diclybothrium armatum*, *Cystoopsis acipenseris*, *Amphilina foliacea*), как правило, наблюдается замедление роста и развития при понижении температуры. В то же время у *D. armatum* при понижении температуры удлиняется срок жизни свободноживущей личинки, что способствует заражению рыбы в условиях сурового зимнего термического режима (Бауер, 1959а). На этом основании Бауер классифицирует диклиботриум как холоднолюбивый гельминт, тем более что этот паразит испытывает угнетение летом при высоких температурах воды.

Так же мало сведений о влиянии света и кислородного режима на развитие гельминтов осетровых. Практически наблюдения в этих аспектах велись только над *D. armatum* (Бауер, 1959а). Свет стимулирует выклев личинки, но в то же время срок их жизни удлиняется в условиях темноты. Опыты по содержанию личинок *D. armatum* в анаэробных условиях не удалась, но неизвестны оптимальные кислородные условия для развития и жизни этого паразита, широта адаптаций его к этому фактору среды. Есть указание в литературе о большой чувствительности к кислородному режиму *Amphilina foliacea* (Киселев, Ивлева, 1953, по Бауеру, 1959а). В итоге можно только предположить, что в отношении света и кислорода гельминты осетровых характеризуются чрезвычайно широким диапазоном приспособления.

Большие параметры адаптаций у гельминтов осетровых выявляются

и в отношении химизма воды, в частности и солености. Фауна паразитических червей отличается эвригалинностью; причем по топологическому признаку эта экологическая характеристика с полным правом относится почти ко всем отдельным паразитам, слагающим гельминтофауну аципензерид. Из-за слабой изученности экологии и биологии большинства видов этих гельминтов затруднительно объективно классифицировать их по отношению к солености, потому что, как справедливо замечают О. Н. Бауер и С. С. Шульман (1948), знание первого промежуточного хозяина дает правильное представление о месте инвазии диффинитивного хозяина гельминтом. Суммируя данные об экологической классификации специфических гельминтов по отношению к солености, мы с большей или меньшей долей вероятности к пресноводным формам причисляем: *Amphilina bipunctata*, *Acrolichanus auriculatus*, *Skrjabinopsolus manteri*, *Contracaecum bidentatum*, *Cucullanus clitellaris*, *C. lebedevi*, *Capillaria tuberculata*. Мы полагаем, что развитие их происходит в пресных водах. Но очевидно и другое: локальные стада осетровых, приуроченные к устьям крупных рек, значительную часть своей жизни проводят в эстуариях, и тем самым пресноводные гельминты способны переносить вместе с хозяевами большие колебания солености. То же можно сказать и о морских формах, которые инвазируют осетровых в их морской период жизни и исчезают после захода их на нерест в реки. К ним условно можно отнести 11 видов гельминтов: *Nitzschia sturionis*, *Paradiclybothrium pacificum*, *Bothrimonus fallax*, *Eubothrium acipenserinum*, *Rhipidocotyle kovalae*, *Deropristis hispida*, *Cestrahelminis rivularis*, *Skrjabinopsolus semiarmatus*, *Cyclozone acipenserina*, *Dogielina inexpectata*, *Cucullanus sphaerocephalus*. Осетровые в период нагула в море значительное время жизни держатся опресненных участков, и большинство перечисленных гельминтов хорошо переносят эти условия.

Остальные девять специфических для осетровых видов паразитических червей встречаются у представителей этой группы рыб и в пресноводный и морской периоды их жизни: *Diclybotrium armatum*, *A. foliaceae*, *A. japonica*, *Proteocephalus skorikowi*, *Priscicola sturioris*, *Ascarophis ovotrichuria*, *A. argumentosus*, *Cystoopsis acipenseris*, *Leptorhynchoides plagicephalus*, и, вероятно, способны развиваться в воде с очень большими колебаниями солености. Но как уже отмечалось, отсутствие сведений по биологии и экологии большинства из специфических видов осетровых затрудняет возможность более точно характеризовать их экологическую принадлежность. К тому же, несмотря на значительное количество исследованных проходных осетровых рыб в различных водоемах, очень мало данных о гельминтофауне этих рыб в их морской период жизни; все известные работы проводились в основном в сильно опресненных участках морей — устьях крупных рек.

Важное значение в формировании гельминтофауны осетровых имеют и биотические факторы среды, среди которых наиболее значительны трофические связи аципензерид, характер их перемещений, особенности образа жизни и возраста, географические места обитания.

Одним из ведущих факторов, определяющих состав гельминтофауны осетровых, являются их трофические связи, т. к. именно с пищей попадают в организм рыбы промежуточные хозяева или яйца (или личинки) тех или иных гельминтов. Развитие большинства специфических гельминтов осетровых, как правило, происходит прямым путем или через одного промежуточного хозяина, так как формирование фауны этих паразитов происходило в чрезвычайно нестабильных условиях. Это касается главным образом наиболее древних гельминтов, прошедших с осетровыми огромный путь через несколько геологических эпох. Паразиты с более сложным циклом развития (с двумя промежуточными хозяевами) появились в фауне гельминтов осетровых, по-видимому, в более позднее время.

По характеру питания осетровые относятся к бентофагам, к которым принадлежат представители родов *Acipenser*, *Scaphirhynchus* и два вида

Pseudoscaphirhynchus, и к хищникам — рыбы рода *Huso*, а также один вид рода *Pseudoscaphirhynchus*.

В спектре питания осетровых бентофагов на всем протяжении их жизни большой процент падает также на рыбный рацион, в то же время хищники наряду с рыбой потребляют некоторое количество и бентических организмов (Ревнивых, 1937; Желтенкова, 1939, 1951; Белогуров, 1939; Брискина, 1947; Романова, 1948; Борзенко, 1950; Петропавловская, 1951; Соколова, 1952; Пирожников, 1955а; Пирогова, 1957; Саенкова, 1958, 1964; Грезе, 1957; Мельничук, 1959; Аристовская, 1954; Яблонская, 1960; Сальников, 1961; Печников, Воробьева, 1961; Пискунов, 1961, 1965; Соколов, 1966; Тарвердиева, 1965; Сагитов, 1969).

При анализе имеющихся литературных данных о питании осетровых различных трофических групп из разных водоемов становится очевидным, что эти рыбы обладают удивительной пластичностью в выборе пищи. Это обстоятельство, безусловно, явилось одним из факторов, позволяющих аципензеридам выстоять в борьбе за существование в условиях, которые в определенные этапы времени носили катастрофический характер, и дожить до наших дней.

Так, в последние 15 лет после вселения в Каспий нерейс и синдесмии эти компоненты стали ведущими в спектре питания всех видов осетровых, заменяя главным образом рыбную пищу (Соколова, 1952; Пискунов, 1965; Тарвердиева, 1965). Тем не менее при большом проценте потребления осетровыми этих организмов (до 83%) состав гельминтофауны осетровых Каспия за указанный период не изменился. В этой связи нам кажутся интересными наблюдения А. Я. Белогурова (1939), который считает, что осетровые выбирают из наличного состава водоема, где они обитают, соответствующую пищу, которая может и не являться доминирующей в данном биотопе. Селективность питания осетровых свидетельствует о давно сложившихся трофических связях этой группы рыб. Это обстоятельство сказалось на формировании гельминтофауны аципензерида, поскольку сокращение числа животных компонентов в спектре питания сузило возможности попадания в осетровых гельминтов, использующих в своих циклах развития те или другие формы организмов в качестве промежуточных или резервуарных хозяев.

Логично предположить, что постоянные контакты с осетровыми возникли у тех гельминтов, развитие которых шло через представителей беспозвоночных и рыб, избираемых в пищу аципензеридами из состава гидрофауны. В результате этого у ряда гельминтов разных классов возникли с осетровыми устойчивые паразито-хозяйинные связи, которые в процессе исторического развития послужили основой для возникновения специфичной гельминтофауны в современном ее виде.

По количеству видов состав гельминтофауны бентофагов превосходит ее состав у хищных рыб (виды, заражение которыми происходит с пищей). Но по существу этот факт не отражает истинного положения вещей. Хищные осетровые — калуга, белуга и большой амударьинский лопатонос — имеют узкий ареал по сравнению с остальными 20 видами осетровых-бентофагов, и исследованы они значительно слабее, чем последние. Тем не менее видовой состав специфичной гельминтофауны осетровых у хищников и бентофагов очень сходен. У хищников не зарегистрированы редко встречающиеся *Proteocephalus skorikowi*, *Capillaria tuberculata*, *Cyclozone inexpectata*, а также *Cystoopsis acipenseris* — паразит, свойственный главным образом молоди (молодь таких крупных видов, как калуга и белуга, почти не изучена в гельминтологическом отношении).

Большинство гельминтов (из числа тех, у которых известен жизненный цикл), составляющих фауну паразитических червей осетровых, развивается через ракообразных (*Crustacea*, *Amphipoda*). Тем не менее состав фауны и показатели инвазии ее представителями у хищников и бентофагов очень близки. Это иллюстрирует тот факт, что в спектре питания хищни-

ков, в частности белуги, определенную часть занимает бентос (Брискина, 1947; Аристовская, 1954). Однако по весу (%) хищники, в отличие от бентофагов, потребляют в пищу большее количество рыбы и меньшее бентических организмов, что сказывается на некотором различии в инвазии представителей той или другой трофических групп осетровых неспецифичными для них гельминтами (особенно у туводных аципензерида).

Неспецифична фауна гельминтов у бентофагов и хищников проходных осетровых, обитающих в одном и том же бассейне моря, при большом сходстве несколько богаче у представителей первой трофической группы рыб. Так, в бассейне Каспия у белуги (хищника) зарегистрировано шесть видов гельминтов этой категории: *Bucephalus polymorphus*, *Porrocaecum* sp., larva, *Anisakis schupakovi*, larva, *Eustrongylides excisus*, larva, *Pomphorhynchus laevis*, *Corynosoma strumosum*, larva. У осетра, помимо последних пяти видов из перечисленных для белуги, насчитывается еще четыре пресноводных гельминта: *Diplostomum spathaceum*, metc., *Rhabdochona acuminata*, *Agamospirura* sp., *Pseudoechinorhynchus clavula*. Но все указанные паразиты не характеризуют белугу как хищника или осетра как бентофага. Они встречаются у осетровых довольно редко, и эти рыбы являются для них случайными хозяевами. Почти аналогичная картина наблюдается при сравнении гельминтофауны белуги с другими видами паразитических червей бентофагов бассейна Каспия, а также Черного и Азовского морей.

У жилых форм осетровых, как, например, калуги (хищник) и осетра (бентофаг) р. Амура, различия в составе неспецифичной фауны гельминтов аципензерида выступают более отчетливо. В условиях реки калуга инвазирована большим числом видов гельминтов этой категории, в основном присущих хищникам других систематических и экологических групп рыб: *Bucephalus polymorphus*, *Isoparorchis hypselobagri*, *Tubulovesicula lindbergi*, *Derogenes varicus*, *Azigia lucii*. Это происходит, по-видимому, из-за того, что калуга более ярко выраженный хищник, чем белуга (в спектре питания калуги рыбный рацион занимает более доминирующее положение) (Никольский, 1956).

Трофические связи осетровых тесно связаны с местами обитания этих хозяев, которые, в свою очередь, в большой степени определяют состав гельминтофауны этой группы рыб.

Значительные различия в составе паразитических червей наблюдаются у осетровых, принадлежащих к разным топическим группам, — туводным и проходным. У представителей каждого из этих групп ярко выраженные особенности питания, связанные прежде всего с фактором солености, который, в свою очередь, является определяющим в гидробиологическом режиме излюбленных мест обитания осетровых рыб.

У туводных осетровых зарегистрированы 57 видов гельминтов, из них специфичных для аципензерида 21 вид. Проходные инвазированы 47 видами паразитических червей, и в том числе 21 видом, специфичным для осетровых рыб.

Для проходных и жилых рыб характерно большое число общих специфичных гельминтов — 15 видов. Среди них большая часть — эвригалинные формы или пресноводные, инвазирующие проходных осетровых во время нереста в реках. Неспецифичная для осетровых фауна гельминтов той и другой группы аципензерида отличается большим разнообразием — из 68 видов общими для них являются всего 11 видов. В основном это пресноводные формы гельминтов, инвазирующие проходных осетровых в их речной период жизни (*Pomphorhynchus laevis*, *Cyathocephalus truncatus*, *Pseudoechinorhynchus clavula* и др.); реже — это морские виды гельминтов, заражение которыми у пресноводных осетровых, обитающих в устьевых районах крупных рек, происходит при попадании их в поисках пищи в солоноватые воды (*Derogenes varicus*). Туводные формы осетровых заражены, естественно, главным образом пресноводными гельминтами. У проход-

ных рыб в подавляющем большинстве зарегистрированы морские формы, но, продолжая питаться во время нереста в реках, они приобретают некоторые виды, присущие и туводным осетровым. Это убедительный пример того, какую немаловажную роль в формировании гельминтофауны проходных осетровых рыб играет их биологическая особенность — нерестовые миграции в реки.

Интересно, что пресноводная фауна гельминтов у взрослых особей туводных осетровых богаче таковой проходных в период жизни в реке. Так, например, стерлядь Волги имеет более богатую гельминтофауну (в количественном и видовом отношении), чем осетр и севрюга. По данным В. П. Ивапова (1968), у стерляди Волги зарегистрировано 16 видов гельминтов, у севрюги 11 видов, у «озимого» осетра только 7 видов. Это объясняется большой пластичностью в выборе пищи (Аристовская, 1954) и более интенсивным ее питанием в течение года.

Гельминтофауна отдельных видов пресноводных или проходных осетровых, обитающих в одном водоеме, по своему составу близка друг к другу. У туводных осетровых сходство в гельминтофауне выражено более четко. Это следствие того, что у отдельных видов пресноводных осетровых, стерляди и сибирского осетра Оби, Иртыша и Енисея, места нагула (галечно-каменистые и песчано-галечные грунты в глубинной части реки) и компоненты пищи (Меньшиков, 1936; Хохлова, 1955; Грезе, 1957) аналогичны.

В условиях моря отдельные виды проходных осетровых нагуливаются в своих излюбленных местах обитания и спектры питания у них, при определенном сходстве, различаются более отчетливо. Так, например, В. А. Догель, Б. Е. Быховский (1939) отмечали у белуги и шипа Каспия по сравнению с другими видами осетровых этого бассейна более морской характер паразитофауны, выражающийся в больших количественных показателях инвазии морскими видами гельминтов. По данным И. А. Пискунова (1965), эти два вида рыб предпочитают более глубокие с большей соленостью места нагула, в отличие от севрюги и осетра, которые придерживаются мелководных участков моря. Места обитания, естественно, определяют во многом и состав пищи — преобладание морских беспозвоночных и рыб у первых двух видов и пресноводных — у других осетровых. При этом у осетра и севрюги более разнообразная по составу пища, что обуславливает у них большое число видов гельминтов. В свою очередь, в пищевом рационе осетра и севрюги имеются различия, несмотря на большое совпадение мест нагула. Осетр больше севрюги «привязан» ко дну и питается главным образом бентосом. Севрюга тоже роется в грунте, но чаще держится над дном и довольно интенсивно питается придонными рыбами и ракообразными (Брискина, 1947; Пискунов, 1965). У осетра пища более богата по составу. На севере Каспия осетр поедает синдесмию, нерейс, различных ракообразных (краб, гаммариды, морской таракан, речной рак, корофиды), а также кильку, бычков. Севрюга в основном ограничивается нерейсом и корофмой. В разные сезоны и годы качественный и количественный состав пищи меняется, но во всех случаях наблюдается у осетра большое различие пищи (Тарвердиева, 1965). В прямой связи с этим находится более богатый видовой состав гельминтофауны осетра. В Каспийском море у осетра зарегистрировано 35 видов гельминтов, у севрюги 19 видов. Это в основном касается неспецифичных гельминтов для осетровых рыб. Состав специфичной фауны атипичен у всех представителей проходных осетровых из одного водоема, например Каспия, одинаков. Это результат исторически сложившихся хозяйственно-паразитарных связей у этой группы рыб.

В то же время большая интенсивность питания одним из видов рыб каким-либо компонентом пищи приводит к более высокой инвазии некоторыми из специфичных для осетровых гельминтами, промежуточными хозяевами для которых служат эти организмы. Ю. С. Саидов (1956а),

Г. С. Марков, В. З. Трусов, В. П. Иванов (1967) приводят данные, которые согласуются с нашими материалами о более высокой зараженности севрюги по сравнению с другими осетровыми Каспия цестодами и скребнями (в том числе специфичными *Bothrimonus fallax*, *Amphilina foliacea*, *Leptorhynchiodes plagicephalus*). Промежуточными хозяевами этих гельминтов являются бокоплав, которые, по-видимому, потребляются севрюгой в большем количестве, чем другими видами осетровых.

Таким образом, в результате приспособления к жизни в условиях моря и реки проходные осетровые имеют более разнообразную фауну гельминтов, чем туводные рыбы, обитающие в том же бассейне. У отдельных представителей проходных осетровых из одного водоема качественный и количественный состав гельминтофауны несколько отличается друг от друга. Это результат того, что они обитают в различных биотопах и предпочитают разные компоненты пищи, в основном это сказывается на составе неспецифичной фауны паразитических червей.

Особенности состава фауны гельминтов различных трофических и топических групп осетровых тесно связаны с возрастными особенностями рыб.

Суммарный анализ гельминтофауны осетровых показал, что все зарегистрированные у рыб этой группы гельминты инвазируют как молодь, так и взрослых особей аципензерид. Но представители отдельных возрастных групп молоди и взрослых рыб осетровых имеют свои особенности в составе и количественных показателях инвазии паразитами. Анализ гельминтофауны от различных возрастных групп осетровых весьма сложен и далеко не полно изучен. Между возрастными особенностями фауны гельминтов, пищевыми связями и местами обитания каждой возрастной группы рыб существуют тесные корреляции, которые главным образом и обуславливают тот или иной состав гельминтофауны и количественную картину инвазии. Сказанное характерно как для туводных, так и проходных видов осетровых.

Туводные осетровые на протяжении всей жизни обитают в пресной воде. Молодь и взрослые особи каждого вида этой группы рыб нагуливаются в одних биотопах, характер пищи у них одинаков (Хохлова, 1955; Соколов, 1966; Сагитов, 1969). Туводные осетровые в течение жизни инвазированы гельминтами пресноводного характера. После выклева в первый год существования молодь пресноводных осетровых, в том числе и хищников (калуга, большой амударьинский лопатонос), потребляет только бентос. По мере роста в спектре питания туводных осетровых большое значение приобретает рыба. бентические организмы поглощаются более интенсивно. Поэтому количественные показатели инвазии некоторыми гельминтами у них с возрастом растут. Так, например, нами прослежены изменения характера гельминтофауны у различных возрастных групп сибирского осетра р. Лены. Видовой состав гельминтов у молоди и взрослых рыб одинаков. Но с увеличением размера осетра повышаются количественные показатели некоторых гельминтов: *Acrolichanus auriculatus*, *Ascarophis argumentosus*, *Cucullanus lebedevi*. Это связано с тем, что осетр по мере роста потребляет все большее количество пищи, в которую входят организмы, являющиеся промежуточными хозяевами указанных гельминтов. Л. И. Соколовым (1966) установлено, что роль моллюсков — промежуточных хозяев трематод — в питании ленского осетра увеличивается по мере его роста: например в районе р. Натары в пище рыб размером 40—50 см моллюски составляют по весу 10,6%, а размером 60—70 см — 90,5%. Та же закономерность наблюдается и у другого представителя туводных осетровых — стерляди Волги: одинаковый состав гельминтофауны всех возрастных групп этого вида, при количественных различиях в инвазии молоди и взрослых некоторыми гельминтами.

У проходных осетровых в течение жизни происходит видовое изменение их гельминтофауны. Молодь проходных осетровых после выклева

проводит до полутора лет в реке; в этот период они инвазируются гельминтами: *Diclybothrium armatum*, *Amphilina foliacea*, *Contracaecum bidentatum*, *Cystoopsis acipenseris*, *Pseudoechinorhynchus clavula*, *Leptorhynchus laevis*. В литературе отмечены случаи спуска молоди осетровых первого года жизни в море и возвращение ее обратно в реку. Тогда происходит обогащение фауны гельминтов молоди за счет морских форм. По данным Г. А. Батычкова, В. П. Иванова (1967), в Волгу молодь заносится *Cucullanus sphaerocephalus*. Тот же автор (Иванов, 1966) установил, что в зараженности отдельными видами гельминтов разных возрастных групп молоди осетровых в условиях Волги имеются определенные закономерности. С увеличением размеров молоди (осетр, севрюга, белуга) от 15—25 до 36—71 см снижается инвазия *Diclybothrium armatum*, *Amphilina foliacea*, *Contracaecum bidentatum*, *Ascarophis ovotrichuria*; при этом увеличивается зараженность *Leptorhynchoides plagicephalus*. У возрастной группы 26—71 см впервые появляются *Cucullanus sphaerocephalus*, *Cystoopsis acipenseris*, *Pomphorhynchus laevis*. Наиболее высокие показатели инвазии молоди осетровых наблюдались гельминтами *Amphilina foliacea*, *Ascarophis ovotrichuria*, *Leptorhynchoides plagicephalus*.

Молодь отдельных видов проходных осетровых до ската в море обитает в одних и тех же биотипах; спектр питания их очень близок, поэтому и состав их гельминтофауны почти одинаков. По мере роста у них происходит изменение мест обитания, а также компонентов питания, что в результате приводит к обновлению гельминтофауны. По данным Г. В. Аристовой (1960), в Волге молодь осетра после выклева держится ближе к берегу на илисто-песчаных грунтах и питается в основном личинками тендициды (так же, как и молодь других видов проходных). С увеличением возраста осетр отходит от берегов и в его пищевом рационе увеличивается роль бокоплавов. В это время, по наблюдениям В. П. Иванова (1966а), у молоди осетра в большом количестве появляется *Amphilina foliacea*, *Cystoopsis acipenseris*, *Leptorhynchoides plagicephalus*, для которых промежуточными хозяевами являются эти ракообразные.

