ПАРАЗИТОЛОГИЯ, IX, 1, 1975

УДК 576.895.121

О РОЛИ ПОВЫШЕННЫХ ТЕМПЕРАТУР В ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ НЕКОТОРЫХ ЦЕСТОД РЫБ

Л. В. Стражник и О. Н. Давыдов

Институт зоологии АН УССР, Киев

В экспериментальных условиях выявлена приспособленность цестод ботриоцефалус, триенофорус и личинок лигул к определенным интервалам повышенных температур. Она выражается в высокой лабильности углеводного обмена гельминтов и значительной устойчивости их к высоким температурам. Продолжительность жизни цестод при повышенных температурах в первую очередь зависит от наличия питательных веществ, которые являются необходимым условием адаптации гельминтов к температуре.

На основании ряда исследований в природе установлено, что влияние подогретых вод ТЭС по-разному сказывается на интенсивность и экстенсивность заражения рыб паразитами, а также на общие закономерности их жизненных циклов, отличающихся различными требованиями к экологическим условиям (Мариц и Чокырлан, 1968; Иванова и Мусселиус, 1969; Рауцкис, 1971; Стражник, 1973).

Имеется несколько экспериментальных работ по изучению повышенных температур на приживаемость паразитов рыб, находящихся при различных условиях содержания (Kennedy, 1971, 1972; Куперман и Шульман, 1972; Awachie, 1972).

Однако в указанных работах не рассматриваются вопросы устойчивости паразитов рыб и их адаптационные способности к условиям повышенных температур. Между тем знание этих вопросов позволит с большим основанием оценивать и прогнозировать как положительные. так и отрицательные стороны влияния температур на паразитов в условиях «теплового загрязнения» водоемов. Смена температурных условий в водоеме, обилие или недостаток пищи должны отражаться на физиологическом состоянии гельминтов; поэтому можно ожидать, что в этом случае будут происходить изменения в обмене веществ, в частности в накоплении запасных питательных веществ. Вместе с тем поведение и степень приспособления паразитов к повышенным температурам наиболее полно может быть выявлена в экспериментальных условиях, в которых могут быть заданы значительно большие колебания температур, чем в условиях водоемов охладителей.

Задачей наших исследований явилось изучение влияния повышенных температур на углеводный обмен ряда цестод рыб, их поведение и выживаемость.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

В опытах исследовались три вида цестод: взрослые *Bothriocephalus gowkongensis* из кишечника годовиков карпа и *Triaenophorus nodulosus* из кишечника 3—4-летних щук, а также плероцеркоиды *Ligula intestinalis* из полости тела плотвы 2—3-летнего возраста. В части опытов исследовались ткани зараженных и незараженных рыб.

В качестве основных показателей жизнедеятельности цестод служили динамика гликогена и двигательная активность. При изучении интенсивности обмена в зависимости от температуры и двигательной активности был использован температурный коэффициент Вант-Гоффа или Q_{10}. Величина Q_{10}, как известно, показывает, во сколько раз происходит ускорение обмена при увеличении температуры на 10°. Практически Q_{10} может быть расчитан для любого интервала температур, в котором известно несколько значений скорости процесса:

$$\lg Q_{10} = \frac{10^\circ (\lg Q_2 - \lg Q_1)}{(t_2 - t_1)}.$$

Регистрация двигательной активности проводилась по методу Давыдова (1972), а определение гликогена — антроновым методом Пфлюгера в модификации Головацкого (1961). Количество гликогена выражали в мг% на 1 г сырого веса гельминта или рыбы.

Было проведено несколько серий экспериментов. В первой серии определяли количество гликогена в тканях цестод и их хозяев-рыб в различное время года. Во второй серии изучали уровень обмена углеводов в тканях целых цестод, которых инкубировали в растворах нормального Рингера (НР) и НР с глюкозой в концентрации 10^{-3} г/мл при диапазоне температур 5—40°. В третьей серии изучали изменение двигательной активности цестод и его влияние на интенсивность обмена и продолжительность жизни в зависимости от температуры. Для этого фрагменты цестод длиной 3—5 мм помещали в камеру с раствором НР и НР с глюкозой, где осуществлялась регистрация ритмической активности в течение часа, после чего в тканях гельминтов определялось содержание гликогена. В строго контролируемых условиях при разных заданных температурах (0—45°) высчитывалось среднее число сокращений фрагментов в минуту. Расход гликогена вычисляли по разности первоначального уровня гликогена в теле цестод до и непосредственно после двигательной активности. В четвертой серии изучали динамику гликогена в тканях ботриоцефалус, извлеченных из кишечника карпов, после определенного времени их кормления или голодания при различных температурах. Параллельно исследовалось содержание гликогена в печени зараженных и незараженных карпов при тех же условиях опыта. При проведении эксперимента в два аквариума, каждый объемом 150 литров, в один из которых вносили углеводный корм, помещали по 80 годовиков карпа. Контролем были карпы, не получавшие ежедневно пищи. Гранулированный углеводный корм состоял из мучной сметы, жмыха, отрубей, рыбной муки и гороха. Воду в аквариумах меняли каждые два дня, постоянно поддерживалась нужная температура и аэрация. Температуру в опыте (10 и 20°) устанавливали путем постепенного повышения ее в течение четырех дней. Важно отметить, что данная серия проводилась в январе—феврале, когда в природе ботриоцефалусы находятся в стадии полного полового созревания и не покидают кишечник хозяина.

