

А. В. ГАЕВСКАЯ

**АНИЗАКИДНЫЕ
НЕМАТОДЫ**

И

ЗАБОЛЕВАНИЯ,

**ВЫЗЫВАЕМЫЕ ИМИ
У ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА**

**Национальная академия наук Украины
Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского**

А. В. ГАЕВСКАЯ

**АНИЗАКИДНЫЕ
НЕМАТОДЫ
И
ЗАБОЛЕВАНИЯ,
вызываемые ими
у животных и человека**

СЕВАСТОПОЛЬ

2005

УДК 576.89:591.2

Гаевская А. В. Анизакидные нематоды и заболевания, вызываемые ими у животных и человека. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2005. – 223 с.

Приведены сведения об особенностях морфологии, жизненных циклах, патогенности, распространении среди хозяев нематод семейства анизакид, представляющих потенциальную опасность для здоровья людей и полезных животных. Изложена история возникновения проблемы анизакидозисов человека, приведена информация о патогенности анизакид для человека, распространении этого заболевания и путях заражения людей, методике обследования рыб на наличие анизакид, определению жизнеспособности этих паразитов и их фиксации, а также методам обеззараживания рыбы и морепродуктов, содержащих анизакид. Книга содержит также Словарь необходимых терминов и понятий.

Для работников рыбной и пищевой промышленности, ветеринарной медицины, ихтиологов, паразитологов, аспирантов, студентов ветеринарных и рыбохозяйственных вузов, биологических факультетов высших учебных заведений.

УДК 576.89:591.2

Гаєвська А. В. Анізакидні нематоди і захворювання, викликуванні ними у тварин і людини. – Севастополь: ЕКОСІ-Гідрофізика, 2005. – 223 с.

Наведено відомості про особливості морфології, життєві цикли, патогенність, поширення серед хазяїнів нематод родини анізакид, що становлять потенційну небезпеку для здоров'я людей і корисних тварин. Викладено історію виникнення проблеми анізакидозисів людини, наведено інформацію про патогенність анізакид для людини, поширення цього захворювання і шляхи зараження людей, методику обстеження риб на наявність анізакид, визначення життєздатності і фіксації цих паразитів, а також методи знезаражування риби і морепродуктів, що містять анізакид. Книга містить також Словник необхідних термінів і понять.

Для працівників рибної та харчової промисловості, ветеринарної медицини, іхтіологів, паразитологів, аспірантів, студентів ветеринарних і рибогосподарських вузів, біологічних факультетів вищих навчальних закладів.

Gaevskaya A. V. Anisakid nematodes and diseases caused by them in animals and man. – Sevastopol: EKOSI- Gidrofizika, 2005. – 223 p.

The morphology, life cycles, pathogenicity, and distribution among hosts of anisakid nematodes that are the potential dangerous for people and useful animals are given. The history of beginnings of anisakidosis problem, information on anisakids' pathogenicity for people, distribution of this disease and routs of invasion of people, methods of analysis of fishes and fixation of nematodes, determination of viability of anisakids, and disinfections of fish and seafood with anisakid larvae are discussed.

