

НАО «Павлодарский педагогический университет имени Әлкей Марғұлан»

Жумабекова Б.К.

**Экология паразитов рыб
Казахстанского Прииртышья**

Павлодар, 2025

УДК 576.89 (574)
ББК 28.083
Ж 88

Рекомендовано к изданию Ученым советом Павлодарского педагогического университета имени Әлкей Марғұлан 19.03.2025, протокол №7

Рецензенты

Уалиева Р. М. – PhD, заместитель декана по научной работе факультета естественных наук, профессор кафедры «Биология и экология» НАО «Торайгыров университет», Павлодар, Казахстан

Тарасовская Н.Е. – доктор биологических наук, профессор высшей школы естествознания, НАО «Павлодарский педагогический университет имени Әлкей Марғұлан», г. Павлодар, Казахстан

Ж 88

Жумабекова Б.К. Экология паразитов рыб Казахстана Прииртышья: монография / Б.К.Жумабекова. – Павлодар. – Павлодарский педагогический университет имени Әлкей Марғұлан , 2025. – 102 с.

ISBN 978-601-267-822-2

Монография посвящена изучению экологических аспектов паразитофауны рыб в регионе Прииртышья. В работе представлен анализ структуры и динамики паразитарных сообществ, их взаимодействия с хозяевами, а также факторов, влияющих на формирование и распространение паразитов. Особое внимание уделено гельминтоценозам в глазах рыб, их пространственному и сезонному распределению, а также роли биоценозов в диссеминации и элиминации паразитов. В монографии представлен обширный материал о видовом разнообразии паразитов, их приспособлениях к различным условиям обитания и воздействию на популяции рыб. Издание ориентировано на паразитологов, ихтиологов, экологов, а также студентов и специалистов в сферах рыбоводства, ветеринарии и санитарного контроля.

УДК 576.89 (574)
ББК 28.083 (5Каз)

ISBN 978-601-267-822-2

©:Жумабекова Б.К.
© Павлодарский педагогический университет имени Әлкей Марғұлан

СОДЕРЖАНИЕ

ОПРЕДЕЛЕНИЯ.....	4
ВВЕДЕНИЕ.....	7
1 Состояние изученности экологии паразитов рыб.....	9
2 Экология паразитов рыб, структура и сравнительный анализ паразитарных сообществ	19
2.1 Методологические аспекты изучения экологии паразитов рыб Казахстанского Прииртышья.....	19
2.2 Факторы формирования сообществ паразитов рыб.....	19
2.3 Структура паразитарных сообществ и половозрастная динамика паразитов рыб.....	28
2.4 Компоненты биоценоза как факторы диссеминации и элиминации паразитов рыб.....	35
2.5 Гельминтоценозы в глазах рыб и факторы их формирования.....	44
3 Взаимодействие популяций паразитов и хозяев.....	47
3.1 Распределение паразитов в популяции хозяина.....	47
3.2 Сезонное распределение паразитов	53
3.3 Пространственно-биотопическое распределение паразитов.....	56
4 Дифференциация размеров тела и биоразнообразии рыб в различных типах водоемов.....	63
5 Использование результатов исследований экологии паразитов рыб Казахстанского Прииртышья в подготовке будущих учителей биологии.....	69
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	84
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ	87

ОПРЕДЕЛЕНИЯ

В настоящей диссертации применяются следующие термины с соответствующими определениями.

Автогенные виды паразитов – паразиты, достигающие половой зрелости в рыбах.

Автохтонные очаги – очаги инвазий, приуроченные к естественным экосистемам, существующие в природе независимо от человека и не связанные с его деятельностью (термин К.П.Федорова).

Агрегированность (скученность) распределения гельминтов – показатель равномерного или неравномерного распределения червей в популяции хозяина.

Аллогенные виды паразитов - это паразиты, для которых рыбы служат промежуточными хозяевами, тогда как окончательная стадия развития и половое созревание происходят в организмах других позвоночных, чаще всего у млекопитающих или птиц.

Антагонизм гельминтов – взаимоотношения одного или разных видов паразитических червей, при которых они оказывают негативное влияние друг на друга.

Антропогенные очаги – очаги инвазий, сформированные человеком в результате хозяйственной деятельности (могут охватывать агроценозы, поселения и природные территории с разной степенью антропогенного влияния).

Биогельминты – паразитические черви, развивающиеся с участием промежуточных хозяев (одного или более). В целом паразиты (гельминты и одноклеточные) со сложным циклом носят название гетероксенные паразиты.

Гемипопуляция («полупопуляция») – часть популяции гельминта, особи которой сходны по возрастным или стадийным особенностям, изолированы в особях дефинитивных или промежуточных хозяев или находятся во внешней среде, и внутри которой невозможно завершение полного цикла воспроизведения.

«Генералисты» – широкораспространенные виды паразитов.

Геогельминты – сколециды, имеющие в жизненном цикле только одного – дефинитивного – хозяина. В целом паразиты с простым циклом (гельминты и одноклеточные) объединяются под названием моноксенные паразиты.

Гостальная специфичность – круг реальных или потенциальных хозяев паразита на какой-либо стадии развития.

Дефинитивный (окончательный) хозяин – хозяин, в котором развивается и паразитирует половозрелая стадия гельминта, осуществляющая репродуктивную функцию.

Диксенные паразиты – паразиты, имеющие в жизненном цикле двух облигатных хозяев: дефинитивного и промежуточного.

Диссеminatоры гелъминтов – все категории хозяев, способствующие распространению инвазионных элементов паразита.

Имагинальные стадии – половозрелые стадии паразитов, находящиеся в дефинитивных хозяевах и осуществляющие репродуктивную функцию.

Инвазия – внедрение в организм паразита животной природы (гельминта или одноклеточного).

Индекс обилия – среднее количество гельминтов определенного вида, приходящееся на каждую особь хозяина данной выборки.

Интенсивность инвазии – среднее количество гельминтов, приходящееся на каждого зараженного данным видом хозяина исследуемой выборки.

Инфрасообщество – все паразиты отдельной особи хозяина.

Коадаптация паразитов и хозяев – взаимные адаптации паразита и хозяина на биохимическом, иммунологическом, физиологическом, экологическом, поведенческом уровне, обеспечивающие устойчивое существование системы паразит – хозяин.

Комменсализм – тип взаимоотношений организмов в сообществах, полезный для одного и индифферентный для другого вида.

Компонентное сообщество – сумма инфрасообществ в данной популяции хозяина

Космополиты – (от греч. kosmopolites – гражданин мира), виды животных, растений, распространенные почти во всех географич. зонах (биотопах) Земли

Ларвальные стадии – личиночные стадии гельминтов, находящиеся в промежуточных хозяевах или внешней среде.

Лимнофилы – экологическая группа животных, предпочитающих обитать в озерах.

Марита – половозрелая особь трематоды, паразитирующая в организме дефинитивного хозяина.

Метацеркарии – инцистированные личинки трематод, находящиеся во втором промежуточном хозяине и попадающие в организм дефинитивного хозяина обычно благодаря облигатным трофическим связям окончательных и промежуточных хозяев.

Облигатный паразит – организм, имеющий обязательные паразитические стадии в цикле развития, специфичные для определенных видов промежуточных или дефинитивных хозяев.

Паразитарная система – система взаимодействующих организмов, связанных отношениями паразит – хозяин.

Паразитоценоз – совокупность взаимодействующих видов паразитов.

Полигостальные паразиты – паразиты, имеющие широкий круг хозяев – промежуточных или дефинитивных.

Поликсенные паразиты – паразиты, имеющие четырех и более

хозяев в цикле, включая дефинитивного, промежуточного, дополнительного, вставочного.

Природная очаговость – приуроченность паразитов и вызываемых ими заболеваний к определенным территориям.

Приуроченность паразитов – преимущественная встречаемость гельминтов у определенного вида, популяции или внутривидовой (биотопической, половозрастной) группы хозяев.

Промежуточный хозяин – хозяин, в котором развиваются ларвальные стадии гельминтов.

Протокооперация – положительное влияние друг на друга популяций двух видов паразитов, не являющееся облигатным.

Резервуарный хозяин – хозяин, в котором паразит кумулируется и находится определенный промежуток времени, но не проходит каких-либо стадий развития.

Синантропные животные – виды, освоившие территории населенных пунктов, жилые и хозяйственные помещения в качестве облигатной экологической ниши, то есть животные, адаптированные к сосуществованию с человеком (домовые мыши, крысы, тараканы, воробьи, голуби).

Синантропные очаги – очаги инвазий, сопутствующие поселениям человека.

Сколециды – собирательное название низших червей (паразитических и свободноживущих), относящихся к типам Плоские черви (Plathelminthes), Круглые черви (Nemathelminthes), Скребни (Acanthocephala).

Составное сообщество – все паразитарные сообщества в экосистеме.

«Специалисты» - виды паразитов, встречающихся у одного вида хозяев, или у филогенетически близких видов хозяев.

Стенобионты - организмы с узкой экологич. пластичностью.

Термофилы- теплолюбивые организмы, организмы, к-рые предпочитают жить в условиях постоянно высоких температур.

Убиквист– широкораспространенный вид, живущий в самых разнообразных условиях среды.

Эврибионты- организмы (виды) с высокой экологич. пластичностью, способные выдерживать широкие колебания экологич. факторов без потери функционального места в экосистеме.

Экологическая ниша гельминтов – совокупность условий их существования, распадающаяся на бесконечное число иерархически соподчиненных измерений.

Экстенсивность инвазии – доля особей, зараженных данным видом паразита в выборке.

Элиминаторы гельминтов – организмы, уничтожающие свободноживущие стадии и инвазионные элементы гельминтов во внешней среде, а также прямо или косвенно способствующие их гибели.

Введение

Паразиты рыб занимают важное место в водных экосистемах, оказывая влияние на здоровье, поведение, выживаемость и репродуктивный успех своих хозяев. Изучение экологии паразитов рыб позволяет не только раскрыть закономерности их распространения и взаимодействия с хозяевами, но и использовать их как индикаторы состояния окружающей среды. В монографии «Экология паразитов рыб Казахстанского Прииртышья» обобщены результаты многолетних исследований, посвященных паразитофауне рыб в регионе Прииртышья, с акцентом на экологические аспекты их существования.

Экология паразитов рыб как научное направление имеет глубокие корни, восходящие к работам классиков паразитологии, таких как В.А. Догель, К.И. Скрябин и Э.И. Ляйман. Их труды заложили основы для понимания роли паразитов в экосистемах и их взаимодействия с хозяевами. Современные исследования в этой области охватывают широкий спектр вопросов, включая популяционную экологию паразитов, их адаптации к различным условиям среды и роль в пищевых цепях. В монографии подробно освещены ключевые аспекты экологии паразитов, такие как их распространение в зависимости от географических, климатических и гидрологических условий, а также влияние антропогенных факторов, включая загрязнение водоемов и аквакультуру.

Одним из центральных вопросов, рассматриваемых в работе, является структура и функционирование паразитарных сообществ рыб. Паразитарные сообщества формируются под воздействием множества факторов, включая условия внешней среды, особенности организма хозяина и взаимодействие с другими паразитами. В монографии раскрыты основные принципы, лежащие в основе формирования этих сообществ, такие как компартиментализация, викариат, компенсация и саморегуляция. Эти принципы позволяют понять, как паразиты занимают определенные экологические ниши в организме хозяина и как их сообщества адаптируются к изменяющимся условиям среды.

Особый интерес представляет изучение гельминтоценозов в глазах рыб. Глаза рыб, благодаря своей сложной структуре, предоставляют множество микробиотопов для паразитов, что делает их одной из наиболее заселенных частей тела. В работе подробно описано распределение метацеркарий трематод семейства Diplostomatidae в различных частях глаза, а также механизмы, определяющие их локализацию и численность. Показано, что такие паразиты, как *Diplostomum commutatum* и *Tylodelphys clavata*, занимают разные участки глаза, что позволяет им избежать конкуренции и эффективно использовать ресурсы хозяина. Кроме того, рассмотрена роль биоценозов в диссеминации и элиминации паразитов, а также взаимодействие паразитов с другими организмами в экосистеме.

Взаимодействие паразитов и их хозяев является ключевым аспектом экологии паразитов. В монографии детально проанализированы особенности распределения паразитов в популяциях хозяев, включая агрегированность и сезонную динамику зараженности. Показано, что распределение паразитов часто носит неравномерный характер, что связано с различиями в поведении, физиологии и иммунной системе хозяев. Например, самки рыб могут быть более подвержены заражению определенными видами паразитов из-за их репродуктивной активности, тогда как молодые особи могут быть более уязвимы из-за незрелости иммунной системы. Также рассмотрены механизмы регуляции численности паразитов, включая роль диссеminatоров и элиминаторов в экосистемах.

Важное место в монографии занимает анализ пространственно-биотопического распределения паразитов в различных типах водоемов. Показано, что тип водоема и его физико-географические характеристики играют ключевую роль в формировании паразитарных сообществ. Например, крупные озера, принимающие множество рек, отличаются высоким видовым разнообразием паразитов, тогда как изолированные степные водоемы характеризуются бедной паразитофауной. В водоемах с антропогенным влиянием, таких как водоемы-охладители, наблюдается повышенная зараженность рыб определенными видами паразитов, что связано с изменением условий среды и увеличением численности промежуточных хозяев.

Монография представляет собой комплексное исследование, объединяющее теоретические и практические аспекты экологии паразитов рыб. Работа основана на обширном материале, собранном в ходе многолетних исследований в регионе Прииртышья, и предназначена для специалистов в области паразитологии, ихтиологии, экологии, а также для студентов и практиков, занимающихся вопросами рыбоводства и охраны водных экосистем. В ней не только обобщены современные знания о паразитофауне рыб, но и предложены новые подходы к изучению их экологии, что делает ее ценным вкладом в развитие паразитологии и экологии водных систем.

1 Состояние изученности экологии паразитов рыб

Экология паразитов рыб представляет собой важное направление в паразитологии, поскольку паразиты играют ключевую роль в функционировании водных экосистем. Они влияют на здоровье рыб, их поведение, выживаемость и репродуктивный успех, а также могут служить биоиндикаторами состояния окружающей среды. Изучение экологии паразитов позволяет понять закономерности их распространения, динамику численности и взаимодействие с хозяевами.

В паразитологии, помимо традиционных фаунистических исследований, выполнено много работ, посвященных тем или иным аспектам взаимодействия популяций паразита и хозяина. В качестве модели хозяино-паразитной системы использовались различные виды животных, как беспозвоночных, так и позвоночных. Имеются работы, посвященные популяционной экологии личиночных форм гельминтов моллюсков (Л.А. Curtis, L.E. Hurd [1], С.О. Сергиевский [2], А.И. Гранович с соавт. [3-5], Т.М. Будалова [6], Ю.В. Белякова [7]) и насекомых (Г.В. Веремчук [8], Р.С.Павлюк, Л.В. Стражник [9], Г.В. Ипатьева [10], Г.Я. Тягунова [11], А.И. Рубцов [12]). Из теплокровных хозяев в популяционно-экологическом аспекте исследовались домашние (А. Calvo, V. Birova, Y.D. Oviev [13], S.K. Malhotra [14], К.П. Лесиньш с соавт. [15]) и промысловые (А.А. Гайдар [16]) птицы, морские млекопитающие (А.С. Скрябин, М.В. Юрахно, В.Н. Попов [17], Л.М. Коваленко [18]), австралийские кролики (J.D. Dunsmore [19]), пушные звери (Л.В. Аникиева, В.С. Аниканова [20]), овцы (С. Cabaret [21]) и крупный рогатый скот (В.Н. Трач [22]), бродячие кошки (K. Engbak et al [23]), американские черные медведи в условиях зоопарка (D.V. Pence, J.M. Crum, J.A. Conti [24]).

Значительное количество популяционных исследований проведено на гельминтах рыб (Л.В. Аникиева, Р.П. Малахова [25], А.М. Лопухина [26], W.F. Front [27], D.K. Cone, P.M. Ryan [28], G.V. Avdeev [29], С. J. Sindermann [30], С.М. Соусь [31-37], В.А. Ройтман [38], М.П. Исков [39], Н.А. Изюмова [40], А.Е. Жохов [41], В.А. Догель [42], О.В. Доброхотова [43, с.109], А.И. Агапова [44-49], А.М. Наумова [50], А.М. Наумова, В.А. Ройтман [51] и др.). В XX веке благодаря исследованиям В. А. Догеля, К. И. Скрябина и Э. И. Ляймана значительно расширилось изучение паразитологии рыб [52]. Существенный вклад в развитие теоретических основ этой науки внесло формирование концепции экологической паразитологии. Важным этапом ее становления стала разработка проблемы «паразитофауна и среда», в которой ведущую роль сыграла школа В.А. Догеля [53-60]. В 30-х годах XX века эколого-паразитологические исследования обрели синэкологический подход, ставший основой для двух ключевых направлений: изучения паразитарных сообществ и популяционной биологии паразитов. Начатые Е.Н. Павловским [60-62] и продолженные А.П. Маркевичем

[63] исследования паразитоценозов позволили глубже понять сложные межвидовые взаимодействия паразитов как внутри организма хозяина, так и в масштабах экосистемы. Популяционная биология паразитов интенсивно развивалась в 40-50-е годы, и значительную роль в ее становлении сыграл В. Н. Беклемишев [64-69]. Он впервые подробно описал структуру паразитарных популяций, предложил концепцию паразитарной системы как экологической единицы, основанной на популяции паразита, а также разработал их классификацию. Значительный вклад в изучение популяционной экологии паразитов внесли и работы К. Кеннеди [70-74].

Работы К. Кеннеди и И.Е.Быховской-Павловской [75] подчеркивают, что распространение паразитов зависит от географических, климатических и экологических условий, т.к. это определяет доступность хозяев, промежуточных хозяев, а также условия, необходимые для развития паразитов. Географическая изоляция, такая как наличие горных хребтов, островов или изолированных водоемов, может приводить к формированию уникальных паразитофаун. В таких регионах паразиты часто эндемичны, то есть встречаются только в определенной местности. К примеру, в озере Байкал, которое является изолированной экосистемой, обнаружены уникальные виды паразитов, такие как цестода *Diphyllobothrium dendriticum*, которые не встречаются в других регионах [76]. На Галапагосских островах, изолированных от материка, паразитофауна рыб отличается низким разнообразием, но включает уникальные виды, адаптированные к местным [77].

Тип водоемов (реки, озера, моря) и их гидрологический режим обуславливает распространение паразитов. Например, пресноводные паразиты не могут выжить в морской воде, и наоборот. В бассейне Амазонки, где преобладают пресноводные экосистемы, распространены паразиты, такие как трематоды рода *Clinostomum*, которые зависят от пресноводных улиток как промежуточных хозяев [78]. Трематоды рода *Diplostomum* тоже зависят от пресноводных улиток как промежуточных хозяев, поэтому их распространение ограничено регионами с подходящими водоемами [79]. В Северном море, являющимся морской экосистемой, распространены нематоды рода *Anisakis*, которые зависят от морских хозяев [80].

Географическое положение определяет климатические условия, такие как температура, влажность и сезонность, которые влияют на жизненные циклы паразитов. В тропических регионах с высокой температурой и влажностью наблюдается высокая численность трематоды рода *Schistosoma*, которые зависят от теплой воды для развития [81]. В арктических регионах с низкими температурами жизненные циклы паразитов замедлены, что ограничивает их распространение. Например, моногенетические сосальщики рода *Gyrodactylus* встречаются реже в холодных водах [82].

Степень антропогенного воздействия, такого как загрязнение водоемов, урбанизация и аквакультура, также влияет на распространение паразитов. В регионах с интенсивным сельским хозяйством, таких как дельта Меконга, наблюдается высокая численность трематоды рода *Opisthorchis*, которые зависят от улиток и рыб как промежуточных хозяев [83]. Загрязнение тяжелыми металлами снижает разнообразие паразитов, но может увеличивать численность устойчивых видов [84]. Использование удобрений в сельском хозяйстве способствует увеличению численности промежуточных хозяев-улиток, что приводит к росту популяций трематод (Lafferty, 1997). В аквакультурных хозяйствах по разведению лосося в Норвегии, наблюдается высокая численность морской воши *Lepeophtheirus salmonis* из-за высокой плотности хозяев [85].

На распространение паразитов оказывают миграции рыб. Мигрирующие рыбы могут переносить паразитов между различными регионами. Атлантический лосось (*Salmo salar*) мигрирует между реками и океаном, что способствует распространению нематоды рода *Anisakis* [86]. Тихоокеанские лососи (*Oncorhynchus spp.*) мигрируют из рек в океан и обратно, что способствует распространению трематоды рода *Nanophyetus* Margolis, L. (1998). [87]. В морских экосистемах распространение нематоды рода *Anisakis*, связано с миграциями рыб-хозяев [88].

Глобальное изменение климата обуславливает ареалы паразитов, их жизненные циклы и взаимодействие с хозяевами. Потепление климата способствует расширению ареалов паразита *Anisakis simplex* в северные регионы [89]. Изменение климата может приводить к увеличению частоты экстремальных погодных явлений, что влияет на динамику популяций паразитов [90].

Популяционная экология паразитов тесно связана с их взаимодействием с хозяевами. Паразиты могут вызывать снижение иммунитета, изменение поведения и даже гибель рыб.

Паразиты рыб оказывают значительное влияние на своих хозяев, вызывая снижение иммунитета, изменение поведения и даже гибель. Эти эффекты могут быть связаны как с прямым воздействием паразитов на организм хозяина, так и с косвенными последствиями, такими как конкуренция за ресурсы или нарушение физиологических процессов. Паразиты могут подавлять иммунную систему рыб, делая их более уязвимыми к другим инфекциям и заболеваниям. Моногенетические сосальщики рода *Gyrodactylus* вызывают повреждение кожи и жабр рыб, что приводит к снижению иммунного ответа и повышению восприимчивости к вторичным инфекциям [91]. Трематоды рода *Diplostomum* поражают глаза рыб, вызывая воспаление и снижение иммунной защиты, что делает рыб более уязвимыми к другим паразитам и патогенам [92].

Паразиты могут изменять поведение рыб, чтобы увеличить свои шансы на передачу или завершение жизненного цикла. Это часто связано

с манипуляцией нервной системой хозяина. Трематода *Euhaplorchis californiensis* изменяет поведение рыб-хозяев (например, *Fundulus parvipinnis*), заставляя их чаще плавать у поверхности воды, где они становятся более заметными для птиц – окончательных хозяев паразита [93]. Нематода *Philometra ovata* поражает половые органы рыб, что приводит к изменению их репродуктивного поведения и снижению успеха размножения [94].

В некоторых случаях паразиты могут вызывать массовую гибель рыб, особенно при высокой интенсивности заражения или в условиях стресса. Моногенетический сосальщик *Gyrodactylus salaris* вызывает массовую гибель молоди атлантического лосося (*Salmo salar*) из-за повреждения кожи и жабр, что приводит к нарушению осморегуляции и [95]. Трематода *Cryptocotyle lingua* поражает печень и другие внутренние органы рыб, что может приводить к их гибели при высокой интенсивности заражения [96].

Паразиты могут нарушать физиологические процессы рыб, такие как питание, дыхание и размножение, что в конечном итоге снижает их выживаемость. Ленточный червь *Ligula intestinalis* поражает брюшную полость рыб, вызывая атрофию внутренних органов и нарушение репродуктивной функции [97]. Нематода *Anguillicola crassus* поражает плавательный пузырь угрей, нарушая их способность регулировать плавучесть и мигрировать [98].

В то же время, рыбы вырабатывают защитные механизмы, такие как иммунный ответ и поведенческие адаптации. Рыбы разработали разнообразные защитные механизмы против паразитов, включая иммунные ответы и поведенческие адаптации. Эти механизмы позволяют им эффективно противостоять паразитарным инвазиям и минимизировать их негативное воздействие. Иммунная система рыб включает как врожденные, так и адаптивные компоненты, которые совместно обеспечивают защиту от паразитов. Врожденный иммунитет предоставляет первую линию обороны и включает физические барьеры, такие как кожа и слизистые оболочки, а также клеточные и гуморальные компоненты.

Адаптивный иммунитет, характеризующийся специфичностью и памятью, развивается в ответ на конкретные патогены. Одним из примеров эффективного иммунного ответа является реакция рыб на цестод. Исследования показали, что заражение цестодами может вызывать изменения в микроморфологии органов иммунной системы рыб [99]. Кроме того, у некоторых видов рыб наблюдается развитие фиброза в ответ на паразитарную инвазию, что помогает ограничить распространение паразита в тканях [100].

Однако паразиты также обладают адаптациями, позволяющими им избегать иммунного ответа хозяина. Некоторые трематоды, поражающие хрусталик глаза рыб, могут не вызывать значительной иммунной реакции, что позволяет им успешно развиваться в тканях [101].

Помимо иммунных механизмов, рыбы демонстрируют различные поведенческие стратегии для снижения риска заражения паразитами. Одной из таких стратегий является выбор определенных мест обитания или изменение миграционных маршрутов, позволяющее избегать зон с высокой концентрацией паразитов. Например, некоторые виды рыб избегают участков водоемов, где наблюдается высокая плотность промежуточных хозяев паразитов, таких как моллюски или ракообразные. Рыбы могут избегать участков водоемов с высокой плотностью промежуточных хозяев паразитов, таких как моллюски или ракообразные, чтобы снизить риск заражения. Это поведение является результатом эволюционной адаптации, направленной на минимизацию контакта с паразитами. Рыбы могут использовать визуальные сигналы для обнаружения и избегания промежуточных хозяев паразитов. Например, они могут избегать участков с высокой плотностью моллюсков или ракообразных, которые видны на дне или в толще воды. Исследования показали, что рыбы избегают участков с высокой плотностью улиток, которые являются промежуточными хозяевами трематод. Например, гольяны (*Phoxinus phoxinus*) избегают участков с высокой плотностью улиток *Lymnaea stagnalis*, зараженных трематодами *Diplostomum* [102]. Рыбы могут изменять свое кормовое поведение, чтобы избегать участков с высокой плотностью промежуточных хозяев паразитов. Это может включать изменение мест кормления или выбор альтернативных источников пищи. Исследования показали, что рыбы избегают кормиться вблизи участков с высокой плотностью ракообразных, которые являются промежуточными хозяевами паразитов. Например, лососевые рыбы избегают участков с высокой плотностью веслоногих рачков, зараженных ленточными [103].

Рыбы могут обучаться избегать участков с высокой плотностью промежуточных хозяев паразитов через социальное обучение. Например, они могут наблюдать за поведением других рыб и избегать участков, где те проявляют признаки стресса или избегания. Гуппии (*Roselia reticulata*) избегают участков с высокой плотностью церкарий трематод, наблюдая за поведением других особей [104].

Еще одной формой поведенческой адаптации является привлечение «чистильщиков» — специализированных рыб или беспозвоночных, удаляющих паразитов с кожи, жабр и ротовой полости других рыб. Такое сотрудничество приносит пользу обеим сторонам: очищаемые рыбы снижают паразитарную нагрузку и улучшают свое состояние, а «чистильщики» получают пищу.

Этот механизм широко распространен среди различных видов водных обитателей. Это явление, известное как "чистильное поведение" (cleaning symbiosis), является важным аспектом экологии морских и пресноводных экосистем. В данном разделе рассматриваются примеры и механизмы такого взаимодействия, подкрепленные научными

исследованиями. Рыбы-чистильщики из семейства губановых (Labridae), такие как *Labroides dimidiatus*, широко известны своими чистильными услугами.

Они удаляют паразитов с поверхности тела, жабр и даже из ротовой полости крупных рыб, таких как груперы и мурены [105]. Некоторые беспозвоночные, такие как креветки, также выполняют роль чистильщиков, удаляя паразитов с поверхности тела рыб.

Креветки-чистильщики *Lysmata amboinensis* и *Stenopus hispidus* удаляют паразитов с поверхности тела рыб, включая моногенетических сосальщиков и ракообразных [106]. Чистильное поведение является примером мутуализма, где обе стороны получают выгоду. Рыбы-чистильщики получают пищу, а их "клиенты" избавляются от паразитов. Исследования показали, что рыбы, которые регулярно посещают чистильщиков, имеют меньше паразитов и лучшее здоровье. Например, рыбы-хирурги (*Acanthurus* spp.), которые регулярно посещают чистильщиков, имеют меньше моногенетических сосальщиков на жабрах [106].

Паразиты рыб являются важным звеном в пищевых цепях, так как они служат пищей для других организмов, таких как хищные беспозвоночные или рыбы. Личинки трематод, церкарии, могут служить пищей для мелких беспозвоночных, таких как веслоногие рачки, которые, в свою очередь, являются кормом для рыб [107]. Нематоды *Anisakis* spp., могут передаваться по пищевой цепи от рыб к морским млекопитающим, китам и дельфинам, играя важную роль в поддержании баланса экосистем [108].

Паразиты могут влиять на структуру сообществ, изменяя конкуренцию между видами рыб или способствуя доминированию определенных видов. Трематоды *Diplostomum spathaceum* снижают выживаемость гольянов (*Phoxinus phoxinus*), что может способствовать увеличению численности других видов рыб [109].

Паразиты рыб могут служить биоиндикаторами состояния окружающей среды, так как их сообщества чувствительны к изменениям качества воды, загрязнению и другим антропогенным воздействиям. Трематоды и нематоды, могут использоваться для мониторинга загрязнения водоемов тяжелыми металлами и другими токсичными веществами [110].