Результаты экспериментов подвергнуты статистической обработке. В таблицах и на рисунках цифры, заключенные в скобках, означают количество взятых проб (n) в каждом опыте при исследовании одной серии экспериментов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Первая серия проведенных опытов показала значительное различие в количестве гликогена в тканях цестод и их хозяев — рыб в определенное время года (табл. 1). Отмечено, что в тканях личинок лигул содержание гликогена значительно выше, чем у остальных видов гельминтов. Уровень эндогенных запасов гликогена в цестодах в 5—15 раз превышает его содержание в тканях зараженных и незараженных рыб. Достоверной разницы в количестве гликогена в исследуемых тканях рыб, незараженных и инвазированных ботриоцефалусами или триенофорусами, не найдено.

Таблица 1

Содержание гликогена в тканях цестод и их хозяев — рыб в апреле—мае

Паразит и его хозяин	Содержание гликогена (в мг%)	
	зараженные ткани	незараженные ткани
Ботриоцефалус взрослая	2300±180 (5)	—
Карп:		
печень	760±140 (5)	890±80 (5)
мышца	65±5 (5)	145±35 (5)
кишечник	60±4 (5)	58±2 (5)
Триенофорус взрослая	1255±71 (4)	—
Щука:		
печень	940±150 (4)	980±142 (4)
мышца	240±35 (4)	280±28 (4)
кишечник	830±210 (4)	810±86 (4)
Лигула:		
личинка	19000±482 (4)	—
Плотва:		
печень	147±38 (4)	528±52 (4)
мышца	52±6 (4)	101±4 (4)
кишечник	197±6 (4)	216±13 (4)

Вместе с тем значительные отличия в содержании гликогена в печени рыб наблюдаются при паразитировании лигул (t=6).

Динамика гликогена у цестод также связана с сезонными изменениями температуры (рис. 1). Установлено, что средние месячные значения концентрации гликогена в гельминтах заметно колеблются.

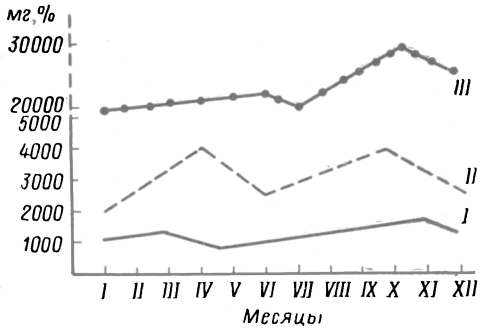

Рис. 1. Сезонные изменения относительного содержания гликогена в тканях цестод рыб.

I — триенофорус; *II* — ботриоцефалус; *III* — лигула.

Общим для всех видов цестод является увеличение запасов гликогена в летне-осенний период и снижение его в зимнее время. Некоторое уменьшение гликогена отмечено у личинок лигул лишь в начале лета. На рис. 1 показано, что максимум накопления гликогена в тканях ботриоцефалус происходит в апреле, после чего наблюдается постепенное его падение к лету. У триенофорус не отмечается столь резкого выраженного максимума содержания гликогена в тканях. Количество гликогена в них незначительно повышается ранней весной, а в середине мая снижается.

Из второй серии экспериментов видно, что в результате повышения температуры среды у цестод, находящихся в растворах НР, происходит значительное уменьшение гликогена (табл. 2). Так, при температуре 30 и 40° скорость расхода гликогена в тканях гельминтов возрастает в 1.5—3 раза по сравнению с контролем — 5°. В то же время уровень расхода гликогена у цестод различный. В интервалах температур 10—20 и 20—30° ускорение обмена у ботриоцефалус передается температурными коэффициентами Q_{10}, равными соответственно 1.65 и 1.83. У триенофорус в тех же периодах температур величины Q_{10} составляли 1.8 и 1.2. Интенсивность обмена резко увеличивается у лигул в диапазоне температур 30—40°, Q_{10} равно 2.6.