По гельминтофауне молодь проходных осетровых очень близка к тугонным рыбам, обитающим в том же водоеме. Молодь стерляди Волги инвазирована теми же видами гельминтов, что и молодь осетра, севрюги, белуги. Наблюдается преобладание в количественном отношении у стерляди типичных для них видов паразитов: *Cystoopsis acipenseris* и *Contracaecum bidentatum*, а у проходных — эвригалинных *Amphilina foliacea*, *Ascarophis ovotrichuria*. При скате в море первое время молодь держится опресненных мелководных участков, сохраняя фауну гельминтов, приобретенную в реке.

По нашим наблюдениям в устье Дуная, типично пресноводным *Contracaecum bidentatum* была инвазирована молодь проходных осетровых размеров $l_2 = 15—29$ см, по-видимому, недавно скатившаяся в море. Наши исследования в Темрюкском заливе Азовского моря (Скрябина, 1968а) показали, что молодь проходных осетровых, спустившаяся из Кубани, стерильна в гельминтологическом отношении. Это явление стоит в тесной связи с биологической особенностью кубанских осетровых, молодь (и взрослые особи нереста) которых не задерживается в реке после выклева. Марков, Трусов, Иванов (1967) отмечают высокое заражение молоди проходных осетровых северного Каспия пресноводными и эвригалинными гельминтами при почти полном отсутствии морских форм.

Постепенно молодь проходных осетровых осваивает в поисках пищи новые участки моря, входит в тесный контакт со взрослыми особями того же вида. В морской период жизни гельминтофауна молоди проходных осетровых претерпевает сильные изменения, связанные с новыми условиями обитания, сменой компонентов пищи. В море молодь постепенно полностью теряет пресноводные формы гельминтов, приобретая эвригалинные и морские виды. Тот же процесс смены пресноводной гельминто-

фауны морской и эвригалинной происходит у взрослых проходных рыб, спустившихся после нереста из реки в море. Мы изучали возрастные особенности заражения гельминтами проходных осетровых в некоторых районах Черного, Азовского и Каспийского морей. В устье Дуная нами наблюдались различия в инвазии гельминтами молоди и взрослых рыб. Только молодые формы были заражены *Bothrimonus fallax*, только взрослые — *Ascarophis argumentosus* и *Cucullanus sphaerocephalus*. Среди гельминтов, общих для тех и других рыб, зараженность *Skrjabinopsolus semarmatus* и *Diplostomum spathaceum*, metc. отмечена у первой группы осетровых. По данным С. С. Шульмана (1954а), у взрослых осетровых из того же района встречалась цестода *Bothrimonus fallax*. Нематоды *Ascarophis argumentosus* и *Cucullanus sphaerocephalus* довольно часто встречаются у молоди осетровых других водоемов. Поэтому не следует считать перечисленных гельминтов свойственными только для молоди или взрослых рыб.

В Темрюкском заливе Азовского моря все обнаруженные нами у осетровых рыб гельминты встречались как у молоди, так и у взрослых рыб. У взрослых несколько выше показатели инвазии *Ascarophis argumentosus* и *Cucullanus sphaerocephalus*.

Те же особенности инвазии различных возрастных групп проходных осетровых гельминтами наблюдались нами в Аграханском заливе Каспия — большое сходство состава их гельминтофауны при некотором различии количественных показателей заражения некоторыми паразитами. Для взрослых более характерны *Cyclozone acipenserina*, *Cucullanus sphaerocephalus*, *Skrjabinopsolus semarmatus*, *Eubothrium acipenserinum*. У молоди значительно выше зараженность *Amphilina foliacea*, *Leptorhynchoides plagiccephalus*.

Приведенные наши данные, а также литературные сведения показывают, что состав гельминтов молоди и взрослых рыб проходных осетровых очень схож. Различия в зараженности той или иной возрастной группы аципензерида проявляется в основном в показателях экстенсивности и интенсивности инвазии отдельными видами гельминтов. Отмеченный факт тесно связан с тем, что в местах нагула в море молодь и взрослые рыбы одного вида держатся вместе. Показательно, что в ставные сети, служившие основным орудием лова исследованных нами осетровых в Черном, Азовском и Каспийском морях, всегда попадались вместе молодые и взрослые особи, причем видовой состав их гельминтофауны, за редким исключением, был одинаковый.

Состав гельминтофауны осетровых тесно связан с сезонами года, т. к. компоненты пищи у представителей отдельных экологических групп этих рыб меняются от месяца к месяцу в течение года (Пискунов, 1961, 1965; Тарвердиева, 1965).

В морской период жизни у осетровых резко падает интенсивность питания от лета к осени (Соколова, 1952). В результате изменяются количественные показатели инвазии многими видами гельминтов.

Мы уже отмечали изменение гельминтофауны осетровых в связи с их нерестовыми миграциями, тесно связанными с определенными сезонами года. В этом отношении очень характерна разница в видовом составе фауны паразитических червей у «яровых» и «озимых» рас каспийского осетра. Рыбы этих рас в разные сезоны, а в их пределах и различные сроки идут на нерест. При этом у представителей указанных групп осетровых фауна гельминтов, особенно ее количественные показатели, очень разнятся между собой. У осетровых «озимых» рас, которые остаются на зиму в реке, значительно выше процент инвазии амфилиной, заражение которой происходит осенью, зимой и летом (Марков, Трусов, Решетникова, 1963б). В зимний период у «озимых» осетров повышается процент заражения моногенейми, потому что в этот период осетровые залегают в зимовальные ямы и их скученность благоприятствует размножению этих паразитов.

Нами изучались изменения гельминтофауны осетровых Темрюкского залива Азовского моря с мая по октябрь. Количественные показатели инвазии гельминтами *Cucullanus sphaerocephalus*, *Ascarophis*, *argumentosus* уменьшались от весны к осени. Зараженность *Deropristis hispida* в продолжение всего времени наших исследований была высокой; кроме того, в течение всего периода наряду с имагинальной стадией трематоды встречались и личиночные ее формы.

В морях, а также крупных реках и озерах осетровые образуют локальные стада, отражающие исторически сложившуюся приуроченность рыб к определенным участкам водоема, и представители которых отличаются рядом биологических особенностей. Паразитологи отмечают некоторые различия в составе гельминтофауны отдельных локальных групп осетровых. В. А. Догель, Б. Е. Быховский (1939) впервые провели такой анализ для осетровых Каспия и выявили более пресноводный характер гельминтофауны осетровых северного Каспия и более морской у представителей аципензерида южных районов этого водоема, выражающийся в количественных показателях инвазии осетровых тем или иным видом гельминтов. Сравнение видового состава гельминтофауны проходных осетровых из северного (Волжского), среднего (Дагестанского) и южного (Куринского и Иранского) стад, позволяет сделать вывод об их почти полном сходстве. В длинном списке гельминтов осетровых Каспия (35 видов) только один вид — *Filichona acuminata* — найдена у аципензерида, спустившихся из Куры, и не обнаружена у этих рыб, нерестившихся в реках, впадающих в Северный Каспий.

В Понтическом бассейне гельминтофауна представителей отдельных локальных стад осетровых также очень близка. Наблюдается некоторое обеднение в видовом составе паразитов осетровых, нагуливающих у Кавказского побережья моря. У аципензерида Дунайского стада фауна паразитических червей носит более пресноводный характер, чем у представителей этих рыб северного (Крымского) или восточного (Кавказского) локальных стад.

Представители отдельных локальных стад туводных осетровых в гельминтологическом отношении также характеризуются рядом особенностей. У исследованного нами стада сибирского осетра Лены, приуроченного к устью реки, гельминтофауна богаче в видовом отношении, чем у представителей этого вида более южных локальных групп. Количественные показатели инвазии некоторыми общими для них паразитами у представителей локального стада в среднем течении реки выше, чем в ее низовье.

Стерлядь, обитающая в верховье Волги, инвазирована *Acrolichanus auriculatus*, который не встречается у этого вида рыб из среднего и нижнего течения реки. В то же время гельминтофауна стерляди верхнего течения Волги значительно обеднена по сравнению с гельминтофауной представителей локальных стад этого вида из других районов водоема.

Известно также, что в составе гельминтофауны калуги, обитающей в нижнем течении Амура и выходящей для нагула в солоноватые воды, имеется ряд морских форм.

К сожалению, более полный анализ гельминтофауны отдельных локальных стад осетровых провести затруднительно, так как далеко не исчерпывающе наше представление об инвазии паразитическими червями представителей аципензерида в различных акваториях, особенно в отдельных их участках.

Таким образом, как мы сумели убедиться, специфичная гельминтофауна осетровых не обладает строгой приуроченностью к систематическим (виды, роды), трофическим (бентофаги и хищники), топическим (проходные, туводные), возрастным (взрослые и молодь) группам рыб. В то же время зараженность осетровых рыб неспецифичными для них гельминтами, свойственными широкому кругу хозяев, чаще всего обусловлена

современными эколого-географическими особенностями того водоема, где эта инвазия имеет место.

Осетровые широко расселены по пресноводным и морским водоемам Голарктической, Амурской переходной и Синоиндийской зоогеографических областей нашей планеты, и географическое положение водоема существенно влияет на состав гельминтофауны осетровых, обитающих в нем.

Географическое распространение паразитов аципензерид СССР и особенности гельминтофауны осетровых рыб в связи с обитанием их в различных водоемах впервые охарактеризовал В. А. Догель (1945а); позже эти вопросы получили развитие в работах С. С. Шульмана (1954а, 1958а).

Суммируя имеющиеся в литературе данные по географии гельминтов осетровых рыб, а также выражая свое отношение к этой проблеме, мы попытались дать характеристику фауны гельминтов аципензерид по зоогеографическим районам, а также воссоздать возможную картину путей формирования гельминтофауны этой группы рыб в целом.

Основные теоретические положения по вопросам зоогеографии паразитов рыб разработаны проф. В. А. Догелем и его учениками (Догель, 1945а, б, 1947; Догель, Гвоздев, 1945; Догель, Ахмеров, 1946; Петрушевский, Бауер, 1948; Полянский, 1958б; Шульман, 1958а). При районировании гельминтов жилых форм рыб по характеру их ареалов ихтиопаразитологи придерживаются в основном схемы Л. С. Берга (1948), разработанной им для пресноводных рыб земного шара.

Голарктическая область — самая богатая осетровыми и их гельминтами, в ее водоемах обитают 15 видов рыб, у которых паразитируют 90 видов гельминтов; в водных акваториях Амурской переходной области у трех исследованных видов осетровых насчитывается 18 видов паразитических червей; два вида китайских осетров, обитающих в водах Синоиндийской области, не изучены в гельминтологическом отношении (табл. 15).

В Циркумполярной подобласти осетровые (стерлядь и сибирский осетр) обитают только в водоемах Ледовитоморской провинции. Гельминтофауна этих видов рыб в пределах названного зоогеографического района насчитывает 14 видов, из которых 6 специфичных для осетровых рыб.

В водоемах Европейского округа обитает только стерлядь; она очень редка в этом регионе, и состав ее гельминтофауны чрезвычайно беден; зарегистрирован всего один вид паразитов — *Acrolichanus auriculatus*. Бассейны рек и озер Сибирского округа населяют стерлядь и сибирский осетр, у которых зарегистрировано 14 видов гельминтов: *Diclybothrium armatum*, *Amphilina foliacea*, *Cyathocephalus truncatus*, *Acrolichanus auriculatus*, *Azygia lucii*, *A. robusta*, *Diplostomum spathaceum*, metc., *Ascarophis argumentosus*, *A. ovotrichuria*, *Cystidicoloides tenuissima*, *Cucullanus lebedevi*, *Neoechinorhynchus rutili*, *Pseudoechinorhynchus clavula*, *Metechinorhynchus salmontis*. 6 гельминтов, специфичных для осетровых рыб, характерны для всей Циркумполярной подобласти. В то же время все специфичные гельминты (кроме *C. lebedevi*) являются общими и для осетровых Средиземноморской подобласти, а некоторые из них — *Diclybothrium armatum*, *Acrolichanus auriculatus*, *Ascarophis argumentosus*, *Cucullanus lebedevi* — Амурской переходной области. Неспецифичные для осетровых гельминты этого округа в основном представлены циркумполярными или ледовитоморскими видами, характерными главным образом для пресноводных лососевых рыб.

Фауна гельминтов осетровых Байкальской подобласти не отличается оригинальностью. У сибирского осетра Байкала паразитируют те же специфичные гельминты, что и у осетровых рек Сибири, кроме *Cucullanus lebedevi*. Неспецифичная гельминтофауна представлена только одним видом; ледовитоморским *Pseudoechinorhynchus clavula*.

Таблица 15

Количество видов гельминтов, зарегистрированных у осетровых в различных зоогеографических районах

Зоогеографический район	Всего видов	Специфичные	Неспецифичные	Эндемики среди специфичных
Голарктическая область	90	25	65	23
Циркумполярная подобласть	14	6	8	—
Ледовитоморская провинция	14	6	8	—
Европейский округ	1	1	—	—
Сибирский округ	14	6	8	—
Байкальская подобласть	5	4	1	—
Среднеземноморская подобласть	73	19	54	11
Балтийская провинция	15	6	9	—
Рейнский округ	9	6	3	—
Невский округ	6	—	6	—
Средиземноморская провинция	8	6	2	—
Понто-Арало-Каспийская провинция	66	18	48	3
Черноморский округ	31	15	16	—
Каспийский округ	35	17	18	3
Аральский округ	28	2	26	—
Миссисипская подобласть	14	8	6	3
Колорадская подобласть	3	2	1	1
Амурская (переходная) область	18	7	11	2

Средиземноморская подобласть — современный центр географического распространения осетровых рыб, а также их гельминтов. В водоемах этой подобласти обитают девять видов осетровых, здесь сосредоточены основные мировые запасы этих рыб; 73 вида гельминтов характерны для осетровых этой подобласти, среди них 19 видов специфичных для этих рыб. В этой подобласти самое большое число эндемиков среди специфичных осетровых гельминтов — 11 видов: *Bothrimonus fallax*, *Eubothrium acipenserinum*, *Proteocephalus skorikowi*, *Rhipidocotyle kovalae*, *Skrjabinopsolus semiarmatus*, *Contracaecum bidentatum*, *Cyclozone acipenserina*, *Dogielina inexpectata*, *Cucullanus sphaerocephalus*, *Capillaria tuberculata*, *Leptorhynchoides plagicephalus*.

В водоемах Балтийской провинции обитают балтийский осетр и стерлядь. Гельминтофауна этих видов осетровых в бассейне Балтики насчитывает 15 видов, из них 6 видов специфичных для аципензерида. Рейнский округ характеризуется большим разнообразием фауны паразитических червей осетровых, обитающих в его водах, по сравнению с Невским округом. В этом регионе у аципензерида паразитируют: *Nitzschia sturionis*, *Brachyphallus crenatus*, *Acrolichanus auriculatus*, *Deropristis hispida*, *Pristicola sturionis*, *Derogenes varicus*, *Cucullanus sphaerocephalus*, *Leptorhynchoides plagicephalus*. Невский округ характеризуется рядом неспецифичных для осетровых видов гельминтов, свойственных другим рыбам: *Cyathocephalus truncatus*, *Tripanophorus nodulosus*, *Echinorhynchus gadi*, *Metechinorhynchus salmonis*, *Corynosoma semerme*, larva, *Acanthocephalus anguillae*.

В водоемах Средиземноморской провинции обитают балтийский и адриатический осетры. Гельминтофауна их насчитывает 8 видов, свойственных главным образом представителям семейства осетровых: *Nitzschia sturionis*, *Amphilina foliacea*, *Brachyphallus crenatus*, *Deropristis hispida*, *Skrjabinopsolus semiarmatus*, *Cucullanus sphaerocephalus*, *Leptorhynchoides plagicephalus*, *Echinorhynchus gadi*.

Наибольшее количество видов гельминтов у осетровых рыб зарегистрировано в водоемах Понто-Арало-Каспийской провинции. В бассейнах Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей обитает девять видов аципензериid — белуга, шип, балтийский осетр, русский осетр, стерлядь, севрюга и три вида лопатоносов. Для осетровых указанных морей, когда-то составляющих одно целое, еще В. А. Догель, Б. Е. Быховский (1939) отмечали большое сходство их гельминтофауны, в особенности специфичной. После обособления этих водоемов в самостоятельные бассейны они испытывали в течение длительного исторического времени различные изменения факторов среды и каждый из них в результате имеет свои особенности, откладывающие отпечаток на характер гельминтофауны их обитателей. Разнообразием гельминтофауны и количеством эндемичных гельминтов выделяется Каспийский округ. Вероятно, в этом бассейне сохранились наиболее благоприятные условия для сохранения уникальной древней фауны паразитических червей аципензериid. У пяти видов осетровых этого зоогеографического района зарегистрировано 35 видов гельминтов, из них 17 специфичных для осетровых, а 18 видов принадлежат другим группам рыб Понто-Каспийского региона: *Nitzschia sturionis*, *Diclybothrium armatum*, *Gyrodactylus medius*, *Diplozoon paradoxum*, *Amphilina foliacea*, *Bothrimonus fallax*, *Eubothrium acipenserinum*, *Proteocephalus skorikowi*, *Bucephalus polymorphus*, *Rhipidocotyle kovalae*, *Acrolichanus auriculatus*, *Skrjabinopsolus semiarmatus*, *Brachyphalus musculus*, *Galactosomum lacteum*, larva, *Diplostomum spathaceum*, metc., *Tylodelphus clavata*, metc., *Paracoenogonimus ovatus*, metc., *Contracaecum bidentatum*, *C. squali*, larva, *Porrocaecum reticulatum*, larva, *Rhaphidascaris acus*, *Anisakis schupakovi*, larva, *Cyclozone acipenserina*, *Dogielina inexpectata*, *Filochona acuminata*, *Ascarophis ovotrichuria*, *Cucullanus sphaerocephalus*, *Capillaria tuberculata*, *Cystoopsis acipenseris*, *Eustrongyloides excisus*, larva, *Acanthocephalus anguilla*, *Leptorhynchoides plagicephalus*, *Pomphorhynchus laevis*, *Pseudoechinorhynchus clavula*, *Corynosoma strumosum*, larva. Эндемичными бассейна Каспия являются три вида паразитов из числа специфичных для осетровых рыб: *Proteocephalus skorikowi*, *Rhipidocotyle kovalae*, *Dogielina inexpectata*. Остальные 14 специфичных для этих рыб гельминтов Каспийского округа (кроме *A. ovotrichuria*) являются общими с паразитическими червями этих хозяев Черноморского округа. В то же время паразитирование у аципензериid *Diclybothrium armatum*, *Amphilina foliacea*, *Acrolichanus auriculatus*, *Ascarophis ovotrichuria*, *A. argumentosus* сближают гельминтофауну этих рыб Каспийского округа с фауной гельминтов регионов Ледовитоморской провинции и больше всего с Сибирским округом. Общими для Каспийского округа, а также зоогеографических подобластей Северной Америки и Амурской переходной области являются *Diclybothrium armatum*, *Acrolichanus auriculatus*, *Cystoopsis acipenseris*. Некоторые из неспецифичных для осетровых рыб видов гельминтов Каспийского округа принадлежат к широко распространенным формам, характерным для других смежных зоогеографических районов.

Черноморский округ, как мы уже отмечали, по составу гельминтов осетровых близок к Каспийскому: из 15 видов специфичных паразитических червей — 14 общих для этих районов. У осетровых бассейна Черного моря зарегистрирован 31 вид гельминтов: *Nitzschia sturionis*, *Diclybothrium armatum*, *Amphilina foliacea*, *Bothrimonus fallax*, *Eubothrium acipenserinum*, *Scolex pleuronectus*, larva, *Rhipidocotyle illense*, *Acrolichanus auriculatus*, *Deroprists hispida*, *Skrjabinopsolus semiarmatus*, *Nicolla skrjabini*, *Tubulovesicula pinguis*, larva, *Brachyphallus musculus*, *Galactosomum lacteum*, larva, *Diplostomum spathaceum*, metc., *Contracaecum bidentatum*, *C. aduncum*, *C. clavatum*, *Porrocaecum reticulatum*, larva, *Rhaphidascaris acus*, *Cyclozone acipenserina*, *Rhabdochona denudata*, *Ascarophis argumentosus*, *Cucullanus sphaerocephalus*, *Capillaria tuberculata*, *Cystoopsis acipenseris*, *Eustrongyloides excisus* larva, *Acanthocephalus anguillae*, *Leptorhynch-*

choides plagicephalus, *Acanthocephaloides incrassatus*, *Pomphorhynchus laevis*.

Более высокая соленость Черного моря по сравнению с Каспием привела к тому, что в Понтическом бассейне более ярко представлена морская фауна гельминтов осетровых, особенно среди неспецифичных для этой группы рыб видов. В списке специфичных гельминтов аципензерида бассейна Черного моря есть широко распространенные формы; так, гельминты *Priscicola sturionis*, *Deropristsis hispida* — общие у осетровых рассматриваемого района и у осетровых Миссисипской подобласти.

Азовское и Аральское моря исторически тесно связаны с Понто-Каспийским бассейном. Но в результате больших гидрологических и гидробиологических изменений этих водоемов на протяжении длительного времени специфичная гельминтофауна осетровых указанных бассейнов очень обеднела. Фауна гельминтов у осетровых Азовского моря, принадлежащего также к Черноморскому округу, несмотря на непосредственную связь с Понтийским бассейном, а также на сравнительно большее количество видов осетровых (белуга, стерлядь, русский осетр, севрюга), населяющих этот водоем, составляет всего восемь видов: *Nitzschia sturionis*, *Gyrodactylus elegans*, *Amphilina foliacea*, *Deropristsis hispida*, *Diplostomum spathaceum*, metc., *Ascarophis argumentosus*, *Cucullanus sphaerocephalus*, *Cystoopsis acipenseris*.