The book is aimed at specialists in fishery and fish-processing industries, veterinarians, ichthyologists, parasitologists, fishmongers and fish and veterinary students.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	5
Глава 1. Общая характеристика класса нематод (Nematoda)	9
Глава 2. Общая характеристика нематод семейства анизакид (Anisakidae Railliet et Henry, 1912)	13
2.1. Морфология	13
2.2. Таксономия	14
2.3. Специфичность	31
2.4. Биология	34
2.5. Географическое распространение	58
2.6. Медицинское и хозяйственное значение анизакид	60
2.7. Анизакиды как биологические индикаторы структуры популяции и биологических особенностей их хозяев	60
Глава 3. Анизакиды – паразиты млекопитающих	64
Глава 4. Анизакиды – паразиты водоплавающих птиц	74
Глава 5. Анизакиды – паразиты рыб	78
5.1. Паразитирование у рыб взрослых форм анизакид	78
5.2. Определение личинок анизакид – паразитов рыб	84
5.3. Личинки нематод рода <i>Anisakis</i>	91
5.4. Личинки нематод комплекса родов <i>Contracaecum</i> / <i>Phocascaris</i>	115
5.5. Личинки нематод рода <i>Porrocaecum</i>	121
5.6. Личинки нематод рода <i>Pseudoterranova</i>	121
5.7. Личинки нематод рода <i>Goezia</i>	130
5.8. Личинки нематод рода <i>Hysterothylacium</i>	131
5.9. Личинки нематод рода <i>Raphidascaris</i>	134
5.10. Влияние личинок анизакид на организм их хозяев – рыб	137
Глава 6. Анизакиды – паразиты беспозвоночных	142
Глава 7. Анизакиды – паразиты человека	160
7.1. Заражение людей личинками рода <i>Anisakis</i>	160
7.2. Заражение людей личинками рода <i>Pseudoterranova</i>	169
7.3. Заражение людей личинками рода <i>Contracaecum</i>	172
7.4. О возможности заражения людей другими представителями анизакид	173
Глава 8. Методы обеззараживания рыбы и беспозвоночных, содержащих личинок анизакид	175
8.1. Методы обнаружения личинок анизакид в рыбах	175
8.2. Методы фиксации анизакид	178
8.3. Методы определения жизнеспособности личинок анизакид	179
8.4. Методы обеззараживания рыб и беспозвоночных, содержащих личинок анизакид	179
Словарь необходимых терминов и понятий	188
Перечень хозяев анизакид, на которых сделаны ссылки в тексте	194
Литература	200

ВВЕДЕНИЕ

Нематоды семейства анизакид (*Anisakidae*) относятся к числу наиболее распространённых на земном шаре. Взрослые и предвзрослые формы этих паразитов живут в морских млекопитающих, птицах, рыбах, рептилиях и пресмыкающихся, личиночные формы – в рыбах и беспозвоночных. Однако в последние десятилетия возникла проблема анизакидозисов человека, т.е. заражения людей анизакидами. Выяснилось, что человек заражается этими гельминтами, в частности нематодами родов *Anisakis* и *Pseudoterranova*, в основном при употреблении в пищу рыб или головоногих моллюсков, содержащих их личинок.

Об остроте рассматриваемой проблемы свидетельствует то пристальное внимание, которое уделяется правительственными и научными кругами многих стран мира изучению этой важной группы паразитов. Например, в Голландии в 1960 г. была создана специальная комиссия по изучению данной проблемы, так называемый «*Anisakis Committee*» (Ruitenberg, 1970). Ежегодно появляются десятки, если не сотни статей по различным аспектам систематики, биологии, экологии, географического распространения, паразито-хозяйственных отношений, патогенности анизакид. Специалисты разных стран за истекшие десятилетия опубликовали десятки монографий по этой проблеме, выполнили не одну диссертационную разработку, организовали десятки конференций и совещаний, посвящённых этому вопросу. Так, ещё 30 лет назад, в 1974 г. в Японии был проведён специальный симпозиум, посвящённый проблеме анизакидных личинок, материалы которого были опубликованы в том же году в книге «Рыба и Анизакис» («*Fish and Anisakis*», 1974). Тогда же в Нью-Йорке состоялся симпозиум «Анизакиазис: новая болезнь от сырой рыбы». Изучение проблемы анизакидозисов человека является темой многих специальных исследовательских проектов, которые финансируются как государственными, так и общественными фондами.

Но не только человек может страдать от заражения личинками анизакид. Эта же проблема встаёт при искусственном выращивании ценных пушных зверей, например, норок, и других полезных животных, которых кормят свежей морской рыбой, содержащей личинок этих гельминтов. К тому же, эти паразиты при высокой заражённости ими рыб и промысловых беспозвоночных могут резко ухудшать их товарные качества, что имеет самые негативные последствия при их обработке и реализации, поскольку приводит к значительным экономическим потерям. И даже те представители анизакид, например, виды родов *Hysterothylacium* и *Raphidascaris*, окончательными хозяевами которых являются рыбы и которые используют других рыб в качестве дополнительных или же резервуарных (паратенических) хозяев, могут при высокой численности снижать их товарную ценность.