Данные табл. 2 также свидетельствуют о том, что пребывание цестод в солевом растворе глюкозы увеличивает их эндогенные запасы гликогена.

Таблица 2

Содержание гликогена в тканях цестод рыб после 24-часовой инкубации в средах с различной температурой

Паразит и его хозяин	Температура	Содержание гликогена (в мг%)		Увеличение гликогена (в %)
		Рингер	Рингер с глюкозой	
Ботриоцефалус взрослая . . .	5	4000+240 (3)	—	—
	10	3600+442 (3)	3450+460 (3)	—
	20	2230+380 (3)	3020+180 (3)	85.4
	30	1200+36 (3)	1240+45 (3)	3.0
Триенофорус взрослая	5	1100+85 (3)	—	—
	10	815+120 (4)	1112+100 (4)	36.4
	20	459+68 (4)	889+72 (4)	93.5
	30	382+47 (4)	749+15 (4)	96.1
Лигула личинка	5	40455+560 (4)	—	—
	10	36840+709 (4)	—	—
	20	30287+440 (4)	32600+620 (4)	2.0
	30	25330+540 (4)	30720+480 (4)	20.0
	40	10270+190 (4)	11200+160 (4)	10.0

Наиболее значительное накопление гликогена у гельминтов обнаруживается при температуре 20 и 30° против его увеличения в условиях 10 и 40°.

Результаты третьей серии экспериментов показали высокую чувствительность цестод к действию заданных температур (рис. 2); причем появление ритмических сокращений фрагментов наблюдается через 5—6 мин. после влияния повышенных температур. В последующие минуты двигательная активность гельминтов постепенно увеличивается до определенной температуры и сохраняется на относительно постоянном уровне довольно длительное время. У триенофорус и ботриоцефалус двигательная активность возрастает особенно быстро в диапазоне 20—30°. Дальнейшее увеличение температуры (32°) вызывало резкое прекращение двигательной активности последних (рис. 2, *а*). Если действие неблагоприятной температуры непродолжительно (не больше 5—8 мин.), то после отмывания гельминтов НР при температуре 20° происходит восстановление прежней частоты сокращения. Аналогичная картина наблюдается с цестодами триенофорус, однако прекращение движений у них происходит при 34° (рис. 2, *б*).

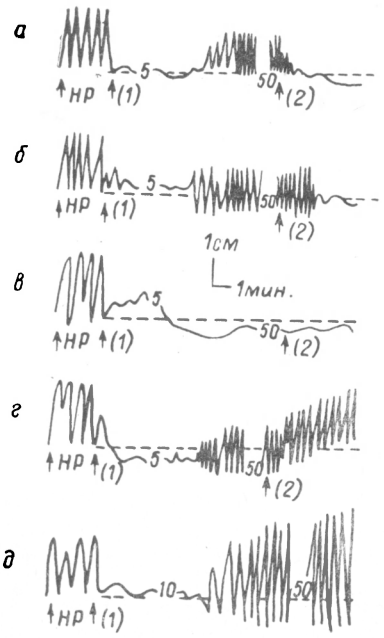

Рис. 2. Влияние повышенной температуры на двигательную активность цестод рыб.

а — угнетение двигательной активности ботриоцефалус при 32° (*2*) после предварительного действия 30° (*1*); *б* — угнетение двигательной активности триенофорус при 34° (*2*) после предварительного действия 32° (*1*); *в* — отсутствие двигательной активности лигулы при 30° (*2*) после предварительного воздействия серотонина 10^{-4} (*1*); *г* — повышение тонуса и амплитуды сокращений на глюкозу 10^{-3} у лигул при 30° (*2*) после предварительного действия 30° (*1*); *д* — снижение тонуса и повышение частоты и амплитуды сокращений у лигул при 40° (*1*). *Стрелки* указывают действие температуры исследуемых растворов, цифры в промежутке — миограмм-время остановки регистрации (в мин.). Исходная температура нормального Рингера (НР) — 20°.

Зависимость интенсивности двигательной активности от температуры выявлена и у личинок лигул. Характерно, что в случае введения серото-

нина в концентрации 10^{-4} г/мл в окружающую среду гельминта действие повышенной температуры на двигательную активность не проявляется (рис. 2, *в*). Увеличение температуры от 20 до 30° вызывает у лигул снижение тонуса и усиление частоты сокращения; после добавления глюкозы в концентрации 10^{-3} г/мл тонус и ритмическая активность гельминта приходят к исходному уровню (рис. 2, *г*). При повышении температуры до 40° наблюдается увеличение частоты и амплитуды сокращений в 2—2.5 раза по сравнению с нормой (рис. 2, *д*). В условиях 45° происходит прекращение двигательной активности лигул.