В водоемах Аральского округа обитают шип, севрюга и три вида лопатоносов. Гельминтофауну осетровых бассейна Арала характеризует почти полное отсутствие типично осетровых форм гельминтов. Сформулированное В. А. Догелем (1933, 1935, 1945а, б) правило об обеднении фауны паразитов какой-либо систематической группы рыб или отдельных ее представителей на границе их ареала отчетливо проявляется на примере шипа Аральского моря; у этого хозяина в указанной акватории зарегистрировано всего два вида специфичных для осетровых гельминтов. Реликты бассейнов рек Амударьи и Сырдарьи — лопатоносы — совершенно потеряли специфику фауны гельминтов аципензерида. Они инвазированы пресноводными видами паразитических червей, присущими другим систематическим группам рыб, обитающим с ними в одних экологических нишах. Всего в бассейне Аральского моря у осетровых зарегистрировано 28 видов гельминтов: *Nitzschia sturionis*, *Bothriocephalus gowkongensis*, *Proteocephalus osculatus*, *Silurotenia siluri*, *Cysticercus Paradilepis scolecina*, *C. Gryporhynchus cheilancistratus*, *C. G. pusillus*, *C. Dilepis inilateralis*, *Aspidogaster limacoides*, *Rhipidocotyle illense*, *Bucephalus polymorphus*, *Orientocreadium siluri*, *Asymphyllodora kubanicum*, *Diplostomum spathaceum*, metc., *Bolbophorus confusus*, metc., *Posthodiplostomum cuticola*, metc., *Tylodelphus clavata*, metc., *Rhaphidascaris acus*, *Contracaecum squalii*, larva, *Rhabdochona amago*, *R. chodukini*, *R. gnedini*, *Filochona sulaki*, *F. filamentosa*, *Camallanus truncatus*, *Procamallanus fulvidraconis*, *Cystoopsis acipenseris*, *Diectophyma renale*, larva.

Одни виды из числа неспецифичных паразитов являются общими для всей Понто-Арало-Каспийской фауны (*Aspidogaster limacoides*, *Asymphyllodora kubanicum*, *Contracaecum squalli*, larva, *Rhabdochona sulaki*, *Rhipidocotyle illense*, *Bolbophorus confusus*, metc., *Neaseus cuticola*, метацицеркии рода *Cysticercus*), другие — характерны для паразитофауны рыб Синоиндийской области (*Bothriocephalus gowkongensis*, *Procamallanus fulvidraconis*).

В водоемах Амурской переходной области обитают пять видов осетровых — калуга, сибирский осетр, сахалинский осетр и два вида японских осетров. Два первых представителя аципензерида населяют воды бассейна Амура (Амурская провинция) и инвазированы 17 видами гельминтов: *Diclybothrium armatum*, *Amphilina japonica*, *Bucephalus skrjabini*, *Acrolichanus auriculatus*, *Isoparorchis pseudobagri*, larva, *Tubulovesicula lindbergi*, *Derogenus varicus*, *Azygia lucii*, *A. robusta*, *Contracaecum aduncum*, *Anisakis simplex*, larvae, *Ascarophis argumentosus*, *Rhabdochona denu-*

data, *Camallanus cotti*, *Cucullanus lebedevi*, *Cystoopsis acipenseris*, *Paracanthocephalus tenuirostris*. В пределах Приморской провинции обитает сахалинский осетр, список гельминтов которого пока насчитывает всего два вида — *Paradiclybothrium pacificum*, *Amphilina japonica*.

Специфичная фауна гельминтов осетровых Амурской переходной области очень близка фауне паразитических червей этих рыб Ледовитоморской провинции, главным образом ее Сибирского округа. Из семи видов гельминтов этой группы, обитающих в Амурской области, четыре — общие для указанных районов: *Diclybothrium armatum*, *Acrolichanus auriculatus*, *Ascarophis argumentosus*, *Cucullanus lebedevi*, два вида — *Amphilina japonica* и *Paradiclybothrium pacificum* — эндемики этой области, *Cystoopsis acipenseris* — общий паразит Средиземноморской и Колорадской подобластей. Неспецифичная фауна амурских осетровых типична для большого круга рыб этого бассейна, главным образом ведущих хищнический образ жизни.

В Северной Америке осетровые обитают в водоемах Миссисипской и Колорадской подобластей. Первая — наиболее богатая видами хозяев и их гельминтов; ее воды населяют пять видов осетровых — атлантический осетр, тупорылый осетр, озерный осетр и два вида лопатоносов. У них зарегистрировано 14 видов гельминтов: *Nitzschia sturionis*, *Diclybothrium armatum*, *D. hamulatum*, *Amphilina bipunctata*, *Bothrimonus sturionis*, *Acrolichanus auriculatus*, *Deropristis hispida*, *Pristicola sturionis*, *Skrjabinopsolus manteri*, *Rhabdochona cascadilla*, *Cucullanus clitellaris*, *Tanaorhamphus ambiguus*, *Echinorhynchus attenuatus*, *Metechinorhynchus salmons*. Среди них восемь видов специфичных для осетровых рыб, из которых три вида — *A. bipunctata*, *S. manteri*, *C. clitellaris* — эндемики Миссисипской подобласти; неспецифичные представлены шестью видами, типичными главным образом для лососевых рыб.

В водоемах Колорадской подобласти обитают два вида осетровых — белый осетр и сахалинский осетр. В гельминтологическом отношении изучен только первый из названных видов рыб; у белого осетра зарегистрировано три вида гельминтов: *Cestrahelminis ruvilaris*, *Tubulovesicula lindbergi*, *Cystoopsis acipenseris*. Эндемиком названного зоогеографического района является трематода *Cestrahelminis ruvilaris*.

Осетровые внутренних водоемов Северной Америки имеют общие специфичные для аципензерида гельминты с европейскими, сибирскими и амурскими рыбами этой группы: *Nitzschia sturionis*, *Diclybothrium armatum*, *Acrolichanus auriculatus*. Неспецифичная фауна осетровых состоит главным образом из типичных североамериканских видов гельминтов — *Diclybothrium hamulatum*, *Rhabdochona cascadilla*, *Tanaorhamphus ambiguus*.

К широко распространенным гельминтам из специфичных видов принадлежат *Diclybothrium armatum* и *Acrolichanus auriculatus*, которые характерны для всех зоогеографических районов земного шара, где обитают осетровые (кроме наименее изученной Колорадской подобласти). Широким ареалом характеризуется *Cystoopsis acipenseris*, распространение которого захватывает Средиземноморскую, Амурскую и Колорадскую подобласти; *Amphilina foliacea* паразитирует у осетровых Средиземноморской, Циркумполярной и Байкальской подобластей; *Ascarophis argumentosus* зарегистрирована у аципензерида тех же подобластей и Амурской переходной области.

Остальные специфичные виды гельминтов осетровых имеют более узкие ареалы и сосредоточены главным образом в водоемах Средиземноморской подобласти. У осетровых этого региона зарегистрировано самое большое число эндемичных видов гельминтов, присущих аципензеридам. Эндемики Миссисипской подобласти — *Amphilina bipunctata*, *Skrjabinopsolus manteri*, *Cucullanus clitellaris* — имеют свои викариаты в других зоогеографических районах Европы и Азии: в Средиземноморской, Цир-

кумполярной и Байкальской подобластях, а также в Амурской переходной области.

Таким образом, как мы сумели убедиться, несмотря на определенные различия в гельминтофауне осетровых различных водоемов, «ядро» гельминтофауны — специфичные для осетровых паразитических червей — характерно для большинства акваторий, где эти хозяева обитают. В разных водоемах, сильно различающихся по своим эколого-географическим особенностям, но связанных общим историческим прошлым, осетровые имеют близкую по видовому составу фауну специфичных для них гельминтов.

На специфичную фауну осетровых современное географическое положение водоема значительного влияния не оказывает. Она формировалась в течение длительного исторического времени, и система «паразит — хозяин» в данном случае образовалась под влиянием более значительных колебаний абиотических факторов, чем те, которые она испытывает в настоящее время.

Инвазия осетровых неспецифичными для них паразитическими червями, для которых эти рыбы являются чаще всего факультативными или случайными хозяевами, наоборот, зависит главным образом от современных эколого-географических условий.

Анализ современного географического расселения специфичной гельминтофауны осетровых, основные причины которого, безусловно, носят исторический характер, позволяет наметить пути ее формирования.

Строгая специфичность гельминта к хозяину говорит об их длительной совместной эволюции, и по историческому развитию одного из членов системы «паразит — хозяин» можно судить о возрасте и путях расселения другого (Рубцов, 1940; Шульман, 1954а; Догель, 1962).

Осетровые — представители хрящевых ганоидов (*Chondrostei*), расцвет которых приходится на эпоху мела (Берг, 1948). Они — представители наиболее древних рыб, обитающих в наши дни на земном шаре. Предками третичных и современных осетровых является морская рыба юрского периода *Chondrosteus* (Ромер, 1939). Без сомнения, эту группу аципензерид можно отнести к древнему верхнетретичному фаунистическому комплексу (Никольский, 1956). Представители рыб указанного комплекса связаны были в отдаленную эпоху с зоной субтропической фауны и расселены циркумполярно в Старом и Новом Свете. Несомненно, многие из специфичных гельминтов аципензерид проделали большой эволюционный путь совместно со своими древними хозяевами. Наиболее древние связи у осетровых, по-видимому, с теми из специфичных гельминтов, своеобразная биология, экология и морфология которых позволила исследователям выделить их в ранг отдельных крупных таксономических единиц.

К таким гельминтам можно отнести представителей надсемейства *Cystoopsioidea* (*Cystoopsis acipenseris*), семейств *Diclybothriidae* (*Diclybothrium armatum*, *Paradiclybothrium pacificum*) и *Deropristidae* (*Deropristis hispida*, *Skrjabinopsolus semiarmatus*, *S. manteri*, *Priscicola sturionis*, *Cestrahelmins rivularis*), подсемейств *Nitzschinae* (*Nitzschia sturionis*) и *Cyclozoninae* (*Cyclozone acipenserina*), родов *Amphilina* (*A. bipunctata*, *A. foliacea*, *A. japonica*), *Acrolichanus* (*A. auriculatus*). Кроме того, близкие родственники некоторых из перечисленных гельминтов также паразитируют у древних рыб других систематических групп. Так, паразиты близкого *Diclybothriidae* семейства *Hexabothriidae* присущи акуловым; второй представитель рода *Deropristis* — *D. inflata* — характерен для угрей; гельминты семейства *Cyclozoninae* генетически связаны с гельминтами семейства *Proleptidae*, которые инвазируют угрей, акул, мурен и скатов.

Известно, что в более примитивных в филогенетическом отношении хозяевах паразитируют и более примитивные гельминты. Поэтому логично предположить о существовании более длительных связей осетровых

рыб с теми из древних паразитов, морфолого-биологические особенности которых говорят об их примитивности (*Cyclozone acipenserina*, *Cystoopsis acipenseris*, виды рода *Amphilina*). Несколько позже, вероятно, установились паразито-хозяйинные связи с древними но более специализированными гельминтами — *Nitzschia sturionis*, *Diclybothrium armatum*, *Paradiclybothrium pacificus*, которые, по воззрениям Б. Е. Быховского и А. В. Гусева (1950), еще в далеком прошлом перешли на аципензерида с более высокоорганизованных рыб.

Специфичные паразиты осетровых, принадлежащих к родам *Proteocephalus*, *Eubothrium*, *Bothrimonus*, *Rhipidocotyle*, *Ascarophis*, *Cucullanus*, *Lepthorhynchoides*, морфологически и экологически близки видам, паразитирующим у процветающих в настоящее время широко распространенных костистых рыб, по-видимому, обособились до типичных для аципензерида в более позднее время.

Возраст отряда, семейства или рода паразитов очень велик. Специфичность гельминтов редко проявляется у систематических групп хозяев или у отдельных их представителей в пределах рода, а еще реже семейства или отряда (Рубцов, 1940; Догель, 1945б). Поэтому логично предположить, что некоторые из древних гельминтов современной фауны аципензерида, возможно, паразитировали даже у их предков. Тем более что, по воззрениям В. А. Догеля (1947), темп филогенетической дивергенции чаще всего у паразитов медленнее, чем у их хозяев.

Зоогеографическое распространение некоторых специфичных гельминтов осетровых рыб, и в первую очередь их общность для хозяев этой группы, обитающих в Северной Америке и Евразии, дает основания полагать, что в древние времена многие из гельминтов аципензерида, сохранившиеся до наших дней, имели более широкий ареал, чем в современную эпоху. Нам кажется убедительным мнение И. А. Рубцова (1940) о том, что мало вероятно предположить, чтобы в разных эколого-географических условиях конвергентно и независимо возникли тождественные паразиты.

Некоторые из дошедших до нас древних специфичных для осетровых гельминтов, по-видимому, не только были географически широко распространены, но и паразитировали у большого круга рыб, обитающих в свое время в одних биоценозах с аципензеридами. Известно, что при вымирании основных хозяев некоторые паразиты переходят на других — близких в эколого-физиологическом отношении. Вероятно, кое-какие из дошедших до наших времен гельминтов осетровых рыб в качестве obligatных хозяев в далеком геологическом прошлом имели совершенно другие, возможно, вымершие группы рыб. По-видимому, некоторые древние группы гельминтов современных видов осетровых были когда-то значительно богаче видами.

Осетровые были широко представлены в ихтиофауне моря Тетис и морского водоема, существовавшего на месте современных Великих озер Северной Америки еще до отделения их от Атлантического и Тихого океанов. В то время уже в эпоху мела и начала третичного периода, вероятно, осетровые были инвазированы некоторыми наиболее древними из дошедших до нас гельминтами: *Paradiclybothrium pacificum*, *Diclybothrium armatum*, *Nitzschia sturionis*, *Amphilina foliacea*, *A. japonica*, *Acrolichanus auriculatus*, *Cyclozone acipenserina*, *Cystoopsis acipenseris*. В течение миоцена происходило сокращение моря Тетис и отделение его сначала от Тихого океана, а позже от Атлантики. С этой теорией согласуется предположение С. С. Шульмана (1954а) о более древнем обособлении тихоокеанской фауны гельминтов осетровых от западной, присущей аципензеридам водоемов Азии, Европы и восточных районов Северной Америки (*Paradiclybothrium pacificum*).

Образовавшееся в верхнем миоцене Сарматское море сначала было соленым. Постепенно, к началу плиоцена, сокращались размеры моря,

происходил процесс опреснения его и разделения на большое число крупных и мелких солоноватоводных и пресных водоемов. В этот же геологический период происходило формирование речной системы Северной Америки, Европы, Азии. В опресненных водах образовавшихся бассейнов происходил процесс сокращения ареалов представителей осетровых рыб и их гельминтов. Одни формы вымирали, наиболее пластичные приспосабливались к новым условиям существования. У многих из сохранившихся гельминтов, в том числе и паразитирующих у осетровых рыб, сокращались циклы развития и за счет вымерших промежуточных хозяев. В Понто-Каспийских водоемах, по-видимому, выжила часть тех форм, у которых был прямой путь развития (*Nitzschia sturionis*, *Diclybothrium armatum*) или главным образом через одного промежуточного хозяина. И только незначительная часть морских гельминтов вместе с промежуточными и окончательными хозяевами приспособилась к жизни с резкими колебаниями солености.

Для специфичных гельминтов осетровых, у которых изучен жизненный цикл развития (в условиях Каспийского моря), — *Amphilina foliacea*, *Bothrimonus fallax*, *Cystoopsis acipenseris* и *Leptorhynchoides plagicephalus* — промежуточными хозяевами являются морские реликтовые бокоплавы (*Crustacea*, *Amphipoda*). В современных условиях эти виды гельминтов выносят большие колебания солености и большинство из них стало эвригалинными формами. Косвенным образом на морское происхождение некоторых из эвригалинных специфичных гельминтов осетровых указывает и тот факт, что близкие к некоторым из них виды тех же родов связаны главным образом с морскими рыбами. Например, близкий виду *L. plagicephalus* — второй представитель этого рода — паразитирует у морских рыб Атлантического океана. Виды рода *Ascarophis*, инвазирующие осетровых, вероятно, также генетически связаны с морем, так как подавляющее большинство видов этого рода присуще другим видам морских рыб. Трематоды родов *Skrjabinopsolus* и *Priscicola* входят в состав семейства *Dero-pristidae*, представители которых паразитируют также у осетровых в морской период жизни и у морского угря. В плиоцене после разрыва ареалов осетровых и их гельминтов, по-видимому, шло интенсивное видообразование как у хозяев, так и их паразитов. Вероятно, в этот же период образовались викарные виды в различных новообразовавшихся водоемах. Так, по воззрениям В. А. Догеля (1945б), представители рода *Huso* (белуги) — калуга в Амуре и белуга в южных европейских морях — образовались в результате разрыва ареала их предка. Оба вида сохранили общие гельминты, но представители других видов гельминтов дивергировали после разрыва ареала их хозяев параллельно с ними и дали викарные виды. Образовались также викариаты у осетровых Северной Америки и Евразии. В период опреснения бывших морских водоемов Америки и Евразии, по-видимому, произошло видообразование некоторых специфичных гельминтов осетровых, имеющих в настоящее время близкие группы паразитов костистых рыб; среди них, вероятно, гельминты родов *Eubothrium*, *Proteocephalus*, *Rhipidocotyle*, *Contracaecum*, *Capillaria*, *Cusculanus*. Среди них — некоторые из пресноводных форм, которые входят сейчас в состав гельминтофауны осетровых рыб.

В начале четвертичного периода, вероятно, одни представители осетровых рыб перешли к проходному образу жизни, другие стали пресноводными. Но многие пресноводные виды осетровых до сих пор выносят большие колебания солености. Так, сибирский осетр р. Лены выходит в зону моря, где соленость 12 — 15‰ (Пирожников, 1959); типичная пресноводная форма — лопатоносы — может переносить соленость до 8,5‰ (Гостеева, 1953).

Осетровые, по-видимому, принадлежат к теплолюбивым формам (Пирожников, 1959), и в реки Сибири они проникли в верхнетретичное время из южных районов (море Тетис), сохранив часть своей специфичной

фауны паразитов: *Diclybothrium armatum*, *Amphilina foliacea*, *Acrolichanus auriculatus*, *Cucullanus lebedevi*.

В солоноватоводных водоемах Понто-Арало-Каспийской провинции создались наиболее благоприятные условия для сохранения большого числа видов осетровых и части их древних гельминтов, которые некогда были широко распространены вместе с хозяевами по всему северному полушарию.

Обеднение специфичной гельминтофауны осетровых у хозяев этой группы Азовского и Аральского морей по сравнению с гельминтофауной осетровых Черного и Каспийского морей связано, по-видимому, с большими изменениями гидрологического, гидрохимического и гидробиологического режимов на протяжении истории этих водоемов.

Изложенные выше соображения о возможных путях формирования гельминтофауны осетровых, конечно, носят схематический характер. Мы лишь наметили основные тенденции в этом сложном процессе, обусловленном невероятно разнообразными факторами среды I и II порядка на протяжении огромного исторического периода в несколько геологических эпох. Мы надеемся, что эта важная и интересная в теоретическом отношении проблема в сфере изучения фауны паразитических червей осетровых рыб найдет почитателей и будет совершенствоваться и углубляться.

В заключение необходимо констатировать, что многие виды гельминтов наносят вред осетровым и патогенны для этих ценнейших в промысловом отношении рыб.

В литературе имеются сведения о вредном влиянии некоторых гельминтов на организм осетровых. При механическом воздействии *Nitzschia sturionis* на жабры рыб присосками гельминта разрушается ткань этих органов (Лутта, 1941б). При этом образуются эпителиальные жаберные разрастания и пролиферативный воспалительный процесс (Нечаева, 1953б). Разрушение ткани внутренних органов осетровых происходит под воздействием личинок *Eustrongylides excisus* (Догель, Быховский, 1939; Дубинин, 1952). стенок кишечника от *Lepthorinchoides plagicephalus* (Нечаева, 1953б). В местах прикрепления к ткани тела осетровых *Cystoopsis acipenseris* наблюдаются образования соединительной прослойки с лейкоцитарной инфильтрацией вокруг (Иванов, Головин, 1966). Инвазия *Contracaecum bidentatum* вызывает воспаление брюшины и перфорацию плавательного пузыря молоди осетровых, а *Capillaria tuberculata* — георрагическое воспаление кишечника и изъязвление его стенок (Дубинин, 1952).

В ряде работ отмечается токсическое воздействие гельминтов на организм аципензериid. Так, набухание первичных жаберных лепестков у рыб является следствием токсического действия *Nitzschia sturionis* (Лутта, 1941б). Или, при инвазии осетровых *Amphilina foliacea*, наблюдается уменьшение гликогена в печени хозяина (Иванов, Бакчеев, 1966), ускорение реакции оседания эритроцитов у рыб (Борисов, 1962); при этом отмечается снижение упитанности осетровых, отставание их молоди в росте (Константинов, по Нечаевой, 1959б; Иванов, 1966а). При зараженности гельминтами у осетровых снижается гемоглобин крови, а также количество микроэлементов (медь, цинк, кобальт) в печени и крови. Такие же явления наблюдаются у рыб при инвазии скребнем *Lepthorhynchoides plagicephalus*, при этом наступает нарушение окислительно-восстановительных процессов в организме хозяина (Андреев, Марков, 1971а). Сдвиги в физиологическом состоянии осетровых происходят также при инвазии нематод *Contracaecum bidentatum* (Иванов, Головин, 1966).

Особенно серьезная опасность эпизоотий гельминтозами у осетровых может возникнуть в выростных водоемах при их искусственном разведении, а также при акклиматизации этих рыб в новых для аципензериid акваториях.