Молекулярно-генетический анализ стал мощным инструментом в изучении популяционной экологии паразитов рыб. Он позволяет исследовать генетическую структуру популяций, выявлять пути передачи паразитов, изучать их эволюцию и взаимодействие с хозяевами.

Исследование генетической структуры нематод *Anisakis simplex* с использованием микросателлитных маркеров показало, что существуют различные генетические линии, связанные с разными хозяевами и географическими регионами [111]. Исследование генетической структуры трематод *Diplostomum spathaceum* с использованием марке-

ров ITS (Internal Transcribed Spacer) показало, что существуют различные генетические линии, связанные с разными видами хозяев [112].

Молекулярно-генетический анализ позволяет выявлять криптическое разнообразие, то есть виды, которые морфологически неразличимы, но генетически различны. Исследование нематод *Anisakis spp.* с использованием маркеров ITS и COI (Cytochrome Oxidase I) выявило криптическое разнообразие, включая несколько ранее неизвестных видов [113]. Исследование трематод *Diplostomum spp.* с использованием маркеров ITS и COI выявило криптическое разнообразие, включая несколько новых видов [114]. Исследование трематод *Schistosoma spp.* с использованием маркеров ITS и COI позволило идентифицировать промежуточных хозяев и пути передачи [115].

Молекулярно-генетический анализ позволяет изучать эволюцию и филогению паразитов, выявляя родственные связи между различными видами и группами. Исследование филогении трематод *Diplostomum spp.* с использованием маркеров ITS и COI позволило выявить эволюционные связи между различными видами и группами [114].

Молекулярно-генетический анализ позволяет изучать взаимодействие паразитов и хозяев, включая механизмы иммунного ответа и адаптации паразитов. Исследование взаимодействия нематод *Anisakis spp.* и их хозяев с использованием транскриптомного анализа позволило выявить гены, связанные с иммунным ответом и адаптацией паразитов [116].

Математическое моделирование в изучении популяционной экологии паразитов рыб позволяет прогнозировать динамику популяций, изучать взаимодействие паразитов и хозяев, а также оценивать влияние различных факторов, таких как изменение климата, антропогенное воздействие и управление популяциями. Модель SIR (Susceptible-Infected-Recovered) используется для изучения динамики заражения рыб паразитами, такими как моногенетические сосальщики *Gyrodactylus salaris*. Модель позволяет прогнозировать распространение паразитов и оценивать эффективность мер контроля [117]. Модель SEIR (Susceptible-Exposed-Infected-Recovered) используется для изучения динамики заражения рыб трематодами *Diplostomum spathaceum*. Модель учитывает латентный период развития паразитов и позволяет прогнозировать вспышки заболеваний [92]. Модель взаимодействия паразитов и хозяев, разработанная на основе уравнений Лотки-Вольтерры, используется для изучения динамики заражения рыб нематодами *Anisakis spp.*

Модель учитывает плотность популяций хозяев и паразитов, а также скорость передачи инфекции [118]. Модель взаимодействия паразитов и хозяев, разработанная на основе уравнений Маккендрика-фон Фёрстера, используется для изучения динамики заражения рыб трематодами *Schistosoma spp.* Модель учитывает возрастную структуру популяций хозяев и паразитов [119].

Математические модели используются для изучения влияния изменения климата на популяции паразитов рыб, включая изменение ареалов, динамику популяций и взаимодействие с хозяевами. Модель, разработанная на основе климатических данных, используется для прогнозирования изменения ареалов нематод *Anisakis spp.* в ответ на глобальное потепление. Модель учитывает температуру воды, соленость и доступность хозяев [120]. Модель, разработанная на основе климатических данных, используется для прогнозирования изменения динамики популяций трематод *Diplostomum spathaceum* в ответ на изменение температуры воды. Модель учитывает скорость развития паразитов и доступность промежуточных хозяев [121].

Математические модели используются для изучения влияния антропогенного воздействия, такого как загрязнение водоемов и аквакультура, на популяции паразитов рыб. Модель, разработанная на основе данных о загрязнении водоемов, используется для прогнозирования изменения динамики популяций паразитов рыб, таких как трематоды *Schistosoma spp.* Модель учитывает концентрацию загрязняющих веществ и их влияние на промежуточных хозяев [122]. Модель, разработанная на основе данных о аквакультуре, используется для прогнозирования изменения динамики популяций паразитов рыб, таких как морская вошь *Lepeophtheirus salmonis*. Модель учитывает плотность популяций хозяев и скорость передачи инфекции [123].

Широко применяются в экологических исследованиях географические информационные системы (GIS), включая изучение популяционной экологии паразитов рыб. GIS-технологии позволяют анализировать пространственное распределение паразитов, выявлять закономерности их распространения и оценивать влияние экологических факторов. Исследование пространственного распределения нематод *Anisakis spp.* в Северной Атлантике с использованием GIS-технологий показало, что плотность заражения выше в прибрежных районах, где наблюдается высокая концентрация промежуточных хозяев [111]. Исследование пространственного распределения трематод *Diplostomum spathaceum* в озерах Финляндии с использованием GIS-технологий показало, что плотность заражения выше в мелководных районах, где наблюдается высокая концентрация промежуточных хозяев [92].

GIS-технологии используются для анализа влияния экологических факторов, таких как температура воды, соленость и наличие промежуточных хозяев, на распространение паразитов рыб. Исследование влияния температуры воды на распространение нематод *Anisakis spp.* в Средиземном море с использованием GIS-технологий показало, что плотность заражения выше в районах с более высокой температурой воды [111]. Исследование влияния солености на распространение трематод *Schistosoma spp.* в дельте Меконга с использованием GIS-технологий показало, что плотность заражения выше в районах с низкой соленостью [81].

GIS-технологии используются для прогнозирования распространения паразитов рыб в ответ на изменение климата и антропогенное воздействие. Прогнозирование изменения ареалов нематод *Anisakis spp.* в Северной Атлантике в ответ на глобальное потепление с использованием GIS-технологий показало, что ареалы паразитов могут расширяться в северные регионы [120]. Прогнозирование изменения динамики популяций трематод *Diplostomum spathaceum* в озерах Финляндии в ответ на изменение температуры воды с использованием GIS-технологий показало, что плотность заражения может увеличиваться в более теплых районах [121].

Несмотря на значительный прогресс в изучении популяционной экологии паразитов рыб, остаются нерешенные вопросы. К ним относятся недостаток данных по редким видам паразитов, слабая изученность роли паразитов в арктических и тропических экосистемах, а также необходимость интеграции экологических и молекулярных методов. Перспективным направлением является изучение влияния глобальных изменений климата и антропогенного воздействия на популяции паразитов, а также разработка мер по контролю паразитарных заболеваний в аквакультуре. Современные ихтиопаразитологи сталкиваются с задачей разработки прогнозных методов оценки паразитологической ситуации в водоемах с разными типами хозяйственного использования. В связи с этим растет значимость исследований, посвященных экологии паразитов рыб, включая их распространение, динамику встречаемости во времени, пространстве, а также среди различных видов и популяций хозяев. Первой работой в этом направлении было изучение паразитофауны беломорской семги [124]. С тех пор уже накоплен обширный материал, выявлены ключевые закономерности изменений паразитофауны рыб в зависимости от возраста и сезона [125-138].

Отечественная ихтиопаразитология уделяет значительное внимание исследованию влияния экологических факторов на состав паразитофауны рыб [138-150]. Важную роль играет анализ факторов, определяющих взаимоотношения паразитов и хозяев как на индивидуальном, так и на популяционном уровне. Распределение гельминтов в зависимости от пола и возраста хозяина является частью более широкой проблемы паразито-хозяинных взаимодействий. Изучение этих аспектов способствует пониманию механизмов регуляции и устойчивости системы «паразит – хозяин», а также динамики численности партнеров.

2 Экология паразитов рыб, структура и сравнительный анализ паразитарных сообществ

2.1 Методологические аспекты изучения экологии паразитов рыб Казахстанского Прииртышья

Исследование экологии паразитов рыб представляет собой многогранную задачу, требующую комплексного подхода, включающего современные методы анализа, полевые исследования, лабораторные эксперименты и статистические модели. Данный раздел посвящен методологическим аспектам, использованным в исследовании паразитов рыб Казахстанского Прииртышья, с акцентом на методы сбора, фиксации и анализа паразитарного материала, а также на подходы к изучению влияния экологических факторов на распространение и структуру паразитарных сообществ.

1. Методы сбора и фиксации материала

Сбор материала проводился на водоемах Казахстанского Прииртышья с использованием стандартных гидробиологических методов. Для отлова рыб применялись сети различных модификаций и ловушки. Паразитарный материал собирался непосредственно в полевых условиях, что позволяло избежать постмортальных изменений в структуре паразитов. Методы фиксации включали использование формалина, этанола и специальных растворов, предотвращающих аутолиз паразитарных тканей.

2. Методы морфологического анализа

Идентификация паразитов проводилась с использованием световой и сканирующей электронной микроскопии. Определение видовой принадлежности основывалось на ключевых морфологических признаках, таких как структура ротового аппарата, особенности кутикулы, расположение органов и характеристики личиночных стадий. Особое внимание уделялось изучению гельминтоценозов глазных паразитов рыб, поскольку они являются индикаторами состояния экосистем.

3. Статистический анализ данных

Данные по зараженности рыб обрабатывались с использованием методов математической статистики. Применялись показатели экстенсивности и интенсивности инвазии, индексы обилия и разнообразия. Для оценки зависимости зараженности от факторов среды использовались регрессионные модели и факторный анализ. Особое внимание уделялось половозрастной динамике паразитов и их распределению в разных биотопах.

5. Экологическое моделирование

Для прогнозирования распространения паразитов использовались математические модели. Они позволили оценить динамику паразитарных популяций, влияние климатических факторов и антропогенного воздействия.

6. Пространственно-биотопическое распределение паразитов

Исследование пространственного распределения паразитов проводилось на основе анализа различных типов водоемов региона. Установлено, что видовой состав паразитов существенно варьирует в зависимости от гидрологических условий: водоемы с высокой антропогенной нагрузкой характеризуются повышенной зараженностью рыб за счет изменения структуры биоценозов.

8. Биотические взаимодействия паразитов и хозяев

Анализ взаимодействий паразитов с хозяевами включал изучение внутривидовой и межвидовой конкуренции паразитов, а также феномена викариата. Установлено, что степень зараженности рыб зависит от их пищевого поведения, уровня метаболизма и физиологического состояния.

9. Значение исследования и перспективы

Изучение экологии паразитов рыб Казахстанского Прииртышья имеет важное теоретическое и прикладное значение. Полученные результаты могут быть использованы для биомониторинга водоемов, оценки устойчивости экосистем к антропогенному воздействию и разработки мер профилактики паразитарных заболеваний рыб. Дальнейшие исследования должны быть направлены на анализ влияния климатических изменений на паразитарные системы и разработку адаптивных стратегий их контроля.

2 Экология паразитов рыб, структура и сравнительный анализ паразитарных сообществ

2.2 Факторы и принципы формирования сообществ паразитов рыб

Паразит – хозяин как система надорганизменного уровня (или симбионт - макроорганизм) может быть облигатно необходимой в природе по ряду причин: 1) как промежуточное звено между организмом и сообществом (или видом и сообществом). 2) необходимость над любым, в том числе и над высшим трофическим уровнем, консумента, перераспределяющего вещество и энергию; 3) обеспечение устойчивости сообщества, чтобы не оставалось свободных экологических ниш и ресурсов.

Организм хозяина для паразита является одновременно и средой, и компонентом системы; он сам воздействует на паразитов и является проводником сигналов из внешней среды. Вообще в системах надорганизменного уровня макроорганизм служит одновременно и средой (первого порядка), и одним из компонентов системы. Микроорганизмы и паразиты также могут быть средой для других, более мелких организмов (вирусов, бактерий).

С информационной точки зрения система паразит-хозяин, с одной стороны, испытывает сигнальные (информационные) воздействия из внешней среды, с другой - является частью информационного поля и оказывает сигнальные воздействия на другие системы.

Компоненты крупной системы оказывают воздействие друг на друга, что является сущностью функционирования системы в целом (наряду с действиями извне).

Информация как сигнальное воздействие оставляет след на системе и/или отдельных ее компонентах.

Все воздействия окружающей среды составляют информационное поле, действующее как на генотип, так и на фенотип, то есть на всех этапах реализации генотипа. В системах надорганизменного уровня эти воздействия исходят как из внешней среды, так и от организмов-партнеров – компонентов системы.

В реальных системах энергия уходит на взаимодействие; энергия компонентов потенциальных систем – внутренняя. Свободные от паразитов вид или популяция – потенциальный ресурс для паразитов и инфекций (особенно в синантропных условиях, где паразитофауна обедняется ввиду отсутствия условий для свободноживущих стадий).

Любое неблагоприятное воздействие на систему извне или изнутри порождает компенсаторные изменения в ней. Компенсация в системе паразит-хозяин, где взаимодействуют партнеры-антагонисты, как залог коадаптации партнеров отличается следующими особенностями: 1) взаимность; 2) респондентность (поочередные, диалогические ответы одного компонента на воздействие другого); 3) параллелизм изменений.

Компенсаторные изменения приводят к адаптации – компонентов системы друг к другу и системы в целом – к внешней среде (то есть к еще более крупной системе). Абсолютных адаптаций нет; более того, любая глубокая или узкоспециализированная адаптация – это «палка о двух концах». Адаптация к одному воздействию может сделать систему декомпенсированной по отношению к другому. В меняющихся условиях естественный отбор стремится к «золотой середине».

У любого воздействия есть пределы интенсивности, за которыми исчерпываются компенсаторные возможности системы, наступает критическое истощение ресурсов и гибель.

Любая живая система, в том числе и система паразит-хозяин, функционируют по принципу викариата (замещения), который неизбежно имеет место на всех этапах и уровнях функционирования системы. Это касается смены поколений у паразитов и хозяев, замены в паразитоценозе одного вида другим, заселения пустующих экологических ниш несвойственными паразитами (при условии контакта с инвазионным началом).

При формировании систем организменного и надорганизменного уровня, в том числе системы паразит-хозяин, неизбежно возникает информационный дуализм между внутренней (генетической) информацией и сигнальными воздействиями окружающей среды, составляющими энергоинформационное поле и контролирующими реализацию генотипа хозяина и паразита, которые проходят отбор соответственно на патогенность и толерантность.

Роль и место систем паразит-хозяин и паразитоценозов среди прочих природных систем надорганизменного уровня можно представить, как показано на рисунке 1.

Организм любого животного представляет собой огромную по своей численности и видовому разнообразию совокупность симбионтов – мутуалистов, паразитов, комменсалов. С этих позиций Б.Г. Иогансен и Е.Д. Логачев [151] пытаются разграничить понятия «индивид», «особь» и «организм», считают, что индивидом следовало бы называть элементарное живое существо, в котором ничего не живет (но таковыми являются только животные-гнотобионты, содержащиеся в специальных искусственных условиях); особи представляют собой популяции симбионтов и паразитов, которые не всегда являются индивидами, так как в них могут быть свои сожители. Наконец, организмом следует называть, по хозяину, весь его симбиоценоз (паразитоценоз). Безусловно, с практической точки зрения наибольший интерес представляют сообщества паразитических организмов – как на уровне отдельных особей, так и на уровне популяций и видов хозяина. Формирование сообществ паразитов – так же, как и сообществ свободноживущих организмов – подчинено определенным экологическим законам, только сообщества паразитов в своем формировании проходят больше число этапов – в соответствии с адаптациями к разным средам обитания, а в этих средах – друг к другу.

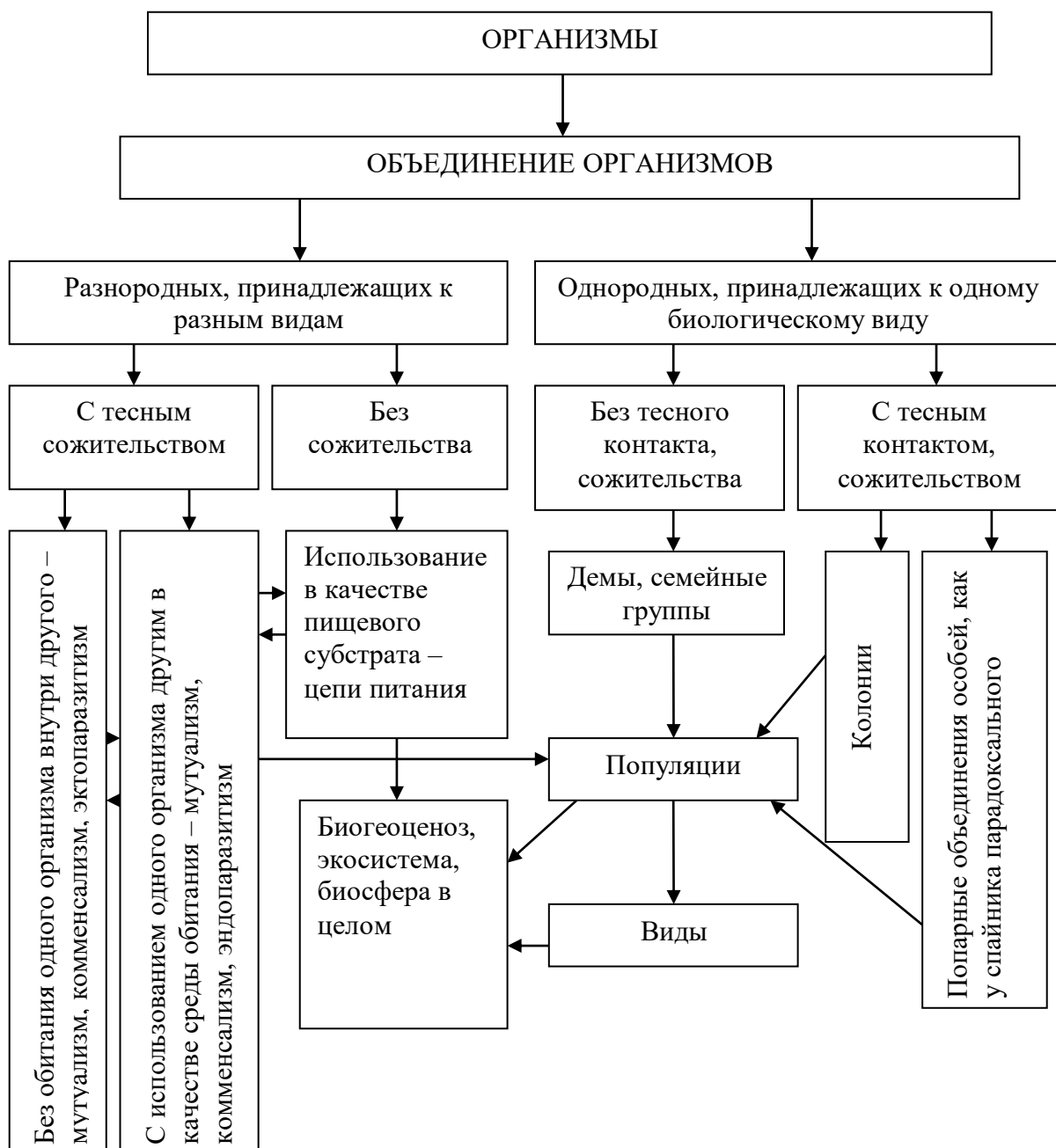


Рисунок 1 - Роль и место систем паразит-хозяин и паразитоценозов среди природных систем надорганизменного уровня

Основными факторами формирования сообществ паразитов, на наш взгляд, являются: 1) условия внешней среды (куда входят не только внешние абиотические факторы, но и потенциальные конкуренты и хищники для свободноживущих стадий и стадиеобеспечивающие хозяева – промежуточные или дефинитивные – для гельминтов со сложным циклом); 2) организм хозяина с его потенциальными ресурсами и механизмами резистентности; 3) другие паразиты или симбионты организма, с которыми могут сложиться синергические или антагонистические отношения (таблица 1).

Таблица 1 – Факторы формирования сообществ паразитов

Адаптации паразитов к основным группам внешних факторов		
Условиям внешней среды	Организму хозяина	Другим паразитам или симбионтам организма
В число которых входят:		
Абиотические факторы, предопределяющие выживаемость активных и пассивных свободноживущих стадий (температура, влажность, инсоляция).	Потенциальные ресурсы организма хозяина, определяемые его размерами, запасом энергетических субстанций, темпами метаболизма.	Сигнально-информационные механизмы перераспределения ресурсов между особями и видами паразитов.
Потенциальные элиминаторы (хищники, абортивные хозяева) и конкуренты.	Специфические и неспецифические иммунные процессы, направленные против паразита.	Влияния паразитов друг на друга посредством организма хозяина (через реципрокные и нереципрокные иммунные реакции).
Наличие и плотность популяций хозяев (дефинитивных – для аллогенных и промежуточных – для автогенных видов гельминтов), определяющие возможность и вероятность попадания в хозяина.	Компартментализация организма и отдельных органов, детерминирующая число потенциальных экологических ниш в организме; условия обитания в каждом органе или его части.	Непосредственная трофическая и пространственная конкуренция (внутривидовая и межвидовая) в органе обитания; синергизм или антагонизм паразитов в зависимости от численности.
УСЛОВИЯ ИНВАЗИИ		
	УСЛОВИЯ ВЫЖИВАНИЯ	
УСЛОВИЯ ФОРМИРОВАНИЯ И СУЩЕСТВОВАНИЯ СООБЩЕСТВА ПАЗИТОВ В ЕГО ЦЕЛОСТНОСТИ, ВЗАИМОСВЯЗЯХ И ВЗАИМОДЕЙСТВИЯХ		

Однако, если подходить к формированию отдельных паразитарных систем и сообществ гельминтов в целом более обобщенно, то все многообразие факторов формирования сообществ можно подразделить на две большие группы: 1) факторы внешней среды, или среды обитания паразитов второго порядка [151, с.201], куда входит вся совокупность внешних абиотических и биотических условий, в том числе круг потенциальных хозяев (с учетом того, что внешние условия детерминируют не только выживание ларвальных стадий паразитов, но и выживание и численность хозяев); 2) факторы организма хозяина, являющегося средой 1-го порядка для паразитов: это ресурсы организма, факторы специфической и неспецифической резистентности, другие паразиты и непаразитические симбионты организма хозяина.

С этих позиций можно сказать, что сообщества паразитов у того или иного вида хозяина в каждом конкретном регионе формируются на двух уровнях: 1) отбор потенциальных претендентов на свободноживущих стадиях, могущих выжить в определенных условиях внешней среды (на этом же уровне происходит и формирование круга потенциальных промежуточных и дефинитивных хозяев); 2) взаимодействие паразитов с организмом хозяина как целостной системой, включая не только его анатомо-физиологические, биохимические и иммунологические особенности, но и всех его симбионтов (паразитов, комменсалов, мутуалистов).

На основе анализа многочисленного материала от различных видов хозяев авторы выдвигают следующие принципы формирования сообществ паразитов (в том числе гельминтов).

1. Принцип компартиментализации: чем больше дифференцирован организм и его отдельные органы, тем больше создается в нем потенциальных пространственных и трофических ниш для паразитов. [70, с.205], анализируя модели сообществ гельминтов у теплокровных и холоднокровных позвоночных, приходят к выводу, что у гомойотермных животных с их более дифференцированным желудочно-кишечным трактом паразитирует больше видов гастроинтестинальных гельминтов. Однако паразиты, и особенно их ларвальные стадии, заселяют не только пищеварительную трубку и связанные с ней железы, но и другие органы, многие из которых даже у низкоорганизованных животных дифференцированы на множество естественных компартиментов. Ярким примером этого могут служить ассоциации метацеркарий диплостоматид в глазах рыб, у которых каждый вид живет в определенной части глаза. Так, у *Diplostomum commutatum* метацеркарии локализуются в хрусталике, у *Diplostomum volvens* метацеркарии паразитируют главным образом в донной части глаза, *D. spathaceum* – в стекловидном теле, у *Tylodelphys clavata* метацеркарии живут в стекловидном теле глаза.

2. Принцип взаимодействия: составляющие сообщества паразитов на любом уровне – организменном, популяционно-видовом или экосистемном – будут взаимодействовать между собой, только механизмы и масштабы такого взаимодействия будут на каждом уровне различными. В масштабе экосистемы свободноживущие стадии паразитов будут взаимодействовать между собой, со свободноживущими почвенными беспозвоночными – как синергисты, конкуренты или элиминаторы, с потенциальными промежуточными и дефинитивными хозяевами. В популяции хозяина потенциальные паразиты-конкуренты будут занимать различные половозрастные, биотопические и другие группы, а полигостальные виды – в различной степени эксплуатировать разные виды хозяев. В организме хозяина взаимодействие паразитов будет складываться из: синергических взаимодействий, направленных на преодоление резистентности организма, пространственной и трофической конкуренции при ограниченном ресурсе, угнетения особей (одного или разных видов) продуктами метаболизма, реципрокных и нереципрокных иммунных реакций хозяина.

3. Принцип викариата, или замещения проявляется в том, что каждая потенциальная экологическая ниша в организме хозяина заселяется одним видом паразита (по мнению К.Кеннеди [70, с.87], размежевание паразитов по органам локализации является результатом межвидовой конкуренции и в то же время способом ее устранения). Явление викариата играет огромную роль в экологии свободноживущих организмов: по правилу Джордана [70, с.63], разные виды с одинаковыми экологическими требованиями занимают в разных экосистемах сходную экологическую нишу, причем такие заместители могут быть как родственными, так и таксономически далекими.

В отношении паразитических организмов явление викариата было впервые затронуто в работе J. Hugot [149, с.173], в которой рассматривается географический викариат у оксиурат теплокровных позвоночных и убедительно показано, что только один вид оксиурид может паразитировать в определенном виде млекопитающих.

Н.Е. Тарасовская и Г.К. Сыздыкова [152, с.135] рассмотрели явление викариата на примере 5 видов грызунов из нескольких регионов Казахстана и Кыргызстана и пришли к выводу, что число экологических ниш для паразитов в определенных органах обитания у животных ограничено, и в каждую нишу может заселяться определенный вид гельминтов, ларвальные стадии которого могут выжить и инвазировать хозяина в данных условиях. У одного и того же хозяина в разных регионах какой-то орган или участок желудочно-кишечного тракта могут заселяться разными видами гельминтов. Списочная полигостальность многих видов гельминтов – по сути, формальная, ибо в каждом конкретном регионе или биотопе потенциальная экологическая

ниша (орган обитания или его участок) может быть заселена одним видом гельминтов, но не несколькими сразу. При этом один орган не служит уникальной нишей для какого-либо одного вида паразитов. Различные его участки, особенно если орган имеет сложное строение, делится на компартменты и отличается биохимическими условиями, могут быть заселены несколькими видами паразитов одновременно.

У паразитов рыб, обитающих в бассейне р. Иртыш, наблюдается викариат в сообществах глазных метацеркариев. У большинства исследованных пресноводных рыб в глазах встречаются три различных вида метацеркариев: *Diplostomum commutatum* – в хрусталике, *D. volvens* – донной части глаза, *Tylodelphys clavata* – в стекловидном теле, и в то же время почти не встречается *D. spathaceum*, также локализующийся в стекловидном теле глаза.

4. Принцип компенсации и саморегуляции сообщества: любой паразит представляет собой повышенную энергетическую нагрузку на организм хозяина, которая должна быть компенсирована питанием и течением метаболических процессов (и это одно из частных приложений общего принципа Ле Шателье – Брауна: всякое действие рождает противодействие [70, с.399]). Если речь идет об автогенных паразитах, завершающих свой цикл в данном хозяине, то очевидно, что компенсация необходима до уровня безопасного и даже благополучного существования организма хозяина: гибель хозяина невыгодна половозрелым паразитам, особенно длительно живущим. Однако у рыб есть очень много аллогенных паразитов, завершающих свое развитие в дефинитивных хозяевах – потребителей рыбы (птицах и млекопитающих). Патогенность многих ларвальных стадий паразитов, способствующая их попаданию в окончательного хозяина через цепь хищник-жертва, хорошо изучена у различных видов, включая мозгового ценура, однокамерного эхинококка и альвеококка [71, с.87].

У рыб к специфически патогенным паразитам можно отнести глазных метацеркариев, вызывающих зрительную дезориентацию и повышающих вероятность их поедания рыбаками и птицами. Также к таким паразитам относятся метацеркарии трематод родов *Ichthyocotylurus* и *Tetracotyle*, локализующиеся на поверхности внутренних органов рыб, что снижает их подвижность и заставляет держаться у берега. Гигантские плероцеркоиды ремнецов ослабляют жизнеспособность рыб, вынуждая их всплывать на поверхность. Но даже личиночные стадии не должны снижать жизнеспособность организма хозяина до критического уровня, вызывая спонтанную гибель: это невыгодно прежде всего самому паразиту. Жизненные функции организма зараженного промежуточного хозяина должны поддерживаться до тех пор, пока он не попадет в пищу дефинитивного хозяина, а паразит не вступит в следующую стадию своего развития. К тому же у рыб, имеющих много видов как автогенных, так и аллогенных паразитов, те и другие должны

находить некое «среднее арифметическое» в поддержании жизнеспособности хозяина: снижение вероятности спонтанной гибели, в том числе от патогенного воздействия самих паразитов, и элиминация хищниками потенциальными дефинитивными хозяевами) особей, наиболее сильно инвазированных личиночными формами.