Нами отмечена четкая разница в содержании гликогена у фрагментов цестод ботриоцефалус от степени их подвижности за один час пребывания в растворе НР и НР с глюкозой при температуре 20°.

Количество гликогена у фрагментов, находящихся без движения в указанных средах, было 6077±620 (3) и 6200±354 (3) соответственно. В то же время при тех же условиях опыта содержание гликогена у фрагментов ботриоцефалус, подвергавшихся регистрации двигательной активности в растворе НР и НР с глюкозой, составляла 1544±125 (3) и 1480±180 (3) соответственно.

Таблица 3

Влияние температуры на продолжительность жизни и число сокращений цестод рыб

Паразит и его хозяин	Температура	Средняя продолжительность жизни (в днях)		Среднее число сокращений (в мин.)		Произведение
		А	10	Б	10	А×Б
Ботриоцефалус взрослая	5	25	—	—		—
	10	22.5	1.6	2.8	1.5	63.0
	20	15		4.2		63.0
	30	8.5	1.8	6.0		51.0
Триенофорус взрослая . .	5	53	—	—	—	—
	10	40	—	3.0	—	120.0
	20	22	1.7	4.8	1.6	105.6
	30	18	1.2	6.0	1.27	108.0
Лигула личинка	5	44	—	—	—	—
	10	41	—	—	—	—
	20	33	1.2	1.2		39.6
	30	27	1.3	1.6	1.3	42.2
	40	11	2.5	4.0	2.2	44.0

В части опытов была предпринята попытка установления взаимосвязи длительности жизни, интенсивности обмена и температуры (табл. 3). Обнаружено, что значения Q_{10}, определенные по изменению частоты сокращения при разной температуре, сходны с соответствующими величинами Q_{10} по длительности жизни. Так, у цестод ботриоцефалус в первом случае в интервале 10—20° Q_{10} равно 1.5, а при 20—30°—1.4, что близко к величинам Q_{10}, приведенные во второй серии, для обмена.

Наблюдаемая зависимость характерна для триенофорус и лигул в заданных интервалах температур. Показано, что продолжительность жизни гельминтов при возрастании температуры уменьшается в той же степени, в какой возрастает у них частота сокращений. Если взять произведение обеих этих величин, они оказываются довольно близкими для большинства температур. Исключение составляют лишь численные отклонения, полученные на ботриоцефалус при температуре 30° и триенофорусах — 10°.

В четвертой серии наблюдения над годовиками карпа, находящихся в аквариумах с повышенной температурой —20°, показали, что в этих условиях в первую очередь погибают рыбы, инвазированные ботриоцефалусами, чем незараженные животные. Одновременно с этим в аквариуме

Таблица 4

Влияние углеводного рациона на содержание гликогена в тканях цестод и рыб, находящихся в аквариумах с различной температурой

Паразит и его хозяин	Рацион	Температура	Продолжительность опыта (в днях)	Содержание гликогена (в мг %)
Ботриоцефалус взрослая	Без корма	1	1	7296±342 (4)
		1	35	6980±442 (5)
		10	20	6886±260 (4)
		20	20	4664±180 (4)
	С кормом	20	20	10535±280 (4)
Печень зараженная	Без корма	10	20	670±64 (5)
		20	20	120±20 (5)
	С кормом	20	10	2057±180 (4)
Печень незараженная	Без корма	10	20	890±64 (5)
		20	20	150±16 (4)
	С кормом	20	10	3675±350 (4)

неоднократно наблюдался выход цестод и их фрагментов из кишечника рыб, не получавших углеводного корма. Как правило, вышедшие гельминты при помещении в НР с глюкозой с температурой 20° нормально созревали и продуцировали жизнеспособные яйца.

В дальнейших опытах установлено, что уровень гликогена в теле ботриоцефалус довольно долго сохраняется и медленно уменьшается при низкой температуре (табл. 4). Показано, что концентрация гликогена в печени зараженных и незараженных рыб при температуре 10° незначительно варьирует (t=2.2). В то же время гликоген печени рыб значительно быстрей расходуется в условиях голодания и повышенной температуры, чем гликоген в тканях ботриоцефалус.

Во всех опытах кормление углеводной пищей приводило к накоплению гликогена в теле ботриоцефалус и печени рыб. Необходимо отметить, что при температуре 20° количество гликогена у этих цестод увеличилось в 2.5 раза после 20 дней кормления хозяина, тогда как запас гликогена в печени рыб возрос в 15—20 раз. Вместе с тем содержание гликогена в печени незараженных рыб выше, чем в зараженных тканях при тех же условиях кормления и температуры (t=4.8).