Известен факт эпизоотии ницшиоза у шипа Аральского моря; гельминт был занесен в Арал завезенной туда вместе с производителями севрюгой с целью ее акклиматизации в этом водоеме (Догель, 1939а; Догель, Лутта, 1937; Лутта 1937, 1941а,б). Ученые предлагают ряд конкретных мер по предотвращению подобных эпизоотий (Петрушевский, Бауер, 1953; Догель, 1954; Шульман, 1954а; Бауер, 1959а; Бауер, Стрелков, 1972). Главное в осуществлении этих мероприятий — предварительная эпизоотическая оценка перевозимого материала, а также тех водоемов, куда предусматривается переселение рыб. Во всех предложениях преследуются решения важных проблем, позволяющих избежать серьезных эпизоотий гельминтозами рыб, как подвергающихся акклиматизации, так и тех, которые обитают в водоемах, где проводятся указанные работы. Необходимо принять все меры, чтобы рыбы, пересаженные в новый для них водоем, не подвергались реальной опасности инвазии несвойственными им ранее гельминтами; в то же время весьма существенно исключать возможность заражения рыб в материнских водоемах, которые, не обладая иммунитетом к завезенным с акклиматизированными рыбами гельминтов, могут серьезно пострадать от них.

Упомянутыми авторами научно обоснована целесообразность перевозки в новые водоемы не взрослых особей рыб, а икры или молоди. При последующих попытках акклиматизировать севрюгу в Аральский бассейн уже были учтены указанные предложения и работы проводились на стадии оплодотворенной икры. В результате севрюга в Арале почти полностью лишена гельминтов (зарегистрирован один вид — *Cysticercus Dilepis unilateralis*) (Османов 1971).

Наиболее эффективно при акклиматизации осетровых производить пересадку рыб искусственно выведенными мальками в специальных прудах. В случае необходимости в таких прудах легко дегельминтизировать молодь. Так, при переселении волжской стерляди в водоемы Средней Азии рыбы предварительно содержались в прудах карповых питомников и с помощью применения сантонины (в дозе 0,04 г/кг живого веса) было достигнуто практически полное освобождение этого вида осетровых от *Contracaecum bidentatum* (Гвоздев, 1953б; Агапова, 1957).

Одним из условий для результативных работ по акклиматизации рыб является отсутствие или обеднение фауны специфичных для осетровых гельминтов в водоемах, где планируются эти мероприятия.

Для пересадки осетровых рекомендуются Ладожское озеро и Западная Двина, где условия для жизни этих рыб вполне подходящие, а фауна гельминтов местных осетровых очень бедная. В качестве объектов акклиматизации предлагается использовать шипа из р. Или, сибирского осетра водоемов Сибири, у которых фауна гельминтов насчитывает незначительное количество видов.

При искусственном разведении осетровых рыб в выростных водоемах необходимо также учитывать возможность непоправимых последствий от гельминтозных заболеваний и вовремя принимать санитарно-профилактические меры. Н. Л. Нечаева (1964) предлагает ряд конкретных мероприятий по предотвращению паразитарных инвазий у мальков осетровых рыб, ссылаясь на опыт работы Куринского рыбоводного завода. Эти рекомендации сводятся к тому, чтобы, во избежание гельминтозных инвазий, изолировать бассейны для выращивания молоди осетровых от водоемов, где содержатся производители аципензерид или рыбы других групп (карповые, окуневые). Чтобы не допустить заражения мальков осетровых рыб личиночными или взрослыми формами паразитов, рекомендуется дезинфекция и просушивание выростных водоемов, а также кормление выращиваемых рыб беспозвоночными животными, выведенными в специальных цехах.

В связи с отмеченными выше проблемами воспроизводства и акклиматизации осетровых особенно важно на данном этапе глубокое и всесторон-

нее изучение биологии, экологии и морфологии гельминтов этих рыб, знания о которых помогут правильно и рационально проводить эти серьезные в практическом отношении мероприятия. И несмотря на то, что мировая литература располагает обширными сведениями по этим вопросам, ученые остаются в большом долгу перед работниками осетроводства, занимающимися вопросами разведения, воспроизводства и акклиматизации этих ценнейших в промысловом отношении видов рыб. В связи с этим вызывает сожаление тот факт, что интерес к изучению гельминтофауны осетровых водоемов СССР, где сосредоточены основные мировые запасы этих рыб, у ихтиогельминтологов в последнее время несколько снизился. Одна из основных причин такого отношения к этой актуальной проблеме, на наш взгляд, таится в неправильном представлении о степени охвата исследованиями паразитических червей аципенсерид и в недооценке фактора гельминтозной инвазии осетровых рыб. Автор надеется, что настоящая монография послужит некоторым стимулом к дальнейшему изучению гельминтофауны осетровых рыб — этих уникальных объектов промысла и рыболовных работ.

ЛИТЕРАТУРА

- Абакумов В. А. 1961. Сезонные расы проходных рыб.— *Вопр. ихтиологии*, вып. 17.
- Агапова А. И. 1956. Паразиты рыб водоемов Западного Казахстана.— *Труды Ин-та зоологии АН Каз. ССР*, т. 5.
- Агапова А. И. 1957. Итоги изучения паразитов рыб в водоемах Казахстана.— *Труды Ин-та зоологии АН Каз. ССР*, т. 7.
- Агапова А. И. 1966. Паразиты рыб водоемов Казахстана. Алма-Ата, «Наука», Каз. АН ССР.
- Алиев А. Д., Пятакова Г. М. 1968. Видовой состав и распределение зообентоса Среднего и Южного Каспия. В сб. «Биология Среднего и Южного Каспия». М., «Наука».
- Алламурастов Б. 1966. Паразиты рыб бассейна Сурхандарьи. Автореф. канд. дисс. Киев.
- Амброз А. И. 1960. Белуга Черного моря.— *Уч. зап. Кишиневск. ун-та*, т. 56.
- Амброз А. И. 1964. Осетры северо-западной части Черного моря.— *Труды ВНИРО*, т. 54. Сб. 2. «Осетровые южных морей Советского Союза».
- Амброз А. И. 1966. Состояние запасов осетровых рыб Черного моря и путь их увеличения с учетом данных Азовского и Каспийского красноеголовья.— *Труды АзЧерНИРО*, вып. 24.
- Андреев В. В., Марков Г. С. 1971а. Содержание Cu, Zn, Co, Mn в теле паразитов осетровых рыб.— *Докл. АН СССР*, т. 196, № 2.
- Андреев В. В., Марков Г. С. 1971б. Влияние некоторых гельминтов на организм осетровых рыб.— *Зоол. журн.*, т. 50, вып. 1.
- Андряшова А. П. 1939а. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. Л., Изд-во ЛГУ.
- Андряшова А. П. 1939б. Об амфиоцифическом японо-орегонском распространении морской фауны в северной части Тихого океана.— *Зоол. журн.*, т. 18, вып. 2.
- Андряшова А. П., Панин К. И. 1953. О нахождении тихоокеанского осетра в Беринговом море.— *Зоол. журн.*, т. 32, вып. 5.
- Анненкова-Хлопина Н. П. 1918. *Ichthyotaeniidae* в рыбах русских водоемов.— *Изв. Росс. АН*. Пр.
- Аполлов Б. А. 1956. Каспийское море и его бассейн. М., Изд-во АН СССР.
- Аристовская Г. В. 1954. Питание рыб бентофагов Средней Волги и их пищевые взаимоотношения.— *Труды Тат. отд. ВНИОРХ*, вып. 7.
- Асадов С. М. 1951. Класс *Nematoda*, *Acanthocephala*, *Trematoda*, *Cestoidea*. В кн. «Животный мир Азербайджана». Баку, Изд-во АН Азерб. ССР.
- Асс М. Я. 1939. Правило Фурмана (филогенетические соотношения паразитов и хозяев).— *Труды Ленингр. о-ва естествоиспыт.*, т. 67, вып. 4.
- Азмеров А. Х. 1941. К изучению паразитофауны озера Балхаш.— *Уч. зап. ЛГУ*, № 74, серия биол., вып. 18.
- Азмеров А. Х. 1952. Новые виды моногенетических сосальщиков рыб реки Амура. Паразитол. сборник ЗИН АН СССР, т. 14.
- Азмеров А. Х. 1957. Гельминтофауна рыб бассейна реки Амура в эколого-зоогеографическом освещении. Тезисы докл. научн. конф. Всес. о-ва гельминтол. (ВОГ), ч. 1.
- Азмеров А. Х. 1958. Трематоды рыб бассейна реки Амура в эколого-географическом освещении. Тезисы докл. Всесоюзн. гельминтол. совещ. ВИГИС, ВАСХНИЛ, ВОГ АН СССР.
- Азмеров А. Х. 1960. Ленточные черви рыб реки Амура.— *Труды ГЕЛАН СССР*, т. 10.
- Азмеров А. Х. 1961. К познанию фауны трематод рыб бассейна р. Амура.— *Труды ГЕЛАН СССР*, т. 11.
- Азмеров А. Х. 1971. Ихтио-гельминтологический статус бассейна реки Амура и пути его формирования. В сб. «Гельминтологические исследования в Киргизии». Фрунзе, изд-во «Илим».
- Бабушкин Н. Я. 1942. К систематике каспийской белуги.— *Изв. Азерб. научно-исслед. рыбхоз. ст.*, вып. 7.
- Бабушкин Н. Я. 1964. Биология и промысел Каспийской белуги.— *Труды ВНИРО*, т. 52. Сб. 1. «Осетровые южных морей Советского Союза».

- Барышева А. Ф. 1949. Паразитофауны рыб Ладожского озера.— Уч. зап. ЛГУ, № 101, вып. 19.
- Барышева А. Ф. 1960. Паразитофауна рыб Горьковского водохранилища в первый год его существования.— Труды Ин-та биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6).
- Барышева А. Ф., Бауер О. Н. 1957. Паразиты рыб Ладожского озера.— Изв. ВНИОРХ, т. 42.
- Батычков Г. А., Иванов В. П. 1967. Характеристика молоди осетра, скатывающейся из Волгоградского водохранилища. Сборник научных работ Волгоградск. пед. ин-та, вып. 2.
- Бауер О. Н. 1948а. Зоогеографическое районирование паразитофауны рыб Сибири. Реф. сборник Зап.-Сиб. фил. АН СССР.
- Бауер О. Н. 1948б. Паразиты рыб р. Енисей.— Изв. ВНИОРХ, т. 27.
- Бауер О. Н. 1948в. Паразиты рыб р. Лены.— Изв. ВНИОРХ, т. 27.
- Бауер О. Н. 1953. Скребни рыб ледовитоморской провинции, их распространение и рыбохозяйственное значение.— Труды Барабинск. отд. ВНИОРХ, т. 6, № 2.
- Бауер О. Н. 1954. Формирование паразитофауны рыб в новых водохранилищах.— Труды проблем. и тематич. совещ. Зоол. ин-та АН СССР, № 4.
- Бауер О. Н. 1958. Взаимоотношения между паразитами и хозяевами (рыбами). В сб. «Основные проблемы паразитологии рыб». Л., Изд-во ЛГУ.
- Бауер О. Н. 1959а. Экология паразитов пресноводных рыб.— Изв. ГосНИОРХ, т. 49.
- Бауер О. Н. 1959б. Влияние факторов среды на размножение паразитов рыб.— Вопр. экологии, т. III. Изд. Киевск. ун-та.
- Бауер О. Н. 1959в. Биология *Diclybothrium armatum* Leuckart (*Monogenoidea*) — паразита осетровых рыб.— Вопр. экологии, т. 3. Изд. Киевск. ун-та.
- Бауер О. Н., Стрелков Ю. А. 1972. Влияние акклиматизации и перевозок рыб на их паразитофауну.— Изв. ВНИРО, т. 80.
- Бауер О. Н., Шульман С. С. К вопросу экологической классификации паразитов рыб.— Изв. ВНИОРХ, т. 27.
- Белозуров А. Я. 1937. К вопросу о распространении стерляди (*A. ruthenus* L.) в северной части Каспийского моря.— Уч. зап. МГУ, вып. 9. Биол.
- Белозуров А. Я. 1939. Питание осетровых рыб в Каспийском море.— Зоол. журн., т. 18, вып. 2.
- Бенинг А. Л. 1912. О питании стерляди.— Работы Волжск. биол. ст., т. 4, № 1.
- Бенинг А. Л. 1913. Отчет о деятельности Волжск. биол. станции за 1912 г.— Работы Волжской биол. ст., т. 4, № 2.
- Берг Л. С. 1934. Яровые и озимые расы у проходных рыб.— Изв. АН СССР, № 5.
- Берг Л. С. 1948а. Рыбы пресных вод и сопредельных стран, ч. 1. Изд. 4, испр. и доп. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Берг Л. С. 1948б. О положении *Acipenseridae* в системе рыб.— Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 7, вып. 3. М., Изд-во АН СССР.
- Берг Л. С. 1961. Осетр южной части Каспийского моря. Избр. труды, т. 4. М., Изд-во АН СССР.
- Берг Л. С. 1962. Обзор распространения пресноводных рыб Европы. Избр. труды, т. 5. М., Изд-во АН СССР.
- Богатыр Д., Стенкулеску В., Мунтяну Г. 1969. К познанию паразитофауны осетровых из водоемов Румынии. В сб. «Лимнологические исследования Дуная». Киев, «Наукова думка».
- Богданова Е. А. 1957. К вопросу о паразитофауне молоди осетровых при прудовом выращивании в дельте Волги.— Изв. ВНИОРХ, т. 42.
- Богданова Е. А., Никольская Н. П. 1965. Паразитофауна рыб Волги до зарегулирования стока.— Изв. ГосНИОРХ, т. 60.
- Борзенко М. П. 1950. Материалы по систематике, биологии и промыслу куриного шипа.— Труды Касп. бассейнового фил. ВНИРО, т. 2. Астрахань.
- Борзенко М. П. 1964. Современное состояние и прогноз изменений запасов севрюги в Каспийском море при зарегулированном стоке.— Труды ВНИРО, т. 52. Сб. 1. «Осетровые южных морей СССР».
- Борисов П. Т. 1928. Рыбы реки Лены.— Труды Комиссии по изучению Якутской АССР, т. 9. М., «Наука».
- Борисов В. И., Капитонов Е. И. 1957. Азовское море. Краснодар, Книж. изд-во.
- Борисов Ю. А. 1962. Оценка крови осетровых рыб Волгоградского водохранилища.— Труды Саратов. отд. ГосНИОРХ, т. 7.
- Бородин Н. 1901. К биологии осетровых рыб. Дневник съезда русских естествоиспытателей и врачей в СПб. Изд. СПб.
- Бородин Н. А. 1904. Кубанское рыболовство. СПб.
- Брагина Е. В. 1967. К вопросу о паразитофауне осетра Усть-Каменогорского и Бахтурминского водохранилища. В сб. «Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана». Балхаш.
- Бришкина М. М. 1947. Новые данные о питании осетровых рыб в юго-восточной части Каспийского моря.— Рыбное хозяйство, № 12.
- Броцкая В. А. 1964. Некоторые данные о питании осетра и севрюги Среднего Каспия (1935—1957).— Труды ВНИРО, т. 54. «Осетровые южных морей Советского Союза».

- Букирс А. И., Усольцев Э. А. 1958. К истории ихтиофауны бассейна р. Камы.— Зоол. журн., т. 37, вып. 6.
- Буцкая Н. А. 1958. Экспериментальное обоснование осетроводства на Аграханском заливе.— Рыбное хозяйство, № 2.
- Быстрицкий П. Н. 1902. Отчет о деятельности Волжской биол. станции за лето 1901 г. Прилож. к Трудам Саратовск. о-ва естествоисп., т. 3.
- Бызовская И. Е. 1936. Географическое распространение скребней рыб СССР.— Уч. зап. ЛГУ, № 7, серия биол., вып. 3.
- Бызовская-Павловская И. Е. 1962. Класс «Дигенетические сосальщики — *Trematoda*». В кн. «Определитель паразитов пресноводных рыб СССР». М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Бызовская-Павловская И. Е., Микаилова Т. К. 1969. Некоторые материалы к систематике дигенетических сосальщиков рода *Skrjabinopsolus* Ivanov, 1934.— Паразитология, т. 3, вып. 2.
- Бызовский Б. Е. 1929. *Trematodes* рыб окрестностей г. Костромы.— Труды Ленингр. о-ва естествоисп., т. 59, вып. 1.
- Бызовский Б. Е. 1931. Паразитическая фауна рыб Аральского моря.— Изв. Ленингр. н.-и. ихтиол. ин-та, т. 12, вып. 2.
- Бызовский Б. Е. 1937. Онтогенез и филогенетические взаимоотношения плоских паразитических червей.— Изв. АН СССР, серия биол., № 4.
- Бызовский Б. Е. 1957. Моногенетические сосальщики, их система, филогения. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Бызовский Б. Е., Гусев А. В. 1950. Сем. *Diclybothriidae* (*Monogenoidea*) и его положение в системе. Паразитол. сборник ЗИН АН СССР, т. 12. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Бызовский Б. Е., Дубинина М. Н. 1954. Материалы к систематике дигенетических сосальщиков сем. *Acanthocolpidae* Lühe, 1909.— Зоол. журн., т. 33, вып. 4.
- Вагин В. Л., Любарская О. Д., Черенкова В. А. 1966. О паразитофауне рыб Свиной залива в первые годы заполнения Куйбышевского водохранилища.— Уч. зап. Казанск. ун-та, т. 123, кн. 7.
- Вазнер П. П. 1968. О строении новой формы из *Nematoda*.— Труды I съезда русск. естествоисп. и врачей в СПб., протоколн. отд. зоол.
- Вазнер Н. П. 1899. Раны на теле волжской стерляди.— Вест. рыбопром., № 8.
- Вадиа-Вати-Пауль. 1959. Опыт сравнительного эколого-зоогеографического анализа ихтиофауны рек Азии.— Зоол. журн., т. 38, № 6.
- Варпазовский Н. А. 1902. Рыболовство в низовьях Оби, ч. 2. СПб.
- Васильев П. А., Резников Р. И. 1955. Об осетрах в Белом и Ладожском озерах.— Природа, № 8.
- Васнецов В. Б. 1944. Происхождение нерестовых миграций проходных рыб.— Зоол. журн., т. 23, вып. 5.
- Великохатко Ф. Д. 1938. Миграционные пути проходных рыб Черного моря и их исторические причины.— Зоол. журн., т. 17, вып. 5.
- Владимиров В. И. 1960а. Об охране запасов осетровых рыб и сельди северо-восточной части Черного моря.— Рыбное хозяйство, № 12.
- Владимиров В. И. 1960б. О роли хищных беспозвоночных в динамике численности проходных рыб.— Вопр. ихтиологии, вып. 16.
- Власенко П. В. 1931. К фауне паразитических червей рыб Черного моря.— Труды Карадаг. биол. ст., вып. IV.
- Водяницкий В. А. 1930. К вопросу о происхождении фауны рыб Черного моря.— Работы Новоросс. биол. ст., вып. 4.
- Волкова М. М. 1941. Паразитофауна рыб бассейна р. Оби.— Уч. зап. ЛГУ, т. 74, серия биол., вып. 18.
- Гвоздев Е. В. 1953а. К изучению паразитофауны шипа *Acipenser nudiiventris* р. Или.— Труды Ин-та зоологии АН Каз. ССР, т. I. «Паразитология». Алма-Ата.
- Гвоздев Е. В. 1953б. Аклиматизация промысловых животных и паразитология.— Вестн. АН Каз.ССР, т. 12.
- Гвоздев Е. В., Агапова А. И. 1960. К формированию современной фауны Балхаш-Илийского бассейна. Паразиты животных и природноочаговые болезни.— Труды Ин-та зоол. АН Каз.ССР, т. 12.
- Гвоздев Е. В., Агапова А. И., Мартенов П. Ф. 1953. Паразиты рыб бассейна р. Или.— Изв. АН Каз.ССР, серия биол., вып. 8.
- Геллер Э. Р. 1957. К эпизоотологии контроцекоза волжской стерляди.— Зоол. журн., т. 36, вып. 10.
- Геллер Э. Р., Бабиц Л. А. 1953. К биологии *Contracoecum bidentatum*. Работы по гельминтологии к 75-летию акад. Скрыбина. М., Изд-во АН СССР.
- Гербицкий Н. Л. 1957. Пути развития внутривидовой биологической дифференциации, типы анадромных мигрантов и вопрос о миграционном импульсе у осетровых.— Уч. зап. ЛГУ, вып. 44. ч. 1, № 228, серия биол.
- Гинециская Т. А. 1958. Жизненные циклы и биология личиночных стадий паразитических рыб. В сб. «Основные проблемы паразитологии рыб». Л., Изд-во ЛГУ.
- Гинзбург Я. И. 1957. О биологии молоди осетровых реки Куры.— Вопр. ихтиологии, вып. 9.

