

УДК 593.3 : 597.442(282.247.42)

**POLYPODIUM HYDRIFORME (COELENTERATA)
В ИКРЕ ОСЕТРОВЫХ РЕКИ УРАЛ**

Е. В. Райкова

Впервые отмечены случаи заражения белуги и шипа из р. Урал паразитом икры осетровых *Polypodium hydriforme*. Описано состояние паразита в ооцитах этих рыб и севриги. Выявлено строгое соответствие стадий онтогенеза паразита и стадий оогенеза хозяина. Проведена оценка влияния *P. hydriforme* на запасы осетровых р. Урал и возможности интродукции уральских осетровых в другие бассейны. На основании гистологического сходства столонов *Polypodium* из уральских белуги, шипа и севриги с аналогичными стадиями паразита в ооцитах стерляди и осетра Волги, а также на основании совпадения размеров стрекательных капсул у *Polypodium* из перечисленных хозяев обеих рек, высказывается предположение, что *Polypodium* из ооцитов изученных видов осетровых р. Урал относится к одному и тому же виду — *P. hydriforme*.

В настоящее время Волго-Каспийский бассейн остается главным водоемом, где ведется промысел осетровых (до 90 % мирового улова и свыше 95 % общесоюзных уловов — Соколов, 1983; Лукьяненко, 1984б). Здесь сосредоточены их основные запасы и здесь они воспроизводятся как в естественных, так и в искусственных условиях. После зарегулирования стока Волги и потери в связи с этим многих естественных нерестилищ осетровых все более возрастает в воспроизводстве и добыче этих ценных рыб роль единственной незарегулированной в Каспийском бассейне и на значительном протяжении заповедной р. Урал (Песериди, 1972, 1984; Песериди и др., 1972). Еще со времен исследований Палласа Урал сохраняет славу «севрюжьей» реки (Песериди и др., 1984); наибольшее количество севриги и сейчас добывают в р. Урал (Соколов, 1983), а в последние годы на популяции уральской севриги и волжского осетра падает до 80 % всей промысловой нагрузки на Каспии (Лукьяненко, 1984б). Кроме севриги, в р. Урал обитают и другие виды осетровых — белуга, осетр русский и персидский, шип и стерлядь (Песериди, 1984), запасы которых весьма существенны в общем балансе запасов осетровых в Каспийском бассейне.

Паразит икры осетровых *Polypodium hydriforme* был открыт на Волге и в основном его изучали на материале волжской стерляди (Овсянников, 1955; Липин, 1911, 1915; Раикова, 1973). К настоящему времени *Polypodium* обнаружен у всех видов осетровых, обитающих в Волге: стерляди, осетра, севриги (Догель, 1940; Райкова, 1959, 1962, 1984а) и белуги (Марков и др., 1965; Марков, В. З. Трусов, 1966). У шипа он был обнаружен в Сырдарье К. З. Трусовым (1947).

О наличии *Polypodium* в икре осетровых р. Урал сообщали Смирнова и Мищенко (1966). Ими в дельте реки обнаружен *Polypodium* в икре всех четырех исследованных самок осетра, а также у 4 из 32 вскрытых самок севриги. Цитируемая работа посвящена, однако, общей паразитофауне осетровых и не касается частных вопросов, например описания стадий развития *Polypodium* и т. п. Между тем в свете всего сказанного выше существенный научный и практический интерес представляет гистологическое исследование зараженных икринок у тех хозяев, у которых оно еще никем не проводилось — у севриги, шипа и

белуги, а также сравнительное изучение гистологического материала у одноименных хозяев из Волги и Урала.

Настоящее исследование проведено на фиксированных зараженных полиподием и здоровых ооцитах белуги, шипа и севрюги из р. Урал.¹

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследованы зараженные и здоровые ооциты белуги, шипа и севрюги, отловленных в дельте р. Урал в р-не г. Гурьева. Ооциты севрюги были зафиксированы 4 %-ным формалином 6 мая 1966, обезвожены в этаноле возрастающей крепости и залиты в парафин. Ооциты самки шипа (27 апреля 1982 г.) и 5 самок белуги (17 января, 3 марта — 2 самки; 8 марта и 27 апреля 1982 г.) были зафиксированы смесью Буэна. Этот материал был залит в парамат, что облегчает приготовление срезов из ооцитов, богатых желтком. Ооциты обезвоживали сначала обычным способом через этанол, а затем (после абсолютного этанола) смесью равных количеств этанола и бутанола (в течение 1—2 ч), после чего переносили в чистый бутанол. В нем материал выдерживали в течение ночи и затем заливали в парамат. Пропитывание проводили в первой порции парамата 1—2 ч в термостате при 65°, а во второй — несколько часов или ночь при той же температуре. Срезы толщиной 10 мкм окрашивали железным гематоксилином, гемалауном Майера, метилгрюн-пиронином по Браше и азаном по Гейденгайну.