В части опытов определяли количество гликогена ботриоцефалус, находящихся в растворе НР с глюкозой, после предварительного пребывания их в карпах, получавших и не получавших корма. По окончанию 24-часовой инкубации при температуре 20° в таком растворе гликогена у цестод из питающихся рыб (5) было ниже, чем у контрольных (5). Статистическая обработка показала их достоверность (t=3.4).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Многочисленные исследования свидетельствуют о значительном преобладании гликогена в теле ленточных червей над белками и липидами, имеющих немаловажное значение в жизнедеятельности гельминтов (Марков, 1946; Smyth, 1969; Шульц и Гвоздев, 1972). Авторы отмечают, что гликоген накапливается в тех тканях, в которых происходят активные энергетические процессы (мышечная ткань, воспроизводящая ткань семенников и яичников, зрелые половые клетки).

Нами подтверждено, что гликогена у цестод рыб значительно выше, чем в органах и тканях их хозяев. Обнаруженное различие в количестве гликогена у цестод определяет не только характер жизни гельминтов (Стражник и Давыдов, 1971), но и степень их патогенности, поскольку гликоген — один из основных энергетических источников, необходимый

для нормальной регуляции обменных процессов в организме животных (Каныгина, 1953). Опыты показали, что состояние запасов гликогена в печени зараженных и незараженных рыб взрослыми ботриоцефалусами или триенофорусами почти одинаково, между тем при паразитировании личинок лигул наблюдается резкое снижение гликогена в печени плотвы. Косарева (1961) указывает на нарушение углеводного обмена карповых рыб при заражении их лигулой или диграммой. Одной из причин патологического действия ремнецов, как считает автор, является то, что пищу этих гельминтов в значительной мере составляет глюкоза тела хозяина.

Наблюдаемые изменения в количестве гликогена в тканях ботриоцефалус и триенофорус, извлеченных из кишечника окончательных хозяев — рыб, в различное время года вероятней всего связаны с сезонными физиологическими ритмами гельминтов, в частности, сроками созреваний паразитов и продукцией яиц. Основанием для такого предположения являются наблюдения в природе над особенностями экологии и биологии развития этих цестод и питания их хозяев на протяжении всех сезонов года (Музыковский, 1969; Куперман, 1972; Стрижак, 1972). В то же время к полученным результатам, свидетельствующим о некотором снижении гликогена у лигул, паразитирующих на личиночной фазе в полости тела карповых рыб, в начале лета надо относиться с большой осторожностью, так как весьма трудно было оценить состояние репродуктивной системы в этот период. По исследованиям Дубининой (1966), личинки лигул достигают инвазионной стадии в лещах на втором году развития (14—15 мес.) и только тогда способны, попав в птицу, температура тела которых 41—42°, развиться во взрослую цестоду и продуцировать жизнеспособные яйца. Вместе с тем в экспериментальных условиях при постепенном повышении температуры воды в аквариуме с карасем, зараженным плероцеркоидами *Digramma interrupta*, автору удалось наблюдать нормальное созревание и появление яиц у этих гельминтов.

Наши исследования показали, что динамика гликогена у цестод весьма лабильна. В период весеннего созревания гельминтов количество гликогена в их теле значительно повышается (в 1.5—2 раза), что несомненно связано с интенсивным питанием рыб (Шульман, 1972). Во время выделения яиц у ботриоцефалус и триенофорус может наблюдаться снижение уровня гликогена. Осенью содержание гликогена в теле гельминтов увеличивается по сравнению с летним. Как и у рыб, эндогенные запасы гликогена должны использоваться паразитами наиболее интенсивно в период зимовки, когда поступление пищи в хозяина резко сокращено. Таким образом, исследованные виды цестод в зависимости от температуры среды и их физиологического состояния могут иметь существенно различный уровень обмена углеводов. В то же время углеводное питание имеет для цестод рыб первостепенное значение, так как они при голодании быстро теряют запасы гликогена и погибают, что особенно выражено в опытах in vitro (Марков, 1939, 1958; Давыдов, Куровская и Стражник, 1973).

Показано, что уровень обмена в свою очередь зависит от температуры окружающей среды. Наблюдаемое в опытах различие в интенсивности обмена цестод, по-видимому, связано с видовой адаптацией их к относительно высоким температурам. Окончательными хозяевами для ботриоцефалус и триенофорус — рыбы, холоднокровные животные, тогда как для взрослых лигул — теплокровные.