- Гнедина М. П., Савина Н. В. 1930. К фауне паразитических червей рыб Северо-Двинского бассейна. Работы 32-ой и 38-ой Союз. гельм. экспедиций на территории Северо-Двинской губернии в 1921—1927 годах, Вятка, Изд-во С. Д. губздрави.
- Головин Е. П. 1901. *Ascaris ostroumovi* из кишечника стерляди.— Уч. Зап. Имп. Каз. ун-та, № 7-8.
- Гостеева М. Н. 1953. Находка лопатоноса *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni* в солоноватой воде.— Вопр. ихтиологии, вып. 1.
- Грезе В. Н. 1957. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование.— Изв. ВНИОРХ, т. 41.
- Гримм О. А. 1870. Новые случаи видоизменений некоторых глистов.— Труды СПб. о-ва естествоисп., т. 1, вып. 2.
- Гримм О. А. 1871. Материалы для фауны червей Петербургской губернии.— Труды СПб. о-ва естествоисп., т. 2, вып. 1.
- Гримм О. А. 1871. Материалы к познанию низших животных.— Труды СПб. о-ва естествоисп., т. 4, вып. 2.
- Гримм О. 1876. Каспийское море и его фауна. Тетр. 1.— Труды Арало-Каспийской экспедиции, вып. 2. Приложение к трудам СПб. о-ва естествоиспытателей.
- Гуров М. М. 1960. Результаты пересадки осетровых в Цимлянское водохранилище.— Рыбное хозяйство, № 11.
- Гусев А. В. 1952. Моногенетические сосальщики рыб реки Волги.— Паразитол. сборник ЗИН, т. 14.
- Гусев А. В. 1955. Моногенетические сосальщики рыб системы реки Амур.— Труды ЗИН, т. 19.
- Гусев А. В. 1962. Класс «Моногенетические сосальщики—*Monogenoidea*». В кн. «Определитель паразитов пресноводных рыб». М., Изд-во АН СССР.
- Гушанская Л. Х. 1951. К перестройке системы нематод сем. *Acuariidae* и *Histiocephalidae*.— Труды ГЕЛАН СССР, т. 5.
- Дарлингтон Ф. 1961. Зоогеография. Географическое распространение животных. М., «Прогресс».
- Дергалёва Ж. Т. 1970. О паразитофауне молоди гибридов белуги со стерлядью.— Труды ВНИРО, т. 76.
- Державин А. Н. 1922. Севрюга (*Acipenser stellatus* Pallas), биологический очерк.— Изв. Бакинск. ихтиол. лабор., т. 1.
- Деятельность 28 гельминтологических экспедиций в СССР (1919—1925) 1927. Под ред. Скрыбина. Гельминтол. отд. Гос. ин-та эксп. Ветер.
- Джалилов У. Д. 1964. Материалы по рабдохонам (*Rhabdochona* Railliet, 1916) рыб р. Вахш и пойменных озер.— Изв. АН Тадж.ССР, № 1(15).
- Джалилов У. Д. 1966а. К паразитофауне большого лопатоноса и шуковидного жерехалысача. В сб. «Биологические основы рыбного хозяйства на водоемах Средней Азии и Казахстана». Алма-Ата.
- Джалилов У. Д. 1966б. Паразитофауна рыб р. Вахш и пойменных озер. Автореф. канд. дисс. Душанбе.
- Джалилов У. Д., Гаврилова Н. Т. 1967. Зоогеографический анализ паразитов рыб Туркменской провинции Средиземноморской подобласти.— Зоол. журн., т. 66, вып. 2.
- Доброхотова О. В. 1953. Паразитофауна сазана озера Зайсан-Нор.— Труды Ин-та зоол. АН КазССР, т. 1.
- Доброхотова О. В. 1960. Паразиты рыб оз. Зайсан.— Труды Ин-та зоол. АН Каз.ССР, т. 14.
- Догель В. А. 1927. Зависимость распространения паразитов от образа жизни животных-хозяев. Сборник в честь проф. Книповича (1885—1925). М., Изд. Наркомзема.
- Догель В. А. 1929. Жизненный цикл ленточного глиста *Amphilina*.— Природа, № 4.
- Догель В. А. 1933. Проблемы исследований паразитофауны рыб.— Труды Ленингр. о-ва естествоисп., т. 62, вып. 3.
- Догель В. А. 1935. Очередные задачи экологической паразитологии.— Труды Петергофск. биол. ин-та, № 15, вып. 2.
- Догель В. А. 1939а. Влияние акклиматизации рыб на распространение рыбных эпизоотий.— Изв. ВНИОРХ, т. 21.
- Догель В. А. 1939б. Очаговые заболевания у рыб. М.— Л. В кн. «Совещание по паразитологическим проблемам». М.— Л. Изд-во АН СССР.
- Догель В. А. 1940а. Паразитологические работы лаборатории зоологии беспозвоночных ЛГУ.— Уч. зап. ЛГУ, т. 59, серия биол., вып. 13.
- Догель В. А. 1940б. Очаговые заболевания у рыб.— Зоол. журн., т. 19, вып. 2.
- Догель В. А. 1945а. Анализ паразитофауны осетровых и оценка ее патогенного значения.— Изв. АН Каз.ССР, серия зоол., № 4.
- Догель В. А. 1945б. Влияние прерывистого распространения хозяина на его паразитофауну.— Изв. АН Каз.ССР. Сборник работ по паразитологии, № 4.
- Догель В. А. 1947. Значение паразитологических данных для решения зоогеографических вопросов.— Зоол. журн., т. 25, вып. 6.
- Догель В. А. 1948. Изучение паразитофауны рыб в Советском Союзе и за границей.— Труды ВНИОРХ, т. 27.
- Догель В. А. 1954а. Задачи и перспективы паразитологических исследований рыб в

- южных реках в связи с реконструкцией рыбного хозяйства (расширенные тезисы).— Труды проблемн. и темат. совещ. ЗИН, вып. 4. 7-е совещ. по паразитол. пробл. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Догель В. А. 1954б. Профилактические мероприятия при акклиматизации рыб.— Труды совещ. ихтиол. комиссии АН СССР по пробл. акклиматизации рыб и кормовых беспозвоночных, т. 3.
- Догель В. А. 1955. Общий характер паразитофауны животных, населяющих дальневосточные моря.— Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 21.
- Догель В. А. 1958. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб. В сб. «Основные проблемы паразитологии рыб». Л., Изд-во ЛГУ.
- Догель В. А. 1962. Общая паразитология. Л., Изд-во ЛГУ.
- Догель В. А., Ахмеров А. Х. 1946. Паразитофауна рыб Амура и ее зоогеографическое значение.— Труды Юбилейной научной сессии 1819—1944 гг. ЛГУ, секция биол. наук.
- Догель В. А., Ахмеров А. Х. 1959. Нематоды рыб р. Амура.— *Acta Hydrobiologica Sinica*, N 3.
- Догель В. А., Боголепова И. И. 1957. Паразитофауна рыб Байкала.— Труды Байкальск. лимнол. ст., т. 15.
- Догель В. А., Боголепова И. И., Смирнова К. В. 1949. Паразитофауна рыб оз. Байкал и ее зоогеографическое значение.— *Вестн. ЛГУ*, № 7.
- Догель В. А., Быховский Б. Е. 1934. Фауна паразитов Аральского моря.— *Паразитол. сборник ЗИН АН СССР*, т. 4.
- Догель В. А., Быховский Б. Е. 1939. Паразиты рыб Каспийского моря.— Труды по компл. изуч. Каспийского моря, вып. 7. Изд-во АН СССР.
- Догель В. А., Гвоздев Е. В. 1945. О желательности упразднения особой нагорно-азиатской подобласти в зоогеографии рыб.— *Изв. АН Каз.ССР, серия зоол.*, т. 4.
- Догель В. А., Лутта А. С. 1937. О гибели шипа на Арале в 1936 г.— *Рыбное хозяйство*, № 12.
- Догель В. А., Смирнова К. В., Розниченко Л. К. 1945. Паразиты промысловых рыб оз. Зайсан.— *Изв. АН Каз.ССР, серия зоол.*, № 4.
- Дрягин П. А. 1947. Уловы осетра в водоемах Сибири.— *Рыбное хозяйство*, № 1.
- Дрягин П. А. 1948. О некоторых морфологических и биологических отличиях осетра, обитающего в реках Якутии, от сибирского осетра, *Acipenser baeri* Brandt.— *Зоол. журн.*, т. 27, вып. 6.
- Дрягин П. А. 1949. Биоэкологические группы рыб и их происхождение.— *Докл. АН СССР*, т. 66, № 1.
- Дубинин В. Б. 1941. Паразитофауна молоди осетровых рыб Нижней Волги. Реф. работ учреждений отд. биол. наук АН СССР за 1941. М.
- Дубинин В. Б. 1948. Значение миграций животных в распространении заболеваний.— *Изв. АН Каз.ССР, № 43, серия паразитол.*, вып. 5.
- Дубинин В. Б. 1949. Экспериментальные исследования над циклами развития некоторых паразитических червей животных дельты Волги.— *Паразитол. сборник ЗИН АН СССР*, № 11.
- Дубинин В. Б. 1952. Паразитофауна молоди осетровых рыб Нижней Волги.— *Уч. зап. ЛГУ*, т. 141, серия биол., вып. 28. Зоология. Изд. МОИП.
- Дубинин В. Б. 1959. Об использовании паразитологических материалов при изучении миграций животных. Миграции животных, вып. 1. М., Изд-во АН СССР.
- Дубинин В. Б., Курочкин Ю. В. 1961. Библиографический указатель работ по паразитологии дельты Волги.— Труды Астраханск. гос. заповедника, вып. 5.
- Дубинина М. Н. 1952. Некоторые замечания по системе ленточных червей семейства *Proteocephalidae* La Rue и по их распространению в СССР. *Паразитол. сборник, ЗИН*, т. 14.
- Дубинина М. Н. 1960. К морфологии *Amphilinidae* (Cestodaria) в связи с их положением в системе плоских червей.— *Докл. АН СССР*, т. 135, № 2.
- Дубинина М. Н. 1962. Класс Ленточные черви — *Cestoidea*. В кн. «Определитель паразитов пресноводных рыб СССР». М., Изд-во АН СССР.
- Дубинина М. Н. 1971. Ленточные черви рыб бассейна Амура. *Паразитол. сборник, ЗИН*, т. 25. Л., «Наука».
- Егоров А. Г. 1960. Байкальский осетр. Улан-Удэ.
- Егоров А. Е., Иваньев Л. Н. 1956. Ископаемый осетр Забайкалья.— *Природа*, № 3.
- Желтенкова М. В. 1939. К вопросу о пищевой конкуренции некоторых бентосоядных рыб Северного Каспия.— *Зоол. журн.*, т. 18, вып. 5.
- Желтенкова М. В. 1951. К вопросу о питании осетра в северной части Каспийского моря.— Труды ВНИРО, т. 18.
- Желтенкова М. В. 1964. Питание осетровых рыб южных морей.— Труды ВНИРО, т. 54. Сб. 2 «Осетровые южных морей Советского Союза».
- Житенева Л. Д. 1965. Промысловая фауна рыб и рыболовство бассейна Черного моря по археологическим данным. Автореф. канд. дисс. МГУ.
- Жуков Е. В. 1960. Эндopазитические черви рыб Японского моря и Южно-Курильского мелководья.— Труды ЗИН, т. 28. «Материалы по паразитологии рыб дальневосточных морей».

- Заика В. Е. 1965. Паразитофауна рыб озера Байкал. М., «Наука» (Лимнол. ин-т Сиб. отд.)
- Заленский В. 1876. О строении *Amphilina foliacea*. Протоколы Казанск. о-ва естествоисп. за 1872—1873, протокол 46-го заседания.
- Захваткин В. А. 1935. Материалы по фауне паразитов рыб р. Камы.— Уч. зап. Пермск. ун-та, т. 1, вып. 1.
- Захваткин В. А. 1936а. Паразитофауна рыб р. Камы, ч. 1.— Уч. зап. Пермск. ун-та, т. 2, вып. 3.
- Захваткин В. А. 1936б. К фауне паразитических червей сибирских рек.— Уч. зап. Пермск. ун-та, т. 2, вып. 1.
- Захваткин В. А. 1938. Паразитофауна рыб оз. Зайсан и реки Черного Иртыша.— Уч. зап. Пермск. ун-та, т. 3, вып. 2.
- Захваткин В. А., Кулакиевский О. П. 1951. Паразити рыб верхівія Дністра.— Наукові зап. Львівск. наук. природознавчого музею АН УРСР, т. 1.
- Зенкевич Л. А. 1933. Некоторые моменты зоогеографии северного полярного бассейна в связи с вопросами о его палеогеографическом прошлом.— Зоол. журн., т. 12, № 4.
- Зернов С. А. 1913. К вопросу об изучении жизни Черного моря.— Зап. Имп. АН, т. 32, № 1.
- Змеев Г. Я. 1936. Сосальщики и ленточные черви рыб реки Амура. Паразитол. сборник. ЗИН АН СССР. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Зыков В. П. 1900. Отчет о деятельности Волжской биологической станции за летние месяцы 1900 года.— Работы Волжск. биол. ст., т. 1, вып. 1.
- Зыков В. П. 1901. Волжская биологическая станция и ее работа по паразитам рыб.— Дневник Отд. ихтиологии Русск. о-ва, кн. 1, т. 2, вып. 4. М.
- Зыков В. П. 1902. Отчет о деятельности Волжской биологической станции за летние месяцы 1900 года.— Прилож. к Трудам Саратовск. о-ва естествоисп., т. 2.
- Иванов А. С., Мурыгин И. И. 1937. Материалы к гельминтофауне рыб Нижней Волги. Паразитические черви осетровых рыб. Сборник, посвящ. проф. К. И. Скрябину. М., Изд-во ВАСХНИЛ.
- Иванов В. П. 1965а. Некоторые особенности гельминтофауны русского осетра Волгоградского водохранилища. Материалы XX научн. конф. Волгоградск. пед. ин-та. Волгоград.
- Иванов В. П. 1965б. Анализ гельминтофауны стерляди Волгоградского водохранилища. Материалы XX научн. конф. Волгоградск. пед. ин-та. Волгоград.
- Иванов В. П. 1965в. Некоторые возрастные особенности гельминтофауны осетровых рыб р. Волги. Сборник материалов к научной конф. ВОГ, ч. 2. М.
- Иванов В. П. 1966а. Гельминтофауна молоди осетровых рыб реки Волги и Волгоградского водохранилища. В сб. «Вопросы экологии и паразитологии животных». Саратов, изд. Саратовск. ун-т.
- Иванов В. П. 1966б. Паразитофауна стерляди Волгоградского водохранилища и нижнего бьефа Волги. Вопросы экологии и паразитологии животных. Сборник Трудов Волгоградск. пед. ин-та. Волгоград.
- Иванов В. П. 1967. Новый вид трематод рода рипидокотиле (*Rhipidocotyle kovalae* sp. n. (*Trematoda*, *Bucuphalidae*) из осетровых рыб Волги.— Вестн. зоол. АН УССР, № 5.
- Иванов В. П. 1968. Паразитофауна осетровых рыб при естественном и искусственном их воспроизводстве в измененной Волге. Автореф. канд. дисс. Волгоград.
- Иванов В. П., Бакчиев В. А. 1966. Влияние амфилий на содержание гликогена в печени молоди стерляди и осетра. Тезисы докл. на отчетной сессии центр. научно-исслед. ин-та осетр. хозяйства. Астрахань.
- Иванов В. П., Головин Н. Ф. 1966. Гистопатология при некоторых гельминтозах осетровых рыб. Материалы XXI научн. конф. Волгоградск. пед. ин-та. Волгоград.
- Иванов В. П., Марков Г. С. 1968. Половые различия в зараженности осетровых рыб некоторыми паразитами. Материалы XXII научн. конф. Волгоградск. пед. ин-та. Волгоград.
- Иванов В. П., Марков Г. С. 1972. Анализ изменений гельминтофауны осетровых рыб Волги. В сб. «Вопросы морфологии, экологии и паразитологии животных». Волгоград.
- Ивашкин В. М. 1961. К систематике нематод подкласса *Phasmidia* Chitwood et Chitwood, 1933.— Труды ГЕЛАН, т. 11.
- Ивашкин В. М. 1966. К филогении паразитических нематод.— Изв. АН СССР, серия биол., № 6.
- Изюмова И. А. 1953. Материалы по методике изучения специфичности моногенетических сосальщиков.— Труды ЗИН, т. 13.
- Изюмова И. А. 1962. Класс «Круглые черви — *Nematoda*». В кн. «Определитель паразитов пресноводных рыб СССР». М., Изд-во АН СССР.
- Изюмова И. А., Шугин А. А. 1958. Паразитофауна рыб Волги в районах Горьковского и Куйбышевского водохранилищ.— Труды биол. ст. «Барок», вып. 3. М.— Л.
- Ильин Б. С. 1960. Ихтиофауна Северной Америки как источник рекрутов для акклиматизации.— Труды ВНИРО, т. 43.
- Иоганзен Б. Г. 1946а. Стерлядь бассейна реки Оби.— Труды Томск. гос. ун-та, т. 97.
- Иоганзен Б. Г. 1946б. Этюды по географии и генезису ихтиофауны Сибири. I. «Зоогео-

- графия Сибири и место в ней бассейна р. Оби». — Уч. зап. Томск. гос. ун-та, № 3.
- Исайчиков И. М. 1927а. Восьмая Российская гельминтологическая экспедиция в Крым. В сб. «Деятельность 28 гельминтологических экспедиций в СССР (1919—1925)». М., Изд-во ГИЭВ.
- Исайчиков И. М. 1927б. Двадцать седьмая Союзная гельминтологическая экспедиция в Западную Сибирь. В сб. «Деятельность 28 гельминтологических экспедиций в СССР (1919—1925)». М., Изд-во ГИЭВ.
- Кабановский И. 1943. Паразиты у рибити. Рибан. в България. София.
- Каменев В. П., Сазнина З. М. 1956. Паразитофауна осетровых рыб — северюги *Acipenser stellatus* Pall., осетра *Acipenser güldenstädti* Bg. — и ее изменение в связи с миграцией. — Уч. зап. Краснодарск. пед. ин-та, вып. 18.
- Карантонис Ф. Э., Кириллов Ф. Н., Мухамедияров Ф. Б. 1956. Рыбы среднего течения р. Лены. — Труды Ин-та биол. Якутск. фил. АН СССР, вып. 2.
- Карманова Е. М. 1965. Обнаружение промежуточных хозяев нематоды *Eustrongylides exsicus*, паразита водоплавающих птиц. — Труды ГЕЛАН, т. 15.
- Карозин В. И. 1933. К фауне *Plathelminthes* рыб Среднего Поволжья. — Уч. зап. Каз. гос. вет. ин-та, т. 41.
- Карозин В. И. 1935. К фауне нематод рыб Среднего Поволжья. — Труды Уральск. гос. вет. зоотехн. ин-та в г. Троицке, вып. 1. Свердловск.
- Касымов А. Т. 1968. Гидрохимическая характеристика Среднего и Южного Каспия. В сб. «Биология Среднего и Южного Каспия». М., «Наука».
- Кашкаров Д. Н., Станчинский В. В. 1940. Курс зоологии позвоночных животных. М., Изд-во АН СССР.
- Кесслер К. Ф. 1870. Об иктиологической фауне р. Волги. — Труды СПб. о-ва естествоисп., т. 1, вып. 1.
- Кириллов Ф. Н. 1955. Рыбы реки Индигирка. — Изв. ВНИОРХ, т. 35.
- Книпович Н. М. 1920. Сем. *Acipenseridae*. Осетры. Северюга. Шип. Белуга. — Естеств. производ. силы России, т. 6. «Животный мир», отд. 1, вып. 2. «Рыбы».
- Кнорре А. Г. 1937. Распространение паразитов в хозяевах и проблема специфичности. — Уч. зап. ЛГУ, № 13, серия биол., т. 3, вып. 4.
- Коваль В. П. 1959а. Дигенетические трематоды рыб р. Днепра. — Вопр. экологии, т. 3. Киев.
- Коваль В. П. 1959б. Трематоды роду *Asymphyliodora* Looss, 1899, в рыбах УССР. — Вісн. Київськ. ун-ту, № 2, серия биол., вып. 2.
- Коваль В. П. 1962. Паразиты рыб Днепровського лиману. — Вісн. Київськ. ун-ту, № 4, серия биол., вып. 2.
- Кожин Н. И. 1964. Осетровые СССР и их воспроизводство. — Труды ВНИРО, т. 52, сб. 1 «Осетровые южных морей Советского Союза».
- Кожин Н. И. 1965. Осетровые СССР и их воспроизводство. Докл. на соиск. уч. степени д.б.н. Калининград.
- Коларов П. П. 1961. Наблюдения вверху заразенето на чигата (*A. ruthenus*) от реке Дунав с някой паразити. — Изв. Зоол. ин-та с музей Белг. АН, кн. 10.
- Комарова Т. И. 1963. Характеристика гельминтофауны промысловых рыб дельты Днепра. Проблемы паразитологии. — Труды IV научн. конф. паразитологов АН УССР. Киев, Изд-во АН УССР.
- Комарова Т. И. 1964. Гельминты промысловых рыб дельты Днепра. Проблемы паразитологии. — Труды Укр. республ. научн. о-ва паразитологов, № 3.
- Коробочкина З. С. 1953. Биология молоди белуги в речной период жизни. — Докл. АН СССР, т. 93, № 4.
- Коробочкина З. С. 1964. Развитие и современное состояние промысла осетровых в Азовском море. — Труды ВНИРО, т. 54. Сб. 2. «Осетровые южных морей Советского Союза».
- Косарева Н. А. 1961. Состояние паразитофауны рыб водохранилищ Волго-Донского канала им. В. И. Ленина к 7-му году их существования. — Уч. зап. Волгоградск. пед. ин-та, вып. 13.
- Костылев Н. Н. 1924. К фауне акантоцефал р. Волги и ее притоков. — Работы Волжск. биол. ст., т. 7, № 4-5. Саратов.
- Костылев Н. Н. 1927. К познанию акантоцефал рыб Каспийского моря. — Докл. АН СССР, № 7.
- Костюк О. 1966. Про паразитофауну основних промыслових риб (оследця чорноморського сома та деяких осетрових) дельти р. Дуная. Тези доповідей XIX студентської наукової конф. Львів.
- Кошева А. Ф. 1955. Паразиты рыб Средней Волги, их эпидемиологическое и эпизоотологическое значение. Автореф. канд. дисс. Л., ВНИОРХ.
- Кошева А. Ф. 1961. Паразиты рыб бассейна Волги. — Уч. зап. Куйбышевского Гос. пед. ин-та, вып. 34.
- Красильникова Н. И. 1966. Паразиты рыб Верхнего Дона. Автореф. канд. дисс. Киев.
- Крепкогорская Т. А. 1927. К фауне нематод рыб Аральского моря. Сборник работ по гельминтологии, посвящ. К. И. Скрябину. М.
- Кудрявцева Е. С. 1957. Паразитофауна рыб реки Сухоны и Кубенского озера. — Зоол. журн., т. 36, вып. 9.