Самка волжской севрюги, у которой был обнаружен единственный зараженный ооцит, поймана 12 мая 1983 г. в р. Бузан (тона Брянская в 50 км выше Астрахани). Этот ооцит не был зафиксирован, а использован для выведения свободноживущих стадий *Polypodium*. В воде из него на следующий день вылупился стolon с наружными щупальцами.

Фотографии с препаратов делали под микроскопом МБИ-6. Диаметр стрекательных капсул *Polypodium* измеряли на рисунках, сделанных с помощью микроскопа NF и рисовального аппарата РА-2 при длине тубуса 160 мм и увеличении 100×5.²

РЕЗУЛЬТАТЫ

Паразит был обнаружен в пробах от 3 самок из 5 белуг, пойманных 17 января, 3 марта и 27 апреля 1982. Вес этих белуг — 237, 56 и 250 кг соответственно. Этот материал интересен тем, что впервые дает возможность не только описать морфологию паразита из ооцитов белуги, но и проследить его развитие от зимовки до нереста, сопоставив стадии цикла *Polypodium* со стадиями оогенеза хозяина. *Polypodium* в зимних и ранневесенних ооцитах белуги. Зараженные икринки белуги намного крупнее здоровых (5 мм в диаметре против 3 мм) и, как и у других осетровых в этой стадии, характеризуются светлой, как бы мраморной окраской. Оказалось, что в ооцитах белуг, пойманных 17 января и 3 марта, *Polypodium* находится в стадии стolона с обратным расположением слоев клеток и существенной разницы в морфологии паразитов и содержащих их ооцитов на этих двух сроках развития не выявлено, поэтому мы описываем их вместе.

На срезах здоровых ооцитов этих белуг видно, что обе самки еще находятся в «зимнем» состоянии: в мелких превителлогенных ооцитах младшей генерации имеется типичный рисунок цитоплазмы, соответствующий распределению РНП-компонента в холодные периоды года — так называемая «зимняя структура» (Вотинов, 1963; Райкова, 1968; Кондратьев, 1977). В крупных ооцитах старшей генерации ядро смещено к анимальному полюсу (рис. 1). Немногочисленные краевые ядрышки (плохо заметные на снимке из-за малого увеличения) мелкие и округлые, некоторые вакуолизированы. В ооцитах январской белуги в ядрышках часто видна субструктура в форме 3—4 более темно красящихся глы-

¹ Автор выражает глубокую благодарность директору Урало-Каспийского отделения ЦНИОРХ Н. Е. Песериди за хорошее качество собранного материала и за любезное предоставление его для исследования.

² Большая часть гистологической обработки проведена Т. О. Каменевой, за что автор ей искренне признателен.

бок, связанных общей осевой нитью. В ооцитах мартовской белуги таких субструктур в ядрышках не наблюдается (рис.1). Просмотр серийных срезов ядер ооцитов старшей генерации обеих белуг не выявляет ни карисферы, ни каких-либо спирализованных компонентов хромосом. Последние, по-видимому, на-