Наши измерения обмена недостаточно четко отражают единую температурную зависимость, что является следствием изучения обмена в условиях острого опыта при незначительной акклимации гельминтов к высокой температуре. Вместе с тем, находясь в НР с глюкозой, цестоды накапливали гликоген в своих тканях, что, по-видимому, говорит об их способности синтезировать гликоген из глюкозы в условиях повышенной температуры.

Можно считать, что у ботриоцефалус и триенофорус ускорение обмена лучше всего проявляется в интервале 20—30°, тогда как для лигул — 30—40°. В то же время при температурах выше оптимальных наблюдаются

отклонения от этой зависимости, что, возможно, связано с угнетением жизнедеятельности гельминтов, а именно двигательной активности и обменных процессов. Наряду с этим показано изменение двигательной активности цестод при повышенной температуре; причем увеличение темпа движения ботриоцефалус и триенофорус происходит в диапазоне температур 20—30°, а у лигул — 30—40°. Установлена значительная устойчивость гельминтов в неблагоприятной температуре по сравнению с их хозяевами (Привольнев с соавторами, 1965). Салминен и Рейнус (Salminen a. Reinus, 1967), Давыдов (1971а, 1972) также отмечали устойчивость эндопаразитических червей рыб к температуре 40—45°. Влияние повышенной температуры на выживаемость цестод связано с ее мышечным действием (опыты с серотонином), что согласуется с ранними исследованиями (Александрюк, 1965; Давыдов, 1971б).

В наших опытах приспособленность цестод проявляется через постепенные усиления двигательных реакций и возможность восстановления исходной ритмической активности после действия повышенных температур. Однако при адаптации гельминтов к различным температурным условиям наряду с изменением двигательной активности следовало ожидать и сдвиги в интенсивности обмена. В нашем случае усиление двигательной активности под влиянием повышенной температуры сопровождалось значительным расходом эндогенных запасов гликогена цестод. Количество гликогена у фрагментов ботриоцефалус, находящихся в НР без движения, было в 4 раза выше, чем у фрагментов, у которых проводилась регистрация двигательной активности. Между тем добавление глюкозы в НР не вызывало расхода запасов гликогена у подвижных цестод при тех же условиях эксперимента. Можно полагать, что при наличии глюкозы в растворе подвижные цестоды способны использовать ее в качестве энергетического материала, что согласуется с данными Фредхейма и Вера (Friedheim u. Baer, 1933), полученными на личинках *Diphyllobothrium latum*; однако Гинецинская и Добровольский (1963) отрицают возможность использования гельминтами экзогенной глюкозы на основании исследований личинок трематод.

В наших опытах и в работах других авторов (Марков, 1943; Гинецинская и Добровольский, 1963) показано, что усиление двигательной активности и расхода гликогена при действии повышенной температуры в свою очередь сказывается на сроках жизни гельминтов. При возрастании температуры длительность жизни цестод уменьшается и находится в обратной зависимости от интенсивности их обмена. Важно отметить, что сокращение сроков жизни при повышенной температуре наблюдалось в средах без пищевых веществ; в то же время при наличии питательных сред продолжительность жизни гельминтов практически не уменьшается (Марков, 1958; Давыдов, 1970).

По данным Купермана и Шульман (1972), при содержании щук без пищи до 25 дней при температуре 7—9° отхождение цестод триенофорус не происходило, тогда как при 16—18° уже на второй, третий день паразиты активно покидали кишечник. Авторы связывают наблюдаемое явление с непосредственным действием температуры и разделяют точку зрения Кеннеди (Kennedy, 1969) и Владимирова (1971) о том, что повышение температуры усиливает резистентность организма рыб, что способствует освобождению их от ленточных червей. Несколько позднее Кеннеди (Kennedy, 1972) в условиях экспериментального заражения карасей скребнями *Pomphorhynchus laewis* показал, что уменьшение численности гельминтов при повышенной температуре особенно резко проявляется при голодании хозяина. Дубинина (1950) приводит многочисленные примеры дестробиляции или даже отторжения цестод со сколексами в период голодания рыб. Сходную картину наблюдал Рийд и его сотрудники (см. обзор Rybicka, 1965) на курах инвазированных цестодами *Raillietina cesticillus*. Перед дестробиляцией паразиты теряли более 90% своего гликогена, в результате чего у цестоды резко уменьшалась мышечная энергия, сохраняющая цельность стробилы, и она отрывалась.

В наших опытах внесение углеводного корма в аквариум с рыбами, инвазированными ботриоцефалусами, при температуре 20° не вызывало гибели хозяев или выхода из них паразитов. Вместе с тем из кишечника контрольных (голодных) рыб наблюдался выход цестод и их фрагментов при той же температуре. Можно предполагать, что отхождение ботриоцефалус из карпа связано не только с влиянием повышенной температуры, но и с голоданием хозяина и паразита.