Несмотря на всю серьёзность рассматриваемой проблемы, не только в Украине, но и в бывшем Советском Союзе не опубликовано ни одной сводной работы, в которой были бы сведены воедино и проанализированы исследования отечественных и зарубежных паразитологов, медиков и ве-

теринаров в области изучения анизакид и вызываемых ими заболеваний. Единственная монография по нематодам семейства Anisakidae была опубликована 50 лет назад в многотомной серии «Основы нематодологии», выпускаемой под руководством акад. К. И. Скрябина (Мозговой, 1953). Однако в те годы проблемы анизакидозиса человека ещё не существовало, она возникла несколько позже – в 1955 г., да к тому же, не в нашей стране, а первоначально в Нидерландах, Японии. В тот период советские паразитологи подчёркивали факт отсутствия в нашей стране случаев заболевания людей анизакидозисом, поскольку районы нашего промысла расположены на значительном удалении от рынка сбыта, и вся рыба проходит глубокую предварительную заморозку, губительную для анизакид. Правда, одновременно они призывали рыбаков на промысле соблюдать определённые меры осторожности при употреблении в пищу свежей малосолёной или слабо маринованной рыбы.

В настоящее время эта проблема коснулась уже и стран бывшего Советского Союза, в том числе Украины. Во многом это связано с тем, что, повернувшись в сторону модной теперь восточной кухни, люди стали употреблять в пищу блюда из сырых морепродуктов. Отсутствие соответствующих исследований, справочников, определителей, пособий, нормативных документов и рекомендаций приводит к тому, что проблему заражения рыб анизакидами представители разных служб и ведомств стали понимать каждый по-своему, делать в ряде случаев поспешные и даже неверные выводы, негативно влияющие на рыбный рынок страны. С сожалением приходится констатировать и непонимание всей серьёзности проблемы заражения человека и животных этими гельминтами, особенно если учесть появившуюся в последние годы информацию о возможных аллергических реакциях людей даже на мёртвых паразитов.

Всё сказанное и побудило меня написать данную книгу. При этом не ставилось задачи выполнить ревизию нематод семейства анизакид, привести таксономический состав семейства в соответствие с современными взглядами на систематику этих червей, или же дать полную характеристику всем родам и, тем более, видам анизакид, каковых насчитываются сотни. Всю необходимую информацию по систематике этих червей можно найти в специальных статьях и монографиях; ссылки на них сделаны в соответствующих разделах книги, а перечень приведён в её конце.

Задача, скорее, состояла в том, чтобы обобщить и проанализировать основную информацию, которая накопилась к настоящему времени по проблеме анизакидозисов человека и полезных животных, а результаты этой работы сделать доступными не только специалистам в области ветеринарии, медицины или паразитологии, но и работникам рыбной отрасли, торговли и пищевой промышленности, которые по тем или иным причинам соприкасаются с данной проблемой. Из многочисленных представителей анизакид были выбраны только те из них, которые по тем или иным причинам имеют медицинское и хозяйственное значение, т.е. являются патогенными для человека и полезных животных, негативно влияют на рыбный промысел, обработку и реализацию рыбы и морепродуктов. Таковых оказалось не так много; в основном это представители родов *Anisakis*, *Contracaecum*, *Goezia*, *Hysterothylacium*, *Porrocaecum*, *Pseudoterranova*,

Raphidascaris. Именно о них, особенностях их морфологии, биологии, распространении среди хозяев, а также о вызываемых ими заболеваниях и мерах профилактики пойдёт речь в данной монографии.