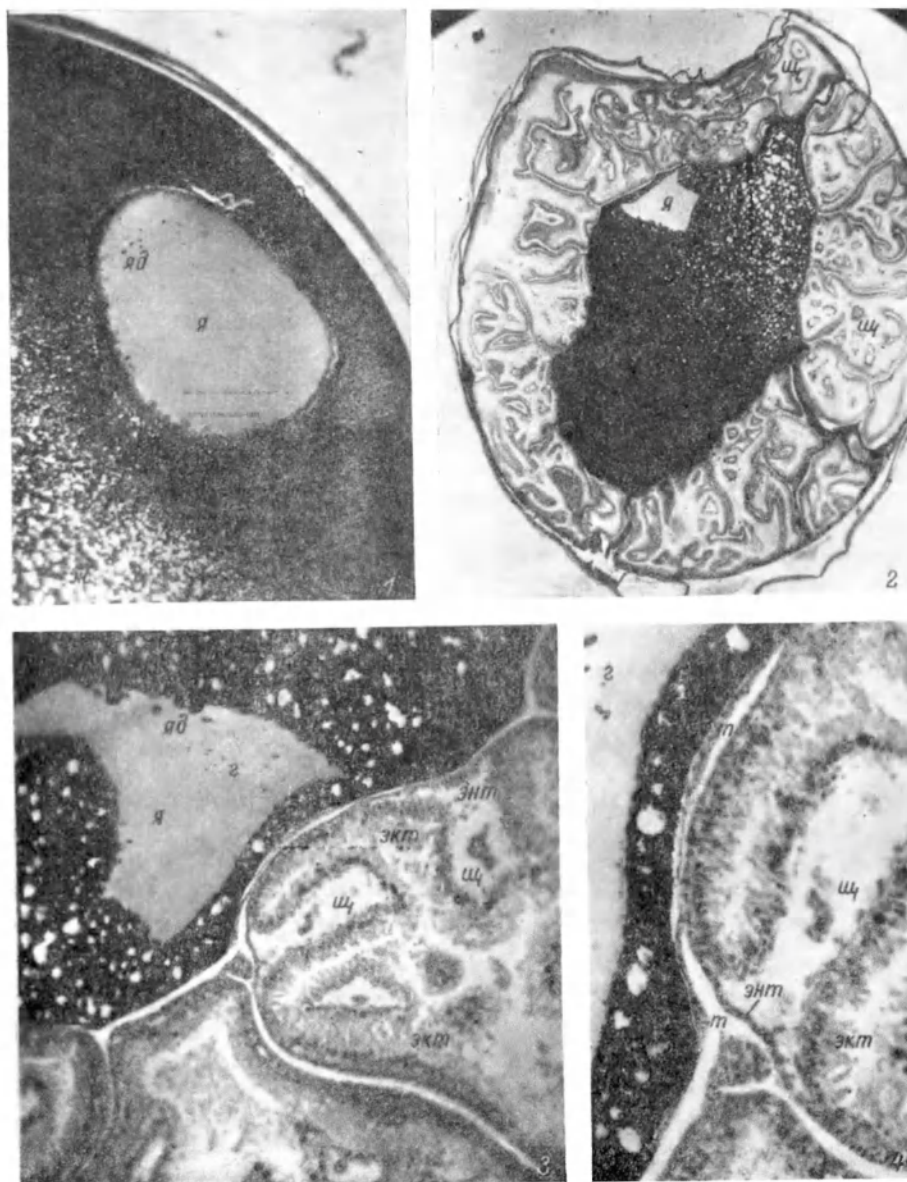


Рис. 1. Здоровые и зараженные ооциты белуги.

1— срез через ядро и прилегающую цитоплазму здорового ооцита белуги от 3 III 1982. Буэн, железный гематоксилин. 10×7 ; 2— срез через зараженный ооцит той же белуги. Буэн, азан по Гейденгайну, 4.7×5 ; 3—4 — срез через зараженный ооцит той же белуги. Буэн, азан по Гейденгайну. Увел.: 3 — 10×10 ; 4 — 20×10 ; ж — гранулы в ядре, ж — желток, т — трофамиион, щ — щупальцы, экт — эктодерма столона, ант — энтодерма столона, я — ядро ооцита, яд — ядрышки ооцита.

ходятся в фазе типичных «ламповых щеток». Крупные ооциты поляризованы: ядро находится на анимальном полюсе в зоне мелкозернистого желтка (рис. 1).

На срезах через зараженные икринки видно, что желток занимает центральное положение (рис. 1, 2); его дифференциация на мелко- и крупнозернистый выражена очень слабо по сравнению со здоровыми ооцитами. Ядро зараженного ооцита смещено в зону, богатую жиром (рис. 1, 2, 3). На рис. 1, 3 хорошо заметны пустоты в желтке от растворившихся при обработке капель жира.

Ядро зараженного ооцита деформировано (рис. 1, 2, 3). Местоположение хромосом типа «ламповых щеток» угадывается по мелким гранулам в карิโอплазме — продуктам их активности, прикрепленным к петлям (рис. 1, 3). Что же касается краевых ядрышек, то в зараженном ооците они сливаются в несколько крупных глыбок неправильной формы и часто бывают вакуолизированы (рис. 1, 3 в ядре сверху). Они не растворяются перед созреванием ооцита, как это имеет место в нормальном оогенезе.