- Кулаковская О. П. 1955. Паразиты рыб бассейна Верхнего Днестра. Автореф. канд. дисс. Вильнюс.
- Курашвили Б. Е. 1960. К фауне паразитических червей рыб Черного моря (в районах Поти, Сухуми, Батуми).— *Seskoslovenska parasitd.*, v. 7.
- Курашвили Б. Е., Табидзе И. А. 1947. Материалы к изучению гельминтофауны промысловых рыб Черного моря.— *Сообщ. АН Груз.ССР*, т. 8, № 1-2.
- Курочкин Ю. В. 1964. Научные итоги 315-й Союзной гельминтологической экспедиции. Сборник паразитологических работ.— Труды Астраханск. запovedника, вып. 9.
- Лаеров С. 1908. Результаты исследования фауны червей реки Волги и пойменных озер у Саратова.— *Работы Волжск. биол. ст.*, т. 8, № 3.
- Лебедев В. Д. 1953. Пресноводная четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР. М., Изд-во МГУ.
- Лебедев В. Д. 1961. О вселении осетровых Сибири и Дальнего Востока в водоемы Восточной Европы.— *Рыбное хозяйство*, № 10.
- Левашов М. М. 1925. К биологии паразитических червей стерляди. I. *Contracoecum bidentatum* Lin.— *Работы Волжск. биол. ст.*, т. 8, № 1-3.
- Левашов М. М. 1927. Биологические наблюдения над паразитом стерляди *Contracoecum bidentatum* Lin.— Труды 2-го съезда зоологов, анатомов и гистологов в 1927 г. М.
- Левашов М. М. 1959. О принципах изучения географии гельминтов.— Труды ГЕЛАН, т. 9.
- Линдберг Г. У. 1948. Биogeографический метод познания четвертичного периода.— *Изв. АН СССР, серия биол.*, № 5.
- Линдберг Г. У. 1955. Четвертичный период в свете биogeографических данных. М., Изд-во АН СССР.
- Линдберг Г. У. 1961. Связь европейских рек с реками Северной Америки и североатлантический разрыв.— *Зоол. журн.*, т. 40, вып. 5.
- Линдберг Г. У. 1965. Биogeография и ее значение для решения палеogeографических проблем.— *Зоол. журн.*, т. 4, вып. 1.
- Линстов О. 1886. Паразитические черви: круглые, сосальщики, колючеголовые. (По материалам проф. Федченко «Путешествие в Туркестан».) т. 34, вып. 2. Изд. о-ва любителей естествозн., антропол., этногр.
- Лукин А. В. 1960. Осетр.— Труды Татарск. отд. Гос. НИОРХ, вып. 9.
- Лутта А. С. 1937. Влияние акклиматизации рыб на их паразитофауну.— *Природа*, № 5.
- Лутта А. С. 1941а. О заражении аральского шипа (*Acipenser nudi ventris*) жаберным сосальщиком (*Nitzschia sturionis* Abild.).— Труды Ленингр. о-ва естествоиспыт., т. 68, вып. 4.
- Лутта А. С. 1941б. Воспаление жабр у *Acipenser nudi ventris*, вызванное моногенетическим сосальщиком (*Nitzschia sturionis* Abild.).— *Зоол. журн.*, т. 20, вып. 4-5.
- Ляйман Э. М. 1933. Паразитические черви рыб озера Байкал.— Труды Байкальск. лимнол. ст., т. 4.
- Ляйман Э. М. 1939. Некоторые закономерности зараженности рыб паразитами в зависимости от физиологических, экологических и зоogeографических факторов.— Труды Московск. ин-та рыбной пром. и хозяйства, № 2.
- Ляйман Э. М. 1955. Динамика зараженности рыб паразитами в зависимости от возраста.— Труды Московск. ин-та рыбной пром. и хозяйства, № 7.
- Маятский С. М. 1938. Материалы по экологии белуги Черного моря (зимовка у берегов Крыма).— *Зоол. журн.*, т. 17, вып. 4.
- Маргаритов Н. М. 1959. Паразиты по няком нами сладководни риби. Пловдив, Изд. НИИРРП Сладководн. отд.
- Маргаритов Н. М. 1960. Паразити по някои нами морски риби.— Труды науч. ин-т по рибарство и рибн. пром., т. 2. Варна.
- Маркевич А. П. 1943. Происхождение и эволюция паразитизма.— Труды Башкирск. научно-исслед. вет. ст., т. 4.
- Маркевич А. П. 1951. Паразитофауна пресноводных рыб Украинской ССР. Киев, Изд-во АН УССР.
- Маркевич А. П., Коваль В. П., Кулаковская О. П. 1955. Гельминтофауна бассейна Днестра. Тезисы докл. 8-го совещ. по паразитол. проблемам. М.— Л., Изд-во АН СССР (ЗИН АН СССР).
- Марков Г. С., Иванов В. П. 1967. Экологический синергизм сочленов в паразитоценозе осетровых рыб.— Материалы Зоол. конф. пед. институтов РСФСР. Волгоград.
- Марков Г. С., Иванов В. П. 1968. Влияние зарегулированного стока Волги на паразитофауну осетровых рыб. Тезисы докл. I конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Тольятти.
- Марков Г. С., Решетникова А. В., Трусов В. З. 1965. Новые данные о биологии и паразитологии Волго-Каспийского стада белуги — *Huso huso* (L.) В сб. «Паразиты и паразитозы человека и животных». Киев, «Наукова думка».
- Марков Г. С., Трусов В. З. 1966. Некоторые проблемы паразитологии осетровых рыб. Тезисы докл. на отчетной сессии Центр. ин-та осетрового хозяйства. Астрахань.
- Марков Г. С., Трусов В. З., Иванов В. П. 1967. Распространение некоторых паразитов аципензерида в Северном Каспии.— Сборник науч. работ Волгоградск. пед. ин-та, вып. 2, кафедра физиологии и зоологии. Волгоград.

- Марков Г. С., Трусов В. З., Решетникова А. В. 1963а. Различия в зараженности самцов и самок русского осетра. Материалы XVIII научн. конф. Волгоградск. пед. ин-та. Волгоград.
- Марков Г. С., Трусов В. З., Решетникова А. В. 1963б. Сезонная динамика паразитофауны русского осетра. Проблемы паразитологии.— Труды IV научн. конф. паразитологов УССР. Киев.
- Марков Г. С., Трусов В. З., Решетникова А. В. 1963в. Изменение условий существования и зараженности русского осетра в связи с зарегулированием Волги. Материалы XVIII научн. конф. Волгоградск. пед. ин-та. Волгоград.
- Марков Г. С., Трусов В. З., Решетникова А. В. 1963г. Причины, влияющие на распространение амфилины у русского осетра. Тезисы докл. гельминтол. конф. пед. институтов Центр. зоны РСФСР. Калинин.
- Марков Г. С., Трусов В. З., Решетникова А. В. 1963д. Влияние нерестовых миграций на паразитофауну волжской севрюги (*Acipenser stellatus Pallas*). Сборник, посвящ. 85-летию академика К. И. Скрябина. М., Изд-во АН СССР.
- Марков Г. С., Трусов В. З., Решетникова А. В. 1964. Влияние нерестовых миграций русского осетра на его паразитофауну.— Уч. зап. Волгоградск. гос. пед. ин-та, вып. 16.
- Марти В. Ю. 1939. Биология и промысел *Acipenser sturio* в Черном море.— Зоол. журн., т. 18, вып. 3.
- Марти В. Ю. 1940. Систематика и биология русского осетра Кавказского побережья Черного моря.— Зоол. журн., т. 19, вып. 6.
- Массино Б. Г. 1927. Деятая союзная гельминтологическая экспедиция в старую Бухару. В кн. «Деятельность 28 гельминтологических экспедиций в СССР (1919—1925)». М., Изд. ГИЭВ.
- Мейснер В. И. 1933. Промысловая ихтиология. М.— Л., Снабтехиздат.
- Мельников Н. М. 1876. О строении *Cystoopsis acipenseris*. Протоколы 42 засед. Казанск. о-ва естествоисп. за 1872—1873 гг. Казань.
- Мельничук Г. Д. 1959. Условия питания молоди осетра в низовьях Дуная и Днестра.— Докл. АН УССР, № 4.
- Меньшиков М. И. 1936. К биологии сибирского осетра (*Acipenser baeri*) и стерляди (*Acipenser ruthenus*) р. Иртыша.— Уч. зап. Пермск. гос. ун-та, т. 2, вып. 1.
- Меньшиков М. И. 1940. К вопросу о миграции камской стерляди (*A. ruthenus*).— Уч. зап. Пермск. гос. ун-та, т. 4, вып. 1.
- Михайлов Т. К. 1959. К изучению паразитофауны осетровых рыб реки Куры.— Изв. АН Азерб. ССР, серия биол. и с.-х. наук, № 2.
- Михайлов Т. К. 1963. Паразиты промысловых рыб р. Куры. Материалы Научн. сессии гельминтологов республик Закавказья 28—30 окт. 1961 г. Тбилиси, Изд-во АН Груз. ССР.
- Мовчан Ю. В. 1966. Внутривидовая изменчивость морфологических признаков азовско-черноморских популяций севрюги и русского осетра. Автореф. канд. дисс. Киев.
- Мозговой А. А. 1953. Аскариды животных и человека, книга II. Основы нематодологии, т. II. М., Изд-во АН СССР.
- Мончадский Р. П. 1958. О классификации факторов окружающей среды.— Зоол. журн., т. 37, вып. 5.
- Мончадский Р. П. 1961. Понятие о факторах экологии.— Зоол. журн. т. 40, № 9.
- Мончадский Р. П. 1962. Экологические факторы и принципы классификации.— Журн. общ. биол., т. 23, вып. 5.
- Мордужай-Болтовский Ф. Д. 1953. Экология каспийской фауны в Азовско-Черноморском бассейне.— Зоол. журн., т. 32, вып. 2.
- Нечаева Н. Л. 1953а. Паразитофауна и паразитарные болезни молоди осетра и севрюги, выращиваемой в бассейнах и прудах. Автореф. канд. дисс. М.
- Нечаева Н. Л. 1953б. Санитарно-профилактические мероприятия на осетровых рыбоводных заводах.— Рыбное хозяйство, № 8.
- Нечаева Н. Л. 1964. Паразитофауна молоди рыб Каспийско-Куруинского района.— Труды ВНИРО, т. 54, сб. 2. «Осетровые южных морей Советского Союза».
- Никольский Г. В. 1944. Основные закономерности формирования и развития речной ихтиофауны.— Усп. совр. биол., т. 18, вып. 3.
- Никольский Г. В. 1950. Частная ихтиология. М., «Сов. наука».
- Никольский Г. В. 1953. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении их анализа для зоогеографии. Очерки по общим вопросам ихтиологии. М., Изд-во АН СССР.
- Никольский Г. В. 1956. Рыбы бассейна р. Амура. М., Изд-во АН СССР.
- Никольский Г. В. 1961. Экология рыб. М., «Высшая школа».
- Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. 1962. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Османов С. О. 1940. Материалы к паразитофауне рыб Черного моря.— Уч. зап. Ленинградск. пед. ин-та, т. 30.
- Османов С. О. 1952. К вопросу о гельминтофауне осетровых дельты Аму-Дарьи.— Изв. Узб. ССР, № 6.
- Османов С. О. 1954а. Рафидаскаридоз рыб дельты Аму-Дарьи.— Докл. АН Узб. ССР, № 12.

- Османов С. О. 1954б. Материалы к гельминтофауне рыб дельты Аму-Дарьи. Паразитол. сборник Ин-та зоол. и паразитол. АН Узб.ССР, т. 3.
- Османов С. О. 1957. Новая нематода (*Rhabdochona chodikini*) из рыб Аму-Дарьи.— Докл. АН Узб.ССР, № 1.
- Османов С. О. 1958. Паразитофауна и паразитарные болезни рыб Аральского моря.— Узб. биол. журн., № 2. Изд-во АН Узб.ССР.
- Османов С. О. 1959а. О заболеваниях рыб Аральского моря.— Труды Каракалпакск. комплексн. ин-та, вып. 1. Нукус.
- Османов С. О. 1959б. Паразитофауна и паразитарные болезни рыб Аральского моря.— Труды совещ. ихтиол. комиссии, вып. 9. М., Изд-во АН СССР.
- Османов С. О. 1960. К гельминтофауне рыб Муйнакского района дельты Аму-Дарьи.— Вестн. Каракалпакск. фил. АН Узб.ССР, № 1.
- Османов С. О. 1961. О состоянии изученности паразитофауны рыб Узбекистана.— Труды конф. по рыбному хозяйству республик Средней Азии и Казахстана. Фрунзе, Изд-во АН Кирг.ССР.
- Османов С. О. 1962а. Паразитарное состояние аральского шипа и вопрос возобновления его промысла.— Узб. биол. журн., № 5.
- Османов С. О. 1962б. О паразитофауне рыб, акклиматизированных в Аральском море.— Вестн. Каракалпакск. фил. АН Узб.ССР, № 2.
- Османов С. О. 1963. К зоогеографии паразитов рыб Узбекистана. Тезисы 2-го Всесоюзн. совещ. по зоогеографии суши. Ташкент, Изд-во АН Узб.ССР.
- Османов С. О. 1964. Новые данные о гельминтах рыб Узбекистана.— Вестн. Каракалпакск. фил. АН Узб.ССР, № 2.
- Османов С. О. 1965а. Влияние образа жизни большого амударьинского лопатоноса (*Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*) на его гельминтофауну. Материалы к научн. конф. ВОГ, ч. 1.
- Османов С. О. 1965б. Некоторые вопросы зоогеографии паразитов рыб Узбекистана.— Труды ЗИН, т. 35.
- Османов С. О. 1967. О составе и происхождении паразитофауны рыб Аральского моря.— Вестн. Каракалпакск. фил. АН Узб.ССР, № 3—4.
- Османов С. О. 1971. Паразиты рыб Узбекистана. Ташкент, Изд-во «Фан» Узб.ССР.
- Павлов Н. Н. 1932. К вопросу о паразитологии рыб р. Оби.— Труды Дальневост. пед. ин-та, т. 5, № 2.
- Павловский Е. Н. 1945. Экологическое направление в паразитологии.— Журн. общ. биологии, т. 6, № 2.
- Петропавловская В. Н. 1951. Питание молоди рыб в Дону в период ее ската.— Труды Всесоюзн. гидробиол. о-ва, т. 3. М.
- Петроченко В. И. 1956. Акантоцефалы домашних и диких животных, т. 1. М., Изд-во АН СССР.
- Петрушевский Г. К. 1955а. О взаимоотношениях между некоторыми паразитами рыб. Тезисы докл. 8-го совещ. по паразитол. проблемам. М., Изд-во АН СССР.
- Петрушевский Г. К. 1955б. К вопросу о паразитозах у рыб.— Труды ЗИН, т. 21.
- Петрушевский Г. К., Бауер О. Н. 1948. Зоогеографическая характеристика паразитов рыб Сибири.— Изв. ВНИОРХ, т. 27.
- Петрушевский Г. К., Бауер О. Н. 1953. Влияние акклиматизации рыб на их паразитофауну.— Изв. ВНИОРХ, т. 32.
- Петрушевский Г. К., Мосевич М. В., Щупаков И. Г. 1948. Фауна паразитов рыб рек Оби и Иртыша.— Изв. ВНИОРХ, т. 27.
- Печников Н. В., Воробьева Н. Б. 1961. Питание шипа в бассейне оз. Балхаш.— Вестн. Каракалпакск. фил. АН Узб.ССР, № 4.
- Пирогова А. А. 1957. Скат молоди северюги в реке Кубани.— Труды рыбоводной биол. лабор. Азчергосрыбвода, вып. 2.
- Пирожников П. Л. 1937. К вопросу о происхождении северных элементов в фауне Каспия.— Докл. АН СССР, т. 15, № 8.
- Пирожников П. Л. 1947. Об ареале и питании рыб в связи с их экологией. Тезисы докл. на конф. ВНИОРХ в марте 1947.
- Пирожников П. Л. 1955а. Питание и пищевые отношения рыб в эстуарных районах моря Лаптевых.— Вопр. ихтиологии, вып. 3.
- Пирожников П. Л. 1955б. Материалы по биологии промысловых рыб р. Лены.— Изв. ВНИОРХ, т. 35.
- Пирожников П. Л. 1959. Фаунистические комплексы и экологическая классификация низовья р. Лены. В сб. «Биологические основы рыбного хозяйства». Томск, Изд. Томск. ун-та.
- Пискунов И. А. 1961. О пищевых взаимоотношениях промысловых рыб Каспийского моря.— Вопр. ихтиологии, т. 1, вып. 1.
- Пискунов И. А. 1965. Распределение осетровых в Каспийском море. В сб. «Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последнее десятилетие». М., «Наука».
- Погорельцева Т. П. 1966. Некоторые паразитарные заболевания рыб и значение паразитарного фактора для рыбного промысла в Черном море. В сб. «Краевая паразитарная и природная очаговость трансмиссивных болезней». Киев, Изд-во АН УССР.

- Подлесный А. В. 1954. Нерестовые миграции енисейских проходных рыб в связи с историей р. Енисей.— Зоол. журн., т. 28, вып. 1.
- Подлесный А. В. 1955. Осетр (*A. baeri stenorhynchus* A. Nikolski) р. Енисей.— Вопр. ихтиологии, вып. 4.
- Подлесный А. В. 1958. Рыбы Енисей, условия их обитания и использования.— Изв. ВНИОРХ, т. 44.
- Полянский Ю. И. 1952. Некоторые новые и малоизвестные паразитические нематоды из кишечника морских рыб.— Труды ЗИН, т. 12.
- Полянский Ю. И. 1958а. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов морских рыб. В сб. «Основные проблемы паразитологии рыб». Л., Изд-во ЛГУ.
- Полянский Ю. И. 1958б. Зоогеографическая характеристика паразитофауны морских рыб СССР. В сб. «Основные проблемы паразитологии рыб». Л., Изд-во ЛГУ.
- Полянский Ю. И., Шульман С. С. 1956. Возрастные изменения паразитофауны рыб.— Труды Карельск. фил. АН СССР, вып. 4. Петрозаводск.
- Помряснинская Н. А. 1959. Гельминты рыб Средней Волги.— Уч. зап. Марийск. пед. ин-та, т. 25.
- Пробатов А. Н. 1930. Исследования осетровых Амура.— Рыбное хозяйство Дальнего Востока, № 5—6.
- Пробатов А. Н. 1935. К изучению биологии камской стерляди.— Изв. Пермск. биол. научно-исслед. ин-та, т. 10, вып. 1-2.
- Расс Т. С. 1957. Состав и история ихтиофауны южных морей СССР в свете экологических данных.— Вопр. экологии, т. 1 (по материалам 3-й экол. конф.).
- Ревнивых А. И. 1937. К вопросу о питании осетровых и лососевых рыб в бассейне р. Иртыша.— Труды биол. научно-исслед. ин-та при Пермск. гос. ун-те, т. 7, вып. 3—4.
- Решетникова А. В. 1955. Список паразитов рыб Черного моря.— Труды Карадагск. биол. станции, вып. 13.
- Решетникова А. В. 1965. Паразитофауна и заболевание рыб Цимлянского водохранилища.— Труды Волгоградск. гос. НИОРХ, т. 1.
- Ройтман В. А. 1961. Скребни рыб бассейна р. Зеи.— Труды ГЕЛАН, т. 11.
- Ройтман В. А. 1963а. Нематоды рыб бассейна р. Зеи.— Труды ГЕЛАН, т. 13.
- Ройтман В. А. 1963б. Гельминтофауна рыб бассейна реки Зеи и ее эколого-географическая характеристика. Канд. дисс. М.
- Романова Г. П. 1948. Питание рыб в нижнем Енисее.— Труды Сиб. отд. ВНИОРХ, т. 7, вып. 2. Красноярск.
- Ромер А. Ш. 1939. Палеонтология позвоночных. Пер. с англ. Л., Гостоптехиздат.
- Рубцов И. А. 1940. Филогенетический параллелизм паразитов и хозяев и его значение в систематике и биогеографии.— Усп. совр. биологии, т. 13, вып. 3.
- Русев Б. 1963а. Бележки върху заразеността на чигата (*Acipenser ruthenus*) с *Contracaecum bidentatum* (Linstow) в Българските сектор на река Дунав.— Изв. на опитн. ст. по сладковод. рибарство, т. 2. Пловдив.
- Русев Б. 1963б. Храна на чигата (*Acipenser ruthenus*) в река Дунав пред българските бряг.— Изв. опитн. ст. по сладковод. рибарство, т. 3. Пловдив.
- Сагитов Н. И. 1968а. О морфо-биологической неоднородности популяции большого амударьинского лопатоноса.— Вестн. Каракалпакск. фил. АН Узб.ССР, № 2.
- Сагитов Н. И. 1968б. О созревании и плодовитости карликовой формы большого амударьинского лопатоноса.— Вестн. Каракалпакск. фил. АН Узб.ССР, № 2.
- Сагитов Н. И. 1969. О росте большого амударьинского лопатоноса.— Вестн. Каракалпакск. фил. АН Узб.ССР, № 1.
- Саенкова А. К. 1964. Питание основных бентосоядных рыб в Северном Каспии в 1954—1957 гг.— Труды ВНИРО, т. 54, сб. 2. «Осетровые южных морей Советского Союза». М.
- Саидов Ю. С. 1953. Ревизия семейства *Rhabdochonidae* Skrjabin, 1946 и подсемейства *Cyclozoninae* Sobolev, 1949. Сборник, посвящ. 75-летию академика К. И. Скрябина. М., Изд-во АН СССР.
- Саидов Ю. С. 1954. Паразит осетровых рыб — *Cystoospis acipenseris* и его положение в систематике нематод.— Труды ГЕЛАН, т. 7.
- Саидов Ю. С. 1956а. Гельминтофауна осетровых Дагестана.— Труды Ин-та животноводства Дагест. фил. АН СССР, т. 4.
- Саидов Ю. С. 1956б. Анизакидные личинки у рыб Каспийского моря.— Труды Ин-та животноводства Дагест. фил. АН СССР, т. 4.
- Саидов Ю. С., Азизова Н. А., Околот А. Н. 1963. Рыбохозяйственное изучение бассейна Самура и пойменных водоемов низовьев Терека. Махачкала.
- Саидов Ю. С., Атаев А. М., Ломакин В. В. 1970. К гельминтофауне осетровых рыб Каспийского моря. Сборник научных сообщений кафедры зоол. Дагест. гос. ун-та. Махачкала.
- Сальников Н. И., Малацкий С. М. 1934. К систематике белуги Азово-Черноморского бассейна (Предв. сообщение).— Труды научн. рыбохоз. и биол. ст. Грузии, т. 1, вып. 1.
- Свирский Б. Г. 1967. Амурский осетр и калуга. Автореф. канд. дисс. Владивосток.
- Северцев А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.— Л., Изд-во АН СССР.