Исследования in vitro показали, что в условиях голодания хозяина при повышении температуры воды у рыб и их гельминтов — ботриоцефалус происходит уменьшение эндогенных запасов гликогена. В то же время при кормлении инвазированных рыб наблюдается накопление значительного количества гликогена в теле цестод и их хозяев. Наблюдаемая разница в содержании гликогена в печени зараженных и незараженных рыб, получавших корм при температуре 20°, подтверждает наше мнение о возможности потребления углеводной пищи хозяина самими гельминтами (Давыдов и Косенко, 1972; Давыдов, Куровская и Стражник, 1973). Вместе с тем многочисленные исследования Рийда и его сотрудников показали, что в случае углеводного питания конкуренция между цестодами и их хозяевами по сути не существует.

Однако при оценке фактора голодания и его влияния на обмен в условиях повышенных температур у цестод следует, очевидно, иметь в виду особенности их питания in vitro и in vivo. Так, сопоставление интенсивности обмена у ботриоцефалус, исследованных in vitro и in vivo, показало их различие. Необходимо также подчеркнуть, что у цестод из рыб, не получавших корм, уровень накопления гликогена выше, чем у особей гельминтов из питающихся рыб при параллельной инкубации их в солевом растворе глюкозы с температурой 20°. Цестоды, по-видимому, могут обладать приспособительными механизмами к регуляции обмена при отсутствии или наличии пищи в рационе хозяина в условиях повышенных температур.

Таким образом, на основании проведенных экспериментов выявлена приспособительная возможность цестод рыб к определенным интервалам повышенных температур. Она выражается в высокой лабильности углеводного обмена цестод и значительной устойчивости их к относительно высоким температурам. Продолжительность жизни цестод при повышенных температурах в первую очередь зависит от наличия пищи, которая является необходимым условием адаптации гельминтов к температуре.

Литература

Александрюк С. П. 1965. Роль серотонина в регуляции двигательной активности ленточного гельминта Ligula intestinalis. Тр. гельминтол. лабор. АН СССР, 15 : 5—25.

Владимиров. В. В. 1971. Иммунитет у рыб при дактилогирозе. Паразитол., 5 (1) : 140—146.

Гинецинская Т. А. и Добровольский А. А. 1963. Гликоген и жир на разных фазах жизненного цикла трематод. Вест. ЛГУ, 3 : 23—33.

Давыдов О. Н. 1970. К методике содержания паразитических червей рыб. Гидробиол. журн. СССР, 6(3) : 122—124.

Давыдов О. Н. 1971а. К физиологии движения плероцеркоида Ligula intestinalis. Тр. ВИГИС, 17: 151—156.

Давыдов О. Н. 1971б. Влияние температурных факторов на двигательную активность аскарид. Паразитол., 5 (3) : 237—239.

Давыдов О. Н. 1972. Методика регистрации сократительной активности паразитических червей. Мед. паразитол. и паразитарн. бол., 41, (4) : 421—423.

Давыдов О. Н. и Косенко Л. Я. 1972. Пристеночное пищеварение плероцеркоида леточного гельминта Ligula intestinalis. Паразитол., 6 (3) : 269—273.

Давыдов О. Н., Куровская Л. Я. и Стражник Л. В. 1973. Об углеводном питании цестоды Bothriocephalus gowkongensis (Veh., 1955). Гидробиол. журн., 9 (6) : 67—74.

Дубинина М. Н. 1950. Дестробиляция у ленточных червей и причины, ее вызывающие. Зоол. журн., 29 (2) : 147—151.

Дубинина М. Н. 1966. Ремнецы фауны СССР. Изд. «Наука», М.—Л. : 1—261.

Иванова Н. С. и Мусселиус В. А. 1969. Паразитофауна карпов при садковом выращивании в водоемах-охладителях ГРЭС. В сб.: По прудовому рыбоводству. Изд. ВНИРО, М. : 202—205.