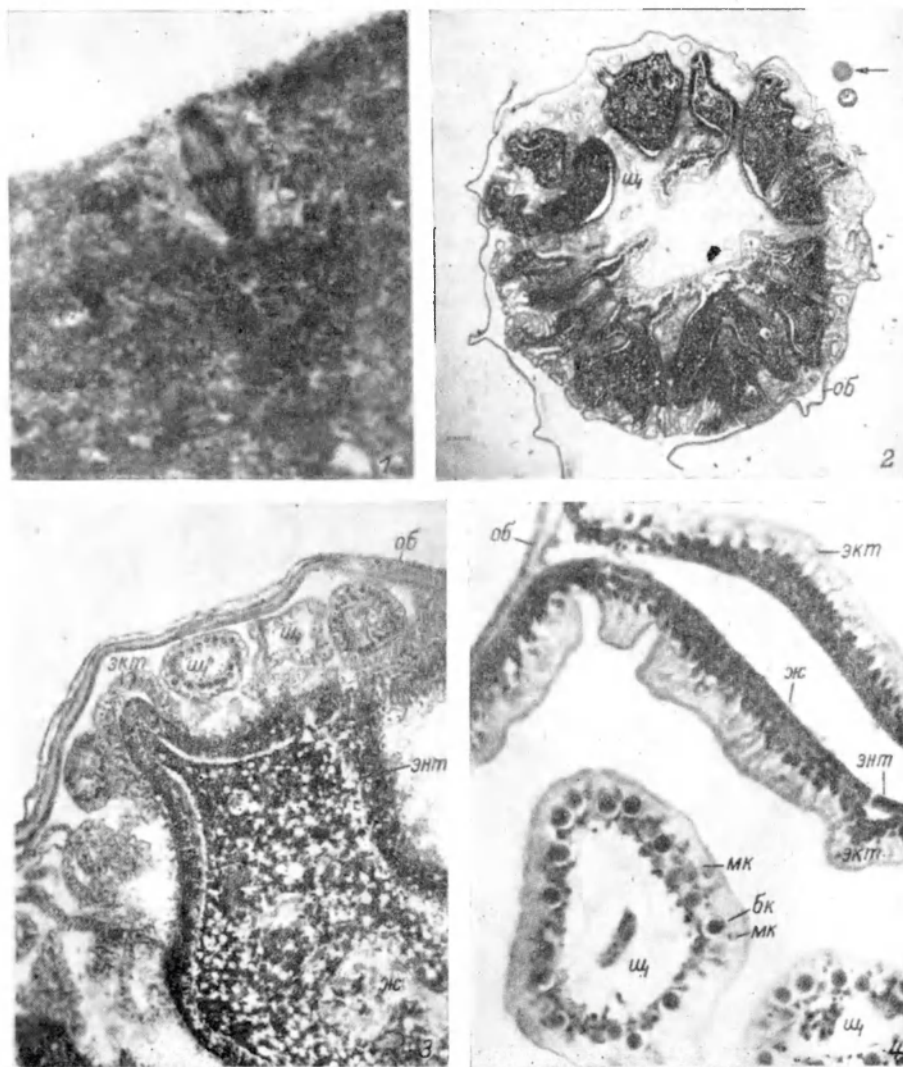


Рис. 2. *Polydium* в ооцитах шипа и себрюги.

1 — срез через здоровый ооцит шипа от 27 IV 1982. Метафаза II деления созревания. Буэн, железный гематоксилин, 90×10 ; 2 — срез через зараженный ооцит той же самки шипа. Стрелка — зараженный ооцит младшей генерации. Буэн, азан по Гейденгайну, $4,7 \times 5$; 3 — часть среза через зараженный ооцит шипа. Буэн, азан по Гейденгайну, 10×10 ; 4 — срез через зараженный ооцит себрюги от 4 V 1966, 4 %-ный формалин, гамалаун Майера, 40×7 ; бк — большие стрекательные капсулы, мк — малые стрекательные капсулы, об — оболочка икринки. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Паразит занимает всю периферическую зону ооцита (рис. 2). На срезах видно, что он находится на стадии столона, состоящего из многих (на срезе видно до 20) почек. Внутри почек имеются щупальцы (рис. 1, 2, 3), распознаваемые по наличию контрастных округлых стрекательных капсул (рис. 1, 3, 4). Между скоплением желтка и клетками столона паразита видна тонкая оболочка — трофамнион (рис. 1, 3, 4). Это специализированная гигантская клетка, несущая

щая защитную и питающую функции (Райкова, 1980, 1982, 1984б). Наличие трофамниона, расположение щупалец внутри почек, а также внутреннее положение эктодермальных клеток, имеющих характерные светлые апикальные концы — все это признаки инверсии слоев клеток столона. Эктодерма лежит здесь вдали от желтка, под слоем более мелких и темных на фотографии энтодермальных клеток (рис. 1, 3, 4). Диаметр стрекательных капсул у исследованных полиподиев из всех трех самок белуги 11 мкм — у больших капсул, характерных для опорных щупалец, 7 мкм — у средних капсул, характерных для осязательных щупалец, и 5 мкм — у малых капсул, имеющих как на тех, так и на других щупальцах.

Polypodium в ооцитах преднерестовых самок белуги и шипа. Обе исследованные самки шипа и белуги, пойманные 27 апреля 1982, оказались текучими. Их здоровые ооциты находились в метафазе II деления созревания, т. е. на стадии овуляции (рис. 2, 1). Паразиты у обоих хозяев были на стадии столона с нормальным расположением слоев клеток, т. е. уже готовыми к выходу из икринок. Поскольку существенных различий в морфологии между полиподиями из обоих видов хозяев не обнаружено, их также удобнее описывать вместе. Правда, сами зараженные ооциты были, как и здоровые, различны по размерам. Их диаметр составлял у шипа 3.5 мм (здоровые икринки 2.5 мм), а у белуги — 5.5 мм (здоровые икринки 3 мм).