Говоря о саморегуляции в сообществе паразитов, в том числе и на уровне особи, следует отметить, что насыщенное видами сообщество представляет собой систему с наиболее высоким уровнем авторегуляции. Разные виды паразитов будут ограничивать численность друг друга, и механизмы такого ограничения будут самыми различными – от непосредственной пространственной и трофической конкуренции до угнетения друг друга продуктами метаболизма, реципрокных и нереципрокных иммунных реакций организма хозяина.

5. Принцип системности: каждое сообщество гельминтов представляет собой систему, сочлены которой зависят друг от друга и взаимосвязаны такой макросистемой, как организм хозяина (который, по мнению С.С. Шульмана и А.А. Добровольского [152, с.236], берет на себя роль посредника между паразитами и другими эндосимбионтами и внешней средой). При этом, по нашему мнению, в сообществе паразитов возникает целая иерархия сред и систем, и при этом более крупная система является средой (или микросердой) для более мелкой системы. А.А. Спасский [153, с.134], развивая учение Е.Н.Павловского о средах обитания паразитов, утверждал, что у паразитов может быть не только среда первого и второго, но также и третьего порядка. Например, средой первого порядка для дочерних спороцист является материнская спороциста, второго порядка – организм моллюска, третьего порядка – внешняя среда. Однако с учетом компартментализации организма хозяина и его отдельных органов, «матрешка» из сред обитания для каждого вида паразитов получается еще более сложной, а результат – сложная и упорядоченная в своем функционировании система сообщества паразитов.

6. Принцип целостности, наряду с принципом системности, предполагает функционирование сообществ паразитов на всех уровнях (организменном, популяционном, экосистемном) как единого целого. Добавление нового сочлена в сообщество или, наоборот, изъятие одного из компонентов приведет к существенным перестройкам всего сообщества, результатом чего будет достижение нового количественного и качественного уровня функционирования сообщества. В некоторых случаях нарушение целостности будет означать полный распад системы: это прежде всего гибель организма хозяина, который будет означать и гибель большинства половозрелых паразитов. Поедание промежуточного хозяина хищником – потенциальным дефинитивным хозяином одних видов паразитов – будет означать гибель как половозрелых гельминтов, так и тех личиночных форм, для которых он

не обеспечивает дальнейшего развития (например, метацеркариев дилостоматид при попадании рыбы в кишечник хищного млекопитающего). В то же время личиночная форма, попавшая в организм специфичного дефинитивного хозяина, дополнит число его паразитов, приведет к перестройкам старого и формированию нового целостного сообщества.

7. Принцип расхода ресурсов до определенного минимума. Как известно, минимум свободной энергии является залогом стабильности любой системы – живой или неживой. Залог устойчивости биогеоценоза – минимальная чистая продукция при расходе значительной части фитомассы по цепям питания [70, с.62]. Ресурсы живой системы любого уровня – сообщества, вида, популяции, организма – также должны в определенной мере расходоваться вышестоящими перераспределителями вещества и энергии (хищники, паразиты, патогены), оставляя лишь минимум для безопасного существования системы. Как отмечает А.Ф.Алимов [154, с.155], видовое разнообразие любых сообществ определяется величиной и доступностью жизненных ресурсов; однако практически не бывает случаев, когда ресурсы не используются или недоиспользуются: если уменьшается количество видов, то увеличивается численность особей оставшихся видов. Авторы настоящей статьи ранее отмечали подобное явление в отношении гельминтов нескольких исследованных групп животных, у которых по каким-либо причинам обеднялась гельминтофауна: домашних кур, синантропных грызунов, домашних плотоядных в городских условиях, лягушек и рыб в водоемах со значительным антропогенным влиянием. Описанные случаи критических уровней инвазии каким-либо видом гельминтов являются не только результатом снижения резистентности организма хозяина, но и общего обеднения паразитофауны, когда исключалось заражение одними видами гельминтов и создавались благоприятные условия для других. В целом значительная зараженность паразитами, выполняющими функцию перераспределения вещества и энергии на высших уровнях, свидетельствует об увеличении трофических ресурсов на определенном этапе функционирования экосистемы.

2.3 Структура паразитарных сообществ и половозрастная динамика паразитов рыб

Пол и возраст животных, как указывал В.А. Догель [157], является одним из основных факторов, влияющих на зараженность паразитами. В настоящее время в этом направлении выполнено много работ, основанных как на полевых, так и на экспериментальных данных, причем исследованиями охвачены самые различные группы животных.

Различия в паразитофауне между особями разного пола встречаются реже среди холоднокровных, и чаще – среди теплокровных хозяев, и причины их менее ясны – по причине большого числа

экофизиологических факторов, предопределяющих предпочтение паразитами самцов или самок.

К. Кеннеди [158] связывает разницу в зараженности самцов и самок с экологическими и поведенческими особенностями животных разного пола, то есть различия в распределении паразитов между самками и самцами не имеют какой-то одной причины, а обусловлены различиями в их питании и физиологии; З.К. Леутская [159] – с различиями в иммунной системе, в частности, с недостатком у половозрелых самцов Т-лимфоцитов и положительным влиянием андрогенов и кортикостероидов на приживаемость гельминтов. Приуроченность большинства гельминтов к животным старших возрастов часто объясняется тем, что у старых особей было больше времени для контакта с инвазионным началом [160], или же тем, что паразит с длительным сроком жизни может накапливаться с возрастом хозяина [161]. Снижение зараженности некоторыми видами гельминтов у старых животных может быть обусловлено либо возрастным иммунитетом, либо тем, что данным паразитом по тем или иным причинам могут заражаться только молодые животные [162].

Исследование половозрастной динамики зараженности паразитами холоднокровных животных представляет интерес уже в том плане, что, во-первых, показывает взаимодействие паразита с организмом хозяина при медленных темпах метаболизма хозяина, зависящих от температуры окружающей среды; во-вторых, именно у пойкилотермных животных с их менее реактивной иммунной системой на полевых данных можно более уверенно отделить действие экологических факторов от физиологических.

Материалом для изучения половозрастной динамики численности паразитов у рыб послужили объединенные выборки двух наиболее многочисленных видов рыб из различных биотопов р. Иртыш и связанных с ней водоемов (карась, будучи одним из фоновых исследованных видов рыб, оказался совсем не зараженным глазными метацеркариями и почти свободным от других видов паразитов). Из показателей зараженности использовали экстенсивность и интенсивность инвазии, а также индекс обилия (показатель, введенный В.Н.Беклемишевым [163], который является более экологичным по сравнению с традиционной интенсивностью инвазии, так как более адекватно показывает нагрузку паразита на всю популяцию хозяина). Количественные данные обрабатывали статистическими методами; показатели зараженности сравнивали с помощью критерия Стьюдента [164].

Исследование зависимости зараженности гельминтами от пола рыб показало, что самки окуня демонстрируют более высокую инвазию метацеркариями трематод *Diplostomum commutatum* по сравнению с самцами. Однако зараженность окуня и плотвы трематодами рода *Tylodelphys clavata* не выявила значительных различий между полами.

Единственное отличие заключалось в том, что у самцов окуня численность метацеркариев этого рода достигала 125 особей на рыбу, чего не наблюдалось у самок, хотя уровень экстенсивности инвазии у обоих полов оказался одинаковым. В то же время у самок плотвы экстенсивность инвазии была выше, чем у самцов, несмотря на сходную интенсивность заражения у представителей обоих полов (таблица 2).

Предположительно, самцы, будучи более подвижными, активнее накапливают паразитов, что приводит к их более агрегированному распределению. Однако из-за высокой зараженности и подвижности самцы чаще становятся жертвами хищников, что способствует периодической элиминации наиболее инвазированных особей. В результате формальные показатели зараженности, включая численность паразитов на одного хозяина, нередко выравниваются между самцами и самками.

Таблица 2 – Динамика зараженности рыб гельминтами в зависимости от пола хозяина

Виды хозяев	Паразиты	Экстенсивность инвазии (%)		Интенсивность инвазии		Индекс обилия	
		Самка	Самец	самка	самец	самка	самец
Окунь, 650 экз. (400 самок и 250 самцов)	<i>Diplostomum commutatum</i>	87,5±1,65	60,0±3,10	41,71	16,0	36,5±5,14	9,6±1,25
	<i>Tylodelphys clavata</i>	75,0±2,16	40,0±3,10	15,3	63,0	11,5±2,12	25,2±3,74
	<i>Triaenophorus nodulosus</i>	62,5±2,42	40,0±3,10	3,2	7,5	2,03±0,11	3,15±0,26
	<i>Ichtyocotylurus plathycephalus</i> в плавательном пузыре	89,0±1,56	81,6±2,45	12,29	12,25	10,75±1,03	9,8±0,96
	<i>Ichtyocotylurus plathycephalus</i> в сердце	12,0±1,62	1,2±0,69	5,1	1,5	0,625±0,011	0,012±0,010
	<i>Ichtyocotylurus plathycephalus</i> в целом	92,50±1,32	81,2±2,47	13,0	12,25	11,375±1,07	9,8±1,02
	<i>Camallanus lacustris</i>	52,50±2,50	2,0±0,885	1,75	1,6	0,875±0,012	0,032±0,021
	<i>Diplozoon paradoxum</i>	11,50±1,59	1,60±0,79	1,2	1,0	0,125±0,07	0,016±0,010

Плотва, 1100 экз. (600 самок и 500 самцов)	<i>Diplostomum commutatum</i>	83,33±1,52	70,8±2,03	39,4	16,71	32,83± 5,27	11,7± 2,06
	<i>Tylodelphys clavata</i>	80,33±1,62	64,4±2,14	19,8	23,5	16,5±3,11	14,1± 2,84
	<i>Diplozoon paradoxum</i>	7,33±1,06	7,4±1,17	1,23	1,06	0,09± 0,063	0,078± 0,059
	<i>Ichtyocotylurus plathycephalus</i>	9,17±1,18	0,8±0,4	1,3	1,21	0,12±0,09	0,01± 0,0085

Половозрелыми формами (цестодой *T.nodulosus* и нематодой *C.lacustris*) у окуня значительно выше заражены самки. Довольно редко встречающимся видом моногеней (спайник парадоксальный) у обоих видов рыб инвазированы также преимущественно самки. По-видимому, самки более активны весной и в начале лета, когда идет поиск мест нереста и когда наиболее интенсивно происходит заражение многими видами паразитов. К тому же, возможно, самки окуня чаще питаются планктоном по сравнению с самцами, в связи с чем они выше заражены половозрелыми гельминтами, промежуточными хозяевами которых являются водные беспозвоночные.

Зараженность рыб метацеркариями в зависимости от возраста хозяина. Чем старше хозяин, тем больше у него было времени для того, чтобы прийти в контакт с паразитом. Поэтому экстенсивность и интенсивность инвазии для многих видов паразитов изменяются, повышаясь с возрастом хозяина. Помимо этого, возрастные изменения часто связаны с изменениями в строении тела хозяина, его поведения или спектра питания, что приводит и к изменению вероятности заражения.

Образ жизни хозяина часто очень тесно связан с его возрастом, и во многих случаях именно образ жизни определяет паразитофауну. Во многих случаях увеличение числа паразитов объясняется просто большим объемом пищи, поглощаемой животным – особенно у животных с неограниченным линейным ростом и значительными сроками жизни, каковыми являются рыбы, у которых старые особи в несколько раз крупнее половозрелых особей младших возрастов.

Обширные исследования изменений паразитофауны в связи с возрастом хозяина провел В.А. Догель [165; 166], высказавший предположение, что в большинстве случаев с возрастом рыбы численность и разнообразие ее паразитов увеличивается.

Возрастные различия в инвазированности рыб объясняются также не только морфофизиологическими особенностями организма, но и его защитными механизмами, лимитирующими приживаемость паразитов. У взрослых карпов не все проникшие в покровы церкарии диплостом достигают нормальной локализации – хрусталика глаз; большинство их оседает в различных органах и тканях и фагоцитируются. Тем самым, эти рыбы играют определенную роль в снижении напряженности очагов

диплостомозов, являясь в значительной степени элиминаторами инвазии в прудовых биоценозах [167]. И, вероятно, аналогичным образом у взрослых рыб любого вида фагоцитарные реакции в большей мере снижают численность личиночных форм, нежели у молодняка с его несформированной иммунной системой.

Как видно из таблиц 3 и 4, зараженность окуня всеми тремя видами метацеркарий снижается с возрастом, и особенно – глазными (*D.commutatum*, *T.clavata*). У плотвы, наоборот, с возрастом количество и встречаемость глазных метацеркариев достоверно увеличивается, а зараженность ихтиокотиллюрами, довольно низкая у этого вида рыб, с возрастом меняется незначительно. По всей видимости, разные виды хозяев отличаются различным уровнем возрастной резистентности (которая, как уже отмечалось, играет существенную роль в приживаемости личиночных форм трематод).

Таблица 3 – Динамика зараженности окуня гельминтами в зависимости от возраста хозяина

Паразиты	Возраст (в годах)					
	До 2-х лет, 550 экз.			С 2 до 4-х лет, 100 экз.		
	ЭИ (%)	ИО	ИИ	ЭИ (%)	ИО	ИИ
<i>Diplostomum commutatum</i>	81,81±1,64	30,72±6,12	37,55	27,0±4,44	0,62±0,345	2,3
<i>Tylodelphys clavata</i>	63,63±2,05	19,45±4,42	30,57	52,0±5,0	2,15±0,87	4, 13
<i>Trienophorus nodulosus</i>	55,82±2,12	2,73±0,65	4,89	32,0±4,66	0,39±0,13	1,22
<i>Camallanus lacustris</i>	28,18±1,92	0,54±0,12	1,92	56,0±4,96	1,3±0,37	2,32
<i>Diplozoon paradoxum</i>	8,73±1,20	0,096±0,025	1,11	Не инвазированы данным видом		
<i>Ichtyocotylurus plathycephalus</i>	92,0±1,16	11,54±1,54	12,54	47,0±4,99	6,5±0,97	13,8

Таблица 4 – Динамика зараженности плотвы гельминтами в зависимости от возраста хозяина

Паразиты	Возраст (в годах)					
	До 2-х лет, 90 экз.			С 2-х до 5 лет, 130 экз.		
	ЭИ (%)	ИО	ИИ	ЭИ(%)	ИО	ИИ
<i>Diplostomum commutatum</i>	66,67±4,97	22,67±4,18	34	76,92±3,695	23,61±5,14	30,7
<i>Tylodelphys clavata</i>	55,55±5,24	7,0±1,57	12,6	84,61±3,16	21,23±4,87	25,09
<i>Diplozoon paradoxum</i>	11,11±3,31	0,11±0,07	1,12	2,31±1,32	0,023±0,017	1,0
<i>Ichtyocotylurus plathycephalus</i>	11,11±3,31	0,11±0,064	1,25	7,69±2,34	0,077±0,048	1,07

Моногенейми (*D. paradoxum*) у обоих видов рыб заражен преимущественно молодняк. У окуня численность двух половозрелых форм гельминтов – цестоды *T. nodulosus* и нематоды *S. lacustris* – снижается с возрастом хозяина. Причиной этого, по-видимому, также является возрастная резистентность, поскольку по мере увеличения календарного возраста рыбы должны накапливаться и паразиты, которые к тому же попадают в организм рыбы при питании промежуточными хозяевами: крупная взрослая рыба потребляет больший абсолютный объем пищи по сравнению с более мелким молодняком до двух лет. Однако с учетом того, что крупные взрослые окуни – главным образом хищники, а молодняк нередко питается зоопланктоном, то, видимо, именно у молодняка накапливаются паразиты, попадающие через промежуточных хозяев – беспозвоночных.

Причины отмеченной половой приуроченности метацеркарий, на наш взгляд, следующие:

1. Более высокая зараженность самок многими видами, в том числе редко встречающимися, является свидетельством их большей активности, возможно в поисках пищи (в связи с более высокими затратами энергии на репродуктивные нужды) или мест нереста, а также особенностей спектра питания (о чем свидетельствует преимущественная инвазия гельминтами, промежуточными хозяевами которых являются водные беспозвоночные).

2. Не исключена еще одна причина: слишком зараженные особи (среди которых могут быть самцы) элиминируются хищниками или (что менее вероятно) патогенностью самих личинок. Более того: специфическая патогенность ассоциаций глазных метацеркариев не столько снижает общую жизнеспособность рыбы, сколько дезориентирует ее движения за счет частичной или полной слепоты, из-за чего наиболее зараженные рыбы становятся жертвами рыбоядных птиц в первую очередь. Спонтанная гибель хозяина от патогенности самих ларвальных стадий вряд ли выгодна паразиту: последний, по всем экологическим соображениям, должен дожить и сохранить в себе жизнеспособных личинок до встречи с хищником – дефинитивным хозяином.

3. Половые и возрастные группы могут играть роль экологических ниш для конкурирующих видов метацеркариев, в частности, *Diplostomum commutatum*, резко приурочен к самкам обоих видов рыб, *Tylodelphys clavata* у окуня тяготеет к самцам (по ИО и ИИ), у плотвы распределен между самками и самцами почти равномерно. (Тот факт, что ЭИ *Tylodelphys clavata* у самцов окуня ниже, а ИИ выше, чем у самок, может свидетельствовать об элиминации высоко зараженных особей). У окуня оба вида метацеркариев встречаются у рыб старших возрастов, у плотвы *Diplostomum commutatum* распределен равномерно, а *Tylodelphys clavata* приурочены к старшим рыбам. Дело в том, что отмеченные виды глазных метацеркариев, хотя и паразитируют

преимущественно в разных частях глаза, но имеют не строгую локализацию, могущую расширяться при высокой интенсивности инвазии. Поэтому происходит разделение экологических ниш паразитов с близкой локализацией на популяционном уровне – с предпочтением разных половозрастных группировок хозяев в качестве экологических ниш.

Различные стороны влияния пола хозяев на распределение паразитов обобщены в виде схемы (таблица 5).

Таблица 5 – Совокупность и взаимодействие экологических, физиологических и поведенческих факторов распределения гельминтов между хозяевами разного пола

ФАКТОРЫ ПОЛОВОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ГЕЛЬМИНТОВ		
Зависящие от хозяина		Зависящие от самих гельминтов
Эколого-поведенческие	Физиологические	
Более высокая активность и подвижность самцов в поисках самок	Различные затраты вещества и энергии на репродуктивные нужды (более высокие у самок).	Связь гельминтов с тем или иным пищевым субстратом, преимущественно потребляемым самками либо самцами
Большая подвижность самок в поисках пищи или мест нереста	Различные темпы метаболизма у зрелых самцов и самок (обычно более высокие у самцов)	Развитие через облигатных промежуточных хозяев, в разной степени потребляемых особями разного пола.
Элиминация хищниками наиболее зараженных рыб хищниками (особенно при специфической патогенности личиночных стадий): более подвижная половая группировка интенсивнее заражается и быстрее элиминируется хищником.	Влияние гормонального фона на резистентность организма (фагоцитарные реакции и антителогенез); самки обычно более резистентны	Использование разных половых группировок хозяина как экологических ниш для расхождения конкурирующих видов паразитов (таксономически близких или с одинаковой локализацией).
Преферентность самцов и самок в питании (сезонная, связанная с энергозатратами на репродукцию и т.д.).	Различная скорость кровотока и распределение крови по организму (в связи с формированием половых продуктов)	
Предпочтение самцами и самками разных мест обитания (в том числе и в связи с репродуктивным поведением).		
Разное участие в заботе о потомстве.		

Причины отмеченной возрастной динамики численности паразитов у исследованных многочисленных видов рыб могут быть следующие:

1. Накопление личинок с возрастом (они, в отличие от кишечных гельминтов, не имеют выхода из организма). Уничтожение личинок за счет фагоцитарных реакций рыбы происходит чаще всего не в глазах, а по пути их миграции по кровяному руслу, так что большинство попавших в глаза метацеркариев обычно кумулируются там до конца жизни рыбы.

2. Избирательная элиминация рыб, инвазированных слишком большим числом метацеркариев.

3. Разные места обитания молоди и взрослых рыб с разными шансами инвазии диплостоматидами.

4. У рыб разного возраста могут быть в различной степени выражены иммунные реакции. И, хотя у холонокровных животных способность к антителогенезу выражена слабее, чем у теплокровных [168], у рыб и амфибий внедрение инородных тел, и особенно тканевых паразитов, вызывает бурные фагоцитарные реакции. Д.М. Жатканбаева [169] указывала, что далеко не все метацеркарии трематод достигают у рыб дефинитивного места локализации, значительная часть их фагоцитируется при движении по кровяному руслу. Очевидно, что у рыб зрелого возраста клеточные иммунные реакции развиты сильнее, чем у молодняка с незрелой иммунной системой. И в то же время возрастная резистентность по-разному выражена у разных видов рыб, о чем свидетельствует совершенно различная возрастная приуроченность метацеркариев у окуня и плотвы.

5. Возрастные группы, как и половые, часто играют роль экологических ниш, в которые расходятся конкурирующие виды паразитов. Обобщая влияние возраста хозяина на распределение паразитов в его популяции, можно выстроить следующую схему (таблица 6).

2.4 Компоненты биоценоза как факторы диссеминации и элиминации паразитов рыб

В природных и сельскохозяйственных экосистемах контроль численности паразитических червей осуществляется через комплекс ограничивающих факторов и регуляторных процессов, воздействующих на все стадии жизненного цикла этих организмов. При этом одни авторы пытались сосредоточить регулирующие факторы на этапе взаимодействия организма паразита и хозяина (особенно дефинитивного) [170], другие придавали важное значение лимитирующим факторам окружающей среды [171], особенно с учетом того, что в последние два-три десятилетия в экологической паразитологии проявилась тенденция рассматривать гельминтов как неотъемлемых и полноправных сочленов

биоценозов [172]. В.В. Горохов [173] выделяет в механизме регуляции численности гельминтов два равноправных действующих начала – климат и внутрипопуляционная регуляция (последняя осуществляется в ходе взаимодействия паразита и хозяина), то есть, по сути, придает важное значение как абиотическим факторам внешней среды, так и организму хозяина.

Таблица 6 – Роль экофизиологических и этологических факторов на формирование возрастной динамики численности паразитов

ФАКТОРЫ ВОЗРАСТНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ГЕЛЬМИНТОВ		
Зависящие от хозяина		Зависящие от самих гельминтов
Эколого-поведенческие	Физиологические	
1	2	3
Разная подвижность и радиус индивидуальной активности (обычно зрелые особи мобильнее молодняка)	Возрастная зрелость иммунной системы, выраженность специфической и неспецифической резистентности	Возможность проникновения в хозяина и преодоления иммунных барьеров у особей хозяев разного возраста в связи с анатомо-физиологическими и иммунологическими особенностями
Размеры частиц питательного субстрата, которые могут одолеть особи разного возраста и разных размеров (если с этим субстратом или промежуточными хозяевами связана инвазия каким-либо паразитом)	Общие размеры и абсолютные энергетические потребности особей (особенно у животных с неограниченным линейным ростом, как пойкилотермные позвоночные)	Использование различных возрастных группировок хозяина как экологических ниш для расхождения конкурирующих видов паразитов (таксономически родственных или с одинаковой локализацией).
Увеличение вероятности контакта с инвазионным началом с возрастом хозяина, то есть с большим отрезком прожитого времени.	Общие ресурсы организма хозяина (которые больше у взрослых крупных особей по сравнению с мелким молодняком).	Проникновение паразитов с каким-то пищевым субстратом, в разной степени потребляемым хозяевами разного возраста.
Возможность заражения каким-либо паразитом лишь на определенной стадии жизненного цикла (при существенных различиях экологических ниш зрелых особей и молодняка).	Различные темпы метаболизма и возобновления пластических и энергетических субстанций (обычно более высокие у молодняка).	Питание резервуарными или промежуточными хозяевами паразитов, зависящее от возрастных физиологических или размерных особенностей животных.

Наиболее обобщенное мнение по поводу общего механизма регуляции численности гельминтов высказали, пожалуй, О.Н. Бауер и А.М. Лопухина [174], показавшие, что регулирование численности популяций паразитов осуществляют две группы факторов: состояние самих паразитов и факторы окружающей среды, которые, в свою очередь, тоже подразделяются на две группы - среда первого и второго порядка.

Взаимодействие названных факторов приводит к регуляторным закономерностям, которые могут быть двух типов: 1) сочетание условий среды, действующих прямо или косвенно на популяцию паразитов, и 2) закономерности, свойственные самой системе паразит-хозяин. Закономерности второго типа, регулирующие обычно количество патогенных паразитов, могут быть очень жестким регулятором численности. Ю.В. Курочкин и Л.И. Бисерова [175, с.75] также пошли по пути обобщения и схематизации регулирующего механизма, подразделив всех организмов в экосистеме по отношению к гельминтам на две группы – диссеminatоров и элиминаторов. К первым относятся все специфические хозяева и переносчики, ко вторым – все остальные виды, а их большинство. Нейтральных по отношению к паразиту видов в сообществе нет или очень мало.

Механизм регуляции численности червей, таким образом, складывается из соотношения темпов диссеминации и элиминации. Появились работы, направленные на выявление и практическое использование элиминаторов гельминтов в биоценозах – как естественных, так и с определенной степенью антропогенного влияния [176]. Как отмечает А.А. Шигин [177], природные биоценозы обладают значительной способностью к элиминации гельминтов, которая проявляется в трёх основных формах:

- уничтожение свободноживущих стадий паразитов при потреблении их как пищевого ресурса компонентами экосистемы;
- гибель паразитов при поедании их хозяев хищниками;
- естественное отторжение паразитов самими хозяевами из-за ограниченной выживаемости инвазионных стадий.

По данным Д.Г. Цейтлина [178], некоторые потенциальные резервуарные хозяева могут выполнять роль «экологических ловушек», приводя к гибели паразитических организмов. Правда А.Н. Пельгунов [179, с.225] утверждает о небольшой, во всяком случае, далеко не главной роли абортивных хозяев и элиминаторов, и в отсутствии элиминаторов или абортивных хозяев значительная часть инвазионных элементов гельминтов так или иначе погибает от других абиотических и биотических факторов внешней среды. Не оспаривая правоты данного автора, можно все же заметить, что, во-первых, в разных паразитарных системах роль различных факторов в общем регулирующем механизме может существенно меняться, а, во-вторых, биотические факторы и есть элиминаторы. Ведь в понятие

организмов-элиминаторов нельзя вкладывать только хищных почвенных беспозвоночных, питающихся яйцами и личинками гельминтов; сюда могут относиться прямые и косвенные конкуренты, патогены, организмы, угнетающие продуктами метаболизма и т.д. – то есть, по сути, все те виды, которые не диссеминаторы (как и отмечали Ю.В. Курочкин и Л.И. Бисерова [175, с.76]).

С этих позиций элиминаторами одних паразитов могут быть другие виды паразитов, конкурирующие за орган обитания, трофические ресурсы организма промежуточного или дефинитивного хозяина, пространство и ресурсы внешней среды на свободноживущих стадиях.

Кроме того, следует отметить, что паразит на разных стадиях развития испытывает различное влияние факторов внешней среды: зрелые или личиночные стадии, пребывающие в организме хозяев, контактируют с внешней средой лишь косвенно, а свободноживущие стадии находятся под влиянием всего комплекса внешних условий и факторов. Однако у дефинитивных и промежуточных хозяев есть свои естественные враги, конкуренты и патогены, а гибель хозяина будет означать и гибель паразита (кроме случаев поедания дефинитивными хозяевами промежуточных, когда такие трофические связи облигатны для завершения жизненного цикла паразита). Поэтому можно утверждать, что организмы-элиминаторы действуют на всех этапах цикла паразита, и большинство из таких биогенных элиминаторов специфичны для каждой стадии жизненного цикла. Не претендуя на роль единственного лимитирующего фактора (ведь нельзя сбрасывать со счетов существенную, а то и ведущую элиминирующую роль абиотических условий и факторов), совокупность естественных организмов-элиминаторов поддерживает численность каждого вида паразитов на каком-то оптимальном для всей экосистемы уровне. Несмотря на значительное антропогенное воздействие в агроценозах и преобразованных биотопах, приводящее к модификации естественных механизмов контроля численности паразитов, фундаментальная природа этих механизмов сохраняется. Их функционирование продолжает основываться на тех же принципах, хотя и приводит к установлению нового динамического баланса, степень которого определяется изменением каждого отдельного лимитирующего фактора. Познание таких механизмов, особенно в отношении практически значимых видов животных, позволило бы осуществлять профилактику гельминтозов наиболее экологично, не оказывая деструктивного влияния на нецелевые организмы и биоценоз в целом. И это особенно важно для тех видов хозяйственной деятельности, в которых человек эксплуатирует популяции диких животных или естественные ландшафты (промысловая охота, рыбная ловля, разведение рыб в прудовых хозяйствах, полувольное содержание недавно одомашненных животных) – чтобы по минимуму вмешиваться в сложившееся экологическое равновесие.