Книга основана как на анализе основной, доступной нам литературы по анизакидам, так и на собственном паразитологическом материале, в основном от рыб и беспозвоночных, собранном за многие годы работы в Атлантическом океане и его морях, в том числе Чёрном, Балтийском, Северном, а также в юго-восточной части Тихого океана.

Книга построена таким образом, что первоначально в 1-й главе кратко изложена информация об особенностях строения нематод вообще и паразитических в частности. Глава 2 содержит общие сведения о нематодах семейства анизакид, после чего дана характеристика каждому роду анизакид, имеющему практическое значение. Здесь приведены сведения об особенностях их морфологии, жизненных циклах, распространении среди хозяев, практическом значении. Главы 3 – 6 включают информацию о заражённости анизакидами животных разных систематических групп, начиная от морских млекопитающих и заканчивая беспозвоночными, о роли этих животных в жизненных циклах тех или иных родов анизакид, а также о патогенном влиянии нематод на соответствующих хозяев. В главе 7 изложена история возникновения проблемы анизакидозисов человека, приведена информация о патогенности анизакид для человека, распространении этого заболевания и путях заражения людей. Глава 8 посвящена изложению материала по методике обследования рыб на наличие анизакид, определению жизнеспособности этих паразитов, фиксации нематод для их последующего изучения, а также методам обеззараживания рыбы и морепродуктов, содержащих личинок анизакид. Завершают книгу: Словарь необходимых терминов и понятий, Перечень видов животных (на русском и латинском языках), которые упоминаются в тексте, и Список использованной литературы (источников). Русские и латинские названия рыб даны, в основном, в соответствии со «Словарём названий промысловых рыб» (Линдберг и др., 1980), головоногих моллюсков – «Справочником-определителем промысловых и массовых головоногих моллюсков Мирового океана» (Филиппова и др., 1997). Помимо того, использовался «Биологический энциклопедический словарь» (1986).

Выражаю сердечную признательность администрации Института биологии южных морей НАН Украины за предоставленную возможность выполнить данную работу, О. А. Акимовой (ИнБЮМ, Севастополь), Д-ру Д. Гибсону (D. I. Gibson, London, GB), Д-ру С. Маттиучи (S. Mattiucci, Roma, Italy) – за информационную помощь, Д. Я. Слипецкому – за техническую помощь.

Особая благодарность Украинской ассоциации рыбопромышленников и Международной группе морепродуктов за понимание и финансовую поддержку.

Глава 1

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА НЕМАТОД (NEMATODA)

Нематоды, или собственно круглые черви – огромный по количеству видов класс первичнополостных червей. Они живут не только на дне морей, океанов и пресных водоёмов, но приспособились и к жизни в почве, участвуют практически во всех гнилостных процессах. Известно более 16000 видов нематод, из которых почти половина являются паразитическими. В качестве паразитов нематоды поселяются во всех органах животных и растений. И всё же, несмотря на многообразие сред обитания, эти черви обладают единой организацией.

Тело нематод (рис. 1.1) цилиндрическое, удлинённое, нитевидное или веретеновидное, у некоторых форм оно мешковидное и даже шаровидное; у всех нематод на поперечном срезе тело всегда круглое (отсюда название класса – круглые черви). Тело нематод обычно лишено окраски, будучи прозрачным, или с беловато- или желтовато окрашенной кутикулой. Длина тела от 1 мм до 20 – 40 см, у некоторых паразитических форм – до 1 и даже 8 м (паразит плаценты кашалота).