Зараженные икринки на срезах имеют совершенно иной вид, чем на предыдущей стадии: в центре уже нет сплошной массы желтка; желток виден только внутри почек паразита по краям ооцита (рис. 2, 2). В центре ооцита, где на предыдущей стадии располагался желток (рис. 2, 2), теперь находятся щупальцы почек столона, ставшие наружными. На данном срезе (рис. 2, 2) насчитывается 16 почек столона (судя по скоплениям желтка внутри них). Стрекательные капсулы у полиподия из шипа имеют тот же диаметр, что и таковые из белуги.

При большем увеличении (рис. 2, 3) видно, что в зараженных икринках многие щупальцы паразита находятся непосредственно под оболочкой икринки; более светлые эктодермальные клетки столона теперь обращены кнаружи, а клетки энтодермы, ставшие очень темными (так как они теперь перегружены желтком), находятся внутри и выстилают полость почки, заполненную желтком (рис. 2, 2, 3).

Трофамнион и ядро ооцита более не обнаруживаются (рис. 2, 2, 3). Зараженные ооциты не испытывают мейотических делений, их ядра разрушаются в процессе выворачивания столона полиподия эктодермой наружу. Что касается трофамниона, то он обычно разрушается еще до выворачивания столона (Райкова, 1982); если отдельные его участки и сохраняются, то при выворачивании от них остаются лишь маленькие фрагменты, лежащие в массе желтка. Таким образом, в овулирующих ооцитах шипа и белуги *Polypodium* находится на одинаковой стадии развития — стадии столона с наружными щупальцами и нормальным расположением слоев клеток.

В пробе ооцитов шипа оказался зараженным еще и ооцит младшей генерации, лежащий по соседству с зараженным (рис. 2, 2, стрелка). В нем на двух срезах серии обнаружена самая ранняя стадия развития *Polypodium*, известная из ооцитов осетровых — двуядерная клетка (Райкова, 1964). Здесь мы не приводим ее изображения, так как она оказалась неудачно лежащей (по одному ядру на каждом срезе). Однако сам этот факт заслуживает упоминания, поскольку до сих пор ранние стадии развития мы находили только в ооцитах стерляди.

Polypodium в ооцитах севрюги. В зараженном ооците севрюги, пойманной 4 мая 1966 в р. Урал, *Polypodium* находится еще на стадии столона с обратным расположением слоев клеток (рис. 2, 4). Щупальца находятся внутри почек; под оболочкой икринки лежит тонкий слой плотных клеток энтодермы, а эктодермальные клетки со светлыми концами обращены внутрь почек. Трофамниона уже нет, и желточные зерна непосредственно контактируют с энтодермальными клетками почек столона. На рис. 2, 4 видны большие и малые стрекательные капсулы в эктодерме поперечного среза опорного щупальца; и те, и другие имеют такой же диаметр, как и у паразитов из ооцитов шипа и белуги.

У волжской севрюги, пойманной 12 мая 1983 в р. Бузан, зараженный ооцит также содержал инвертированный стolon *Polypodium*, а здоровые ооциты тоже находились в IV стадии зрелости, как и у уральской майской севрюги.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованные в настоящей работе зараженные ооциты осетровых из р. Урал — белуги, шипа и севрюги — содержали *Polypodium* именно в той стадии развития, которая соответствует стадии оогенеза нормальных ооцитов каждой самки. Так, *Polypodium* из ооцитов белуги в январе и марте 1982 г. оказался на такой же стадии развития — столон с инверсией слоев клеток, что и *Polypodium* из ооцитов севрюги, пойманной в Урале в мае 1966 г. и на Волге (в р. Бузан) в мае 1983 г. И на Волге, и на Урале севрюга нерестится позже, чем белуга и шип (Песериди, 1966; Соколов, 1983). Соответственно и *Polypodium* в ее ооцитах развивается синхронно со здоровыми ооцитами.

Точно так же и зараженные ооциты текучих самок шипа и белуги, отловленных раньше, чем севрюга, содержали паразитов на одинаковой и более поздней стадии развития — стадии столон с наружными щупальцами, которая соответствует именно стадии овуляции здоровых ооцитов.

Двухъядерная клетка *Polypodium* обнаружена в превителлогенном ооците шипа, т. е. ее развитие также находится в соответствии со стадией развития ооцита хозяина. Сам факт нахождения в одной и той же самке шипа начальной и конечной стадии заражения *Polypodium* интересен. Возможно, эти паразиты внедрились в ооциты в одно и то же время, но только те паразиты, которые оказались в ооцитах, перешедших затем в старшую генерацию, стали развиваться дальше и сформировали стolon. Двухъядерные клетки *Polypodium*, попавшие в ооциты, не приступившие к вителлогенезу, далее не развивались. Однако возможно и то, что заражение данной самки шипа было неоднократным.