В своем исследовании, проведенном в рамках диссертационной работы, был проведен анализ естественных биологических агентов, регулирующих численность паразитических организмов, на примере диплостоматид, паразитирующих у пресноводных рыб водоема-охладителя Экибастузской ГРЭС. Этот водоем характеризуется интенсивной рыболовной деятельностью (как любительской, так и промысловой) и обеспечивает оптимальные условия для существования разнообразных гидробионтов. Подобная экологическая обстановка способствует активной циркуляции паразитарных видов и формированию устойчивых очагов диплостомозов.

Исходя из видового разнообразия животных организмов водоема-охладителя, изученного нами путем многолетних наблюдений, в данном биотопе складывается следующий круг диссеминаторов и элиминаторов диплостоматид на разных стадиях развития этих трематод (таблица 7).

Таблица 7 - Диссеминаторы и элиминаторы диплостоматид на разных стадиях развития

Этап жизненного цикла трематод	Диссеминаторы	Элиминаторы
Яйцо и мирацидий	Водные птицы, испражнения которых непосредственно попадают в воду	Большинство водных беспозвоночных – хищники или потенциальные конкуренты
Партениты (два поколения)	Пресноводные моллюски-гастроподы (в основном семейства Lymnaeidae)	
Церкарии	Пресноводные рыбы, являющиеся специфическими промежуточными хозяевами	Свободноживущие водные беспозвоночные, питающиеся планктонными организмами или конкурирующие с ними
Метацеркарии		Хищники и крупные грызуны, питающиеся рыбой, в организме которых метацеркарии диплостоматид не получают развития.
Марита	Водные птицы, питающиеся рыбой (сизая чайка, субдоминанты – цапля и выпь, ограниченное значение – длинноносый крохаль)	Враги рыбоядных птиц

Этапы и механизмы диссеминации и элиминации диплостоматид, соотносимые со стадиями развития паразитов, мы попытались представить в таблице 8.

Таблица 8 – Этапы и механизмы диссеминации и элиминации диплостоматид

Стадия развития трематод	Механизмы диссеминации	Механизмы элиминации
1	2	3
Яйцо и мирацидий	Возможность проникновения в моллюска и развитие в следующую стадию – партенит.	1) Уничтожение за счет переваривания как обычных пищевых частиц при потреблении хищными беспозвоночными; 2) пространственная конкуренция мирацидиев с другими планктонными организмами; 3) невозможность развития в несвойственном хозяине.
Партениты (спорцисты и редики)	Возможность развития, размножения при смене поколений в организме моллюска и выхода наружу.	1) Переваривание в организме животных, питающихся моллюсками; 2) стадии, находящиеся в моллюске, не инвазивны для птиц; 3) в трофической цепи «моллюски – птицы» циркулируют свои паразиты, конкурирующие с партенитами диплостоматид.
Церкарии	Возможность проникновения и миграции в соответствующие органы хозяев (анатомо-физиологические особенности и биохимическая среда).	1) Уничтожение за счет питания хищных беспозвоночных; 2) пространственная конкуренция с другими планктонными организмами; 3) невозможность развития в несвойственных хозяевах.
Метацеркарии	1) Нахождение длительное время на покоящейся стадии, без деструкции организмом хозяина; 2) сохранение инвазивности; 3) патогенное влияние на промежуточных хозяев, увеличивающее вероятность их попадания в пищу definitive хозяина.	1) Переваривание метацеркарий в желудочно-кишечном тракте несвойственного хозяина; 2) чуждая биохимическая среда в организме неспецифического хозяина, не обеспечивающая развития; 3) в цепи «рыбы – млекопитающие» циркулируют свои паразиты, могущие если не прямо, то косвенно повлиять на диплостоматид птиц.
Марита	Попадание в организм и миграция в орган локализации, развитие до половозрелой стадии и размножение: 1) достаточные трофические ресурсы организма definitive хозяина; 2) возможность питания субстанциями в органе локализации; 3) преодоление специфических и неспецифических реакций организма, в том числе возникновение ксеропаразитарных барьеров.	1) Уничтожение паразита вместе с хозяином за счет переваривания в желудочно-кишечном тракте; 2) инвазивные элементы (яйца) из зрелых марит могут утратить инвазивную способность, проходя через кишечный тракт хищников; 3) даже если транзитное яйцо сохранит инвазивность, фекалии хищников могут оказаться далеко от воды и не обеспечить попадания яйца в нужную для развития среду.

Проведенный анализ механизмов распространения и ограничения численности трематод-диплостоматид на различных стадиях их жизненного цикла демонстрирует, что в природных экосистемах существуют эффективные системы как диссеминации, так и контроля популяций этих паразитов. Даже в условиях значительного антропогенного воздействия сохраняются специфические факторы распространения и элиминации, поддерживающие динамическое равновесие гельминтных популяций. В ходе исследования были выявлены следующие закономерности функционирования этих механизмов.

Элиминирующие факторы обычно воздействуют на определенную стадию развития паразита – свободноживущую или находящуюся в организме хозяина. Это воздействие может проявляться несколькими путями: 1) физическое уничтожение при переваривании в пищеварительном тракте хищника; 2) конкурентные взаимоотношения с паразитической стадией или ее хозяевами; 3) создание условий для развития конкурирующих паразитических видов через замыкание трофических цепей; 4) абортное развитие паразита при попадании в неспецифичного хозяина.

Важно отметить, что различные механизмы элиминации могут действовать одновременно. Ярким примером служит питание утиных птиц моллюсками: с одной стороны, это приводит к уничтожению партенит диплостоматид, которым для завершения цикла развития необходимо попасть в рыбоядных птиц (чаще всего чаек). С другой стороны, в тех же пресноводных моллюсках-лимнеидах могут инцистироваться метацеркарии трематод семейства Echinostomatidae – облигатных паразитов водоплавающих птиц. Таким образом, поедание моллюсков одновременно способствует элиминации диплостоматид и распространению эхиностоматид, чьи партениты и метацеркарии могут конкурировать с диплостоматидами в организме моллюсков.

Дессиминаторы, как показано в таблицах, воздействуют на две последовательные стадии развития диплостоматид, обеспечивая их плавный переход. Для одной стадии они создают условия развития, для последующей – возможность перехода в новую среду или хозяина. Например, окончательные хозяева (чаще всего чайковые птицы) не только обеспечивают половое размножение паразитов, но и способствуют попаданию яиц в водную среду благодаря своим экологическим особенностям – пребыванию у поверхности воды. Аналогичным образом промежуточные хозяева одновременно обеспечивают развитие определенных стадий паразита и их переход к следующим этапам жизненного цикла. Таким образом, роль облигатного диссеминатора распадается на две составляющие: физиологическую (стадиеобеспечивающую, поставляющую пластические и энергетические субстанции для развития паразита) и экологическую (когда за счет анатомо-физиологических особенностей организма,

поведения и образа жизни обеспечивается проникновение в организм и дальнейший выход паразита в соответствующие условия для продолжения цикла).

На свободноживущие стадии внешние условия действуют едва ли не в большей мере, чем элиминаторы (как справедливо подчеркивал А.Н. Пельгунов [179, с.226]), хотя тут следует признать, что неблагоприятные абиотические условия действуют на паразита синергично с элиминаторами, а благоприятные – с биотическими диссеминаторами. Стадии, находящиеся в организме промежуточных или дефинитивных хозяев, защищены от внешней среды и взаимодействуют с ней лишь опосредованно, но для этих стадий важное значение приобретают элиминаторы.

Элиминаторы одних видов паразитов часто являются диссеминаторами других, и наоборот. Благодаря сложному взаимодействию элиминаторов и диссеминаторов в экосистемах (как естественных, так и со значительным антропогенным влиянием) создается биоразнообразие паразитов, ограничивающих численность друг друга по типу отрицательной обратной связи в рамках механизмов диссеминации и элиминации.

Конечный результат такого биоразнообразия – рациональная эксплуатация ресурсов популяций хозяев и оптимальное перераспределение вещества, энергии и информации в экосистеме. Связи хищник-жертва в любом биоценозе строятся по типу не цепей, а сетей питания, и с учетом этого хищники, являющиеся специфическими дефинитивными хозяевами паразита, ларвальные стадии которого развиваются в организме вида-жертвы, будут диссеминаторами данного вида паразитов, а прочие хищные или всеядные виды – элиминаторами, в желудочно-кишечном тракте которого личинки паразита будут попросту уничтожаться. Например, рыбоядные птицы служат дефинитивными хозяевами (а значит, облигатными диссеминаторами) диплостоматид, тогда как поедание рыбы хищными млекопитающими не обеспечивает этим трематодам дальнейшего развития и служит одним из факторов элиминации (по вышеприведенному мнению, А.А. Шигина [180], это одна из важнейших форм элиминации гельминтов – уничтожение хищником вместе с хозяевами). В свою очередь, в трофических цепях «хищные млекопитающие – рыба» циркулируют свои паразиты (описторхи, меторхи, лентецы), для которых поедание рыб чайками и крохальями является губительным. Вылов рыбы человеком – также элиминирующий фактор, причем практически для всех видов паразитов, для которых пресноводные рыбы служат промежуточными хозяевами.

Кроме того, сами паразиты могут конкурировать друг с другом как во внешней среде (где к числу антагонистов прибавляются также свободноживущие беспозвоночные), так и в промежуточных и дефинитивных хозяевах. В частности, в моллюсках развиваются партениты очень многих видов трематод, а видовой состав пресноводных брюхоногих моллюсков в бассейне реки Иртыш и прилегающих естественных и

антропогенных водоемах весьма ограничен [181]. Безусловно, между данными стадиями трематод возникнет конкуренция, результатом которой будет определенное пространственно-временное распределение партенит каждого вида, а значит, ограничение сроков и возможностей их развития. Антагонизм спороцист и редий в моллюсках был убедительно показан в работе Т.М. Будаловой [182] на примере двух видов трематод – *Fasciola hepatica* и *Haplometra cylindracea* в малом прудовике. И, таким образом, биоразнообразие не только свободноживущих, но и паразитических организмов играет важную роль в естественных механизмах ограничения численности каждого вида паразитов.

В искусственно созданных ландшафтах и экосистемах со значительными элементами антропогенного влияния могут измениться абиотические условия и биоразнообразие организмов – потенциальных диссеминаторов или элиминаторов гельминтов, в связи с чем будут складываться определенные темпы диссеминации и элиминации и устанавливаться свое подвижное равновесие и уровень численности паразитов. Изученный нами водоем является термальным, и искусственно сообщаемое дополнительное тепло увеличивает продуктивность фотосинтеза растений, улучшает кормовую базу рыб на всех трофических уровнях и условия их роста. Все это приводит к увеличению численности рыбоядных птиц (в первую очередь чаек и крачек), а в итоге – к повышению уровня инвазии промежуточных хозяев метацеркариями диплостоматид. Интенсивность инвазии глаз доминирующих видов пресноводных рыб (окунь, язь, плотва, лещ) 3 видами диплостоматид в водоеме-охладителе значительно выше, нежели в пойме р. Иртыш и пойменных водоемах. Вместе с тем при повышении общего уровня инвазии заметно перераспределенное, неравномерное распределение диплостоматид в популяциях рыб, что свидетельствует о неравномерном потоке инвазии – а это, в свою очередь, результат действия биогенных и абиогенных механизмов элиминации. Помимо названных условий и факторов, благоприятствующих распространению диплостоматид в термальном водоеме, имеют место и факторы элиминации и ограничения численности этих трематод на всех стадиях развития. Так, обилие зоопланктона и зообентоса приводит к тому, что свободноживущие стадии (мирацидии и церкарии) конкурируют с многочисленными свободноживущими организмами или уничтожаются ими. Водные и околоводные птицы представлены не только рыбоядными, но и планктоноядными формами, а достаточно многочисленная утка чернеть хохлатая специализирована на питании пресноводными моллюсками (то есть уничтожает развивающиеся в них партениты, в том числе и диплостоматид). Рыбой на этом водоеме питаются не только птицы (из которых главную роль играет сизая чайка, несколько меньшую – речная крачка, серая цапля и выпь, более ограниченное значение имеет длинноносый крохаль), но и крупные грызуны (на водоеме многочисленны водяная полевка и

ондатра) и хищные млекопитающие (хорь, корсак, выдра); звери в этом случае играют роль элиминаторов диплостоматид (с учетом того, что слепая и потерявшая ориентацию рыба станет жертвой зверька с большей вероятностью, чем здоровая) [181]. Ограничивает численность диплостоматид (и других паразитов) и массовый вылов рыбы человеком, который, наряду с природными механизмами элиминации, становится важным лимитирующим фактором. Кроме того, изъятие зараженной диплостоматидами рыбы человеком и млекопитающими может в определенной мере ограничивать численность и питание чайковых птиц на водоемах. Дело в том, что чайки и крачки обычно берут только снулую, потерявшую подвижность и ориентацию рыбу и крайне редко охотятся за здоровой и подвижной. Когда же такой рыбы мало, эти птицы занимают другую трофическую нишу (питаются насекомыми, пищевыми отбросами, а чайки – грызунами и мелкими птичками), а значит, ограничивают свое участие в диссеминации диплостоматид. Кроме того, по нашим данным, речная крачка в Павлодарской области держится над водоемами только в первой половине лета, а уже в конце июля – начале августа переходит на питание насекомыми, переселяясь в колки и на степные участки. Сизая и озерная чайка в августе-сентябре также в значительной мере переходят на питание сухопутными насекомыми и мелкими позвоночными. Таким образом, трофическая ниша чайковых птиц в водоемах как естественного, так и антропогенного ландшафта весьма «сборная», и в зависимости от сезона года, доступности пищи, численности потенциальных пищевых объектов и других факторов может существенно меняться, изменяя также эпизоотологическую роль этих птиц в диссеминации диплостомозов рыб.

2.5 Гельминтоценозы в глазах рыб и факторы их формирования

Глаза рыб являются одними из наиболее заселенных паразитами органов, превосходя пищеварительную трубку и паренхиматозные органы. В глазах рыб локализуются личиночные формы трематод – метацеркарии семейства Diplostomatidae, дефинитивными хозяевами которых являются рыбаодные птицы – чайки, крачки, крохали. В нашем материале по пресноводным рыбам Павлодарской области наиболее часто встречались 3 вида метацеркариев диплостоматид, распределение которых по хозяевам и микротопам глаза показано в таблице 9.

Таблица 9 – Ассоциации метацеркариев в глазах рыб Павлодарской области

	Локализация в компартментах глаза рыб	Виды хозяев	Экстенсивность инвазии, %	Интенсивность инвазии, экз.
<i>Diplostomum commutatum</i>	Хрусталик	1.Окунь	50	33
		2.Язь	100	30,8
		3.Плотва	81,8	34,2
		4.Лещ	100	47,2
<i>Tylodelphys clavata</i>	Внутренние оболочки глаза	5.Судак	95,5	11,5
		6.Ерш	100	31
		1.Окунь	64,2	28,5
		2.Язь	80	15,2
		3.Плотва	72,7	22
<i>Diplostomum volvens</i>	Донная часть глаза	4.Лещ	50	4
		5.Судак	75	12
		1. Окунь	44,7	12,3
		2. Плотва	68,8	39
		3. Лещ	45,3	26,5

Микротопическое распределение метацеркарий у обследованных видов рыб сложилось следующим образом. В стекловидном теле выявлен 1 вид паразита: *Tylodelphys clavata* у язя, судака, плотвы, окуня и леща.

В донной части глаза – 1 вид: *Diplostomum volvens* у плотвы, леща и окуня. В хрусталике – 1 вид: *Diplostomum commutatum* у язя, леща, ерша, судака, плотвы и окуня. Глаза таких видов рыб как карась, щука, линь и буффало, оказались свободными от личиночных форм.

Видовое богатство личиночных форм в глазах рыб обусловлено в первую очередь компартиментализацией и сложным строением органа зрения, имеющего множество оболочек и отграниченных пространств: чем больше дифференцирован организм и его отдельные органы, тем больше создается в нем потенциальных пространственных и трофических ниш для паразитов. Таким образом, глаза рыб дифференцированы на множество естественных компартментов, могущих заселяться какими-либо видами паразитов. Ярким примером этого могут служить ассоциации метацеркарий диплостоматид в глазах рыб, у которых каждый вид живет в определенной части глаза. Так, из метацеркариев диплостоматид, обнаруженных в нашем материале, у *Diplostomum commutatum* метацеркарии локализуются в хрусталике, у *Diplostomum volvens* метацеркарии паразитируют главным образом в донной части глаза, *D. spathaceum* и *Tylodelphys clavata* – в стекловидном теле.

Кроме того, паразитирование многих видов личинок диплостоматид в глазах рыб обусловлено специфической патогенностью такой локализации:

зараженная рыба теряет зрительную ориентацию, хуже управляет своими движениями, часто всплывает на поверхность, и за счет этого в первую очередь становится жертвой рыбадных птиц – облигатных дефинитивных хозяев диплостоматид. Такая локализация не снижает общей жизнеспособности рыб (спонтанная гибель рыбы невыгодна паразиту, поскольку уменьшала бы шансы его попадания в окончательного хозяина), а увеличивает вероятность гибели именно от тех видов рыбадных животных, которые являются дефинитивными хозяевами и в которых паразит получит дальнейшее развитие.

Половые и возрастные группы могут играть роль экологических ниш для конкурирующих видов метацеркариев, которые имеют тенденцию при высокой интенсивности инвазии занимать разные части глаза и, соответственно, конкурировать с другими видами. Например, *Diplostomum commutatum*, резко приурочен к самкам обоих видов рыб, *Tylodelphys clavata* у окуня тяготеет к самцам (по ИО и ИИ), у плотвы распределен между самками и самцами почти равномерно. (Тот факт, что ЭИ *Tylodelphys clavata* у самцов окуня ниже, а ИИ выше, чем у самок, может свидетельствовать об элиминации высоко зараженных особей). У окуня оба вида метацеркариев встречаются у рыб старших возрастов, у плотвы *Diplostomum commutatum* распределен равномерно, а *Tylodelphys clavata* приурочены к старшим рыбам. Дело в том, что отмеченные виды глазных метацеркариев, хотя и паразитируют преимущественно в разных частях глаза, но имеют не строгую локализацию, могущую расширяться при высокой интенсивности инвазии. Поэтому происходит разделение экологических ниш паразитов с близкой локализацией на популяционном уровне – с предпочтением разных половозрастных группировок хозяев в качестве экологических ниш [181]. Кроме того, разные виды глазных метацеркариев нередко имеют различные доминирующие виды хозяев, за счет чего достигается разделение экологических ниш на видовом уровне.

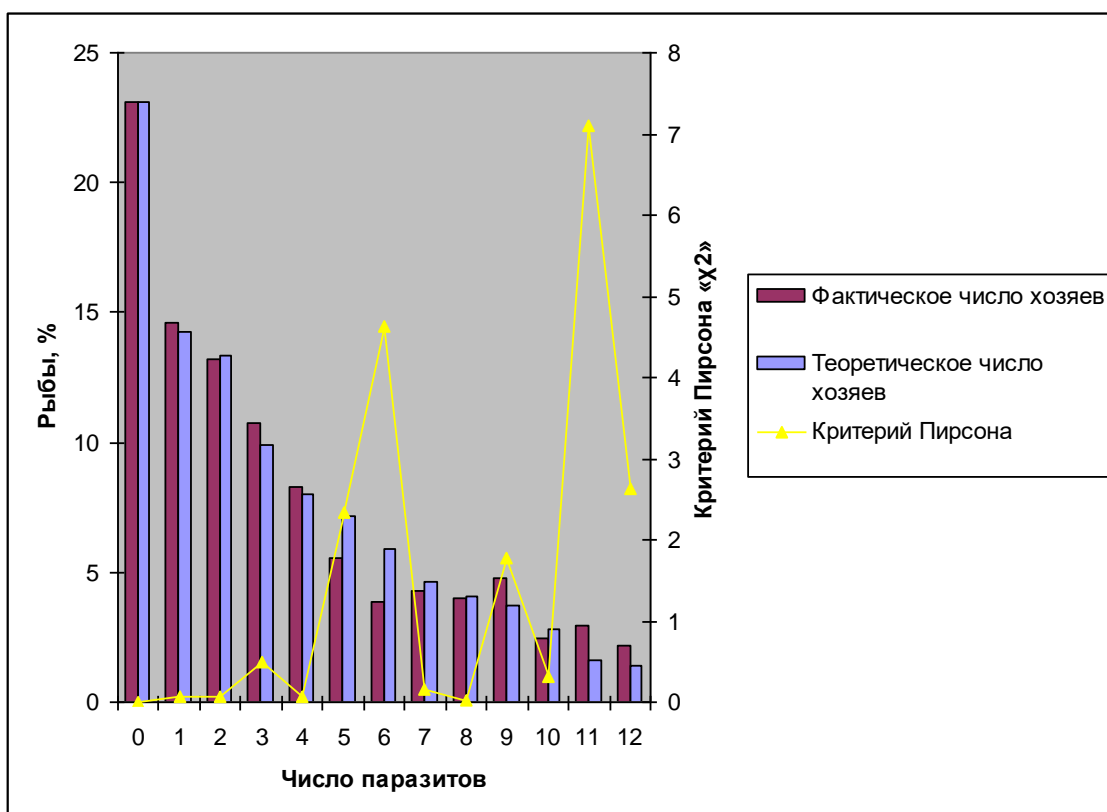
3 Взаимодействие популяций паразитов и хозяев

3.1 Распределение паразитов в популяции хозяина

Стандартные показатели зараженности, такие как экстенсивность, интенсивность инвазии и индекс обилия, не всегда в полной мере отражают реальное распределение паразитов в популяциях хозяев. До определённой степени агрегированность распределения можно оценить с помощью дисперсии, однако этот параметр также носит условно формальный характер. По мнению О.Н. Бауера [183], точное понимание закономерностей распределения паразитов среди хозяев возможно лишь при использовании математического моделирования на соответствующем уровне.

Для того, чтобы решить, к какой математической модели ближе всего то или иное эмпирическое распределение, вычисляют индекс агрегированности – то есть соотношение дисперсии и математического ожидания (среднего арифметического числа паразитов на одну особь хозяина, то есть, по существу, индекса обилия). Если это соотношение меньше единицы, то распределение относится к недорассеянным (то есть является равномерным случайным), самой распространенной моделью которого является распределение Пуассона. Но модель Пуассона чаще всего применима к редко встречающимся паразитам. При соотношении дисперсии и математического ожидания, близком к единице, распределение обычно хорошо моделируется биномиальным. Но чаще всего среди распространенных паразитов встречаются перерассеянные распределения, когда соотношение дисперсии и среднего значения намного превышает единицу. Такие распределения в паразитологии обычно моделируются нег-биномом [184].

Расчет агрегированности распределения *Diplostomum commutatum* в популяции окуня в р. Иртыш показал, что это распределение относится к группе перерассеянных – индекс агрегированности значительно превышает единицу (рисунок 2). Попытка аппроксимации его нег-биномом показала соответствие около 30%, что считается удовлетворительным. К тому же невысокий процент соответствия в данном случае получился ввиду малого числа степеней свободы, связанного с суммированием «хвостов» фактических и теоретических частот (большое число личинок отмечалось в единичных особях рыб).



Математическое ожидание – 2,73

Дисперсия – 15,42

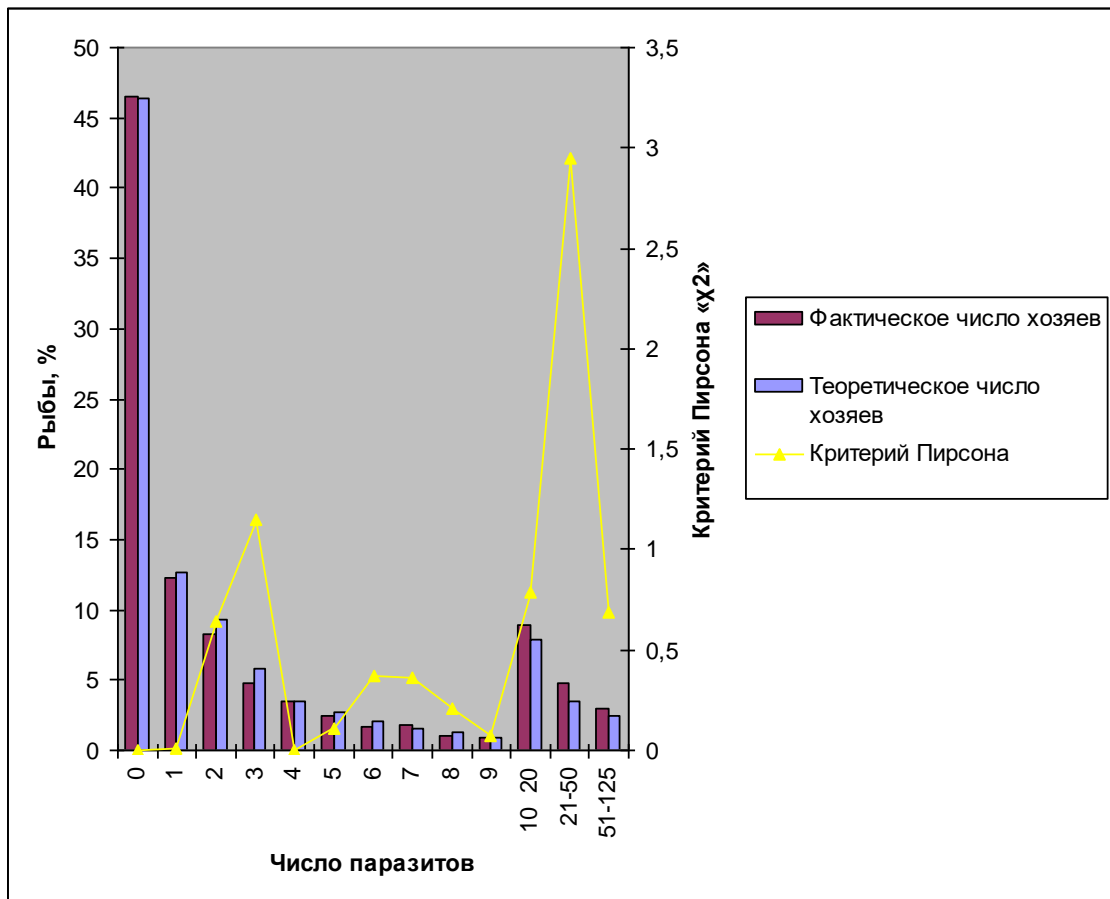
σ^2/M – 5,64835

Экспонента – 0,5873

Соответствие теоретическому распределению – около 30%

Рисунок 2 – Распределение *Diplostomum commutatum* у окуня

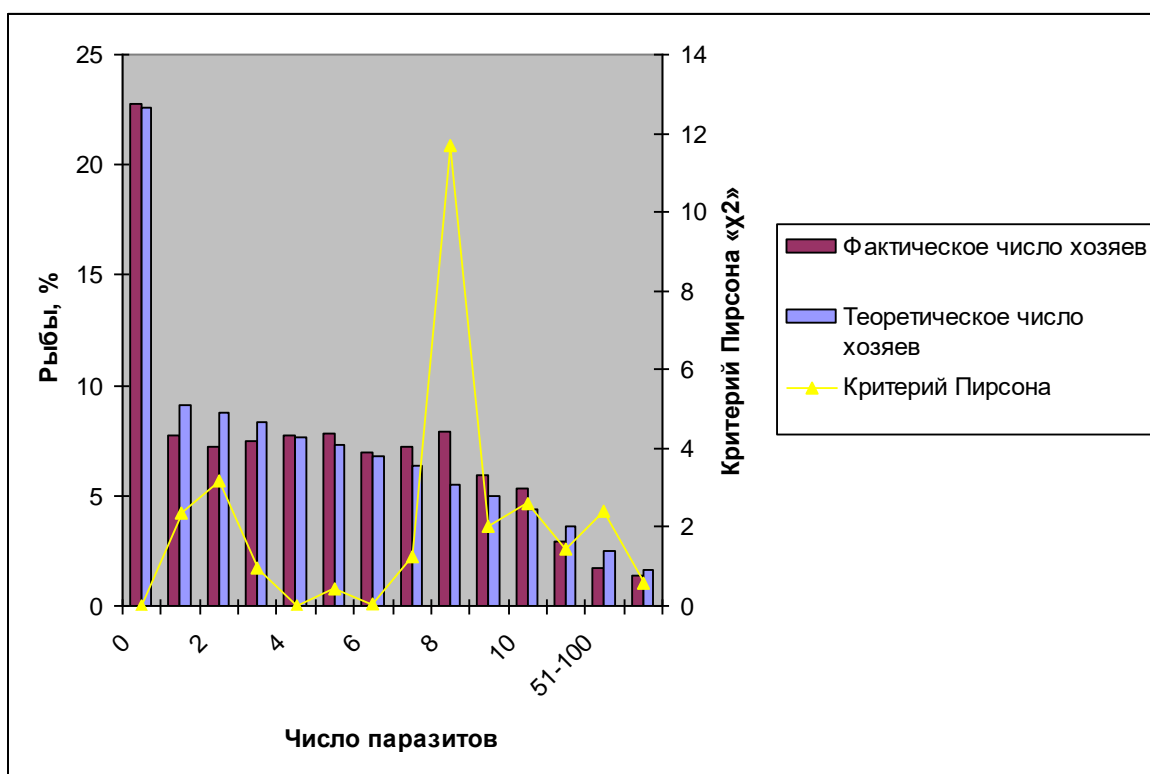
Распределение другого вида личинок – метацеркариев *Tylodelphys clavata* у того же хозяина (окуня) еще более перерасеянное, с большим индексом агрегированности (рисунок 3). Но его соответствие негативному биномиальному – 60% - хорошее, что может быть обусловлено большим числом степеней свободы: значительное количество рыб инвазировано небольшим количеством паразитов (1-10), а некоторые особи окуней содержали по несколько десятков паразитов (из-за чего также пришлось суммировать «хвосты» распределения, но в меньшей степени, чем в предыдущем случае).