Каныгина К. И. 1953. К вопросу об обмене веществ у гельминтов. Тр. ВИГИС, 5 : 68—72.
Косарева Н. А. 1961. О нарушении углеводного обмена карповых рыб при инвазиях лигулезом и диаграммозом. ДАН СССР, 139 (2) : 510—513.
Куперман Б. И. 1973. Ленточные черви рода Triaenophorus — паразиты рыб. Экспериментальная систематика, экология. Изд. «Наука», Л. : 1—207.
Куперман Б. И. и Шульман Р. Е. 1972. Опыт экспериментального исследования влияния температуры на некоторых паразитов щуки. Вестн. ЛГУ (3):5—15.
Марков Г. С. 1939. Питание ленточных червей в искусственных средах. ДАН СССР, 25 : 93—96.
Марков Г. С. 1943. Динамика запасных питательных веществ у паразитических червей в искусственных средах. Зоол. журн., 22 (1) : 3—17.
Марков Г. С. 1946. Способы питания паразитических червей. Природа, 12:28—36.
Марков Г. С. 1958. Физиология паразитов рыб. В сб.: Основные проблемы паразитологии рыб. Изд. ЛГУ: 122—143.
Мариц Н. М. и Чокырлан В. Х. 1968. Паразитофауна рыб Кучурганского лимана-охладителя Молдавской ГРЭС. 5. Всесоюзн. совещ. по бол. и паразитам рыб и водн. беспозвоночн., Л. : 15—16.
Музыковский А. М. 1969. Сезонная адаптация Bothriocephalus gowkongensis Veh., 1955, паразитирующего у карпов прудовых хозяйств. Вопр. ихтиол., 9 (5) : 958—960.
Привольнев Т. И., Стрельцова С. В., Бризинова П. Н., Галкина З. И., Королева Н. В. и Черникова В. В. 1965. Влияние на рыб сбросных вод тепловых электростанций. Вопр. гидробиол. : 354—356.
Рауцкис З. Ю. 1971. К гельминтофауне плотвы (Rutilus rutilus) озер разного термического режима южной части Литовской ССР. Матер. научн. конф. ВОГ (23) : 226—230.
Стражник Л. В. и Давыдов О. Н. 1971. Сравнительная характеристика содержания тиамина (витамина B_1) в тканях некоторых ленточных червей рыб. Гидробиол. журн., 7 (5) : 98—101.
Стрижак О. И. 1972. Влияние подогретых вод Конаковской ГРЭС на паразитов рыб Иваньковского водохранилища. В сб.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов, (8), Л. : 42—47.
Стрижак О. И. 1973. Влияние подогретых вод, сбрасываемых Конаковской ГРЭС, на паразитов леща и плотвы Иваньковского водохранилища. Автореф. канд. дисс., Л. : 3—21.
Шульман Р. Е. 1972. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. Изд. «Пищевая промышленность»; 218—230.
Шульц Р. С. и Гвоздев Е. В. 1972. Основы общей гельминтологии. Изд. «Наука», 2 : 325—450.
Awachie J. B. E. 1972. Experimental studies on some host-parasite relationships of the Acanthocephala. Effects of primary heavy infection and suoreimposed infection of Salmo trutta L. by Echinorhynchus truttae Schrank, 1788. Acta parasitol. pol., 20 (26—39); 375—382.
Friedheim E. und Baer J. 1933. Untersuchungen über die Atmung von Diphyllobothrium latum (L.) Biochem. Ls., 265 : 128—131.
Kennedy C. R. 1969. Seasonal and development of the cestode Caryophyllaeus laticeps (Pallas) in the river Avon. Parasitol., 4 : 783—794.
Kennedy C. R. 1971. The effect of temperature upon the establishment and survival of the cestode Caryophyllaeus laticeps in orfe, Leuciscus idus. Parasitology, 63 (1) : 59—66.
Kennedy C. R. 1972. The effects of temperature and other factors upon the establishment and survival of Pomphorhynchus laevis (Acanthocephala) in goldfish, Carassius auratus. Parasitology., 65 (2) : 283—294.
Rybicka Kr. 1965. Znaczenia weglowodanów dla tasiemcow. Kosmos (Polska), 14 (3) : 251—263.
Salminen K. a. Reinius L. 1967. The reversibility of heat-induced paralysis in Diphyllobothrium latum plerocercoids. Nord. veterinärmed, 19 (11) : 546—549.
Smyth J. D. 1969. The physiology of cestodes. Edinburgh, Oliver and Boyd, 42 : 279.

ON THE ROLE OF HIGH TEMPERATURE IN THE LIFE ACTIVITY OF SOME FISH CESTODES

L. V. Strashnik and O. N. Davydov

SUMMARY

Experimentally there was established an adaptation of adult cestodes of *Bothriocephalus triaenophorus* and larvae of *Ligula* to different ranges of high temperature. It is expressed in high lability of carbohydrate metabolism of cestodes and their considerable resistance to high temperature. At high temperature the life duration of cestodes depends first of all on the presence of nutrients which are the necessary condition for the adaptation of helminths to temperature. The life duration of fish cestodes decreases with increasing temperature and is in reverse relation to their metabolism.