Материал из р. Урал впервые дал возможность исследовать *Polypodium* в зимнем состоянии (17 января у белуги). Сравнение этого срока развития *Polypodium* с последующими — мартовским (у белуги) и майским (у севрюги) и с предыдущими осенними стадиями у волжских стерляди и осетра (Райкова, 1982) показывает, что за период прохождения этой длительной стадии — инвертированного столон — существенно меняется состояние трофамниона вокруг паразита. В январских ооцитах белуги трофамнион хорошо развит, в нем есть трофические включения, хотя и не столь обильные, как в трофамнионе осенью. Трофамнион в мартовских зараженных ооцитах белуги очень похож на январский, так что, по-видимому, в холодные зимние месяцы питание и рост паразита, судя также и по размерам икринок, замедляются. Однако после марта, весной, развитие идет быстро: в конце апреля белуга уже нерестится (27 апреля).

В майских ооцитах севрюги наблюдается эта же стадия инвертированного столон, но она находится на завершающем этапе — уже без трофамниона, когда клетки столон сами захватывают желток. Эта завершающая стадия короткая (Райкова, 1982) и, например, в ооцитах уральской белуги длится вряд ли больше месяца, как только что было показано.

В целом описанный материал свидетельствует о том, что развитие *Polypodium* в уральских осетровых подчиняется тем же закономерностям, что и в волжских. Одинакова и реакция ооцита хозяина на наличие паразита: имеет место деформация ядра, слияние и гипертрофия краевых ядрышек, слабая поляризация ооцита, истончение его оболочек, нарушение мейотических делений (Райкова, 1963).

Что касается размеров стрекательных капсул *Polypodium*, то они оказались одинаковыми не только у паразитов из разных видов осетровых р. Урал, но и у *Polypodium* из волжской стерляди и из американского веслоноса *Polyodon spathula* — рыбы другого семейства и с другого континента (Райкова и др., 1979). Поэтому вряд ли можно ожидать существенных морфологических различий у *Polypodium* из одноименных волжских и уральских хозяев. Вопрос этот, однако, заслуживает более подробного морфометрического изучения. Кроме того, в свете данных, полученных иммунобиохимическими методами (Лукьяненко, 1984а; Переварюха, 1981) о том, что волжские и уральские осетровые

различаются по антигенному составу сывороточных белков, большой интерес представляет изучение антигенного состава белков их паразитов и, в первую очередь *Polypodium*. При современном уровне наших знаний представляется наиболее правдоподобным, что все известные в настоящее время популяции *Polypodium*, в том числе и из американского веслоноса, принадлежат к одному виду — *P. hydriforme* Ussov.

Необходимо также подробное исследование зараженности осетровых р. Урал полиподием. Процент и интенсивность инвазии белуги и шипа еще не подсчитаны, а указанное Смирновой и Мищенко (1966) 100 %-ное заражение самок уральского осетра получено на материале очень малой выборки (просмотрено всего 4 самки), что допускает большую ошибку вычисленного процента (по методу Фишера — около 50 %). На Волге самки осетра заражены существенно слабее: по нашим данным, лишь на 12.5 % — в 1958 г. у Саратова и на 29 % — в 1961 г. у Волгограда, причем озимые осетры заражены сильнее яровых (Райкова, 1962). По данным Маркова и других (1963, 1964, 1965) в разные годы у Волгограда заражение осетра колебалось от 7.6 % до 44.8 % при наличии от 1 до 96 зараженных икринок в ястыке, и озимый осетр был также заражен сильнее, чем яровой.

Севрюга на Волге заражена также значительно слабее, чем на Урале: по Маркову и другим (1965) в р-не Волгограда от 0.8 до 3.4 % (интенсивность заражения не указана). При систематическом обследовании 108 самок севрюги у Волгограда нам не удалось обнаружить *Polypodium* (Райкова, 1962), а затем при спорадических вскрытиях самок севрюги встречалось лишь по несколько зараженных икринок и даже по одной (как на р. Бузан в мае 1983 г.).

По Смирновой и Мищенко (1966) на Урале заражено 12.5 % икрающих самок севрюги (цифра приводится по выборке из 32 самок), но интенсивность заражения и осетра (от 10 до 25 % икринок в ястыке), и севрюги (до 25 %) указывается очень высокая: при плодовитости уральской севрюги от 19 до 743 тыс. икринок (Захаров и др., 1976) у одной самки, таким образом, можно было бы найти от 4 до 180 с лишним, а у осетра при средней плодовитости 251 тыс. икринок (Протасова и Песериди, 1976) 25 тыс. и более зараженных икринок! Если интенсивность заражения осетра и севрюги действительно так высока, то ущерб от паразитирования *Polypodium* в уральских осетровых будет, вероятно, колоссальным по сравнению с таковым во всех других исследованных водоемах.