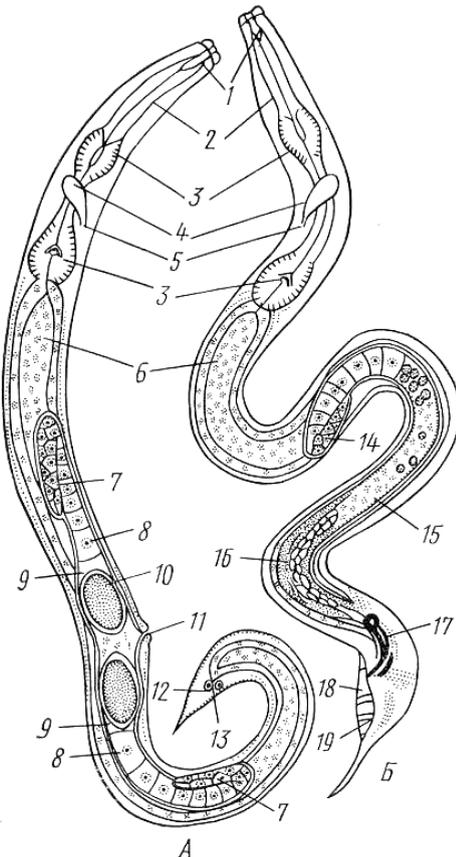


Рис. 1.1. Схема строения нематод: А – самка, Б – самец (из: Догель, 1981):

1 – ротовая полость, 2 – пищевод, 3 – бульбусы пищевода, 4 – окологлоточное нервное кольцо, 5 – выделительная пора, 6 – средняя кишка, 7 – яичник, 8 – яйцевод, 9 – матка, 10 – яйцо в матке, 11 – женское половое отверстие, 12 – задняя кишка, 13 – анальное отверстие, 14 – семенник, 15 – семяпровод, 16 – семяизвергательный канал, 17 – спикулы, 18 – бурсальные крылья, 19 – ребра бursы (органы осязания)

На переднем конце располагается рот, возле заднего конца – порошина. У большинства видов нематод вдоль тела проходят 4 продольные линии: 2 по бокам и 2 по середине

спинной и брюшной сторон. Брюшную сторону тела легко определить по положению на ней выделительного отверстия (недалеко позади рта или на уровне нервного кольца), ануса (возле заднего конца), а у самок ещё и полового отверстия (вульвы) (обычно возле середины тела). Тело нематоды снаружи покрыто сложно устроенной, толстой, эластичной, многослойной кутикулой – своеобразным наружным скелетом этих червей, создающим, совместно с полостным тургором, опору для соматической мускулатуры. Помимо того, кутикула выполняет защитную функцию, предохраняя червей от механических повреждений и ядовитых веществ.

Иногда кутикула гладкая, но обычно она имеет поперечную, иногда продольную, исчерченность, может образовывать шипы, крючья, кольца, валики, бугорки и другие структуры.

Под кутикулой залегает гиподерма, – тонкий слой цилиндрического эпителия, а под ней – мускулатура, состоящая из одного слоя продольных волокон. Круговой мускулатуры нет, поэтому нематоды способны изгибаться только в спинно-брюшной плоскости. Под кожно-мускульным мешком находится довольно обширная полость тела. Особенности её развития, а также строения стенок указывают на то, что это – первичная полость тела, непосредственно граничащая с окружающими её органами. Полость заполнена перивисцеральной жидкостью и немногочисленными клетками мезенхимы – зародышевой соединительной ткани. Помимо отмеченной выше опорной функции, полость играет важную роль в обменных процессах: через неё проходит транспорт веществ, усвоенных из пищи, от кишечника к мускулатуре и половой системе.

Ротовое отверстие находится в центре на переднем конце тела и окружено особыми выступами, так называемыми губами (*labia*) (обычно их три – одна спинная и две боковых), сосочками, чувствительными органами. Иногда губы могут отсутствовать. На губах и позади них по бокам головы расположены амфиды – органы химического чувства, образованные углублением покровов, к которым подходят нервы. Довольно часто губы несут зубчики, папиллы и т.п. У представителей некоторых родов между губами имеются конические выросты – интерлабии (*interlabia*), отходящие от основания губ и протянувшиеся между ними.