Математическое ожидание – 16,77
 Дисперсия – 1234,36
 $\sigma^2/M - 73,605$
 Экспонента – 0,231043
 Соответствие теоретическому распределению – около 60%

Рисунок 3 – Распределение *Tyloodelphys clavata* у окуня

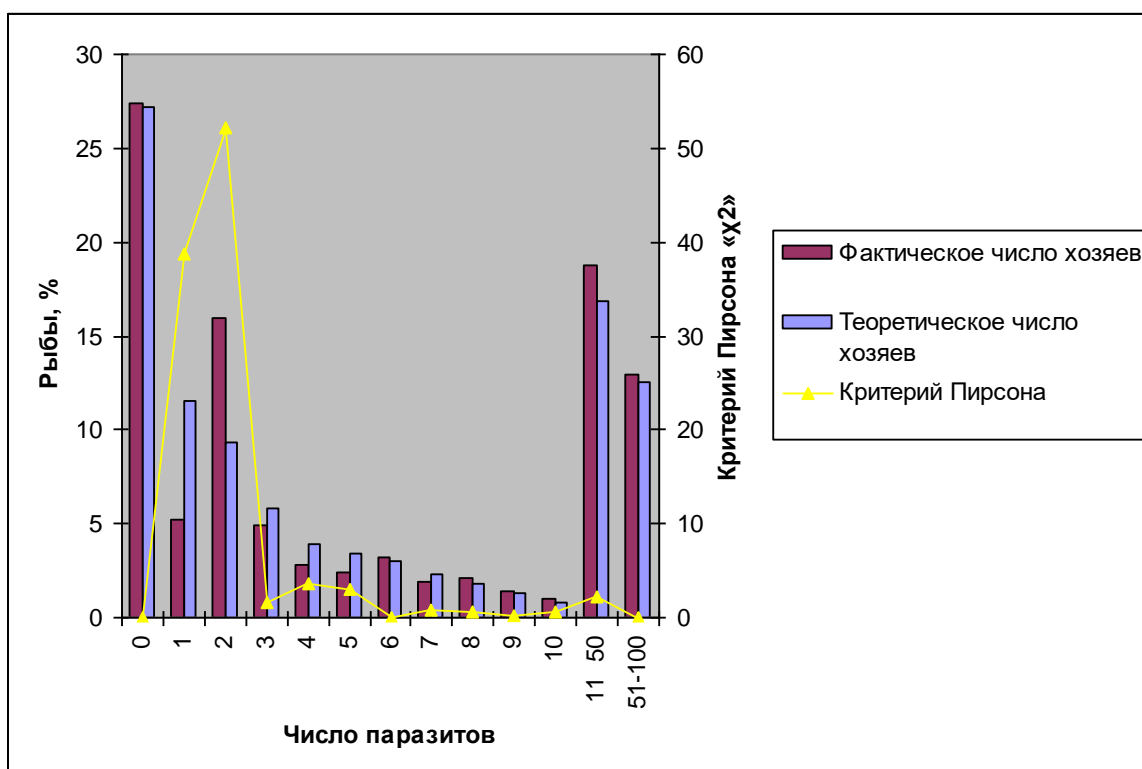
Распределение метацеркариев *Diplostomum commutatum* у другого вида хозяев – плотвы – демонстрирует примерно такое же удовлетворительное соответствие негативному биномиальному, что и у окуня: 30-40%. (рисунок 4) Индекс агрегированности личинок у этого хозяина намного более высокий, чем у окуня – за счет того, что отдельные особи рыб инвазированы огромным количеством метацеркариев (десятки и даже сотни). По-видимому, у плотвы несколько ниже уровень видового иммунитета, что приводит к суперинвазии паразитами отдельных, наименее устойчивых рыб.



Математическое ожидание – 23,23
 Дисперсия – 1604,28
 σ^2/M – 69,0607
 Экспонента – 0,3413
 Соответствие теоретическому распределению – 30-40%

Рисунок 4 – Распределение *Diplostomum commutatum* у плотвы

Аналогичным образом распределяется в популяциях плотвы и другой вид метацеркариев глаз – *Tylodelphys clavata*, с большой дисперсией, достаточно высоким индексом агрегированности и удовлетворительным соответствием эмпирического распределения рассчитанным параметрам нег-бинома (рисунок 5). Высокая интенсивность инвазии отдельных особей плотвы обоими видами личинок по сравнению с окунем можно объяснить низким уровнем видовой резистентности, приводящим к кумуляции большого числа (десятков и сотен) личинок в отдельных особях рыбы.



Математическое ожидание – 14,1
 Дисперсия – 520,32
 σ^2/M – 36,9021
 Экспонента – 0,3927
 Соответствие теоретическому распределению – 20-30%

Рисунок 5 – Распределение *Tylodelphys clavata* у плотвы

Итак, анализ аппроксимации фактического распределения двух личиночных стадий у двух видов хозяев показывает, что во всех случаях это распределение достаточно хорошо описывается отрицательным биномиальным законом. Однако при наиболее выраженной степени перерасеянности, когда дисперсия существенно превышает среднее значение (математическое ожидание), соответствие данному закону становится менее точным по сравнению с ситуациями, где распределение менее рассеяно. Снижение соответствия распределения обеих форм личинок отрицательному биному у плотвы может объясняться, во-первых, наличием у этого вида как мелкой, так и крупной рас, отличающихся по способу питания, поведению и образу жизни; во-вторых, более слабой возрастной резистентностью плотвы в сравнении с окунем, а также индивидуальными различиями иммунной защиты, вызывающими неравномерность распределения паразитов в популяции хозяев.

Причин такой высокой рассеянности и чрезвычайно агрегированного и неравномерного распределения метацеркариев диплостоматид можно назвать несколько, и все они в совокупности делают инвазию хозяев личинками неравномерной.

1) Неравномерный поток инвазии в пространстве, связанный с такими факторами, как неравномерное распределение моллюсков, определенные суточные ритмы выделения церкариев, их таксисы, обеспечивающие движение хвостатых личинок в определенных направлениях.

2) Различные предпочитаемые места обитания и различия в поведении рыб, связанные с полом, возрастом, размерами, особенностями водоема, что обеспечивает разную вероятность контакта с церкариями.

3) Разная резистентность отдельных особей рыб (половая, возрастная, индивидуальная), приводящая к разной приживаемости метацеркариев в организме. У наиболее резистентных рыб значительная часть личинок не достигает места локализации, а уничтожается фагоцитарными реакциями в кровяном русле.

3.2 Сезонное распределение паразитов

Сезонные колебания биотических и абиотических условий в средних широтах, и особенно в условиях резко континентального климата, оказывают существенное влияние на существование паразитов и их хозяев. У гидробионтов влияние сезонных колебаний связано прежде всего с режимом водоема – сроками замерзания, динамикой температуры воды, обогащением кислородом, условиями развития водной растительности, фито- и зоопланктона. Паразиты водных животных, в том числе рыб, наряду с их хозяевами, также будут иметь соответствующие адаптации к переживанию неблагоприятных условий и максимального использования благоприятных периодов для размножения и диссеминации.

По характеру сезонного изменения численности и показателей зараженности хозяев в разные сезоны года Л. Сондуевой [185] выявлены две группы паразитов:

1. паразиты с четкими сезонными изменениями зараженности в годовой динамике:

с максимумом зараженности весной;

с максимумом зараженности летом;

с максимумом зараженности осенью.

2. паразиты, в зараженности которыми не обнаруживаются сезонных изменений вследствие их редкой встречаемости.

Максимальную зараженность весной могут иметь паразиты, которые перезимовали вместе с хозяевами (длительно живущие гастроинтестинальные гельминты и личиночные формы), диссеминация которых шла весь предыдущий теплый сезон – с весны до осени. Элиминация же хозяев в зимний период бывает в таких случаях минимальной: это в полной мере относится к личиночным формам трематод, поскольку поздней осенью и зимой интенсивно инвазированные рыбы не элиминируются рыбацкими птицами.

Максимум зараженности летом достигают паразиты с небольшим сроком жизни, которыми рыбы заражаются весной, а к осени большая часть популяции паразита отмирает. Это могут быть как короткоживущие половозрелые формы, так и довольно патогенные ларвальные стадии, которые приводят к быстрой элиминации зараженных рыб хищниками.

Максимальная зараженностью осенью достигается у гельминтов, которые начинают заражать рыбу весной, накапливаются к осени, зимой значительная часть популяции паразита отмирает, а новая инвазия в зимний период исключена. Такими паразитами являются камалланаты, промежуточными хозяевами которых служат планктонные рачки, а также рафидаскарисы, накапливающиеся в кишечнике хищных рыб.

Сезонная динамика изменения сообществ паразитов рыб и численности отдельных видов детально изучалась нами в одном из озер бассейна реки Иртыш (оз. Кротовая Ляга) и в самой реке Иртыш в окрестностях города Павлодара [186].

Таблица 11 – Сезонные изменения паразитофауны серебряного амурского карася в озере Кротовая Ляга (2006 г.)

Период	Весенний		Летний	
	Экстенсивность инвазии, %, ±р	Индекс обилия, экз.	Экстенсивность инвазии, %, ±р	Индекс обилия, экз.
1	2	3	4	5
Cestoda				
<i>Paradilepis scolecina</i> , l ²	0	0	6,66±6,44	1,06
Trematoda				
<i>Posthodiplostomum brevicaudatum</i> , l ²	7,69 ±2,26	0,07	6,66±6,44	0,06
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i> , l ²	15,33±10,0 6	0,307	0	0
Crustacea				
<i>Lernaea cyprinacea</i> ¹ *	53,84 ±13,85	2,9	73,33±11,42	0,66
<i>Argulus foliaceus</i> ²	0	0	13,3±8.78	0,20
Примечание: ¹ - вид доминант, ² - редкие виды, ± P- ошибка, l - личинка, *- специфичный вид.				

В озере Кротовая Ляга изучался серебряный амурский карась, у которого было выявлено 5 видов паразитов: два представителя трематод — *Posthodiplostomum brevicaudatum* и *Ichthyocotylurus erraticus*, один вид цестод — *Paradilepis scolecina*, а также два паразитических ракообразных — *Lernaea cyprinacea* и *Argulus foliaceus*.

Весной фиксировались три вида паразитов — два трематоды и один ракообразный; летом — один вид цестоды, один трематоды и оба вида ракообразных (см. таблицу 11). В весенний сезон преобладали паразиты со сложным циклом развития (66,6%), тогда как летом доли паразитов с простыми и сложными циклами были одинаковыми (по 50%).

Основным доминирующим паразитом оказался рачок *Lernaea cyprinacea*, который сохранял высокую численность на протяжении всего периода без снежного покрова, достигая наивысших показателей весной. Остальные паразиты встречались значительно реже.

Весной компонентный состав паразитов серебряного карася был представлен большим числом видов (4 против 3 летом), а также общей численностью паразитических особей, которая была в 1,8 раза выше. Весной преобладали аллогенные паразиты, а летом количество аллогенных и автогенных видов сравнивалось (по два вида каждого типа). Однако весной доля особей автогенных паразитов была в 8 раз выше, чем аллогенных, тогда как летом их численность уравнилась (см. таблицу 12).

Весной и летом наблюдалось одинаковое количество видов-специалистов (по одному), что было меньше по сравнению с генералистами (2 — весной и 3 — летом). Однако численность особей у специалистов весной в 8 раз превышала численность генералистов, а летом — в 3,3 раза. При этом доли особей обеих групп оставались схожими в течение всего периода наблюдений. В обоих сезонах лидирующим видом был автогенный специалист — *Lernaea cyprinacea*, хотя его значимость в структуре сообщества варьировала, особенно по показателю Бергера-Паркера.

Таблица 12 – Характеристика сезонных изменений серебряного амурского карася в озере Кротовая Ляга (2006)

Показатели	Весна	Лето
Исследовано рыб	13	15
Общее количество видов паразитов	3	4
Общее число особей паразитов	49	30
Количество автогенных видов	1	2
Доля автогенных видов	0,898	0,500
Количество аллогенных видов	2	2
Доля аллогенных видов	0,102	0,500
Количество видов специалистов	1	1
Доля особей специалистов	0,33	0,25
Количество видов генералистов	2	3
Доля особей генералистов	0,77	0,75
Доминантный вид	<i>L. cyprinacea</i>	<i>L. cyprinacea</i>
Характеристика доминантного вида	АВ/ С	АВ/С
Индекс Шеннона	0,763	1,249
Индекс Бергера-Паркера D	0,897	0,300
Выравненность видов по обилию	0,694	0,901

Невысокое значение индекса Бергера-Паркера летом указывает на то, что удельный вес доминирующего паразита у серебряного амурского карася невелик по отношению к общей численности паразитов в компонентном сообществе, тогда как весной его роль возрастает, что связано со снижением численности остальных видов паразитов в этот период. Наиболее высокое значение индекса Шеннона и выравненности видов по обилию летом по сравнению с весной свидетельствует о том, что в летнее время компонентное сообщество более сбалансировано и устойчиво, чем весной. Так что весной сообщество паразитов карася было незрелым, а летом его можно было отнести к зрелым и устойчивым сообществам.

Весной паразитарное сообщество пребывает в незрелом состоянии, что обусловлено, с одной стороны, разрушением ранее сложившейся структуры из-за гибели значительного числа перезимовавших паразитов, а с другой — началом формирования нового сообщества, вызванного весенним подъемом инвазии. Весеннее заражение карася аллогенными паразитами объясняется трофическими контактами рыб с наземными хищниками и ихтифагами в период, когда водоем свободен ото льда, а также миграцией птиц, поскольку в зимнее время большинство водоплавающих и прибрежных видов перемещается в более теплые регионы.

Схожая картина прослеживается и в сезонной динамике паразитирования у фоновых встречающихся видов рыб (окуня и плотвы) в пределах Иртыша около Павлодара. Весной численность большинства диплостоматид и описторхов минимальна, но в летние месяцы возрастает, затем к осени снижается. Заражение рыб метацеркариями этих паразитов начинается после возврата водоплавающих птиц и окончания зимней спячки моллюсков, когда личиночные стадии достигают пика летом. Осеннее сокращение численности связано с поеданием заражённых рыб окончательными хозяевами, а зимой инфицирование трематодами по объективным причинам невозможно. Клинические наблюдения за инвазией у человека показывают, что пик яйценосности описторхов, живущих длительное время, приходится на весну, а в холодное время года яйцекладка практически прекращается. Это свидетельствует о том, что экологические стратегии всех стадий трематод, передающихся через моллюсков и рыб, направлены на активное использование весенне-летнего периода для заражения промежуточных и окончательных хозяев.

Осенью увеличивается численность зрелых гельминтов (*Raphidascaris acus* и *Triaenophorus nodulosus* в кишечнике хищников, *Camallanus lacustris* и *Allocreadium isoporum*), что связано с накоплением червей в ходе активного питания промежуточными хозяевами в теплое время года. Трематода *Bunodera luciopercae* фиксируются у рыб исключительно весной, что связано с короткой жизнеспособностью их имагинальной стадии.

Пик инвазии рыб одноклеточными и моногенетическими паразитами наблюдается летом или в начале осени – в период максимальной численности и активности рыб и высокой температуры воды, за исключением холодолюбивых моногеной.

Летний период характеризуется наивысшим уровнем зараженности рыб, что обусловлено благоприятными условиями для развития паразитов: повышенной температурой воды, высокой плотностью рыб и интенсивным обменом между хозяевами. В это время отмечается максимальное количество видов паразитов в метацеркарной и половозрелой стадиях. Интенсивное заражение связано с активным питанием рыб, что повышает вероятность трофического переноса паразитов, а также с массовым выходом личинок из моллюсков, которые служат первым промежуточным хозяином. Одновременно наблюдается пик численности моногеной, инфузорий и микроспоридий, размножающихся на теле и жабрах рыб. Особенно это характерно для стоячих и слабопроточных водоемов, где задержка личиночных стадий способствует увеличению риска заражения.

В зимнее время структура паразитарных сообществ резко упрощается, а численность паразитов значительно снижается. Это связано с сезонной приостановкой трофических контактов между организмами, снижением активности рыб и понижением температуры воды, неблагоприятной для развития многих паразитов. Циклы развития большинства гельминтов в этот период прерываются или замедляются. Имагинальные стадии, как правило, сохраняются у окончательных хозяев, обеспечивая непрерывность популяции, тогда как промежуточные стадии пребывают в стадии покоя. Примером могут служить церкарии, зимующие в тканях моллюсков, и метацеркарии, сохраняющиеся в теле рыб до наступления весеннего потепления. Таким образом, зима играет роль фазы стабилизации паразитарной системы, а также периодом выживания и накопления устойчивых стадий гельминтов.

3.3 Пространственно-биотопическое распределение паразитов

В ходе анализа видового состава паразитов и оценки уровня зараженности рыб в водоемах различного типа было установлено, что структура гельминтофауны (как по качеству, так и по количеству) тесно связана с физико-географическими особенностями конкретного водоема.

Наибольшее разнообразие паразитофауны наблюдается в крупных озерах с развитой гидрографической сетью, включающей многочисленные притоки — как крупных, так и малых рек. Типичным примером такого водоема является озеро Зайсан, в котором, по результатам собственных исследований и литературным источникам, зарегистрировано 62 вида паразитов: 11 простейших, 15 видов моногеной, 6 видов трематод в стадии метацеркария и 8 в имагинальной стадии, 6 цестод, 7 нематод, 3 акантоцефал, 3 пиявки и 5 паразитических ракообразных.

Очевидно, что паразитофауна подобных озер является конгломератом, сформированным за счет видов, поступающих из впадающих рек. Каждый вновь поступающий паразит, попадая в озеро вместе с рыбами-хозяевами, находит в нем собственную экологическую нишу. Пространственная масштабность озер и высокое видовое разнообразие ихтиофауны создают благоприятные условия для обитания различных паразитов, обеспечивая возможность специализации на определенных видах хозяев или их отдельных внутривидовых группах (по возрасту, полу, размерам и т.д.). Кроме того, наличие значительного количества ихтиофагов – конечных хозяев ряда аллогенных трематод и псевдофиллид (стригеид, диплостоматид, лигул) способствует замыканию их жизненных циклов.

В проточных водоемах, включая реки разного масштаба, паразитофауна отличается умеренным уровнем видового разнообразия. Здесь она уступает по богатству озерам с разветвленной системой притоков, но превосходит изолированные степные бессточные озера. В реках с быстрым течением наблюдается сокращение числа видов трематод, включая личиночные стадии, а также снижается уровень инфицированности рыб. Это связано с неблагоприятными условиями для развития пресноводных брюхоногих моллюсков — необходимых промежуточных хозяев для большинства трематод, жизненные циклы которых протекают в водной среде.

Лишь в отдельных заводях, затоках и протоках с более мелким течением обитают в значительных количествах пресноводные гастроподы, и создаются условия для инвазии рыб трематодами (в том числе диплостоматидами). В реках, как правило, имеются условия для развития камаланат, поскольку обитают в значительном количестве пресноводные рачки. Замыкание цикла нематод рода *Raphidascaris* осуществляется благодаря трофическим связям одних рыб с другими (планктоноядных – с хищными, а также каннибализм взрослых особей по отношению к молодняку), поэтому эти паразиты обычно всегда отмечаются у речных рыб. В реке Иртыш, согласно результатам собственных наблюдений и данным, представленным в литературе, было выявлено 28 видов паразитических организмов, среди которых: 8 видов моногеней, 2 вида цестод, 10 трематод, 2 нематоды, 2 вида пиявок и 4 паразитических ракообразных.

Что касается изолированных степных водоемов, особенно неглубоких озер, не имеющих стока, то ихтиопаразитофауна отличается крайней скудностью. Это обусловлено рядом факторов, взаимно дополняющих друг друга. Прежде всего, существенную роль играет изоляция таких озер и их значительная удаленность от крупных водных систем и пойменных участков крупных рек. Вследствие этого попадание в подобные водоемы как рыб, так и специфических для них паразитов, ограничено и, как правило, происходит лишь эпизодически под действием случайных внешних факторов.

Поэтому многие из таких озер могут быть потенциальными очагами описторхоза, диплостомозов и т.д., а для формирования реального очага из потенциального требуется лишь проникновение самого паразита, для циркуляции которого имеются все естественные условия. Во-вторых, малое биоразнообразие самих рыб приводит к бедному видовому составу паразитов, особенно специфичных. Видов-генералистов (а они составляют большинство в наших сборах во всех типах водоемов Павлодарской области) в таких небольших озерах также немного: паразитам требуется найти трофическую нишу среди имеющихся видов хозяев. В-третьих, сама по себе небольшая величина таких водоемов ограничивает пространственную нишу как хозяев, так и паразитов. В-четвертых, многие такие озера подвержены многолетним колебаниям уровня воды, нередко до критических величин. Однако на подобных озерах держится много рыбадных птиц (чайки, крачки, нередко и крохали), что приводит к формированию небольших по площади, но напряженных очагов диплостомозов [187].

Искусственные водоемы, а также водоемы, находящиеся под значительным антропогенным воздействием, занимают особое место, поскольку для них характерна высокая степень инфицированности рыб отдельными видами паразитов – зачастую при общем снижении видового разнообразия паразитофауны. Паразиты в подобных условиях выступают не только как биологические компоненты, но и как чувствительные индикаторы изменений экологической ситуации, причем как в качественном, так и в количественном выражении. Зафиксированное нами многократное повышение уровней инвазии рыб личиночными стадиями паразитов в водоемах с выраженным антропогенным прессингом свидетельствует о наличии дестабилизирующего воздействия, провоцирующего рост численности паразитов. Такие процессы, как правило, указывают на нарушение трофической равновесной системы в определенных звеньях водной экосистемы.

Так, например, в водоемах с сильным тепловым загрязнением (охладители ГРЭС) дополнительное тепло и увеличение вегетационного периода водных растений приводят к общему увеличению биомассы всех гидробионтов, в том числе рыб. Подобные водоемы привлекают рыбадных птиц и зверей, в результате усиливается круговорот аллогенных видов гельминтов со сложными циклами. Увеличение контакта рыб между собой приводит к циркуляции автогенных гельминтов, многих видов одноклеточных и возбудителей инфекций. Культурные рыбоводческие пруды также привлекают многие виды рыбадных животных, особенно птиц, результатом чего тоже является повышенная диссеминация трематод и цестод. Зарегулирование стоков рек при использовании их для получения электроэнергии создает благоприятные условия для обитания моллюсков и некоторых водных членистоногих, и, как следствие – ухудшение эпизоотологической обстановки по

ларвальным цестодозам и трематодозам [188]. Следовательно, значительная степень зараженности паразитами, выполняющими функцию перераспределения вещества и энергии на высших трофических уровнях, может рассматриваться как маркер усиления трофических ресурсов на одном из функциональных уровней водной экосистемы. Только в случае культурных рыбоводческих водоемов это преднамеренная концентрация биомассы рыб в ограниченном объеме, и эта биомасса предназначена для питания человека, но, как потенциальный свободный ресурс, неизбежно привлекает хищника, а вслед за этим неизбежно усиливается циркуляция паразитов. Таким же образом любой наземный агроценоз привлекает многочисленных вредителей – консументов чистой продукции. Тепловое или органическое загрязнение – это непреднамеренное сообщение человеком избыточной энергии в экосистему (только в одном случае – в виде дополнительного тепла, в другом – в виде химических связей органических соединений). Но, так или иначе, эта энергия должна быть израсходована в трофических цепях: появляются ее дополнительные потребители, и, как следствие – высшие перераспределяющие звенья, то есть, паразиты.

Сравнительное исследование, направленное на оценку влияния условий обитания на паразитофауну окуня, было выполнено на примере трех водоемов, различающихся по гидрологическому режиму и уровню антропогенного воздействия: река Иртыш вблизи Павлодара, канал Иртыш-Караганда и техногенный водоем-охладитель Экибастузской ГРЭС (преобразованное естественное озеро). Установлено, что в водоеме-охладителе ГРЭС-2 отмечено снижение видового разнообразия паразитов по сравнению с р. Иртыш и каналом, при этом наблюдается повышение значения индекса доминирования (см. табл. 38). Это дает основание утверждать, что независимо от экологических особенностей хозяина и его функционального положения в экосистеме, инфрасообщества паразитов демонстрируют значительную вариативность количественных характеристик. Подобная непредсказуемость может быть связана с высокой плотностью популяции хозяев в водоеме и ограниченными возможностями паразитов (вопреки их высокой плодовитости) обеспечивать равномерную инвазию всех особей.

В структуре паразитарных сообществ окуня, обитающего в разных типах водоемов, различия наблюдаются не только по численным характеристикам, но и по составу доминирующих видов. Так, в паразитофауне окуня из р. Иртыш преобладает *Ichthyocotylurus pileatus* (mc), в водоеме-охладителе ГРЭС-2 доминантным видом выступает *Tylodelphys clavata* (mc), тогда как в канале Иртыш-Караганда на первое место выходит *Diplostomum spathaceum* (mc).

Смена преобладающего вида в популяции окуня в условиях водоема техногенного происхождения объяснима, поскольку связана с характерными для таких водоемов экологическими факторами.

Повышенное развитие паразитов родов *Tylodelphys* и *Diplostomum* обусловлено активным участием моллюсков рода *Lymnaea* в их жизненном цикле, в то время как уменьшение численности двустворчатых моллюсков приводит к снижению зараженности паразитами рода *Ichthyocotylurus* [189].

Дополнительно потепление водной среды способствует росту содержания органических веществ и численности бактериопланктона. Это, в свою очередь, обеспечивает рыбам более благоприятные кормовые условия, ускоряет рост молоди, особенно в первый год жизни, но одновременно может замедлять развитие иммунной защиты. В таких условиях паразиты легче находят хозяев и эффективнее их заражают. В частности, данные по водоему ГРЭС-2 демонстрируют снижение численности *Ichthyocotylurus pileatus* (ЭИ — 75,00 %, ИО — 11,00 экз.) по сравнению с *Tylodelphys clavata* (ЭИ — 82,50 %, ИО — 14,10 экз.) и *Diplostomum commutatum* (ЭИ — 77,50 %, ИО — 11,30 экз.) (табл. 37).

Дополнительно отмечено, что повышение температуры воды может стимулировать увеличение численности паразитических ракообразных за счет ускорения жизненных циклов и увеличения числа генераций. Это подтверждается тем, что *Ergasilus sieboldi* был выявлен на жабрах окуня в водоеме ГРЭС, тогда как в р. Иртыш он у окуня не встречался, хотя у других видов рыб (например, щука, линь), обитающих в тех же условиях, данный паразит был зафиксирован.

В канале Иртыш-Караганда техногенное воздействие выражено менее интенсивно по сравнению с водоемом-охладителем ГРЭС-2. Здесь зарегистрирован более высокий уровень видового разнообразия паразитов (индекс Шеннона - 1,75) и, напротив, более низкий индекс доминирования — 0,34, что свидетельствует о большей стабильности паразитарного сообщества по сравнению с таковым у окуня из водоема ГРЭС-2. Несмотря на отсутствие в компонентном сообществе окуня канала видов семейства *Diplostomatidae*, таких как *Diplostomum commutatum* (мс), *Diplostomum volvens* (мс) и *Tylodelphys clavata* (мс), выявленных в водоеме-охладителе, основным доминантным видом здесь выступает *Diplostomum spathaceum* (см. рисунок 6).

Паразитарное сообщество окуня в р.Иртыш отличается наибольшей степенью сбалансированности и зрелости, что подтверждается самым низким значением индекса Бергера–Паркера — 0,30. Хотя *Ichthyocotylurus pileatus* является доминирующим видом в реке, его показатели зараженности уступают аналогичным данным, зафиксированным у окуня из водоема-охладителя. В частности, в р. Иртыш экстенсивность инвазии (ЭИ) паразитами рода *Ichthyocotylurus* составляет 25,6 %, интенсивность инвазии (ИО) — 4,5 экземпляра, тогда как в водоеме ГРЭС-2 эти значения достигают 75,0 % и 11,0 экземпляров соответственно.