Наконец, следует внимательно отнестись к интродукции уральского шипа в другие водоемы. Сейчас шип успешно интродуцируется в Волгу (Колодкова, Металлов, 1984; Металлов и др., 1984), где уже есть *Polypodium*. Но при вселении шипа в благополучные в отношении *Polypodium* бассейны необходимо соблюдать все меры предосторожности во избежание заноса туда также и паразита (Райкова, 1984а).

Литература

- В о т и н о в Н. П. Биологические основы искусственного воспроизводства обского осетра. — Тр. Обь-Тазовск. отд. ГосНИОРХ, 1963, т. 3, с. 5—102.
- Д о г е л ь В. А. Новые местонахождения и новые хозяева *Polypodium hydriforme*. — Зоол. журн., 1940, т. 19, № 2, с. 321—323.
- З а х а р о в С. С., П а щ е н к о В. П., И с л а м г а з и е в а Р. Б. Характеристика нерестовой части популяции севрюги реки Урал. — В кн.: Тр. Отчетн. сесс. ЦНИОРХ по результатам работ в 9-й пятилетке (1971—1975), Гурьев, 1976, с. 17—21.
- К о л о д к о в а Л. Г., М е т а л л о в Г. Ф. О возможности выращивания каспийского шипа на осетровых заводах дельты Волги. — В кн.: Осетровое хозяйство водоемов СССР, Астрахань, 1984, с. 151—152.
- К о н д р а т ь е в А. К. Функциональная морфология овоцитов периода превителлогенеза у сибирской стерляди *Acipenser ruthenus marsilii* Brandt в разные периоды ее годового биологического цикла. — Вопр. ихтиол., 1977, т. 17, № 5, с. 912—921.
- (Л и п и н А. Н.) L i p i n A. Die Morphologie und Biologie von *Polypodium hydriforme* Uss. — Zool. Jahrb. Abt. Anat., 1911, Bd 31, S. 317—426.
- Л и п и н А. Н. Половозрелая форма, филогения и систематическое положение *Polypodium hydriforme* Uss. — Тр. о-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те, 1915, т. 47, вып 4, с. 1—146.
- Л у к ь я н е н к о В. И. Основные итоги двадцатилетнего физиолого-биохимического изучения осетровых рыб. — В кн.: Осетровое хозяйство водоемов СССР, Астрахань, 1984а, с. 186—190.