- Семёнова-Миндель Н. В. 1965. Случай заражения молоди осетра диплостоматозом. — Рыбоводство и рыболовство, № 2.
- Скворцов А. А. 1927. К анатомии трематоды *Acrolichanus auriculatus* (Wedl, 1856) из стерлядей Волжского бассейна. Сборник работ по гельминтологии, посвящ. проф. К. И. Скрябину. М.
- Скворцов А. А. 1928. Материалы по изучению паразитических червей стерляди р. Волги в окрестностях Нижнего Новгорода. В кн. «Второй год работы Нижегородск. научн. о-ва по изучению местного края». Н. Новгород.
- Скворцов А. А. 1931. К анатомии и систематике нематоды волжских стерлядей *Cystoopsis acipenseris*. — Труды IV Всесоюзн. съезда зоологов, анатомов и гистологов в Киеве в 1930 г. Киев — Харьков, Госмедизд.
- Скорилов А. С. 1902. О паразите стерляди *Cystoopsis acipenseris*. — Вестн. рыбпром., № 7. СПб.
- Скорилов А. С. 1903. К паразитологии осетровых. — Вестн. рыбпром., № 2. СПб.
- Скрипченко Э. Г. 1972. Особенности паразитофауны обского осетра при искусственном разведении. — Труды 7-й научн. конф. паразитологов УССР, ч. 2. «Проблемы паразитологии». Киев.
- Скрябин К. И. 1917. К познанию глистных заболеваний некоторых рыб России. — Арх. вет. наук, кн. 3—5.
- Скрябин К. И. 1923. Паразитические *Nematodes* пресноводной фауны Европейской и отчасти Азиатской России. — Пресноводная фауна Европ. России, вып. 2. М., Изд. «Природа» и «Научрыббюро Главрыбы».
- Скрябин К. И. 1924. К фауне паразитических червей стерляди Волжского бассейна. — Русск. гидробиол. журн., т. 3, № 3—5.
- Скрябин К. И. 1927а. Первая российская гельминтологическая экспедиция на северное побережье Азовского моря. В кн. «Деятельность 28 гельминтологических экспедиций СССР (1919—1925)». М.
- Скрябин К. И. 1927б. Вторая российская гельминтологическая экспедиция на северное побережье Азовского моря. В кн. «Деятельность 28 гельминтологических экспедиций в СССР (1919—1925)». М.
- Скрябин К. И. 1927в. Пятая Российская гельминтологическая экспедиция в Туркестанский край. В сб. «Деятельность 28 гельминтологических экспедиций (1919—1925)». М.
- Скрябин К. И. 1929. К характеристике нематод рода *Rhabdochona* Railliet, 1916, с описанием двух новых представителей из осетровых рыб. — Труды 50-й Союзн. гельминтол. экспедиции в Сибирский край в 1927 г. Изд-во Сибкрайветотдела и Крайздрава.
- Скрябин К. И. 1930. К вопросу о гельминтологической стерильности северодвинских стерлядей. Работы 32 и 38-й союзных гельминтол. экспедиций. Вятка.
- Скрябин К. И. 1946. Новая перестройка систематики нематод *Spirurata*, паразитирующих у рыб. — Докл. АН СССР, т. 54, № 8.
- Скрябин К. И. 1948. Две нематоды подотряда *Spirurata*, паразитирующие у рыб. — Труды ГЕЛАН, т. 1.
- Скрябин К. И. 1952. Трематоды подкласса *Aspidogastrea* Faust et Tang, 1936. В кн.: К. И. Скрябин «Трематоды животных и человека», т. 6. М., Изд-во АН СССР.
- Скрябин К. И. 1958. Семейство *Deropristidae* Skrjabin, 1956. В кн.: К. И. Скрябин. «Трематоды животных и человека», т. 15. М., Изд-во АН СССР.
- Скрябин К. И., Гушанская Л. Х. 1954. Подотряд *Hemiurata* (Markevitsch, 1951) Skrjabin et Guschanskaja, 1954. В кн.: К. И. Скрябин. «Трематоды животных и человека», т. 9. М., Изд-во АН СССР.
- Скрябин К. И., Гушанская Л. Х. 1955. Подотряд *Hemiurata* (Markevitsch, 1951) Skrjabin et Guschanskaja, 1955, ч. II. В кн.: К. И. Скрябин. «Трематоды животных и человека», т. 10. М., Изд-во АН СССР.
- Скрябин К. И., Гушанская Л. Х. 1957. Дополнения к подотряду *Hemiurata* (Markevitsch, 1951) Skrjabin et Guschanskaja, 1954. В кн.: К. И. Скрябин. «Трематоды животных и человека», т. 13. М., Изд-во АН СССР.
- Скрябин К. И., Гушанская Л. Х. 1958. Подотряд *Azygiata* La Rue, 1957. В кн.: К. И. Скрябин. «Трематоды животных и человека», т. 15. М., Изд-во АН СССР.
- Скрябин К. И., Гушанская Л. Х. 1962. Отряд *Vucephalidida* (Odening, 1960) Skrjabin et Guschanskaja, 1962. В кн.: К. И. Скрябин. «Трематоды животных и человека», т. 20. М., Изд-во АН СССР.
- Скрябин К. И., Коваль В. П. 1958. Подсемейство *Coitococinae* Roche, 1925 (*Allocreodiata*). В кн.: К. И. Скрябин. «Трематоды животных и человека», т. 15. М., Изд-во АН СССР.
- Скрябин К. И., Коваль В. П. 1963. Семейство *Orientocreadiidae*, Koval, 1960 (*Allocreadata*). В кн.: К. И. Скрябин. «Трематоды животных и человека», т. 21. М., Изд-во АН СССР.
- Скрябин К. И., Коваль В. П. 1966. Семейство *Bunoderidae* Nicoll, 1914 (*Allocreadiata*). В кн.: К. И. Скрябин. «Трематоды животных и человека», т. 22. М., Изд-во АН СССР.
- Скрябин К. И., Соболев А. А. 1964. Основы нематодологии, т. 12. «Физалоптероидеи». М., Изд-во АН СССР.

- Скрябин К. И., Соболев А. А., Ивашкин В. М. 1965. Основы нематодологии, т. 14. «Спирураты, Акуароидеи». М., Изд-во АН СССР.
- Скрябин К. И., Соболев А. А., Ивашкин В. М. 1967. Основы нематодологии. т. 16. «Телязиоидеи». М., Изд-во АН СССР.
- Скрябина Е. С. 1966. Гельминтофауна сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt рек Енисея и Лены.— Труды ГЕЛАН, т. 17. «Гельминты животных северных районов СССР».
- Скрябина Е. С. 1968а. Гельминтофауна осетровых рыб Темрюкского залива Азовского моря. Сборник работ по гельминтофауне рыб и птиц. М., ВИНТИ.
- Скрябина Е. С. 1968б. К перестройке надсемейства *Physalopteroidae* Sobolev, 1949 in Skrjabin et al., 1949. Сборник работ, посвящ. 90-летию академика К. И. Скрябина. М., Изд-во АН СССР.
- Скрябина Е. С. 1969а. Экологический анализ гельминтофауны осетровых рыб СССР. Тезисы докл. 7-й Всесоюз. конф. по природным очагам. Алма-Ата.
- Скрябина Е. С. 1969б. Зоогеографический анализ и пути формирования гельминтофауны осетровых рыб.— Изв. АН СССР, серия биол., № 3.
- Скрябина Е. С. 1969в. *Cyclozone acipenserina* Dogel, 1932 и его положение в системе нематод, ч. 1. Материалы ВОГ. М.
- Скрябина Е. С. 1969г. Гельминтофауна осетровых рыб (*Acipenseridae* Bonaparte, 1831). Автореф. канд. дисс. М.
- Скрябина Е. С. 1970. К гельминтофауне большого амударьинского лопатоноса (*Pseudoscaphirhynchus kaufmanni* Bodanow).— Труды ГЕЛАН, т. 21.
- Скрябина Е. С. 1973. Трематоды рыб среднего течения реки Колымы.— Труды ГЕЛАН, т. 23.
- Смирнова К. В. 1954. Паразитофауна рыб Дона и Цимлянского водохранилища.— Изв. ВНИОРХ, т. 34.
- Смирнова К. В., Мищенко Л. П. 1966. К изучению паразитофауны осетровых реки Урал. Сборник Казахск. научно-исслед. ин-та рыбного хозяйства. Алма-Ата.
- Соболев А. А. 1949. Спирураты. В кн. «Определитель паразитических нематод», т. 1. М., Изд-во АН СССР.
- Соболев А. А. 1952. Филогенетические отношения и система камалланат.— Труды ГЕЛАН, т. 6.
- Соболев А. А. 1958. Географическое распространение и филогенетические отношения физалоптерид. Тезисы докл. научн. конф. ВОГ 8—12 декабря. М.
- Соколов Л. И. 1965. О росте сибирского осетра *Acipenser baeri*. р. Лены.— Вестн. МГУ, серия 6, биол., № 1.
- Соколов Л. И. 1966. Питание сибирского осетра *Acipenser baeri*. р. Лены.— Вопр. ихтиол., т. 6, вып. 3(40).
- Соколова Н. Ю. 1952. Питание осетровых рыб в Северном Каспии после вселения *Nereis issii*. Материалы к познанию фауны и флоры, т. 33(48). Изд. МОИП, отд. зоологии.
- Соколовская И. Л. 1962. Класс скребни. В кн. «Определитель паразитов пресноводных рыб СССР». М., Изд-во АН СССР.
- Солдатов В. Р. 1915. Исследование осетровых Амура.— Материалы к познанию русского рыбоводства, т. 3, вып. 12.
- Солонченко А. М. 1972. К изучению зараженности некоторых промысловых рыб Азовского моря.— Труды 7-й научн. конф. паразитологов УССР, ч. 2. «Проблемы паразитологии». Киев.
- Спаский А. А., Ракова В. М. 1958. К фауне нематод рыб Тихого океана. Работы экспедиций ГЕЛАН СССР (1945—1957). М.
- Стрелков Ю. А. 1971. Дигенетические сосальщики рыб бассейна Амура. Паразитол. сборник ЗИН, т. 25. М., «Наука».
- Стрелков Ю. А., Шульман С. С. 1971. Эколого-фаунистический анализ паразитов рыб Амура. Паразитол. сборник ЗИН, т. 25. М., «Наука».
- Судариков В. Е. 1952. Некоторые итоги изучения гельминтофауны позвоночных Горьковской области (по материалам 63 и 79-й СГЭ).— Труды ГЕЛАН, т. 6.
- Судариков В. Е. 1960. Отряд *Strigeidida* (La Rue, 1926) Sudarikov, 1955, ч. II. Надсемейство *Diplostomatoidea* Nicoll, 1937. В кн.: К. И. Скрябин. «Трематоды животных и человека», т. 17. М., Изд-во АН СССР.
- Судариков В. Е. 1961. Отряд *Strigeidida* (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959, ч. IV. Подотряд *Cyathocotylata* Sudarikov, 1959. В кн.: К. И. Скрябин. «Трематоды животных и человека», т. 19. М., Изд-во АН СССР.
- Судариков В. Е., Курочкин Ю. В. 1964. Обнаружение личинок цестоды осетровых — *Bothrimonus fallax* Lühе, 1900 — в амфиподах Каспийского моря. Сборник паразитарных работ.— Труды Астраханск. заповедника, вып. 9.
- Тарвердиева М. И. 1965. Роль акклиматизированных организмов в питании осетра и севрюги Каспийского моря в 1962 г. В сб. «Изменение биологического комплекса Каспийского моря за последнее десятилетие». М., «Наука».
- Тимова С. Д. 1946. Паразиты рыб бассейна р. Томи.— Труды Томск. гос. ун-та, т. 97.
- Тимова С. Д. 1965. Паразиты рыб Западной Сибири. Томск.
- Тимова С. Д., Скрипченко Э. Г. 1960. Паразитофауна рыб верхней Оби в связи с гидростроительством.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 3.
- Тимова С. Д., Скрипченко Э. Г. 1963. Паразитофауна рыб Новосибирского водохра-

- нилища на 5-м году его существования. Материалы к VIII пленуму Зап.-Сиб. отд. Ихтиол. комиссии, Новосибирск.
- Трофименко В. Я. Перестройка системы сем. *Rhabdochoniidae* Skrjabin, 1946 на основе анализа его филогении. Сборник работ по гельминтам рыб и птиц. М., ВИНТИИ.
- Трофименко В. Я. 1969. Гельминтофауна рыб пресных вод Азиатской Субарктики (эколого-географическая характеристика и история формирования). Автореф. канд. дисс. М.
- Турдаков Ф. А. 1946. Ихтиофауна среднеазиатских нагорий и вопрос о происхождении ихтиофауны Средней Азии.— Зоол. журн., т. 25, вып. 6.
- Филиппченко А. А. 1937. Экологическая концепция паразитизма и самостоятельность паразитологии как науки.— Уч. зап. ЛГУ, 13, серия биол. наук, 3(4).
- Финогенова С. П. 1967. Новые виды нематод (*Nematoda*) из амурских рыб.— Труды ЗИН, т. 43.
- Финогенова С. П. 1971. Круглые черви рыб бассейна Амура. Паразитол. сб. ЗИН, т. 25.
- Французов Н. И. 1958. Материалы к биологии стерляди Цимлянского водохранилища.— Изв. ВНИОРХ, т. 45.
- Фреze В. И. 1965. Основы цестодологии. Протеоцефалы—ленточные гельминты рыб, амфибий, рептилий, т. 5. М., «Наука».
- Холодковский Н. А. 1918. *Notes helminthologiques* (3—4).— Изв. Росс. АН, т. 12, вып. 8.
- Хозлова М. В. 1955. Стерлядь (*A. ruthenus ruthenus natio marsiglii Brandt*) р. Енисей.— Вopr. ихтиологии, вып. 4.
- Чернышенко А. С. 1955. Материалы по паразитофауне рыб Одесского залива.— Труды Одесск. ун-та, т. 145, вып. 7.
- Чернышенко А. С. 1960. Паразитофауна рыб Днестровского лимана.— Науч. ежегод. биол. ф-та Одесск. ун-та, вып. 2.
- Чулкова В. Н. 1939. Паразитофауна рыб окрестностей г. Батуми.— Уч. зап. ЛГУ, вып. 2, № 43. Сборник работ по паразитологии.
- Шигин А. А. 1965. Некоторые итоги изучения систематики метацеркариев рода *Diplostomum* — возбудителей диплостоматозов пресноводных рыб СССР. Материалы к научн. конф. Всесоюзн. о-ва гельминтологов, ч. 1. М.
- Шмидт П. Ю. 1936. Миграции рыб. М.— Л., Биомедгиз.
- Шульман С. С. 1954а. Обзор фауны паразитов осетровых рыб СССР.— Труды Ленингр. о-ва естествоисп., вып. 72.
- Шульман С. С. 1954б. О специфичности паразитов рыб.— Зоол. журн., т. 33, вып. 1.
- Шульман С. С. 1958а. Зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб Советского Союза. В сб. «Основные проблемы паразитологии рыб», Л., Изд-во ЛГУ.
- Шульман С. С. 1958б. Специфичность паразитов рыб. В сб. «Основные проблемы паразитологии рыб», Л., Изд-во ЛГУ.
- Шульман С. С. 1961. Значение данных по паразитологии рыб для смежных дисциплин.— Труды пробл. и тематическ. совещ. ЗИН, вып. 4.
- Шульц Р. С., Давтян Э. А. 1954. О формах хозяйинно-паразитных отношений в гельминтологии.— Зоол. журн., т. 33, № 6.
- Шульц Р. С., Давтян Э. А. 1955. Проблема хозяйинно-паразитной специфичности.— Труды Ин-та вет. Казанск. фил. ВАСХНИЛ, т. 7.
- Шумило Р. П. 1958а. К вопросу о паразитофауне рыб низовьев р. Днестра.— Изв. Молдавск. фил. АН СССР, № 8(53), Кишинев.
- Шумило Р. П. 1958б. До питання про зоогеографію іхтіопаразитів пониззя річки Дністер.— Праці Одес. держ. унів., рік 44, т. 148, вип. 3.
- Шумило Р. П., Кулаковская О. П. 1963. Ихтиопаразитофауна реки Днестра. В сб. «Паразиты животных Молдавии и вопросы краевой паразитологии». Кишинев.
- Щипачев В. Г. 1914. Внутренние паразиты рыб Томского края.— Труды о-ва естествоисп. и врачей при Имп. Томском ун-те за 1913 г. Томск.
- Яблонская Е. А. 1960. Кормовая база рыб Аральского моря и ее использование.— Труды ВНИРО, т. 43.
- Яблонская Е. А. 1964. Кормовая база осетровых южных морей.— Труды ВПИРО, т. 54. Сб. 2. «Осетровые южных морей Советского Союза».
- Яницкий К. С. 1928. Цикл развития паразита стерляди *Amphilinea foliacea* по наблюдениям и экспериментам.— Работы Волжск. биол. ст., т. 10, № 3.
- Яницкий К. С., Рашин К. 1928. О развитии *Cystoopsis acipenseris* Wagn. в промежуточном хозяине.— Работы Волжск. биол. ст., т. 10, № 5.
- Abildgaard P. C. 1794. Beskrivelse afen nye igle: paa giellerne af Storen.— Skr. naturhist. selskal. Copenhagen.
- Ali S. M. 1960. On two new species of procamallanus Baylis, 1923 from India with a key to the species.— J. Helminthol., v. 34, N 1—2.
- Antoniu-Murgoci A. 1942. Contribution à l'étude des Acipenserides de roumaine. Ann. Sic. Univ. Jassy, v. 28, f. 2.
- Baer C. E. von 1826. Beiträge zur Kenntnis der neideren Tiere. IV: *Nitzschia elegans*. Nova.— Acta Acad. Nat. Curios., Bd. 13.
- Bangham R. V. 1955. Studies on fish parasites on Lake Huron and Mantoulin Island.— Amer. Midland Naturalist, N 53.
- Bangham R. V., Hunter G. W. 1939. Studies on fish parasites of Lake Erie. Distribution studies.— Zoologica, v. 24 (4).

- Bangham R. V., Venard C. E. 1942. Studies on the parasites of Reelfoot Lake fishes. 4. Distribution studies and check list of parasites.— J. Tennessee Acad. Sci., N 17.
- Becker C. D. 1970. Marine trematode *Tubulovesicula lindbergi* (Digenea: Hemituridae) from resident white sturgeon in the Columbia River.— J. Fish. Res. Board Canada, v. 27, N 7.
- Becker C. D. 1971. *Cestrahelminx rivularis* sp. n. (Digenea: Deropristidae) from White Sturgeon, *Acipenser transmontanus*, in the Columbia River, Washington.— Proc. Helminthol. Soc. Wash., v. 38, N 1.
- Behning A. 1914. Über die Parasiten des Sterlets.— Oesterr. Fischerei-Ztg., Jahrg. XI, N 2, Wien.
- Beneden P. J. van. 1871. Les poissons des côtes de Belgique, Leurs parasites in leurs comenseaux.— Mem. Acad. roy. Sc. Belg., v. 38.
- Brinkmann A. 1952. Fish Trematodes from Norwegian Waters.— Univ. Bergen Arbok (1952). Naturvid., Rek 1.
- Burt M. D. B., Sandeman J. M. 1969. Biology of *Bothrimonus* (= *Diplocotyle*) (*Pseudophyllidea: Cestoda*), pt. 1. History, description, synonymy and systematics.— J. Fish. Res. Board Canada, v. 26, N 4.
- Cable R. M. 1950. An «acanthocolpid» Trematode from the sturgeon of the Wabash River.— J. Parasitol., v. 36, N 6, Sect. 2.
- Cable R. M. 1952. On the systematic position of the genus *Deropristis*, of *Dihemistephanus sturionis* Little, 1930, and of a new digenetic Trematide from a sturgeon.— Parasitology, v. 42, N 1—2.
- Cable R. M. 1955. Taxonomy of some Digenetic Trematodes from sturgeons.— J. Parasitol., v. 41, N 4.
- Campana-Rouget Y. 1955. Sur deux nouveaux de Spirurides de poissons Discussion systematique des voisins.— Ann. parasitol. humaine et compar., t. 30, N 4.
- Canković M. 1964. Parasitofauna of fishes in Bosnia and Herzegovina.— Veterinaria, v. 13, N 3.
- Canković M., Kiškarolj M., Ramadanović M. 1968. Helminthofauna riba jegnod dijela srednjeg toka rijeke Save. 1. Digeni trematodi i cestodi.— Veterinaria, t. 17, N 1.
- Chabaud A. G. 1955. Essai d'interprétation phylétique des cycles évolutifs chez les nematodiques parasites de vertébrés. Conclusions taxonomiques.— Ann. parasitol., Bd. 31, N 1—2.
- Chabaud A. G., Petter A. Y. 1959. Essai de classification des Nematodes *Acuariidae*.— Ann. parasitol., v. 34, N 3.
- Chitwood B. G. 1934. Two new nematodes.— Smithsonian Misc Collect., v. 91, N 2—4.
- Chitwood B. G., Wehr E. E. 1934. The value of cephalic structures as characters in nematode classification, with special reference to the superfamily *Spiruroidea*.— Z. Parasitol., Bd. 7, N 3.
- Chitwood M. B., McIntosh A. 1950. An American host record for the Russian Sturgeon Nematode, *Cystoopsis acipenseri* Wagner, 1868.— J. Parasitol., v. 36, N 6.
- Cholodkovsky N. A. 1914. Cestodes nouveaux ou peu connus. Troisième série.— Ann. Mus. zool. Acad. sci., Petrograd, v. 19.
- Cobbold T. S. 1858. Observations on Entozoa with notices of several new species including an account of two experiments in regard to the breeding of *Taenia serrata* and *Taenia cucumrina*.— Trans. Linnean. Soc. London, v. 22, P. 3.
- Cobbold T. S. 1864. Entozoa: An introduction to the study of helminthology with reference more particularly to the internal parasites of man. London.
- Cohn L. 1904. Zur Anatomie der *Amphilina foliacea* (Rud.).— Z. wiss. Zool., Bd. 76.
- Cooper A. R. 1915. Trematodes from marine and freshwater fishes, including the species of ectoparasitic turbellarian.— Trans. Roy. Soc. Canada, Sect. IV, III s., v. 9.
- Creplin F. C. H. 1829. Novae observationes de entozois. Berolini.
- Diesing K. M. 1850, 1851. Systema helminthum, v. 1—2. Vienna.
- Dogiel V. A. 1932. Eine neue in Acipenseriden parasitierende Nematodengattung aus der Familie *Acuariidae*.— Zool. Anz., Bd. 99, H. 9/10.
- Dujardin F. 1845. Histoire naturelle des helminthes ou vers intestinaux. Paris.
- Dumitriu M. 1937. Cercetari de paraziti la pestii din apele romănesti.— Rev. zootehnica, N 6—7.
- Duvernoy G. L. 1842. Note sur un nouveau genre de ver intestinal de la famille des Tenoides, le Bothrionome de l'Esurgeon (*Bothrimonus sturionis*).— Ann. sci. natur. Zool., N 2, Ser. 18.
- Edelenyi B. 1967. Data to the Knowledge of Piscicolous Parasites in the River Tisza.— Opusc. Zool. Budapest, v. 6, N 2.
- Faust E. C. 1918. Studies on American *Stephanophialinae*.— Trans. Amer. Microscop. Soc., v. 37, N 3.
- Goto S., Ishii N. 1936. On a new cestode species *Amphilina japonica*.— Japan. J. Exper. Med., v. 14.
- Grimm O. A. 1871. Zur Anatomie der Binnenwürmer. (Vorläufige Mitteilung).— Z. wiss. Zool., Bd. 21.
- Grimm O. A. 1875. Nachtrag zur Artikel des Herrn Salensky «Über den Bau und Entwicklung der *Amphilina*».— Z. Wiss. Zool., Bd. 25.