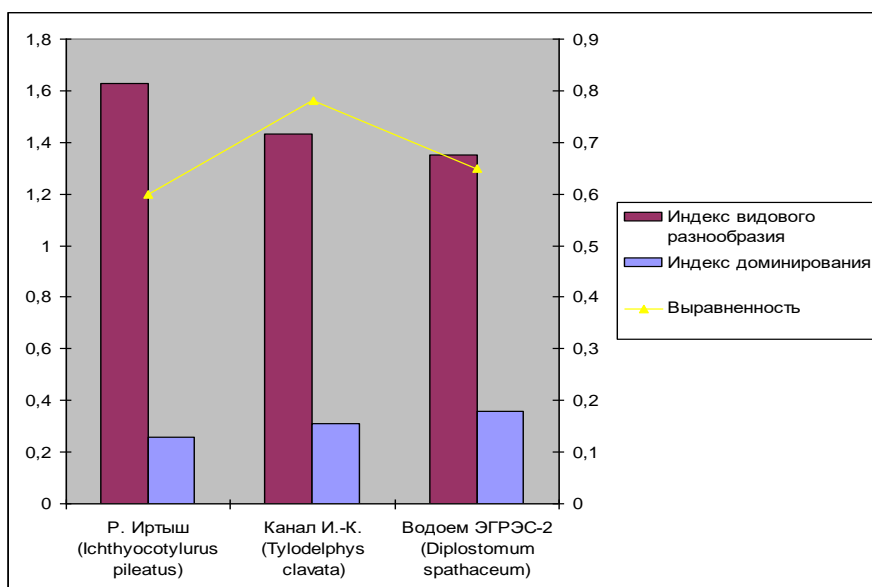


Рисунок 6 - Индексы компонентных сообществ паразитов (в скобках – доминантный вид)

Полученные данные свидетельствуют, что изменение экологических условий среды обитания хозяина вызывают определенные изменения в значениях индексов доминирования и разнообразия видов по обилию в паразитарных сообществах. Чем больше разнообразие видов в компонентных сообществах, тем меньше доминирование, тем стабильнее является паразитоценоз. Условия теплового загрязнения водоемов-охладителей наиболее благоприятны для развития паразитов семейства Diplostomatidae, что создает опасность для возникновения эпизоотий диплостомозов и вызывает необходимость проведения профилактических мероприятий: регуляции численности моллюсков и отпугивания рыбадных птиц от водоема.

Компонентные сообщества паразитов в популяциях окуня р. Иртыш отличаются в равной мере от компонентных сообществ окуня искусственных водоемов, индекс сходства по Жаккару достигает 0,46. Тогда как между собой водоем-охладитель и канал И.-К. по фауне паразитов окуня отличаются в большей мере, индекс сходства составляет 0,33 (таблица 13).

Таблица 13 – Индексы сходства по Жаккару между компонентными сообществами

	Водоем-охладитель Экибастузской ГРЭС-2	Канал Иртыш- Караганда
Р. Иртыш	0,46	0,46
Водоем-охладитель Экибастузской ГРЭС-2		0,33

Результаты сравнительного анализа паразитофауны окуня, обитающего в р. Иртыш, водоеме-охладителе Экибастузской ГРЭС-2 и канале Иртыш–Караганда, позволили установить определённые закономерности и тенденции, отражающие как экологические особенности взаимоотношений между хозяином и его паразитами, так и различия в экологическом состоянии водоемов, сформировавшиеся под влиянием различного уровня антропогенного прессинга.

4 Дифференциация размеров тела и биоразнообразие рыб в различных типах водоемов

Экологическая ниша организмов обладает многомерной структурой, формируемой, с одной стороны, под влиянием внешней среды и доступных ресурсов, а с другой – определяется морфометрическими характеристиками самих организмов. По мнению ряда исследователей, размер тела следует рассматривать в качестве одного из ключевых измерений экологической ниши, наряду с традиционными составляющими – временной, пространственной и трофической нишами, что подтверждается широким спектром эмпирических наблюдений и данных [190].

Однако размеры тела вряд ли можно считать четвертым измерением, совершенно отдельным от известных трех; точнее было бы сказать, что каждое из трех измерений – временная, пространственная и трофическая ниша – предопределяются для каждого организма внутренними и внешними, эндогенными и экзогенными факторами: первые – это факторы внешней среды, вторые – это размеры тела и связанные с ними анатомо-физиологические, экологические и поведенческие адаптации (таблица 13).

Таблица 13 – Факторы, определяющие экологическую нишу

Измерения экологической ниши	Экзогенные (внешние) компоненты	Эндогенные (внутренние) компоненты – размеры тела и связанные с ними особенности
Временная	Циклические и нециклические изменения пространства и его ресурсов	Сроки жизни организма, наступления его соматической и репродуктивной зрелости, циклические и нециклические ритмы жизнедеятельности.
Пространственная	Размеры пригодного для жизни пространства и субпространств как совокупности тел и веществ с их специфическими особенностями	Размеры тела, занимающие определенный объем и предопределяющие пространственные потребности – наряду с особенностями жизнедеятельности.
Трофическая	Наличие и доступность трофических ресурсов (их размер, биохимический состав, возможность добычи)	Связанные с размерами тела абсолютные и относительные энергетические потребности, темпы метаболизма, размеры пищевых объектов, особенности пищевого поведения.

Тем не менее, различия в размерах тела, способствующие экологической дифференциации ниш по всем измерениям (что, в свою очередь, способствует снижению конкурентного давления и обеспечивает устойчивое биологическое разнообразие в сообществе), могут наблюдаться не только между разными видами – как близкородст-

венными, так и удалёнными таксономически, но и внутри одного вида. Такая размерная неоднородность внутри вида играет важную экологическую роль: она снижает уровень внутривидовой конкуренции, позволяет осваивать различные микросреды с их специфическими ресурсами и повышает общую экологическую гибкость популяции. Схематическое представление различий экологических ниш внутривидовых групп на основе размеров тела можно увидеть в таблице 14.

Таблица 14 – Различия в размерах тела в свете измерений экологической ниши вида или внутривидовых группировок

Классические измерения экологической ниши		
Временная	Пространственная	Трофическая
Изменение суточных, сезонных и годовых циклических ритмов на фоне изменения продолжительности жизни.	Изменение потребностей в размерах пространства, необходимого для каждой особи.	Изменение абсолютных энергетических потребностей отдельных особей.
Изменение продолжительности жизни особей разной величины.	Изменение количества особей на единицу пространства, плотности популяций крупных и мелких морф и рас внутри вида.	Изменение относительных энергетических потребностей – в связи с изменением относительной площади поверхности, потребностей в кислороде и темпов метаболизма
Изменение сроков наступления репродуктивной зрелости (как правило, раньше созревают мелкие, а позже – крупные особи).	Возможности занятия крупными или мелкими формами разных субпространств или ярусов.	Разные размеры пищевых объектов у крупных и мелких форм.
	Возможность заселения биотопов с различными абиотическими условиями – в связи с изменением физиологических особенностей и темпов метаболизма.	Переход крупных или мелких форм на другой субстрат и/или способ питания.
		Возможность каннибализма крупных форм в отношении мелких.
		Изменение стратегии пищевого поведения у крупных и мелких форм.

Что касается путей достижения размерной дифференциации особей внутри вида (постоянной или временной, стойкой или легко

стираемой), то здесь вероятны три способа – характерные для видов с разным характером линейного роста и отличающиеся различным влиянием на норму реакции генотипа (рисунок 7).

Пути достижения размерной дифференциации особей или групп особей внутри популяции и вида		
Стойкое, закрепленное на генетическом уровне, с определенной репродуктивной изоляцией размерных рас или форм внутри вида.	Разделение по размерам, проявляющееся в определенные периоды, за счет реализации крайних вариант нормы реакции генотипа или достижения морфофизиологического разнообразия за счет комбинативной изменчивости.	Разделение по размерам, неизбежно имеющее место у видов с неограниченным линейным ростом, когда молодые половозрелые особи будут меньше более старших (большинство холоднокровных позвоночных).

Рисунок 7 – Пути достижения размерной дифференциации особей или групп особей внутри популяции и вида

Размерная дифференциация экологических ниш у рыб одного вида может происходить посредством всех трёх упомянутых выше механизмов. Прежде всего, свойственный рыбам, как холоднокровным позвоночным, неограниченный рост на протяжении жизни обуславливает трофическую специализацию в зависимости от возраста: молодёжь, половозрелые и старшие особи потребляют различные корма и играют разные роли в пищевых цепях, при этом нередко более крупные особи поедают мелких сородичей. Кроме того, рыбы разных возрастных групп могут занимать разные микросреды обитания и проявлять различия в поведении. Второй механизм связан с высокой численностью популяции в отдельные годы, что вызывает выраженный полиморфизм по телосложению и размерам. Он формируется как за счёт генетической комбинативности, так и за счёт крайних проявлений нормы реакции генотипа, обусловленных пространственно-трофической конкуренцией. Третий способ включает наличие устойчивых по морфометрическим характеристикам рас – крупных и мелких – среди таких видов, как *Perca fluviatilis*, *Rutilus rutilus* и *Esox lucius*.

Эти расы частично изолированы экологически и генетически и демонстрируют различную норму реакции. Мелкие формы отличаются ускоренным половым созреванием (благодаря быстрому соматическому росту), высокой сменяемостью поколений, более выраженной экологической пластичностью, короткой продолжительностью жизни, а

также пищевыми предпочтениями, ориентированными на мелких беспозвоночных или растения. Крупные формы характеризуются более поздним созреванием, продолжительным жизненным циклом, большей репродуктивной значимостью каждой особи и питанием, включающим крупных беспозвоночных, а также молодых особей рыб, включая представителей собственного вида.

Экологическая роль различий в размерах тела у особей одного вида, как уже отмечалось, заключается прежде всего в снижении уровня внутривидовой конкуренции. Это достигается за счёт того, что внутривидовые группировки распределяются по разным экологическим нишам или даже по отдельным трофическим уровням, находящимся в иерархической системе питания. Кроме того, такой механизм способствует снижению межвидовой конкуренции, поскольку особи одного и того же вида, благодаря размерной разобщённости, занимают разные параметры экологического пространства и заполняют специфические субниши.

Однако подобная стратегия характерна преимущественно для водных сообществ, обладающих изначально высоким уровнем биоразнообразия, где механизмы снижения антагонизма между видами особенно актуальны. Разделение внутривидовых групп по размеру тела также становится оправданным в условиях ограниченных пространственных ресурсов или трофических источников на определённом уровне пищевой сети.

При этом в экосистемах с низким общим биоразнообразием, но с достаточным уровнем первичной продукции, размерная дифференциация внутри одного вида может выполнять противоположную экологическую функцию – не ослабление, а компенсацию дефицита видового разнообразия. В таких условиях внутривидовая размерная полиморфность позволяет компенсировать отсутствие некоторых звеньев трофической цепи, включая верхние, и тем самым способствует стабилизации потоков вещества и энергии в системе, обеспечивая функциональное равновесие водоёма.

Бессточные водоемы степных регионов, вне зависимости от их размеров, представляют собой особые природные экосистемы с характерными условиями формирования, уникальным биоценотическим составом, специфическими трофическими связями и определенной степенью экологической стабильности. Изолированность этих озер от крупных речных систем обуславливает заселение их организмами под действием случайных, эпизодических факторов, что приводит к ограниченному видовому разнообразию.

Появившиеся в таких водоемах первичные поселенцы получают преимущество за счёт действия механизма первичного заселения [191], что способствует формированию у них специализированных адаптаций и трансформации окружающей среды в соответствии с их биологическими потребностями.

Изолированность популяций, заселяющих такие озера, нередко приводит к значительным отличиям их генофонда от генофонда

родственных видов, обитающих в более динамичных речных системах. Это обусловлено действием феномена «основателя» и случайного дрейфа генов, предложенного С. Райтом [192], при котором в небольших по численности популяциях может происходить случайная фиксация аллелей вне зависимости от их приспособительной значимости.

Снижение биологического разнообразия гидробионтов в таких условиях способствует увеличению численности немногих, наиболее адаптированных видов и стимулирует внутри каждого из них морфофизиологическое и функциональное разнообразие, в том числе по трофической роли. Аналогичные процессы наблюдаются у рыб, обитающих в изолированных степных озерах. Так, в озере Малыбай, несмотря на его крупные размеры, среди ихтиофауны встречается только один вид – окунь, представленный двумя различающимися морфами: мелкой, питающейся фитопланктоном и зоопланктоном, и крупной, демонстрирующей ярко выраженный каннибализм, поедающей более мелких сородичей.

Ваш текст уже достаточно хорошо структурирован, но для повышения оригинальности и прохождения антиплагиата предлагаю следующую перефразировку с сохранением всех смыслов, латинских названий и ссылок:

В водоемах, находящихся в условиях частичной либо полной изоляции, особенно при наличии значительного антропогенного или техногенного влияния, зачастую наблюдается тенденция к сокращению общего биоразнообразия. При этом происходит усиленное доминирование ограниченного круга таксонов, обладающих способностью эффективно осваивать широкий спектр экологических ниш в пределах одной популяции. Это включает и освоение различных трофических уровней, чему способствует внутренняя размерная дифференциация.

Характерным примером подобного явления служит пруд-охладитель Экибастузской ГРЭС, где на сегодняшний день насчитывается 13 видов рыб. Большинство из них проникли в водоем из канала Иртыш–Караганда либо были специально интродуцированы в рамках рыбохозяйственных мероприятий.

Если в 1970–1980-х годах доминирующее положение занимали до пяти видов: *Rutilus rutilus*, *Leuciscus idus*, *Leuciscus leuciscus*, *Abramis brama*, *Gymnocephalus cernua* [193], то к 2003–2005 годам до 80–90 % общего улова приходилось уже на *Perca fluviatilis*, причем он был представлен особями различных размерных групп. Подобная смена доминирующих видов может быть связана с неспособностью ряда интродуцированных видов адаптироваться к неблагоприятным условиям водоема-охладителя: слабому водообмену, высокому техногенному загрязнению и измененному температурному режиму. Эти стрессовые факторы могут привести к снижению численности или полному вытеснению неадаптированных видов из состава биоты.

Дополнительным механизмом, влияющим на структуру ихтиофауны, может выступать эффект первичного заселения, при котором первый колонизировавший водоем вид получает временное адаптивное преимущество и формирует окружающую среду в свою пользу. Однако и такие виды способны быть вытесненными более экологически универсальными конкурентами. Ярким примером служит *Perca fluviatilis*, который благодаря способности осваивать широкий диапазон трофических ресурсов стабильно сохраняет доминирующее положение в структуре экосистемы водоема.

5 Использование результатов исследований экологии паразитов рыб Казахстанского Прииртышья в подготовке будущих учителей биологии

Современная подготовка учителей биологии требует интеграции актуальных научных данных в образовательный процесс. Исследования экологии паразитов рыб Казахстанского Прииртышья представляют собой ценный источник информации, который может быть использован для формирования у студентов знаний о биологическом разнообразии, взаимодействиях в экосистемах, роли паразитов в водных биоценозах, а также для развития их исследовательских компетенций.

Предлагаются следующие направления деятельности по использованию результатов исследований экологии паразитов рыб в учебном процессе педагогических вузов биоологических специальностей.

1. Включение материалов исследований в учебные курсы

Результаты изучения паразитофауны рыб могут быть интегрированы в различные дисциплины биологического профиля:

Зоология позвоночных – изучение разнообразия паразитов рыб, их морфологии и жизненных циклов.

Экология – анализ влияния паразитов на экосистемы водоемов Казахстанского Прииртышья, их роль в биологических цепях.

Гидробиология – изучение паразитарных сообществ как индикаторов состояния водной среды.

Эволюционная биология – изучение адаптационных механизмов паразитов и их хозяев.

Методика преподавания биологии – разработка практических и лабораторных работ по теме паразитологии и экологии водных организмов.

2. Развитие исследовательских компетенций студентов

Проведение лабораторных и полевых работ с использованием данных исследований позволяет будущим учителям биологии освоить методы сбора и анализа паразитарного материала. Это способствует:

Развитию навыков работы с микроскопической техникой и молекулярно-генетическими методами диагностики паразитов.

Освоению методологии экологического мониторинга и оценки состояния водных экосистем.

Формированию критического мышления и способности анализировать научные данные.

3. Использование данных в проектной и исследовательской деятельности

Исследования по экологии паразитов рыб могут стать основой для студенческих проектов, направленных на:

Оценку паразитарного загрязнения различных водоемов Казахстана.

Анализ факторов, влияющих на распространение паразитов в рыбных популяциях.

Разработку образовательных материалов, популяризирующих знания о паразитологии среди школьников.

4. Применение результатов в образовательной практике

Будущие учителя биологии смогут использовать полученные знания при подготовке уроков и внеурочных мероприятий, таких как:

Лекции и лабораторные занятия по биологии с включением актуальных данных о паразитах рыб.

Организация научно-исследовательских кружков по экологии и паразитологии.

Разработка методических материалов и учебных пособий для школьников.

С целью внедрения и углубленного изучения экологии паразитов местных рыб и эффективной интеграции регионального компонента в образовательный процесс была разработана программа курса «Экология паразитов рыб Казахстанского Прииртышья» для студентов биологических специальностей педагогических вузов.

Цель курса - формирование у студентов глубокого понимания экологии паразитов рыб Казахстанского Прииртышья, их роли в экосистемах и влияния на рыбные популяции, а также развитие умений применять полученные знания в педагогической практике.

Задачи:

Изучить систематику, морфологию и жизненные циклы паразитов рыб.

Рассмотреть влияние паразитов на популяции рыб и экосистемы.

Ознакомиться с методами диагностики и исследования паразитов.

Развить у студентов исследовательские компетенции и навыки преподавания.

Дисциплина изучается в течении одного семестра продолжительностью 15 недель. Общая трудоемкость дисциплины в часах: лекций – 30, практических занятий – 30.

Содержание лекционных занятий

Лекция 1. Введение в паразитологию рыб. Основные понятия и термины.

Паразитизм как форма взаимоотношений между организмами. Основные группы паразитов рыб: простейшие, гельминты, ракообразные. Термины: хозяин (промежуточный, окончательный), инвазия, патогенность. Роль паразитов в экосистемах. История изучения паразитов рыб. Значение паразитологии для рыбного хозяйства и медицины.

Лекция 2. Фауна рыб Казахстанского Прииртышья: обзор и экологические особенности.

Видовой состав рыб региона: карповые, окуневые, щуковые и другие. Экологические условия водоемов Прииртышья: гидрологический режим, температура, кормовая база. Влияние экологических факторов на

распределение и численность рыб. Промысловые виды и их значение для региона.

Лекция 3. Основные группы паразитов рыб: простейшие, гельминты, ракообразные.

Простейшие (*Ichthyophthirius*, *Trichodina*): морфология, жизненные циклы, патогенность. Гельминты (трематоды, цестоды, нематоды): строение, адаптации к паразитизму. Ракообразные (*Argulus*, *Lernaea*): особенности морфологии и экологии. Роль каждой группы в паразитофауне рыб.

Лекция 4. Экологические аспекты паразитизма: жизненные циклы и адаптации.

Жизненные циклы паразитов: простые и сложные (с участием промежуточных хозяев). Адаптации паразитов к хозяевам и среде обитания. Влияние экологических факторов на жизненные циклы. Примеры сложных циклов (трематоды, цестоды). Роль паразитов в регуляции популяций хозяев.

Лекция 5. Влияние абиотических факторов на распространение паразитов рыб.

Температура, соленость, рН воды и их влияние на паразитофауну. Сезонные изменения в распространении паразитов. Влияние загрязнения водоемов на паразитов. Примеры адаптации паразитов к экстремальным условиям. Роль абиотических факторов в формировании паразитофауны.

Лекция 6. Роль биотических факторов в формировании паразитофауны рыб.

Влияние хищников, конкуренции и пищевых цепей на паразитов. Роль промежуточных хозяев в жизненных циклах паразитов. Взаимодействие паразитов с другими организмами в экосистеме. Примеры влияния биотических факторов на паразитофауну рыб.

Лекция 7. Паразиты рыб как биоиндикаторы состояния водных экосистем.

Использование паразитов для оценки загрязнения водоемов. Виды-биоиндикаторы и их характеристики. Примеры использования паразитов в мониторинге экологического состояния. Преимущества и ограничения биоиндикаторного метода.

Лекция 8. Зоонозные паразиты рыб и их значение для здоровья человека.

Опасные для человека паразиты: описторхисы, дифиллоботрииды. Пути заражения человека через рыбу. Меры профилактики и контроля. Роль санитарно-эпидемиологических служб в предотвращении заражений. Примеры заболеваний, вызванных зоонозными паразитами.

Лекция 9. Методы сбора и фиксации паразитологического материала.

Техники отбора проб рыб: вскрытие, осмотр жабр, кожи, внутренних органов. Методы фиксации паразитов: формалин, спирт, глицерин. Оборудование и реактивы для работы. Правила хранения и

транспортировки материала.

Лекция.10. Диагностика паразитов рыб: морфологические и молекулярные методы.

Микроскопия, окрашивание, приготовление препаратов. Молекулярные методы: ПЦР, секвенирование. Современные технологии в диагностике паразитов. Преимущества и ограничения различных методов. Примеры использования диагностики в исследованиях.

Лекция 11. Паразитофауна промысловых видов рыб Казахстанского Прииртышья.

Основные виды паразитов у карповых, окуневых, щуковых. Влияние паразитов на качество рыбы и промысловую ценность. Примеры массовых инвазий и их последствия. Роль паразитов в снижении численности промысловых видов.

Лекция 12. Влияние антропогенных факторов на паразитофауну рыб.

Загрязнение водоемов промышленными и сельскохозяйственными стоками. Изменение гидрологического режима водоемов. Влияние аквакультуры на паразитофауну. Примеры изменений в паразитофауне под влиянием человека.

Лекция 13. Роль паразитов в регуляции численности популяций рыб.

Паразиты как фактор естественного отбора. Примеры массовых инвазий и их влияние на популяции рыб. Роль паразитов в поддержании баланса в экосистемах. Взаимодействие паразитов и хищников в регуляции численности.

Лекция 14. Паразиты рыб в аквакультуре: проблемы и методы контроля.

Основные паразиты в рыбоводческих хозяйствах: их влияние на здоровье рыб. Методы профилактики и лечения: химические, биологические, физические. Примеры успешного контроля паразитов в аквакультуре.

Лекция 15. Современные исследования в области экологии паразитов рыб.

Новые направления в изучении паразитофауны: молекулярная паразитология, биоиндикация. Примеры современных научных работ по теме. Перспективы развития паразитологии рыб. Роль новых технологий в исследованиях.

Содержание практических занятий

Практическое занятие 1. Методы отбора проб рыб для паразитологического анализа.

Цель: Ознакомить студентов с методами сбора и подготовки рыб для паразитологического исследования.

План работы:

1. Инструктаж по технике безопасности при работе с биологическим материалом.
2. Демонстрация методов вскрытия рыб (жабры, кожа, внутренние органы).
3. Практическое выполнение вскрытия рыбы и сбор паразитов.
4. Фиксация собранного материала в соответствующие растворы (формалин, спирт).

Содержание работы:

- Осмотр внешних покровов рыбы (кожа, плавники, жабры).
- Вскрытие брюшной полости, осмотр внутренних органов (печень, кишечник, плавательный пузырь).
- Сбор паразитов с помощью пинцета и игл.
- Фиксация паразитов в 70% спирте или 4% формалине.

Теоретические вопросы:

1. Какие органы и ткани рыб наиболее часто поражаются паразитами?
2. Какие методы фиксации паразитов используются?
3. Какие инструменты необходимы для вскрытия рыбы?
4. Как правильно хранить фиксированный материал?
5. Какие виды паразитов можно обнаружить при внешнем осмотре рыбы?
6. Какие меры предосторожности необходимы при работе с фиксирующими растворами?
7. Как оформить документацию при сборе паразитологического материала?
8. Какие ошибки могут возникнуть при вскрытии рыбы?
9. Как определить, что рыба заражена паразитами?
10. Какие виды рыб наиболее часто подвержены паразитарным инвазиям?

Практическое занятие 2. Прижизненная диагностика паразитов рыб.

Цель: Научить студентов методам обнаружения паразитов без вскрытия рыбы.

План работы:

1. Осмотр внешних покровов рыбы (кожа, плавники, жабры).
2. Забор слизи с поверхности тела рыбы.

3. Микроскопия слизи и жабр для обнаружения паразитов.
4. Фиксация обнаруженных паразитов для дальнейшего изучения.

Содержание работы:

- Осмотр рыбы на наличие видимых повреждений или аномалий.
- Сбор слизи с поверхности тела с помощью стеклянной палочки.
- Приготовление временного препарата слизи для микроскопии.
- Идентификация простейших (например, *Ichthyophthirius*) и моногеней.

Теоретические вопросы:

1. Какие паразиты могут быть обнаружены прижизненно?
2. Какие признаки указывают на наличие паразитов?
3. Какие методы микроскопии используются для диагностики?
4. Как правильно забирать слизь с поверхности рыбы?
5. Какие простейшие паразиты чаще всего обнаруживаются в слизи?
6. Какие заболевания вызывают моногеней?
7. Как отличить здоровую рыбу от зараженной при внешнем осмотре?
8. Какие ошибки могут возникнуть при микроскопии слизи?
9. Как фиксировать обнаруженных паразитов?
10. Какие меры предосторожности необходимы при работе с живой рыбой?

Практическое занятие 3. Изучение морфологии простейших паразитов рыб.

Цель: Изучить морфологические особенности простейших паразитов.

План работы:

1. Приготовление временных препаратов из слизи и жабр рыбы.
2. Микроскопия препаратов для изучения морфологии простейших.
3. Зарисовка обнаруженных паразитов.
4. Идентификация видов по морфологическим признакам.

Содержание работы:

- Приготовление препаратов с использованием физиологического раствора.
- Изучение строения простейших (ядра, реснички, вакуоли).
- Зарисовка *Ichthyophthirius*, *Trichodina* и других видов.
- Сравнение морфологии разных видов простейших.

Теоретические вопросы:

1. Какие органеллы простейших используются для идентификации?
2. Какие заболевания вызывают простейшие паразиты?
3. Как отличить *Ichthyophthirius* от *Trichodina*?
4. Какие методы окрашивания используются для простейших?
5. Какие ошибки могут возникнуть при микроскопии простейших?
6. Как правильно зарисовывать микроскопические объекты?
7. Какие адаптации к паразитизму есть у простейших?

8. Как простейшие влияют на здоровье рыбы?
9. Какие методы лечения заболеваний, вызванных простейшими?
10. Какие виды простейших наиболее опасны для рыб?

Практическое занятие 4. Идентификация моногеней и трематод.

Цель: Научить студентов определять моногеней и трематод по морфологическим признакам.

План работы:

1. Приготовление временных препаратов из собранного материала.
2. Микроскопия препаратов для изучения морфологии.
3. Зарисовка присосок, крючьев и половой системы.
4. Идентификация видов с использованием определителей.

Содержание работы:

- Изучение строения присосок и крючьев моногеней.
- Анализ строения половой системы трематод.
- Сравнение морфологии разных видов.

Теоретические вопросы:

1. Какие особенности строения характерны для моногеней?
2. Как отличить трематод от других гельминтов?
3. Какие методы окрашивания используются для моногеней и трематод?
4. Какие ошибки могут возникнуть при идентификации?
5. Как правильно зарисовывать морфологические особенности?
6. Какие адаптации к паразитизму есть у моногеней?
7. Какие заболевания вызывают трематоды?
8. Как жизненные циклы трематод связаны с их морфологией?
9. Какие виды моногеней и трематод наиболее распространены в Прииртышье?
10. Как использовать определители для идентификации?

Практическое занятие 5. Изучение цестод и нематод: морфология и диагностика.

Цель: Изучить морфологические особенности цестод и нематод.

План работы:

1. Приготовление временных препаратов из собранного материала.
2. Микроскопия препаратов для изучения морфологии.
3. Зарисовка стробилы цестод и кутикулы нематод.
4. Идентификация видов с использованием определителей.

Содержание работы:

- Изучение строения стробилы цестод (членики, сколекс).
- Анализ строения кутикулы нематод.
- Сравнение морфологии разных видов.

Теоретические вопросы:

1. Какие органы прикрепления есть у цестод?

2. Как отличить нематод от других гельминтов?
3. Какие методы окрашивания используются для цестод и нематод?
4. Какие ошибки могут возникнуть при идентификации?
5. Как правильно зарисовывать морфологические особенности?
6. Какие адаптации к паразитизму есть у цестод?
7. Какие заболевания вызывают нематоды?
8. Как жизненные циклы цестод связаны с их морфологией?
9. Какие виды цестод и нематод наиболее распространены в Прииртышье?
10. Как использовать определители для идентификации?

Практическое занятие 6. Ракообразные паразиты рыб: морфология и экология.

Цель: Изучить морфологию и экологию ракообразных паразитов.

План работы:

1. Приготовление временных препаратов из собранного материала.
2. Микроскопия препаратов для изучения морфологии.
3. Зарисовка внешнего строения ракообразных (например, Argulus, Lernaea).
4. Идентификация видов с использованием определителей.

Содержание работы:

- Изучение строения тела, конечностей и органов прикрепления.
- Анализ адаптаций к паразитическому образу жизни.
- Сравнение морфологии разных видов ракообразных.

Теоретические вопросы:

1. Какие адаптации к паразитизму есть у ракообразных?
2. Какие заболевания вызывают ракообразные паразиты?
3. Как отличить Argulus от Lernaea?
4. Какие методы окрашивания используются для ракообразных?
5. Какие ошибки могут возникнуть при идентификации?
6. Как правильно зарисовывать морфологические особенности?
7. Какие экологические ниши занимают ракообразные паразиты?
8. Как ракообразные влияют на здоровье рыб?
9. Какие методы борьбы с ракообразными паразитами?
10. Какие виды ракообразных наиболее распространены в Прииртышье?

Практическое занятие 7. Приготовление временных и постоянных препаратов паразитов.

Цель: Научить студентов методам приготовления препаратов.

План работы:

1. Фиксация паразитов в соответствующих растворах.
2. Приготовление временных препаратов для микроскопии.