- Лу кьяненко В. И. Состояние и перспективы Каспийского осетрового хозяйства в условиях комплексного использования водных ресурсов бассейна. — Там же, 1984б, с. 191—194.
- Марков Г. С., Иванов В. П., Решетникова А. В., Трусов В. З., Годовые изменения в зараженности русского осетра гидрами полиподиум. — В кн.: Матер. 20-й научн. конф. Волгоград. пед. ин-та им. А. С. Серафимовича, 1965, с. 136—140.
- Марков Г. С., Трусов В. З. Некоторые проблемы паразитологии осетровых рыб. — В кн.: Тез. докл. на отчетной сессии ЦНИОРХ 22—25 февраля 1966 г., Астрахань, 1966, с. 59—61.
- Марков Г. С., Трусов В. З., Решетникова А. В. Различия в зараженности самцов и самок русского осетра. — В кн.: Матер. 18-й научн. конф. Волгоград. пед. ин-та им. А. С. Серафимовича. Волгоград, 1963, с. 35—37.
- Марков Г. С., Трусов В. З., Решетникова А. В. Влияние нерестовых миграций русского осетра на его паразитофауну. — Уч. зап. Волгоград. гос. пед. ин-та им. А. С. Серафимовича, 1964, вып. 16, с. 111—124.
- Металлов Г. Ф., Колодкова Л. Г., Измайлова Н. А. Опыт интродукции каспийского шипа в Волгоградское водохранилище. — В кн.: Осетровое хозяйство водоемов СССР, Астрахань, 1984, с. 220—224.
- Овсянников Ф. В. О новом паразите, найденном внутри яиц стерлядей. — В кн.: Избранные произведения. М., 1955, с. 284—289.
- Переврюха Ю. Н. Динамика захода волжской севрюги в р. Урал. — В кн.: Рациональные основы ведения осетрового хозяйства. Волгоград, 1981, с. 187—188.
- Песериди Н. Е. Состояние гонад производителей осетра в реке Урал в период нерестовой миграции. — В кн.: Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Вып. 5. Алма-Ата, 1966, с. 10—30.
- Песериди Н. Е. О влиянии промысла на запасы осетровых р. Урал. — В кн.: Тез. отчетн. сессии ЦНИОРХ. Астрахань, 1972, с. 126—128.
- Песериди Н. Е. О состоянии запасов туводных осетровых р. Урала. — В кн.: Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань, 1984, с. 254—256.
- Песериди Н. Е., Захаров С. С., Исламгазиева Р. Б., Шестых А. И. Причины сокращения уловов севрюги р. Урала. — Там же, с. 260—263.
- Песериди Н. Е., Шубина Т. Н., Сливка А. П. Сравнительная характеристика возрастного состава уловов волжской и уральской севрюги. — В кн.: Тез. отчетн. сессии ЦНИОРХ. Астрахань, 1972, с. 130—131.
- Протасова Е. Д., Песериди Н. Е. Анализ структуры нерестовой популяции осетра в реке Урал. — В кн.: Тр. отчетн. сесс. ЦНИОРХ по результатам работ в 9-й пятилетке (1971—1975), Гурьев, 1976, с. 41—42.
- Райкова Е. В. О зараженности волжского осетра *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata). — Изв. ГосНИОРХ, 1959, т. 49, с. 207—212.
- Райкова Е. В. Исследования по циклу развития *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata) — паразита икры осетровых рыб. — Автореф. канд. дис. Л., 1962. 19 с.
- Райкова Е. В. Морфологические и цитохимические изменения в ооцитах стерляди и осетра под влиянием паразитирования *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata). — ДАН СССР, 1963, т. 152, № 4, с. 985—988.
- Райкова Е. В. Одноклеточные паразитические стадии цикла развития *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata). — Зоол. журн., 1964, т. 43, № 3, с. 409—412.
- Райкова Е. В. Морфология ядрышек в период роста ооцитов осетровых рыб. — Журн. общ. биол., 1968, т. 29, № 3, с. 316—333.
- (Райкова Е. В.) Raikova E. V. Life cycle and systematic position of *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata), a cnidarian parasite of the eggs of Acipenseridae. — Publ. Seto Marine Biol. Lab. 20 (Proc. 2nd Intern. Symp. on Cnidaria), 1973, p. 165—173.
- (Райкова Е. В.) Raikova E. V. Morphology, ultrastructure and development of the parasitic larva and its surrounding trophamion of *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata). — Cell Tissue Res., 1980, vol. 206, p. 487—500.
- Райкова Е. В. Ультраструктура трофанниона *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata) на заключительных этапах его функционирования. — Паразитология, 1982, т. 16, № 1, с. 30—34.
- (Райкова Е. В.) Raikova E. V. Ultrastructure of the stolon of *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata) parasitic in oocytes of acipenserid fishes. — Monitore Zool. Ital. (NS), 1984a, vol. 18, p. 1—24.
- Райкова Е. В. Полиподиоз икры осетровых. Биология возбудителя, диагностика, профилактика и меры борьбы. Л., Наука, 1984б. 16 с.
- (Райкова Е. В., Саппес В. Ч., ХOFFMAN Г. Л.) Raikova E. V., Supres V. Ch., Hoffman G. L. The parasitic Coelenterate, *Polypodium hydriforme* Ussov, from the eggs of the American acipenseriform *Polyodon spathula*. — J. of Parasitology, 1979, vol. 65, N 5, p. 804—810.
- Смирнова К. В., Мищенко Л. П. К изучению паразитофауны осетровых реки Урал. — В кн.: Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Вып. 5, Алма-Ата, 1966, с. 77—82.
- Сokolov Л. И. Отряд Acipenseriformes. — В кн.: Жизнь животных. Т. 4. Рыбы. М., Просвещение, 1983. 575 с. (ред. Т. С. Расс).
- Трусов К. З. Биологические и экспериментальные основы мероприятий по восстановлению запасов Аральского шипа. — Тр. лаб. основ рыбоводства, 1947, т. 1, с. 186—200.

POLYPODIUM HYDRIFORME (COELENTERATA) FROM THE EGGS
OF ACIPENSERID FISHES OF THE URAL RIVER

E. V. Raikowa

S U M M A R Y

On the basis of the survey of histological preparations of healthy and *Polypodium*-infected oocytes of acipenserids caught in the Ural cases of parasitism of *Polypodium* in *Huso huso* and *Acipenser nudiiventris* are recorded. The forms of the parasite in the oocytes of these species as well as those of *Acipenser stellatus* are described for the first time. The developmental stages of *Polypodium* are precisely coupled with stages of oogenesis of its host. Stolons with inverted cell layers occur only in immature females while stolons with a normal position of germ layers in maturing hosts. An early stage of infection, a binucleate cell, has been found in a junior generation of oocytes in *A. nudiiventris*.

A similar coordination of the life cycle of the parasite with stages of the sexual cycle of the host, similar reactions of the oocyte to the presence of the parasite, as well as similar sizes of the cnidocysts of *Polypodium* occurring in oocytes of the three acipenserid species suggest that *Polypodium* from all Ural acipenserids belong to a single species, *P. hydriforme*, that occurs in the Volga.