- Hein W. 1904. Beiträge zur Kenntnis von *Amphilina foliacea*.— Z. Wiss. Zool., Bd. 89.
- Hofmann L. G. 1967. Parasites of North American freshwater fishes. Berkeley and Los Angeles, Univ. of California Press.
- Hopkins S. H. 1931. Studies on *Crepidostomum* II. The *Crepidostomum laureatum* of A. R. Cooper.— J. Parasitol., v. 18, N 2.
- Hopkins S. H. 1933. The morphology, life histories and relationships of the papillose *Allocreadiidae* (Trematodes) (Preliminary report).— Zool. Anz., v. 103, N 3—4.
- Hopkins S. H. 1934. The papillose *Allocreadiidae*.— Ill Biol. Monogr., v. 13, N 2.
- Janicky C. von. 1908. Ueber den Bau von *Amphilina liguloidea* Diesing.— Z. wiss. Zool., Bd. 89.
- Janicki C. von. 1928a. Die Lebensgeschichte von *Amphilina foliacea* G. Wagen, Parasiten des Wolga-Sterlets, nach Beobachtungen und Experimenten.— Arb. Biol. Wolga-station, Bd. 10.
- Janicki C. von. 1928b. Ueber die Lebensgeschichte von *Amphilina foliacea* dem Parasiten des Wolga-Sterlets, nach Beobachtungen und Experimenten.— Naturwissenschaften, Bd. 16 (44).
- Janicki C. von. 1930. Ueber die jüngsten Zustände von *Amphilina foliacea* in der Fischleibeshöhle, sowie Generelles zur Auffassung des Genus *Amphilina* Wagener.— Zool. Anz., Bd. 90.
- Janicki C., Rašin K. 1928. Die experimentelle Bestimmung des Zwischenwirtes von *Cystoopsis acipenserides* Wolga-Sterlets.— Naturwissenschaften, Bd. 16, H. 44.
- Janicki C., Rašin K. 1930. Bemerkungen über *Cystoopsis acipenseri* des Wolga-Sterlets, sowie über die Entwicklung dieses Nematoden im Zwischenwirt.— Z. wiss. Zool., Bd. 136.
- Janiszewska J. 1955. *Rhabdochonoides barbi* g. n., sp. n., subfamily *Rhabdochonidinae* subf. n. (fam. *Rhabdochonidae* Skrjabin), an intestinal parasite in cyprinid fish.— Acta parasitol. polon., t. 3, N 6—12.
- Janković D. 1958. Ekologija dunavska kečige (*Acipenser ruthenus* L.). Beograd.
- Khera S. D. 1955. On some species of *Procamallanus* Baylis, 1923 from India.— An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Mexico, Bd. 8, N 3—4.
- Kostylew N. N. 1924. Le genre *Leptorhynchoides*, nouveau genre d'acanthocephale parasite des poissons.— Ann. parasitol. humaine et compar., t. 2, N 3.
- Kostylew N. N. 1926. Zur Kenntnis der Acanthocephalen der Fische des Schwarzen Meeres.— Zool. Anz., Bd. 67, H. 7—8.
- La Rue G. R. 1911. A revision of the cestode family *Proteocephalidae*.— Zool. Anz., 38.
- Leuckart F. S. 1935. Frorieps Notizen. Vortrag in Versammlung deutsche Naturforschung und Aertze in Bonn 1835, Bd. 46.
- Leuckart F. S. 1842. Zoologische Bruchstücke, 3.— Helminthologische Beiträge.— Fieb. Bd. 3, N 5.
- Li H. C. 1935. The taxonomy and early development of *Procamallanus fulvidraconis* nov. sp.— J. Parasitol., v. 21, N 2.
- Linstow O. von. 1878, 1889. Compendium der Helminthologie, Bd. 22. Hannover.
- Linstow O. von. 1899. Nematoden aus der Berliner zoologischen Sammlung.— Mitt. Zool. Sammlung Mus Naturgesch. Berlin, Bd. 1, N 2.
- Linstow O. von. 1901. Entozoa des zoologischen Museums der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg.— Bull. Acad. Sci. St. Petersburg, Bd. 4, N 3.
- Linstow O. von. 1904a. Über zwei neue Entozoa aus *Acipenseriden*.— Ежег. Зоол. музея AH № 1, 2.
- Linstow O. von. 1904b. Beobachtungen an Nematoden und Cestoden.— Arch. Naturgesch., Bd. 70, N 1.
- Linstow O. von. 1909. Parasitische Nematoden. Die Süßwasserfauna Deutschlands, J. 15. Jena.
- Linstow O. von. 1914. *Trichosoma tuberculatum* n. sp.— Cbl. Bakteriöl., Parasitol. und Infektionskrankh., Bd. 73, N 6.
- Linton E. 1898. Notes on Trematode parasites of fishes.— Proc. U. S. Nat. Mus., v. 20.
- Linton E. 1901. Parasites of fishes of the Wood Hole region.— Bull. U. S. Fish Commis. for. 1899, v. 19.
- Linton E. 1940. Trematodes from fishes mainly from the Woods Hole region, Massachusetts.— Proc. U. S. Nat. Mus. Washington, Bd. 88.
- Little P. A. 1929. The trematode parasites of Irish marine fishes.— Parasitology, v. 21.
- Little P. A. 1930. A new trematode parasite of *Acipenser sturio* L., (royal sturgeon) with a description of the genus *Dihemistephanus* L.— Parasitology, v. 22, N 4.
- Looss A. 1901. Über die Fasciolidengenera *Stephanochasmus*, *Acanthochasmus* und einige andere.— Cbl. Bakteriöl., v. 29, N 1.
- Looss A. 1902. Trematodes aus Seeschildkröten.— Zool. Jahrb., Abt. III, Bd. 7.
- Looss A. 1907. Sur Kenntnis der Distomenfamilie *Hemiuridae*.— Zool. Anz., Bd. 34, N 19—20.
- Lühe M. 1900. Ueber *Bothrimonus* Duvernoy und verwandte *Bothriocephaliden*.— Zool. Anz., Bd. 23.
- Lühe M. 1901. Ueber *Hemiuriden*.— Zool. Anz., Bd. 24.
- Lühe M. 1909. Parasitische Plattwürmer I. Trematoden. In: Brauer. Süßwasserfauna Deutschlands, H 17. Jena.

- Lühe M. 1910. Parasitische Plattwürmes. 2. Cestoden. In A. Brauer. Süsswasserfauna Deutschlands, H. 18. Jena.
- Lühe M. 1911. Acanthocephalen. In: Brauer. Süsswasserfauna Deutschlands, H. 16.
- del Lupo M. 1898. Sopra una nuova specie di *Ichthyonema*.— Atti R. Accad. Sc. Torino, Bd. 33, N 14.
- MacCallum G. A. 1921. Studies in helminthology.— Zoopathologica, N. Y., Bd. 1.
- Magnin E. 1959. Repartition actuelle des Acipenserides.— Rev. trav. Inst. peches. Marit., v. 23, N 3.
- Meggitt F. J. 1927. Remarks on the cestode families *Monticelliidae* and *Ichthyotaeniidea*.— Ann. Trop. Med. and Parasitol., v. 21.
- Meyer A. 1933. Acanthocephala. Broun's Kallsen und Ordnung des Tierreichs, Bd. 4. Abt. 1—2. Buch 2.
- Mokhayer B. 1973. La liste des parasites des Esturgeons Iraniens.— J. Vet. Fac. Univ. Tehran, t. 29, N 1.
- Molin R. P. 1858. Prospectus helminthum, quae in parte secunda prodromi faunae helminthologicae venetae continentur.— Sitzungsber. Acad. Wiss. Wien. Math.—Naturwiss. Kl., Bd. 30, N 26.
- Molnar K. 1969. Beiträge zur Kenntnis der Fischparasitenfauna Ungarns. IV. Trematoda.— Parasitol. Hung., Bd. 2.
- Monticelli F. S. 1892. Sul genere *Bothrimonus* Duv. e proposte per una classificazione dei Cestodi. — Monit. H. A. Zool. Ital., 3.
- Monticelli F. S. 1908. Il genere «*Nitschia*» von Baer.— Annuario Museo Zool. Napoli, v. 2, N 3.
- Nicoll W. 1909. Studies on the structure and classification of the digenetic trematodes.— Quart. J. Microscop. Soc., v. 53, N 3.
- Noble R. 1960. Fishes and their parasite — mix as objects for ecological studies.— Ecology, v. 43, N 3.
- Nybelin O. 1922. Anatomisch-systematische Studien über *Pseudophylliden*.— Göteborgs Kgl. vetenskaps. Acad. Handl., v. 26.
- Odhner T. 1902. Mitteilung zur Kenntniss der Distomen. Zur Kenntnis der Harnblasedistomen der Fische.— Cbl. Bacteriol. and Infektionskrankh. J. Abt. Orig., Bd. 31.
- Odhner T. 1905. Die Trematoden des arktischen Gebietes.— Fauna Arctica, Bd. 4. Jena.
- Odhner T. 1910. Nordostafrikanische Trematoden, Fascioliden. Results. Swedish Zool. Expedis. 1901. Stockholm.
- Odhner T. 1911. Nordafricanische Trematoden grössenteils von Weissen Nil.— Results of Swedish Zool. Expedition to Egypt and White Nile 1901. Uppsala.
- Odhner T. 1912. Zum natürlichen System der digenen Trematoden V.— Zool. Anz., v. 41, N 2.
- Pearse A. S. 1924. The parasites of lake fishes.—Trans. Wisconsin Acad. Sci., Arts and Letters, Bd. 21.
- Pearse A. S. 1933. Parasites of Siamese fishes and crustaceans.— J. Siam. Soc. Natur. Hist., Suppl. Bd. 9, N 2.
- Pearse A. S. 1936. Parasites from Yucatan.— Publ. Carnegie Inst. Wash., N 457.
- Peters L. E. 1961. The genus *Skrjabinopsolus* (Trematoda: Digenea) with reference to the allocreadioid problem.— Amer. Midland Naturalist, v. 65.
- Pickel M., Jones W. 1967. Chromosomes of a monogenetic trematode, *Dichybothrium hamulatum* (Simer, 1929) Price, 1942.— Trans. Amer. Microscop. Soc., v. 86, N 2.
- Pintner F. 1903. Studien über Tetrarhynchen nebst Beobachtungen an anderen Bandwürmern. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Math.-Naturwiss. Kl. Bd. 1, N 19.
- Pintner T. 1906. Über *Amphilina*.— Verh. Ges. Dtsch. Naturforsch. und Ärzte, 77 Versammlung., 1905, N 2.
- Poche F. 1921. Zur Kenntnis der *Amphilinidea*.— Zool. Anz., Bd. 54, N 11, 13.
- Poche F. 1925a. Zur Kenntnis von *Amphilina foliaceae*.— Z. wiss. Zool., Bd. 125.
- Poche F. 1925b. Das System der Platyodaria. *Allocreadiidae*.— Arch. Naturgesch., Abt. A, Bd. 2.
- Pratt H. S. 1902. Synopsis of North American invertebrates XII. The Trematodes. Part II. The *Aspidocotylea* and the *Metacotylea* or digenetic forms.— Amer. Naturalist, v. 36.
- Price E. W. 1936. North American monogenetic Trematodes.— Bull. George Washington Univ. (Summaries of Doct. Theses 1934—1936).
- Price E. W. 1938. North American monogenetic trematodes. The family *Capsalidae* (*Capsaloidea*).— J. Wash. Acad. Sci., v. 7, N 2.
- Price E. W. 1939. North American monogenetic trematodes. Family *Capsalidae*.— J. Wash. Acad. Sci., v. 7, N 29.
- Price E. W. 1942. North American monogenetic trematodes. V. The family *Hexabothriidae* n.n. (*Polystomatoidea*).— Proc. Helminthol. Soc. Wash., Bd. 9, N 2.
- Radulescu I. 1948. Contributii la cunoasterea parazitilor pestilor din Romania. Bucuresti.
- Radulescu I. 1934. Contributii la cunoasterea parazitilor cęgi (*Acipenser ruthenus*) din Dunare.— Bull. Inst. certari piscic. t. 12, N 3.
- Rašin K. 1930. Dve poznámky o *Cystoopsis scipenser*. N. Wagner. Biol. spisy, Brno, v. 9, Art. 6.

- Rašin K. 1931. Beiträge zur postembryonalen Entwicklung der *Amphilina foliacea* (Rud.), nebst einer Bemerkung über die Laboratoriumskultur von *Gammarus pulex* (L.).— Z. wiss. Zool., Bd. 138, N 4.
- Rašin K. 1949. Postembryonalni vivoj vrtejsje *Leptorhynchoides plagicephalus* (Westrumb, 1821).— Vestn. Cescosl. Zool., Bd. 13.
- Ratz I. von. 1897. Die Parasiten der Fische des Balaton. Resultate der wiss. Erforschung. des Balaton. Bd. 2, Teil I, Sect. 8. Berlin.
- Riser N. W. 1948. *Amphilina bipunctata* n. sp. a. North American Cestodarian.— J. Parasitol., v. 34, N 6.
- Rudolphi C. A. 1809. Entozoorum sive vermium intestinalium historia naturalis, v. 2 part 1. Amstelaedami.
- Rudolphi C. A. 1819. Entozoorum sinipsis cui accedunt mantissa duplex et indices locupletissimi. Berolini.
- Rukavina J., Deliž S. 1965. Endohelminthi salmonoidnih i nekin drugin riba u Bosni i Hercegovini.— Veterinaria (Jugosl.), t. 14, N 3.
- Salensky W. 1874. Ueber den Bau und die Entwicklungsgeschichte der *Amphilina* (Monostomum foliaceum Rud.). Z. wiss. Zool., Bd. 24.
- Simer P. H. 1929. Fish trematodes from the Lower Talabatschie River.— Amer. Midland, Naturalist, Bd. 11, N 12.
- Skorikow A. 1903. Bericht über die Tätigkeit d. biologischen Wolga-Station in Saratow während des Jahres 1902.— Jahrb. Biol. Wolga-Station, H. Z.
- Skwortzoff A. A. 1928. Über die Helminthenfauna des Wolgasterlets.— Zool. Jahrb., Bd. 54, N 5—6.
- Sprehn C. 1933. Trematodes. In: Die Tierwelt der Nord und Ostsee.
- Sprehn C. 1963. Die Tierwelt Mitteleuropas. Leif. 3. b. *Trematoda* und *Cestodea*, Lief. 5. b. *Nematodes*, parasitische Verlag von Quelle Meyer in Leipzig, Bd. 1. Urtiere — Heftiere — Wurmer.
- Stafford J. 1904. Trematodes from Canadian fishes.— Zool. Anz., Bd. 27, H. 16—17.
- Stossich M. 1885. Brani di elmintologia tergestina.— Boll. Soc. Adriatica di Scienz. Natur. in Trieste, v. 9.
- Stossich M. 1890. Brani di elmintologia tergestina.— Boll. Soc. Adriatica di Scienz. Natur. in Trieste, v. 12.
- Törnquist N. 1931. Die Nematodenfamilien *Cucullanidae* und *Camallanidae*. Göteborgs, Kgl. vet. vitterhets. samhäl. Handl. Ser. B, Bd. 2.
- Vladykov V. D. 1963. Order *Acipenseroidi*. Memoir Scars Foundation for Morino.— Res. Contris. Dept. Pecheries Quebec, N 53.
- Volz W. 1899. Fauna de la Roumanie, Helminthes trouvés par M. Jaquet et déterminés par M. Walter Volz.— Bul. Soc. Sci., An. 8, N 3. Bucharest.
- Wagener G. R. 1858. Enthelminthica. V. Über *Amphilina foliacea* mihi (*M. foliaceum* Rud.), *Gyrocotyle* Diesing und *Amphiptyches* Gr. W.— Arch. Naturg., Bd. 24.
- Ward H. B. 1918. Parasitic flatworms, in Ward and Whipple: freshwater, biology. New York.
- Ward H. B. 1938. On the genus *Deropristis* and the *Acanthocolpidae* (*Trematoda*).— Livre Jubil. Prof. Travassos. Rio de Janeiro.
- Ward H. B., Magath T. B. 1917. Notes on some nematodes from freshwater fishes.— J. Parasitol., v. 3, N 2.
- Wardle R. A., McLeod J. A. 1952. The zoology of tapeworms. Minneapolis.
- Wedl C. 1855. Helminthologische Notizen.— Sitzungsber. Akad. Wiss., Wien, Math.-Naturwiss., Klasse, Abt. I.
- Wedl C. 1857. Anatomische Beobachtungen über Trematoden.— Sitzungsber. Akad. wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl., Abt. 26.
- Westrumb A. H. L. 1821. Die Helminthibus acanthocephalis. Comment. hist. anatom. adnexo recensu animalium, in museo Windobonensi Circa Helminthes dissectorum et Singularum harum in illis repertarum.— Cum. tabb. aen. 3, S. 85, Fol. Hannoverae, Helving.
- Wisniewski L. W. 1933. *Cyathocephalus truncatus* Pallas. 1. Die postembryonale Entwicklung und Biologie. 2. Allgemeine Morphologie.— Bull. Acad. polon. sci. et lettres Classe Sci. math. et natur. Bd. 3.
- Yamaguti S. 1941. Studies on the helminth fauna of Japan Part 33. Nematodes of fishes, II.— Japan, J. Zool., v. 9, N 3.
- Yamaguti S. 1954. Systema helminthum, Part 1. Digenetic trematodes of fishes.— Published by author. Tokyo (1953).
- Yamaguti S. 1958. Systema helminthum, v. 1. The digenetic trematodes of vertebrates. Pt. 1. 2.— Intersci. Publ. Inc. N. Y.— London.
- Yamaguti S. 1959. Systema helminthum, v. 2. The cestodes of vertebrates.— Intersci. Publ. Inc. N. Y.— London.
- Yamaguti S. 1961. Systema helminthum, v. 3. The nematodes of vertebrates, part. 1, 2. Intersci. Publ. Inc. N. Y.— London.
- Ziemiankowski V. 1947. Fauna pestilor din Bucovina.— Analele L. CPR, v. 3.
- Zithan R. 1966. Die Trematoden des Flusses Hron.— Helminthologia, v. 7, N 3.
- Zykoff W. 1912. Wo sollen wir den Zwischenwirt des *Cystoopsis acipenseri* Wag. suchen? — Biol. Zbl., Bd. 22, N 2.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Введение	4
Краткие сведения о систематике и биологии рыб семейства осетровых	5
К истории изучения гельминтов осетровых рыб	6
Систематический обзор гельминтов осетровых рыб	10
Гельминтофауна отдельных видов осетровых рыб	101
Эколого-географический анализ и пути формирования гельминтофауны осетровых рыб	128
Литература	150

Елизавета Сергеевна Скрябина

Гельминты осетровых рыб
(*Acipenseridae* Bonaparte, 1831)

Утверждено к печати

Лабораторией гельминтологии Академии наук СССР

Редактор издательства *В. Х. Марусич*

Художник *Л. С. Эрман*. Художественный редактор *С. А. Литвак*.

Технический редактор *Т. И. Анурова*

Сдано в набор 13/XII 1973 г. Подписано к печати 29/III 1974 г. Формат 70×108¹/₁₆.
Бумага типографская № 1. Усл. печ. л. 14,7. Уч.-изд. л. 15,3. Тираж 1 000.
Т-06514. Тип. зак. 3288. Цена 1 р. 53 к.

Издательство «Наука» 103717 ГСП, К-62, Подсосенский пер., 21
2-я типография Издательства «Наука», 121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10.