3. Приготовление постоянных препаратов с использованием глицерина или канадского бальзама.
4. Оформление этикеток и хранение препаратов.

Содержание работы:

- Фиксация паразитов в 70% спирте или 4% формалине.
- Приготовление временных препаратов с использованием физиологического раствора.
- Окрашивание препаратов (при необходимости) и заключение в глицерин или бальзам.
- Подпись препаратов и их хранение в коллекции.

Теоретические вопросы:

1. Какие фиксаторы используются для паразитов?
2. Как правильно приготовить временный препарат?
3. Какие методы окрашивания используются для паразитов?
4. Как приготовить постоянный препарат?
5. Какие ошибки могут возникнуть при фиксации паразитов?
6. Как правильно хранить постоянные препараты?
7. Какие реактивы используются для приготовления препаратов?
8. Как оформить этикетку для препарата?
9. Какие методы микроскопии используются для изучения препаратов?
10. Как использовать препараты для дальнейших исследований?

Практическое занятие 8. Методы количественного учета паразитов рыб.

Цель: Научить студентов методам количественного анализа паразитофауны.

План работы:

1. Подсчет количества паразитов у каждой особи рыбы.
2. Расчет индексов обилия и экстенсивности инвазии.
3. Оформление результатов в таблицы и графики.
4. Анализ полученных данных.

Содержание работы:

- Подсчет паразитов в каждом органе рыбы.
- Расчет индексов по формулам:
 - Индекс обилия = общее количество паразитов / количество обследованных рыб.
 - Экстенсивность инвазии = (количество зараженных рыб / общее количество рыб) * 100%.
- Построение графиков и таблиц для визуализации данных.

Теоретические вопросы:

1. Что такое индекс обилия?
2. Как рассчитать экстенсивность инвазии?
3. Какие ошибки могут возникнуть при подсчете паразитов?

4. Как интерпретировать результаты количественного учета?
5. Какие методы статистической обработки данных используются?
6. Как оформить результаты в виде таблиц и графиков?
7. Какие факторы влияют на точность количественного учета?
8. Как использовать количественные данные для оценки состояния популяции рыб?
9. Какие программы используются для анализа данных?
10. Как количественные данные помогают в изучении экологии паразитов?

Практическое занятие 9. Анализ влияния сезонности на паразитофауну рыб.

Цель: Изучить влияние сезонности на паразитов.

План работы:

1. Сбор данных по паразитофауне в разные сезоны.
2. Анализ изменений в количестве и разнообразии паразитов.
3. Построение графиков и таблиц для визуализации данных.
4. Формулирование выводов о влиянии сезонности.

Содержание работы:

- Сравнение данных по паразитофауне весной, летом, осенью и зимой.
- Анализ влияния температуры, кормовой базы и других факторов.
- Построение графиков динамики численности паразитов.

Теоретические вопросы:

1. Какие факторы влияют на сезонные изменения паразитофауны?
2. Как сезонность влияет на жизненные циклы паразитов?
3. Какие методы используются для анализа сезонных изменений?
4. Какие ошибки могут возникнуть при сборе данных?
5. Как интерпретировать графики динамики численности?
6. Какие виды паразитов наиболее чувствительны к сезонности?
7. Как использовать данные о сезонности для прогнозирования инвазий?
8. Какие адаптации паразитов связаны с сезонными изменениями?
9. Как сезонность влияет на здоровье рыб?
10. Какие методы статистической обработки данных используются?

Практическое занятие 10. Изучение жизненных циклов паразитов рыб.

Цель: Изучить сложные жизненные циклы паразитов.

План работы:

1. Изучение теоретических схем жизненных циклов (например, трематод).
2. Моделирование циклов с использованием примеров.
3. Анализ роли промежуточных и окончательных хозяев.

4. Обсуждение влияния экологических факторов на циклы.

Содержание работы:

- Составление схем жизненных циклов на примере трематод и цестод.
- Анализ роли моллюсков, ракообразных и рыб в циклах.
- Обсуждение влияния температуры, влажности и других факторов.

Теоретические вопросы:

1. Какие этапы включают жизненные циклы трематод?
2. Какую роль играют промежуточные хозяева?
3. Какие факторы влияют на продолжительность циклов?
4. Какие ошибки могут возникнуть при моделировании циклов?
5. Как использовать данные о циклах для контроля паразитов?
6. Какие адаптации паразитов связаны с их жизненными циклами?
7. Как циклы паразитов влияют на экосистемы?
8. Какие методы используются для изучения жизненных циклов?
9. Какие виды паразитов имеют наиболее сложные циклы?
10. Как жизненные циклы связаны с патогенностью паразитов?

Практическое занятие 11. Работа с определителями и ключами для идентификации паразитов.

Цель: Научить студентов пользоваться определителями и ключами для идентификации паразитов.

План работы:

1. Ознакомление с определителями и ключами для паразитов рыб.
2. Изучение морфологических признаков, используемых в ключах.
3. Практическая работа с определителями для идентификации паразитов.
4. Оформление результатов идентификации.

Содержание работы:

- Работа с определителями (например, "Определитель паразитов пресноводных рыб СССР").
- Идентификация паразитов по морфологическим признакам (форма тела, органы прикрепления, размеры).
- Заполнение таблиц с результатами идентификации.

Теоретические вопросы:

1. Какие признаки используются в определителях для идентификации паразитов?
2. Как правильно пользоваться ключами для определения видов?
3. Какие ошибки могут возникнуть при работе с определителями?
4. Как оформить результаты идентификации?
5. Какие виды паразитов наиболее сложно идентифицировать?
6. Какие дополнительные методы (например, молекулярные) используются для идентификации?
7. Как определить, что идентификация проведена правильно?

8. Какие определители наиболее авторитетны в паразитологии рыб?
9. Как использовать микроскопические признаки для идентификации?
10. Какие адаптации паразитов помогают в их идентификации?

Практическое занятие 12. Обработка и анализ данных паразитологических исследований.

Цель: Научить студентов обрабатывать и анализировать данные паразитологических исследований.

План работы:

1. Сбор данных по паразитофауне рыб.
2. Статистическая обработка данных (расчет средних значений, индексов).
3. Построение графиков и таблиц для визуализации данных.
4. Интерпретация результатов и формулирование выводов.

Содержание работы:

- Расчет индексов обилия и экстенсивности инвазии.
- Построение графиков динамики численности паразитов.
- Анализ влияния экологических факторов на паразитофауну.

Теоретические вопросы:

1. Какие статистические методы используются в паразитологии?
2. Как рассчитать индекс обилия и экстенсивность инвазии?
3. Какие ошибки могут возникнуть при обработке данных?
4. Как интерпретировать результаты статистического анализа?
5. Какие программы используются для обработки данных?
6. Как оформить результаты анализа в виде таблиц и графиков?
7. Какие факторы влияют на точность анализа данных?
8. Как использовать данные для оценки состояния экосистем?
9. Какие методы визуализации данных наиболее эффективны?
10. Как результаты анализа помогают в планировании дальнейших исследований?

Практическое занятие 13. Составление паразитологического паспорта рыбы.

Цель: Научить студентов оформлять результаты исследований в виде паразитологического паспорта.

План работы:

1. Сбор данных по паразитофауне конкретного вида рыбы.
2. Описание видов паразитов, их локализации и интенсивности инвазии.
3. Оформление паспорта в виде таблиц и текстового описания.
4. Анализ данных и формулирование выводов.

Содержание работы:

- Заполнение таблиц с указанием видов паразитов, их количества и локализации.
- Описание влияния паразитов на здоровье рыбы.
- Оформление паспорта в соответствии с требованиями.

Теоретические вопросы:

1. Какие данные включаются в паразитологический паспорт?
2. Как правильно оформить таблицы и описания?
3. Какие ошибки могут возникнуть при составлении паспорта?
4. Как использовать паспорт для мониторинга состояния рыб?
5. Какие виды паразитов наиболее часто включаются в паспорт?
6. Как интерпретировать данные паспорта?
7. Какие методы используются для сбора данных для паспорта?
8. Как паспорт помогает в оценке экологического состояния водоема?
9. Какие адаптации паразитов учитываются в паспорте?
10. Как использовать паспорт для планирования мер контроля паразитов?

Практическое занятие 14. Оценка экологического состояния водоема по паразитофауне рыб.

Цель: Научить студентов использовать паразитов как биоиндикаторов состояния водоемов.

План работы:

1. Сбор данных по паразитофауне рыб из конкретного водоема.
2. Анализ видового состава и численности паразитов.
3. Оценка состояния водоема на основе данных о паразитофауне.
4. Формулирование выводов и рекомендаций.

Содержание работы:

- Сравнение данных по паразитофауне с эталонными значениями.
- Анализ влияния загрязнения и других факторов на паразитов.
- Оформление отчета с выводами о состоянии водоема.

Теоретические вопросы:

1. Какие паразиты используются как биоиндикаторы?
2. Как оценить состояние водоема по паразитофауне?
3. Какие ошибки могут возникнуть при оценке состояния водоема?
4. Как интерпретировать данные о паразитофауне?
5. Какие методы используются для сбора данных?
6. Как загрязнение влияет на паразитофауну рыб?
7. Какие адаптации паразитов связаны с их ролью биоиндикаторов?
8. Как использовать данные для планирования мер по охране водоемов?
9. Какие виды паразитов наиболее чувствительны к загрязнению?
10. Как результаты оценки помогают в управлении водными ресурсами?

Практическое занятие 15. Подготовка и защита мини-проектов по теме курса.

Цель: Развитие навыков самостоятельной работы и презентации результатов.

План работы:

1. Выбор темы мини-проекта (например, "Паразитофауна карповых рыб Прииртышья").
2. Сбор и анализ данных по выбранной теме.
3. Подготовка презентации и отчета.
4. Защита проекта перед группой и преподавателем.

Содержание работы:

- Проведение исследований по выбранной теме.
- Оформление результатов в виде презентации и текстового отчета.
- Защита проекта с ответами на вопросы аудитории.

Теоретические вопросы:

1. Как выбрать тему для мини-проекта?
2. Какие методы исследования использовать в проекте?
3. Как оформить результаты в виде презентации?
4. Какие ошибки могут возникнуть при подготовке проекта?
5. Как правильно защитить проект перед аудиторией?
6. Какие источники информации использовать для проекта?
7. Как интерпретировать результаты исследований?
8. Какие выводы и рекомендации включить в проект?
9. Как использовать данные проекта для дальнейших исследований?
10. Какие навыки развиваются при подготовке и защите проекта?

Использование результатов исследований экологии паразитов рыб Казахстанского Прииртышья в подготовке будущих учителей биологии представляет собой важный компонент современной биологической науки и педагогической практики. Включение материалов, основанных на актуальных исследованиях паразитофауны рыб, позволяет не только повысить уровень подготовки специалистов, но и способствует формированию у студентов научного мировоззрения, аналитического мышления и практических навыков в области экологии и паразитологии.

Результаты исследований находят применение в различных дисциплинах, таких как зоология, экология, гидробиология, эволюционная биология и методика преподавания биологии. Их интеграция в образовательный процесс способствует углубленному изучению биоразнообразия, роли паразитов в экосистемах, а также методов диагностики и мониторинга паразитарных инвазий. Проведение лабораторных и полевых исследований развивает у студентов исследовательские компетенции, навыки работы с микроскопической техникой, молекулярными методами диагностики и методологией экологического мониторинга.

Кроме того, данные, полученные в ходе исследований, могут быть использованы в проектной и исследовательской деятельности студентов, а также при подготовке лекционных и практических занятий, разработке учебных пособий и образовательных программ. Это особенно актуально для будущих учителей биологии, которые смогут применять полученные знания в своей педагогической деятельности, способствуя популяризации научных знаний о паразитах среди школьников и формированию у них экологической грамотности.

Таким образом, использование результатов исследований экологии паразитов рыб в образовательном процессе педагогических вузов способствует не только повышению качества подготовки будущих учителей биологии, но и расширению их научного кругозора, развитию профессиональных компетенций и укреплению связи между фундаментальной наукой и образовательной практикой.

Заключение

1. В результате многолетних исследований изучена паразитофауна рыб водоемов бассейна реки Иртыш, выявлены основные факторы и принципы формирования сообществ паразитов, их сезонной, биотопической и половозрастной приуроченности.

2. Основными факторами формирования сообществ паразитов являются адаптации к условиям внешней среды и организму хозяина с обитающими там другими паразитами и симбионтами. Выдвигаются основные принципы формирования сообществ паразитов: компартиментализации, взаимодействия, викариата, или замещения, компенсации, системности, целостности, расхода ресурсов до определенного минимума, определяющего устойчивость сообщества.

3. Структура и численное разнообразие гельминтной фауны находятся в зависимости от гидрологического режима водоема. Наиболее богатый видовой состав наблюдается в крупных озерах, куда впадает множество рек различного размера – как больших, так и малых (например, в озере Зайсан зафиксировано 62 вида паразитов). Паразитофауна подобных водоемов носит мозаичный характер и формируется за счет паразитов рыб, прибывающих из впадающих рек, где они образуют устойчивое сообщество. Водотоки с проточным характером обладают средней степенью видового разнообразия паразитов: оно ниже, чем в многоречных крупных озерах, но значительно выше по сравнению с замкнутыми бессточными степными озерами. Так, в Иртыше было выявлено 37 паразитических видов. В быстрых реках происходит снижение численности трематод, а также уровня инфицированности ими, что связано с ограниченностью популяций брюхоногих моллюсков. Резкое повышение степени инвазии рыб личинками паразитов в водоемах с антропогенным влиянием свидетельствует о наличии внешнего фактора, вызывающего рост численности паразитов, обусловленного нарушением баланса в пищевой цепи. Водоемы, не подвергшиеся антропогенному воздействию, характеризуются более высоким видовым разнообразием паразитов, в результате чего снижается степень доминирования отдельных видов.

4. Смена сезонов в умеренных широтах влияет на численность и состав паразитов у рыб, что определяется температурными колебаниями и продолжительностью ледового покрова. Весной разнообразие видов паразитов меньше, чем летом, что способствует выраженному доминированию отдельных форм. Основной период заражения рыб большинством гельминтов, особенно с участием промежуточных хозяев, приходится на время безледного периода, когда водоем открыт. Весной паразитические сообщества только начинают формироваться, а в летний период они достигают зрелой структуры. В осенние месяцы накапливаются отдельные виды гельминтов, проникающие в организм

рыб вместе с пищей, включающей промежуточных хозяев. Уровень заражения личинками диплостоматид возрастает от весны к лету, после чего снижается осенью вследствие выедания зараженных особей хищными птицами.

5. Зараженность рыб гельминтами в зависимости от пола и возраста обусловлена комплексным влиянием поведенческих, физиологических и экологических особенностей различных групп, а также биологией самих паразитов. Кроме того, особи с высокой степенью заражения диплостоматидами (в основном самцы) преимущественно уничтожаются хищными птицами, что объясняется особенностями действия метацеркариев. У таких видов, как окунь и плотва, самки чаще демонстрируют более высокую зараженность гельминтами, что, вероятно, связано с их большими энергетическими затратами на размножение и активным поиском мест для нереста. Снижение зараженности гельминтами у окуня старше двух лет, вероятно, связано с развитием возрастной устойчивости. У плотвы, напротив, старшие возрастные группы сохраняют высокий уровень заражения, в том числе диплостоматидами, что может свидетельствовать о слабой выраженности возрастной резистентности. Паразитические организмы, обладающие схожими локализациями в теле хозяина, могут использовать различные половозрастные группы рыб в качестве обособленных экологических ниш.

6. Пищевой рацион рыб определяет особенности их поведения и выбор мест обитания, что, в свою очередь, существенно влияет на структуру их паразитарной фауны. У видов, питающихся растительностью и зоопланктоном, чаще регистрируется заражение личинками диплостоматид и стригид, а также встречаются взрослые стадии таких гельминтов, как моногенеи, трематоды и нематоды рода *Camallanus*, заражение которыми происходит при употреблении планктонных ракообразных. В личиночной стадии в печени этих рыб паразитируют цестоды *Triaenophorus* и нематоды *Raphidascaris*. У рыб, питающихся бентосными организмами, наибольший уровень инвазии приходится на простейших. У хищных видов уровень зараженности половозрелыми паразитами, в том числе передающимися через растительноядных рыб, значительно выше.

7. Математическое приближение эмпирических распределений двух форм трематод на стадии метацеркариев (*Diplostomum commutatum* и *Tylodelphys clavata*) у плотвы и окуня показало, что для всех рассмотренных случаев подходит модель отрицательного биномиального распределения. Агрегированное и неравномерное распределение личинок диплостоматид объясняется рядом причин, включая пространственно неравномерное поступление инвазийных форм в акваторию (например, скопление моллюсков, поведение церкариев), а также особенностями биологии и физиологии рыб – их

предпочтительными биотопами, характером питания, видовой принадлежностью, возрастными и индивидуальными различиями в устойчивости к паразитам.

9. Роль биоразнообразия гидробионтов в поддержании экологического равновесия и благополучной эпизоотической обстановки возле водоемов определяется тем, что организмы благодаря разнообразным взаимосвязям и взаимоотношениям регулируют численность друг друга, в том числе и паразитических сочленов экосистемы.

10. Интеграция результатов исследований экологии паразитов рыб Казахстанского Прииртышья в систему подготовки будущих учителей биологии позволяет повысить уровень биологического образования, развить у студентов навыки научного анализа и критического мышления, а также подготовить их к эффективной преподавательской деятельности. Это способствует формированию научно грамотного поколения педагогов, способных обучать школьников актуальным вопросам экологии и биоразнообразия.

Список использованных источников

- 1 Curtis L.A., Hurd L.E. Age, sex and parasites: spatial heterogeneity in a sandflat population of *Plyanassa obsoleta* // Ecology. – 1983 – 64, № 4. – 819-828.
- 2 Сергиевский С.О. Анализ зараженности беломорских популяций полиморфного литорального моллюска *Littorina obtusata* партенитами трематод // Паразитол. сб. АН СССР. – 1985. - 33. – С. 90-124.
- 3 Гранович А.И., Горбушин А.М. Различия зараженности самцов и самок литоральных моллюсков родов *Littorina* и *Hydrobia* Кандалакшского залива Белого моря // Паразитология. – 1995. – Т. 29. – Вып. 3. – С. 167-178.
- 4 Гранович А.И., Михайлова Н.А., Сергиевский С.О. Возрастные особенности зараженности популяций литоральных моллюсков *Littorina obtusata* и *L.saxatilis* партенитами трематод // Паразитология. – 1987 – Т. 21. – Вып. 6. – С. 721-729.
- 5 Гранович А.И., Сергиевский С.О., Соколова И.М. Совместное паразитирование нескольких видов трематод в беломорских моллюсках *Litorina saxatilis* и *L.obtusata* // Паразитология. – 1995 – Т. 29. – Вып. 6. – С. 45-56.
- 6 Будалова Т.М. *Haplometra cylindracea* (Zeder, 1800) как агент биологической борьбы с фасциолезом: автореф. ... канд. биол. наук.: 03.00.19. – М., 1986. – 25 с.
- 7 Белякова Ю.В. Церкарии Кургальджинских озер // Экология паразитов водных животных. – Алма-Ата, 1975. – С.36-39.
- 8 Веремчук Г.В. О некоторых факторах, влияющих на зараженность насекомых нематодами *Neoaplectana caprocapsae agriotis* (Nematoda: Steinernematidae) // Паразитология. – 1974. – № 5. – С.402-407.
- 9 Павлюк Р.С., Стражник Л.В. Гельминтоценозы стрекоз (Insecta: Odonata) водоемов западных областей Украины // Вестн. зоол. – Киев, 1985. (Рукопись деп. в ВИНТИ, № 1921-B85).
- 10 Ипатьева Г.В. К динамике численности мермитид // Защита леса. - Л.: изд-во ЛТА, 1977. - Вып. 2. – С. 28-31.
- 11 Тягунова Г.Я. О географической изменчивости *Hexameris albicans* (Nematoda: Mermitidae) // VIII Всесоюзное совещание по нематодным болезням с/х культур: тез. докладов и сообщения. – Кишинев: Штиинца, 1976. – С. 172-173.
- 12 Рубцов А.И. Опыт таксономического исследования вида и внутривидовых форм в семействе Mermitidae (Braun, 1883) (Nematoda) // Физиологическая и популяционная экология животных. – Саратов: изд-во Саратовского университета, 1976. – Вып. 3 (5). – С. 19-30.

13 Calvo A., Birova V., Oviev Y.D. Dinamica de invasion de cestodos parasitos de la gallina (*Gallus gallus* f. domestica) en las condiciones de una crianza domestica // *Rew. avicult.* – 1983. – 27, № 3. – P. 149-160.

14 Malhotra S.K. Population distribution of *Heterakis pusilla* in *Gallus gallus* L. From India // *J. Helminthol.* – 1983. – 57. – № 2. – С.117-126.

15 Лесиньш К.П., Зариня Р.К., Лаздыня М.А., Каспарсоне З.В. Взаимоотношения аскаридий, капиллярий и гетеракисов в кишечнике кур при естественном заражении // I Всес. съезд паразитоценологов. – Киев: Наукова думка, 1978. – Ч. 2. – С. 4-5.

16 Гайдар А.А. Популяционные особенности кишечных гельминтозов рябчика // *Экол. и промысел охот. животных.* – М., 1983. – С. 199-207.

17 Скрыбин А.С., Юрахно М.В., Попов В.Н. К методике использования гельминтологических данных для дифференциации локальных популяций морских млекопитающих // *Изуч., охрана и рационал. воспользование мор. млекопитающих: тез. докл. 8 Всес. совещания.* – Астрахань, 5-8 окт. 1982. – Астрахань, 1982. – С. 332-334.

18 Коваленко Л.М. К возрастной динамике зараженности гельминтами калана Курильских островов // *Изуч., охрана и рационал. воспользование мор. млекопитающих: тез. докл. 8 Всес. совещания.* – Астрахань, 1982. – Астрахань, 1982. – С. 165-167.

19 Dunsmore J.D. The role of parasites in population regulation of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in Australia // *Worldwide Furbearer Conf. - Frostburg, Md, 3-11 Aug. 1980. - Proc. Vol. 2. – S.I. 1981. – P. 654-669.*

20 Аникиева Л.В., Аниканова В.С. Численность и структура популяции *Toxascaris leonina* при разных уровнях заражения хозяина // *Механизмы адаптац. реакций пушн. зверей.* – Петрозаводск, 1984. – С. 148-155.

21 Cabaret C. Caracteristiques des populations de *Ostertagia* sp. chez les ovins panurellement infestes de la region de Moulay-Bouazza (Maroc) // *Ann. parasitol. hum. et comp.* – 1983. – № 4. – P.377-382.

22 В.Н. Характеристика сообществ кокцидий и паразитических червей, обитающих в организме овцы // II Всес. съезд паразитоценологов: тез. докл. – Киев: Наукова думка, 1983. – С. 346-348.

23 Engbak K., Madsen H., Olesen L.S. A survey of helminths in stray cats from Copenhagen with ecological aspects. – *Z. Parasitenkd.* – 1983. – 70, № 1. – P.87-94.

24 Pence D.B., Crum J.M., Conti J.A. Ecological analysis of helminths populations in the black bear *Ursus americanus* from North America // *J. Parasitol.* – 1983. – 69, № 5. – P.933-950.

25 Аникиева Л.В., Малахова Р.П. Распределение цестоды *Proteocephalus exiguus* в зависимости от возраста и пола хозяина // Гельминты в пресноводных биоценозах. – М., 1982. – С.68-73.

26 Лопухина А.М. Воздействие гельминтов на популяции рыб при интенсивном ведении рыбного хозяйства на внутренних водоемах и методы количественной оценки ущерба от гельминтозов // Гельминты в пресноводных биоценозах. – М., 1982. – С.31-37.

27 Front W.F. Seasonal population dynamics of five species of intestinal helminths of the brook stickle-back *Culaea inconstans* // Can. J.Zool., 1983. – 61. – № 9. – P. 2129-2137.

28 Cone D.K., Ryan P.M. Population sizes of metazoan parasites of Brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) in small Newfoundland lake // Can. J.Zool., 1984. – 62. – № 1. – P. 130-133.

29 Avdeev G.V. Proceroids of some cestoda as bioindicators of population structure of *Podonema longipes* // N.O.A.A. Techn. Rept., NMFS. – 1985. – № 25. – P. 79-82.

30 Sindermann C.J. Parasites as natural tags for marine fish: a review // NAFC Sci.Counc.Stud. – 1983. – № 6. – P. 63-71.

31 Соусь С.М. Паразиты рыб озер лесостепной зоны Западной Сибири (фауна, экология, влияние заморозов): автореф. дисс. ... канд. биол. наук. - Томск, 1969. - 25 с.

32 Соусь С.М. Фауна паразитов рыб озер и прудов юга Западной Сибири // Паразиты в природных комплексах Северной Кулунды. - Новосибирск: Наука, 1975. - С.183-196.

33 Соусь С.М. Экологическая характеристика фауны паразитов рыб озер лесостепной зоны Западной Сибири // Охрана и преобразование природы лесостепи Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1976. - С.184-219.

34 Соусь С.М. Многолетние колебания численности некоторых видов рода *Dactylogyrus* (Monogeneoidea, Dactylogyridae) // Экология и морфология гельминтов Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1979. - С.148-156.

35 Соусь С.М. Обзор паразитологических исследований в Северной Кулунде // Опыт комплексного изучения и использования Карасукских озер. – Новосибирск: Наука, 1982. - С.213-231.

36 Соусь С.М. Многолетняя динамика популяций моногеней р. *Dactylogyrus* (Monogenea) у золотого карася оз. Кротовая Ляга (юг Западной Сибири) при естественной смене циклических колебаний уровня воды и антропогенном режиме // Современные проблемы гидробиологии Сибири: тез. докладов всероссийской конференции. - Томск, 2001. - С.147-148.

37 Соусь С.М. Динамика видового состава паразитов и зараженности золотого карася в озерах с циклической обводнением (юг

Западной Сибири) // Зоологические исследования в Казахстане: современное состояние и перспективы: тез. докладов Международной научной конференции. - Алматы, 2002. - С.313-314.

38 Ройтман В.А. Популяционная биология гельминтов пресноводных биоценозов // Итоги науки и техники ВИНТИ. Сер. Зоопаразитология. – М., 1981. – №7. – С.43-88.

39 Исков М.П. Паразитофауна диких рыб Корчеватского залива Днепра, подогреваемого сбросными теплыми водами Киевской ТЭЦ-5 // Паразиты и другие симбионты водных беспозвоночных и рыб. – Киев, 1987. – С.46-52.

40 Изюмова Н.А. Гельминты, простейшие и паразитические ракообразные рыб водохранилищ СССР (фауна, пути формирования): автореф.канд. биол. наук.: 03.00.19. – М.: МГУ, 1974 – 50 с.

41 Жохов А.Е. История эколого-фаунистических исследований паразитов рыб на Рыбинском водохранилище // Сб. научн. трудов ГосНИОРХ . – Л., 2001. – Вып.329. – С.22-29.

42 Догель В.А. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб // Основные проблемы паразитологии рыб. – Л., 1958. – С.9-53.

43 Доброхотова О. В. Паразиты рыб р. Актусу // Труды Ин-та зоологии АН КазССР. - 1963. - Т. 19. - С. 145-148.

44 Агапова А.И. Паразиты рыб Бухтарминского водохранилища в период его наполнения // Симпоз. по паразитам и болезням рыб в водохр.: тез. докл. - 1965. – С. 3-4.

45 Агапова А.И. Ихтиопаразитологическая оценка Бухтарминского водохранилища // Болезни рыб и меры борьбы с ними. - Алма-Ата, 1966.- С.2-9.

46 Агапова А.И. Паразиты рыб водоемов Казахстана. – Алма-Ата: Наука, 1966. – 343 с.

47 Агапова А.И. Классификация паразитов рыб Казахстана по характеру биоценологических связей в водоеме // Экология паразитов водных животных. – Алма-Ата: Наука, 1975. – С.23-38.

48 Агапова А. И. Паразиты сазана озера Бийликуль // Сб. работ по ихтиологии и гидробиологии. - Т. 1. - Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1956. - С. 269-277.

49 Агапова А. И. Паразиты рыб водоемов Кустанайской области // Паразиты животных и природная очаговость болезней. - Тр. Ин-та зоологии АН КазССР. – 1960. - С. 195-205.

50 Наумова А.М. Экологические основы профилактики паразитарных заболеваний разводимых рыб в водоемах сельскохозяйственного назначения: автореф. ... д. биол. наук: 03.00.19. – М.: МГУ, 1990. – 46 с.

- 51 Наумова А.М., Ройтман В.А. Паразитарные болезни разводимых рыб и их профилактика // Итоги науки и техники ВИНТИ. Сер. Зоопаразитология. – 1989.-10. – С.1-212.
- 52 Догель В.А., Петрушевский Г.К., Полянский Ю.И. Основные проблемы паразитологии рыб. – Л., 1958. – 364 с.
- 53 Догель В.А. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб // Основные проблемы паразитологии рыб. – Л., 1958. – С.9-53.
- 54 Догель В. А., Петрушевский Г. К. Опыты экологического исследования паразитофауны беломорской семги // Вопросы экологии и биологии: сб. статей. – Ленинград, 1935. – С. 137 – 169.
- 55 Догель В. А. Возрастные изменения паразитофауны угря в связи с вопросом о его миграциях // Проблемы экологической паразитологии: уч. зап. Лен. гос. ун-та. Сер. биол. – 1936. – 7. - 3. - С. 115 –122.
- 56 Догель В.А. Курс общей паразитологии. - Л.: Учпедгиз, 1941. – 287 с.
- 57 Догель В.А., Смирнова К.В., Розначенко Л.К. Паразиты промысловых рыб оз. Зайсан // Изв. АН КазССР. - Серия зоологич., вып. 4. - 1945. – С. 31-37.
- 58 Догель В. А. Паразитарные заболевания рыб. – М.: Сельхозгиз, 1932. -134 с.
- 59 Догель В.А. Проблемы исследования паразитофауны рыб. Методика и проблематика ихтио-паразитологических исследований // Тр. Ленингр. об-ва естествоисп. - Т.62. - Вып.3. - 1933. - С.247-268.
- 60 Павловский Е. Н. Учение о биоценозах в приложении к некоторым паразитологическим проблемам // Изв. АН СССР. Отд. мат. и естеств. наук, 1937. - № 4. – С. 1385 – 1422.
- 61 Павловский Е. Н. Проблема паразитоценозов, их внутривидовых и межвидовых отношений с хозяином: значение проблемы // Изв. АН СССР. Серия биол., 1955. - Вып. 3. – С. 25 – 32.
- 62 Павловский Е.Н. Общие проблемы паразитологии и зоологии.- М – Л: Издательство АН СССР, 1961.
- 63 Маркевич А.П. Паразитоценология. Теоретические и прикладные проблемы. - М. 1985. - 248 с.
- 64 Беклемишев В. Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1951. - Т.56, вып. 5. – С. 3-30.
- 65 Беклемишев В. Н. Популяция и микропопуляция паразитов и нидиколов // Зоол. журн., 1959. - Т. 38, вып. 8. – С. 1128 – 1139.
- 66 Беклемишев В. Н. Пространственная и функциональная структура популяций // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1960. - Т. 65, вып. 2. – С. 41 – 50.

- 67 Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. - М.: Наука. - Т.1. - 1964. – 320 с.
- 68 Беклемишев В.Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. - М.: Наука, 1970. – 502 с.
- 69 Kennedy C. R., Bush A.O., Aho J. M. Patterns in helminth communities: Why are birds and fish different? // *Parasitology*. - 1986. – V. 93. — P. 205-215.
- 70 Кеннеди К. Экологическая паразитология. - М.: Мир, 1978. – 230 с
- 71 Kennedy C. R. Population biology of the cestode *Caryophyllaeus latyceps* (Pallas, 1871) in dace *Leuciscus leuciscus* (L.) of the river Avon // *J. Parasitol.* - 1968. - Vol. 54.– P. 538 – 543.
- 72 Kennedy C. R. Population and biology of the Cestoda *Prothocephalus* (Batsch.) in dace *Leuciscus leuciscus* (L.) of the river Avon // *J. Parasitol.* - 1969. - Vol. 54. – P. 209 - 219.
- 73 Kennedy C. R. Population biology of helminth of British freshwater fish // *Aspects of fish parasitology: 8th Symp. Brit. Soc. Parasitol.*, London, 1969, Nov. 7 / Ed. A. E. Taylor. R. Muller. Oxford: Blackwell Sci Publ., 1970. – P. 145 – 159.
- 74 Быховская-Павловская И. Е. Паразитологическое исследование рыб. - Л.: Изд – во «Наука», 1969. – 108 с.
- 75 Pronin N. M., Litvinov V. P., Pronina S. V. Parasites of fishes from Lake Baikal // *Journal of Ichthyology*. – 1997. – Vol. 37. – № 6. – P. 556-563.
- 76 Poulin R. Evolutionary ecology of parasites. – Princeton: Princeton University Press, 2007. – 332 p.
- 77 . Thatcher V. E. Amazon fish parasites. Aquatic Biodiversity in Latin America. – Vol. 2. Sofia–Moscow: Pensoft Publishers, 2006. – 508 p.
- 78 Chappell L. H., Hardie L. J., Secombes C. J. Diplostomiasis: the disease and host–parasite interactions // *Parasitology Today*. – 1994. – Vol. 10, № 2. – P. 47-50. DOI: 10.1016/0169-4758(94)90363-8.
- 79 . Mattiucci S., Nascetti G. Advances and trends in the molecular systematics of anisakid nematodes // *Advances in Parasitology*. – 2008. – Vol. 66. – P. 47-148.
- 80 Chitsulo L., Engels D., Montresor A., Savioli L. The global status of schistosomiasis and its control // *Acta Tropica*. – 2000. – Vol. 77. – № 1. – P. 41-51.
- 81 Hemmingsen W., MacKenzie K. The parasite fauna of the Atlantic cod, *Gadus morhua* L. // *Advances in Marine Biology*. – 2001. – Vol. 40. – P. 1-80.
- 82 Pozdnyakov S. E. Parasites as bioindicators of aquatic pollution // *Hydrobiologia*. – 2010. – Vol. 638. – № 1. – P. 1-12.

83 Pozdnyakov S. E. Parasites as bioindicators of aquatic pollution // *Hydrobiologia*. – 2010. – Vol. 638. – № 1. – P. 1-12. DOI: 10.1007/s10750-009-0027-1.

84 Costello M. J. The global economic cost of sea lice to the salmonid farming industry // *Journal of Fish Diseases*. – 2009. – Vol. 32. – № 1. – P. 115-118.

85 Marcogliese D. J. Implications of climate change for parasitism of animals in the aquatic environment // *Canadian Journal of Zoology*. – 2001. – Vol. 79. – № 8. – P. 1331-1352.

86 Parasites of marine fishes of the Pacific coast of North America // *Journal of Parasitology*. – 1998. – Vol. 84. – № 1. – P. 1-10.

87 Mattiucci S., Nascetti G. Advances and trends in the molecular systematics of anisakid nematodes // *Advances in Parasitology*. – 2008. – Vol. 66. – P. 47-148. DOI: 10.1016/S0065-308X(08)00202-9.

88 Marcogliese D.J. The impact of climate change on the parasites and infectious diseases of aquatic animals // *Revue scientifique et technique (International Office of Epizootics)*. – 2008. – Vol. 27. – № 2. – P. 467-484.

89 Brooks D. R., Hoberg E. P. How will global climate change affect parasite–host assemblages? // *Trends in Parasitology*. – 2007. – Vol. 23. – № 12. – P. 571-574.

90 Bakke T. A., Harris P. D., Cable J. The biology of ***Gyrodactylus salaris*** (Monogenea) // *Folia Parasitologica*. – 2007. – Vol. 54. – № 4. – P. 241-250. DOI: 10.14411/fp.2007.033.

91 Karvonen A., Seppälä O., Valtonen E.T. Parasite resistance and avoidance behaviour in preventing eye fluke infections in fish // *Parasitology*. – 2004. – Vol. 129. – № 2. – P. 159-164. DOI: 10.1017/S0031182004005537.

92 Lafferty K. D., Morris A. K. Altered behavior of parasitized killifish increases susceptibility to predation by bird final hosts // *Ecology*. – 1996. – Vol. 77. – № 5. – P. 1390-1397. DOI: 10.2307/2265536.

93 Moravec F. Some aspects of the taxonomy and biology of dracunculoid nematodes parasitic in fishes: a review // *Folia Parasitologica*. – 2004. – Vol. 51. – № 1. – P. 1-10. DOI: 10.14411/fp.2004.001.

94 Bakke T. A., Harris P. D., Cable J. The biology of *Gyrodactylus salaris* (Monogenea) // *Folia Parasitologica*. – 2007. – Vol. 54. – № 4. – P. 241-250. DOI: 10.14411/fp.2007.033.

95 Lysne D. A., Hemmingsen W., Skorping A. The parasite *Cryptocotyle lingua* (Digenea) in fish: infection patterns and effects on growth // *Journal of Fish Biology*. – 1997. – Vol. 50. – № 5. – P. 995-1006. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1997.tb01626.x.

96 Dubinina M. N. Tapeworms (*Cestoda, Ligulidae*) of the fauna of the USSR. – Moscow: Nauka, 1980. – 320 p.

97 Kirk R. S. The impact of *Anguillicola crassus* on European eels // Fisheries Management and Ecology. – 2003. – Vol. 10. – № 6. – P. 385-394. DOI: 10.1111/j.1365-2400.2003.00344.x.

98 Кутырев И. А. Иммунологические аспекты взаимоотношений в паразито-хозяйных системах «цестоды-рыбы» на клеточном и молекулярном уровнях // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии. – 2021. – С. 257-260.

99 Hund A. K., Fuess L. E., Kenney M. L., Maciejewski M. F., Marini J. M., Shim K. C., Bolnick D. I. Population-level variation in parasite resistance due to differences in immune initiation and rate of response // Evolution Letters. – 2022. – Vol. 6. – № 2. – P. 162-177. DOI: 10.1002/evl3.274.

100 Karvonen A., Seppälä O., Valtonen E. T. Parasite resistance and avoidance behaviour in preventing eye fluke infections in fish // Parasitology. – 2004. – Vol. 12. – № 2. – P. 159-164. DOI: 10.1017/S0031182004005537.

101 Seppälä O., Karvonen A., Valtonen E. T. Impaired crypsis of fish infected with *Diplostomum spathaceum*: the role of immune modulation // Parasitology. – 2005. – Vol. 130. – № 3. – P. 335-340. DOI: 10.1017/S0031182004006617.

102 Marcogliese D. J. Implications of climate change for parasitism of animals // Canadian Journal of Zoology. – 2001. – Vol. 79. – № 8. – P. 1331-1352. DOI: 10.1139/z01-067.

103 Krause J., Godin J.-G. J. Influence of parasitism on the shoaling behaviour of banded killifish, *Fundulus diaphanus* // Canadian Journal of Zoology. 1996. Vol. 74, No. 9. P. 1770-1774. DOI: 10.1139/z96-195.

104 Grutter A. S. Cleaner fish really do clean // Nature. – 1999. – Vol. 398. – № 6729. – P. 672-673. DOI: 10.1038/19443.

105 Becker J. H., Grutter A. S. Cleaner shrimp do clean // Coral Reefs. – 2004. – Vol. 23. – № 4. – P. 515-520. DOI: 10.1007/s00338-004-0429-3.

106 Marcogliese D. J. Food webs and the transmission of parasites to marine fish // Parasitology. – 2002. – Vol. 124. – Suppl. S1. – P. S83-S99. DOI: 10.1017/S003118200200149X.

107 Mattiucci S., Nascetti G. Advances and trends in the molecular systematics of anisakid nematodes // Advances in Parasitology. – 2008. – Vol. 66. – P. 47-148. DOI: 10.1016/S0065-308X(08)00202-9.

108 Seppälä O., Karvonen A., Valtonen E. T. Impaired crypsis of fish infected with *Diplostomum spathaceum*: the role of immune modulation // Parasitology. – 2005. – Vol. 130. – № 3. – P. 335-340. DOI: 10.1017/S0031182004006617.

109 Pozdnyakov S. E. Parasites as bioindicators of aquatic pollution // *Hydrobiologia*. – 2010. – Vol. 638. – № 1. – P. 1-12. DOI: 10.1007/s10750-009-0027-1.

110 Mattiucci S., Cipriani P., Webb S. C., Paoletti M., Marcer F., Bellisario B., ... Nascetti G. Genetic structure and global phylogeography of the nematode *Anisakis pegreffii* and *A. simplex* (s.s.) in fish hosts from the Mediterranean Sea and the Pacific Ocean // *Parasitology*. – 2014. – Vol. 141. – № 8. – P. 1081-1097. DOI: 10.1017/S003118201400019X.

111 Locke S. A., McLaughlin J. D., Marcogliese D. J. DNA barcodes show cryptic diversity and a potential physiological basis for host specificity among *Diplostomoidea* (*Platyhelminthes: Digenea*) parasitizing freshwater fishes in the St. Lawrence River, Canada // *Molecular Ecology*. – 2010. – Vol. 19. – №13. – P. 2813-2827. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2010.04713.x.

112 Webster B. L., Southgate V. R., Littlewood D. T. J. A revision of the interrelationships of *Schistosoma*, including the recently described *Schistosoma guineensis* // *International Journal for Parasitology*. – 2006. – Vol. 36. – № 8. – P. 947-955. DOI: 10.1016/j.ijpara.2006.03.005.

113 Mladineo I., Popović M., Drmić-Hofman I., Poljak V. Molecular characterization of *Anisakis pegreffii* larvae in fish from the Adriatic Sea // *Parasitology Research*. – 2016. – Vol. – 115. – № 5. – P. 1833-1844. DOI: 10.1007/s00436-016-4918-4.

114 Webster B. L., Southgate V. R., Littlewood D. T. J. A revision of the interrelationships of *Schistosoma*, including the recently described *Schistosoma guineensis* // *International Journal for Parasitology*. – 2006. – Vol. 36. – № 8. – P. 947-955. DOI: 10.1016/j.ijpara.2006.03.005.

115 Mladineo I., Popović M., Drmić-Hofman I., Poljak V. Molecular characterization of *Anisakis pegreffii* larvae in fish from the Adriatic Sea // *Parasitology Research*. – 2016. – Vol. – 115. – № 5. – P. 1833-1844. DOI: 10.1007/s00436-016-4918-4.

116 Anderson R. M., May R. M. Population biology of infectious diseases: Part I // *Nature*. 1979. – Vol. 280. – № 5721. – P. 361-367. DOI: 10.1038/280361a0.

117 Dobson A. P., Hudson P. J. Regulation and stability of a free-living host-parasite system: *Trichostrongylus tenuis* in red grouse. II. Population models // *Journal of Animal Ecology*. – 1992. – Vol. 61. – №. 2. P. 487-498. DOI: 10.2307/5337.

118 Anderson R. M., May R. M. Infectious diseases of humans: dynamics and control. – Oxford: Oxford University Press, 1991. – 757 p.

119 Marcogliese D. J. The impact of climate change on the parasites and infectious diseases of aquatic animals // *Revue scientifique et technique* (International Office of Epizootics). – 2008. – Vol. 27. – № 2. – P. 467-484. DOI: 10.20506/rst.27.2.1820.

120 Poulin R. Global warming and temperature-mediated increases in cercarial emergence in trematode parasites // *Parasitology*. – 2006. – Vol. 132. – № 1. – P. 143-151. DOI: 10.1017/S0031182005008693.

121 Pozdnyakov S. E. Parasites as bioindicators of aquatic pollution // *Hydrobiologia*. – 2010. – Vol. 638. – № 1. – P. 1-12. DOI: 10.1007/s10750-009-0027-1.

122 Costello M. J. The global economic cost of sea lice to the salmonid farming industry // *Journal of Fish Diseases*. – 2009. – Vol. 32. – № 1. – P. 115-118. DOI: 10.1111/j.1365-2761.2008.01011.x.

123 Догель В. А., Петрушевский Г. К. Опыты экологического исследования паразитофауны беломорской семги // *Вопросы экологии и биологии: сб. статей*. – Ленинград, 1935. – С. 137 – 169.

124 Акишева К.С. Динамика становления паразитофауны рыб водоемов канала Иртыш-Караганда // *Экосистемы водоемов Казахст. и их рыбные ресурсы*. - Алма-Ата, 1997. - С. 121-136.

125 Акишева К.С. Этапы и пути формирования паразитофауны рыб в водохранилищах Республики Казахстан // *Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями: мат-лы международной конф.* - М. 2003. – Вып. 4. – С. 7-10.

126 Догель В.А. Проблемы исследования паразитофауны рыб. Методика и проблематика ихтио-паразитологических исследований // *Тр. Ленингр. об-ва естествоисп.* - Т.62. - Вып.3. - 1933. - С.247-268.

127 Полянский Ю. И., Шульман С. С. Возрастные изменения паразитофауны рыб // *Тр. Карел. фил. АН СССР. Серия паразитол.*, 1965. - № 4. – С. 3–26. Изюмова Н. А. Паразитофауна рыб водохранилищ СССР и пути её формирования. – Л., «Наука», 1977. – 284 с.

128 Доровских Г. Н. Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока Европейской части России (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): автореф. дисс...докт. биол. наук. - Сыктывкар, 2002. – 52 с.

129 Русинек О.Т. Паразиты рыб озера Байкал (фауна, сообщества, зоогеография, история формирования). – М., 2007. – 571 с.

130 Захваткин В.А. Паразитофауна рыб оз. Зайсан и р. Черного Иртыша // *Уч. зап. Пермского гос. ун-та*. - 1938. - Т.III, вып.2.- С. 193-247.

131 Ручьева Г.И. Паразитофауна чебака или сибирской плотвы *Rutilus rutilus lacustris* оз. Зайсана и р. Черного Иртыша // *Уч. зап. Пермского гос. ун-та*. – 1938. - Т.III, вып.2. - С. 267-276.

132 Миронченко О.А. Паразитофауна золотого карася (*Carassius carassius* (L.) и серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* (Bloch) оз. Зайсана и р. Черного Иртыша // *Уч. зап. Пермского гос. ун-та*. – 1938. - Т.III, вып.2. - С. 277-282.

133 Новикова А.Г. Паразитофауна щуки (*Esox lucius* L.) реки Черного Иртыша // Уч. зап. Пермского гос. ун-та. – 1938. - Т. III, вып. 2. – С. 251-257.

134 Брагина Е.В. Паразитофауна некоторых карповых и окуневых рыб Бухтарминского водохранилища // Биол. основы рыбного хоз-ва республик Ср. Азии и Казахстана. - Ашхабад, 1974. - Кн. 2. – С. 110-111.

135 Маркевич А.П. Паразитофауна пресноводных рыб Украинской ССР. – Киев: Изд-во АН Укр ССР, 1951. – 123 с.

136 Брагина Е.В. Паразиты молоди промысловых рыб Бухтарминского водохранилища // Проблемы паразитологии. - Киев, 1969. - Ч. 2. – С. 221-222.

137 Брагина Е.В. К изучению паразитофауны молоди рыб Бухтарминского водохранилища // Всесоюзн. конф. по природной очаговости болезней и общим вопросам паразитологии животных: тез. докл. - Алма-Ата - Самарканд, 1969. – С. 19-21.

138 Дианов П.А. Окунь озера Зайсан (систематика, биология и промысел): автореф. ... канд. биол. наук. – Алма-Ата, 1955. – 16. с.

139 Чабан А.П. К биологии некоторых видов сорных и малоценных рыб Усть-Каменогорского водохранилища // Сб. тр. по ихтиологии и гидробиологии. – Алма-Ата, 1959. – Вып. 2. – С. 245-255.

140 Ерещенко В.И., Исмуханов Х.К. Об освоении запасов ерша Бухтарминского водохранилища // Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. – Алма-Ата: Кайнар, 1974. – Вып. 8. – С. 124-126.

141 Даирбаев М.М. Видовой состав и распределение ихтиофауны в водоемах Кокчетавской области // Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. – Алма-Ата-Балхаш: Наука, 1970. – С. 55-56.

142 Солонинова Л.Н. О подготовке оз. Имантау к использованию в качестве озерно-товарного хозяйства // Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. – Фрунзе, 1981. – С. 162-164.

143 Исмуханов Х.К. Биология и хозяйственное значение судака Бухтарминского водохранилища. ВИНТИ. Депонированные рукописи // Естественные и точные науки, техника. – 1980. - №3.

144 Исмуханов Х.К. Прогноз уловов хищных рыб в связи с акклиматизацией судака в Бухтарминском водохранилище // Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. – Душанбе, 1976. – С. 296-298.

145 Иоганзен Б.Г., Логачев Е.Д. Об экологических уровнях паразитологических исследований // I Всесоюзный съезд

паразитоценологов: тез. докладов. - Ч. I. – Киев: Наукова думка, 1978. – С. 147-148.

146 Павловский Е.Н. Общие проблемы паразитологии и зоологии.- М – Л: Издательство АН СССР, 1961.

147 Kennedy K.R., Bush A.O., Aho J.M. Pattern in helminth communities: why are birds and fish different? // Parasitology. - 1986. – 93. – № 1. – 205-215.

148 Hugot J.-P. Etude d'un modèle biogéographique permettant d'expliquer l'apparition d'espèces vicariantes chez certains oxyurides parasites de rongeurs. – Bull. ecol., 1986., – 17 – № 3. – 173-177.

149 Исков М.П. Паразитофауна диких рыб Корчеватского залива Днепра, подогреваемого сбросными теплыми водами Киевской ТЭЦ-5 // Паразиты и другие симбионты водных беспозвоночных и рыб. – Киев, 1987. – С.46-52.

150 Биологический энциклопедический словарь. / Гл. ред. М.С. Гиляров. - М.: Сов. энциклопедия, 1986. - 831 с.

151 Тарасовская Н.Е., Сыздыкова Г.К. Викариат в формировании гельминтофауны мышевидных грызунов // Биологические науки Казахстана. – 2005. – № 3-4. – С. 133-141.

152 Спасский А.А., Ройтман В.А. Фауна трематод, цестод и скребней рыб верховьев Енисея // Вопросы ихтиологии. - Вып. 15. - М.: изд-во АН СССР, 1960. – С. 183-192.

153 Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. - СПб.: Наука, 2000. - 147 с.

154 Леутская З.К. Некоторые аспекты иммунитета при гельминтозах. - М.: Наука, 1990. – 210 с.

155 Агапова А.И. Паразиты рыб водоемов Казахстана. – Алма-Ата: Наука, 1966. – 343 с.

156 Догель В. А. Возрастные изменения паразитофауны угря в связи с вопросом о его миграциях // Проблемы экологической паразитологии: уч. зап. Лен. гос. ун-та. Сер. биол. – 1936. – 7. - 3. - С. 115 –122.

157 Кеннеди К. Экологическая паразитология. - М.: Мир, 1978. – 230 с.

158 Леутская З.К. Некоторые аспекты иммунитета при гельминтозах. - М.: Наука, 1990. – 210 с.

159 Шигин А.А. Биологическое разнообразие и микротопическое распределение глазных гельминтов у пресноводных рыб // Вопросы популяционной биологии паразитов. - М.: Изд. Ин-та паразитол. РАН, 1996. - С. 131-149.

160 Болонев Е.М., Пронин Н.М. Структура гильдий гельминтов кишечного тракта и возрастная динамика зараженности окуня //

Проблемы общей и региональной паразитологии. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. с.-х. акад., 2000. - С.50-62.

161 Глушакова В.И. О питании молоди основных промысловых видов рыб Бухтарминского водохранилища и ранних этапах развития // Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. – Фрунзе: Илим, 1981. – С. 252-254.

162 Беклемишев В. Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1951. - Т.56, вып. 5. – С. 3-30.

163 Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. - М.: Наука. - Т.1. - 1964. – 320 с.

164 Догель В.А., Петрушевский Г.К., Полянский Ю.И. Основные проблемы паразитологии рыб. – Л., 1958. – 364 с.

165 Догель В. А., Петрушевский Г. К. Опыты экологического исследования паразитофауны беломорской семги // Вопросы экологии и биологии: сб. статей. – Ленинград, 1935. – С. 137 – 169.

166 Диарова Г.С., Акишева К.С. Паразитофауна буффало из прудовых хозяйств Казахстана // Биол. основы рыбн. хоз-ва водоемов Средней Азии и Казахстана: труды конф. – Фрунзе, 1978. – С. 474-476.

167 Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб (Методическое пособие по ихтиологии) – М.: Изд-во АН СССР, 1959. – 156 с.

168 Жатканбаева Д. Трематоды подотряда Strigeata La Rue, 1926 и биологические основы профилактики вызываемых ими заболеваний рыб в Казахстане: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – 03.00.19. – М., 1992.

169 Ромашов Б.В. Регулирующие факторы в динамике популяций гельминтов // Популяционная биология гельминтов: тез. докл. симпозиума. Черноголовка, 15-17 апр. 1987 г. - М., 1987. - С.83-84.

170 Шульман Р. Е. О закономерностях и факторах, обуславливающих сезонную динамику заражения рыб паразитами // Экологическая и экспериментальная паразитология: межвуз. сб. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1979. – Вып. 2. – С. 117 – 136.

171 Здун В.И. Свободноживущие стадии паразитов как естественный компонент биоценоза // II Всес. съезд паразитоценологов: тез. докл. - Киев: Наукова думка, 1983. - С. 118-119.

172 Горохов В.В. Проблемы экологии гельминтов // Вестн. с.-х. науки. - 1990, № 9 (408). - С. 106-109.

173 Бауер О.Н., Лопухина М.А. Популяция и динамика ее численности у гельминтов // Паразитологический сборник ЗИН. - 1977. - Т. 27. - С. 169-180.

174 Курочкин Ю.В., Бисерова Л.И. Об основных механизмах, определяющих численность популяций паразитических животных //

Факторы регуляции популяционных процессов у гельминтов: тез. докл. симпозиума, Пущино, 3-5 апр. 1990 г. - М., 1990. – С. 75-77.

175 Приймаченко А.Д., Баженова О. П. Современное состояние фитопланктона Енисея и его изменение в результате антропогенного влияния // Водные ресурсы. - 1990. - №3. – С. 104-113.

176 Шигин А. А. Трематоды фауны СССР: Род *Diplostomum*. Метацеркарии. - М.: Наука, 1986. – 253 с.

177 Цейтлин Д.Г. Влияние трофности водоема на регуляцию популяционных процессов у *Camallanus lacustris* // Факторы регуляции популяционных процессов у гельминтов: тез. докл симпозиума, Пущино, 3-5 апр. 1990 г. - М., 1990. – С. 155-156.

178 Пельгунов А.Н. О понятии «паразитарная система» // Основные достижения и перспективы развития паразитологии: мат-лы международной конференции, посвященной 125-летию К.И.Скрябина и 60-летию основания Лаборатории гельминтологии АН СССР Института паразитологии РАН (14-16 апреля 2004 г., Москва). – М., 2004. – С. 225-227.

179 Шигин А.А. Биотические факторы элиминации гельминтов и пути их использования для профилактики гельминтозов // Факторы регуляции популяционных процессов у гельминтов: тез. докл симпозиума, Пущино, 3-5 апр. 1990 г. - М., 1990. – С. 164-165.

180 Паразиты рыб Казахстанского Прииртышья / Б.К.Жумабекова: автореферат дис. на соискание ученой степени доктора биологических наук. - Алматы, 2010. - 38 с.

181 Будалова Т.М., Радченко Н.М. К трематодофауне амфибий Верхнего Поволжья // Новые проблемы зоологической науки и их отражение в вузовском преподавании: Тез. докл. науч. конф. 4.1. — Ставрополь, 1979. — С. 51.

182 Бауер О. Н. Экология паразитов пресноводных рыб. Паразиты пресноводных рыб и биологические основы борьбы с ними // Изв ГосНИИОРХ. – Ленинград, 1959. - Т. 49. – С. 5 – 203.

183 Бреев К.А. Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов // Методы паразитологических исследований. - Вып. 6. – Л.: Наука, 1972. – 125 с.

184 Сондуева Л. Паразиты плотвы сибирской и ельца сибирского оз. Байкал: сообщества и пространственное распределение: диссертация ... канд. биол. наук. - Улан-Удэ, 2006. – 120 с.

185 Анализ сезонных изменений компонентных сообществ паразитов серебряного амурского карася *Carassius carassius auratus gibelio* (Bloch) в озере Кротовая Ляга Карасукской системы (юг Западной Сибири) / С.М.Соусь, Б.К.Жумабекова // Проблемы сохранения и изучения культурного и природного наследия Прииртышья: материалы

международной научно-практической конференции, Павлодар, 2008. – С. 193-197

186 Иоганзен Б.Г., Логачев Е.Д. Об экологических уровнях паразитологических исследований //I Всесоюзный съезд паразитоценологов: тез. докладов. - Ч. I. – Киев: Наукова думка, 1978. – С. 147-148.

187 Шульц Р.С., Гвоздев Е.В. Основы общей гельминтологии. - М.: Наука. - Том 1. - 1970. – 474 с.

188 Юнчис О. Н. Влияние погодных условий разных лет на зараженность молоди плотвы озера Врево отдельными паразитами // Изв. ГосНИОРХ. - Ленинград, 1972. – Т. 80. – С. 75 – 88.

189 Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. - М.: Мир, 1988. - 184 с.

190 Агапова А.И. Классификация паразитов рыб Казахстана по характеру биоценологических связей в водоеме // Экология паразитов водных животных. – Алма-Ата: Наука, 1975. – С.23-38.

191 Ермолаев Андрей И. Роль Сьюэла Райта в создании популяционной генетики // Историко-биологические исследования. – 2012. – №2. – С. 61-95.

192 Аббакумов В.П. Рыбохозяйственное значение водохранилищ канала Иртыш-Караганда // Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. – Душанбе: Дониш, 1976. – С. 206-208.

Жумабекова Б.К.
Экология паразитов рыб Казахстана Прииртышья

Подписано в печать 18.04.2025.
Формат 29,7 × 42½. Бумага офсетная.
Гарнитура Times New Roman.
Объем 6,7 усл. печ. л. Тираж 500 экз.
Заказ № 1543

Редакционно-издательский отдел
Павлодарского педагогического университета имени Әлкей Марғұлан
140002, г. Павлодар, ул. Олжабай батыр, 60