Пищеварительная система устроена довольно просто. Кишечник тянется через всё тело в виде прямой трубки. Его передний участок, так называемая глотка, делится на ротовую полость (стому) и собственно глотку, обычно называемую пищеводом. Иногда ротовая полость окружена ротовой капсулой с толстой кутикулой. У некоторых паразитических форм в ротовой полости могут располагаться кутикулярные выросты – зубчики. Пищевод с плотными мускулистыми стенками, в которых лежат пищеводные железы. Глотка переходит в среднюю кишку, а далее следует короткая задняя кишка (ректум), которая заканчивается анальным отверстием, расположенным вентрально возле задней оконечности или на ней. Паразитические нематоды питаются соками животного-хозяина, некоторые из них – кровью.

Центральная часть нервной системы образована окологлоточным кольцом, окружающим переднюю часть пищевода. От кольца вперёд и

назад отходят продольные нервные стволы, связанные с гиподермой. Нервные окончания подходят к чувствительным сосочкам и папиллам.

Органы чувств у паразитических нематод развиты слабо. Обычно имеются органы осязания в виде папилл (осязательных бугорков), расположенных главным образом вокруг рта, а у самцов также на заднем конце тела, это – половые (генитальные) папиллы.

Выделительная система нематод состоит из одноклеточных кожных (гиподермальных) желез. Обычно имеется одна шейная железа, связанная у большинства паразитических форм с двумя длинными симметричными экскреторными каналами, начинающимися в задней части тела и расположенными в боковых утолщениях гиподермы. Через боковые каналы удаляются вырабатываемые в теле жидкие продукты обмена. У переднего конца сосуды сливаются в экскреторный синус, открывающийся экскреторной порой. Положение экскреторной поры является важным признаком в систематике нематод.

Кровеносная и дыхательная системы у нематод отсутствуют. У паразитических нематод, живущих в кишечнике и некоторых других внутренних органах животных в условиях постоянного дефицита кислорода, важную роль в их метаболизме играют процессы анаэробного расщепления гликогена – основного источника энергии для этих червей. Конечным продуктом обмена являются органические кислоты, в особенности масляная и валериановая, присутствие которых в полостной жидкости нематод обуславливает её едкость.

Нематоды, как правило, раздельнополы, и в большинстве своём обладают чётким половым диморфизмом. Самцы обычно мельче самок, у некоторых видов иногда в 10 – 15 раз. В общем, половые органы имеют вид парных трубок, лежащих в полости тела и содержащих половые клетки на разных стадиях развития. У самок половые железы и протоки обычно парные, у самцов одна из трубок часто редуцирована. Передние тонкие части трубки у самки являются яичниками, в которых происходит овогенез. Яичник расширяется в яйцепроток, который открывается в матку. Обе маточные трубки сливаются в одинарную вагину, открывающуюся гонопорой, или вульвой, на брюшной стороне тела. У самцов тонкая передняя часть трубки служит семенником, в котором происходит процесс сперматогенеза. Семенник переходит в семяпроток, мускулистая терминальная часть которого функционирует как семязвергательный канал. В качестве вспомогательных органов у самцов имеются кутикулярные иглы, или спикулы, которые помещаются в особой совокупительной сумке, и рулѐк. Спикул обычно две, разной формы; их форма и размеры имеют таксономическое значение.

Оплодотворение внутреннее, размножение исключительно половое. Большинство нематод яйцекладущие, но есть и живородящие. Яйца разнообразной формы, одеты мощной скорлупой и часто снабжены различного рода образованиями – волосками, пробочками, филаментами.

Эмбриональное развитие чаще всего проходит в матке. Развитие личинок сопровождается линькой. Яйца или личинки выводятся наружу. Личинки внешне уже напоминают взрослую стадию, их рост и превращение сопровождается несколькими (четырьмя) линьками, при которых ста-

рая кутикула заменяется новой. Для дальнейшего развития личинки должны попасть в другую особь того же вида животного-хозяина. Однако имеется огромное число видов, у которых часть жизненного цикла проходит в организме промежуточного хозяина. Не попавшие в подходящего хозяина молодые стадии нематод погибают.

Большинство нематод попадает к своему хозяину алиментарным путём, т. е. с пищей и/или водой. Особенностью развития нематод является то, что многие виды в процессе развития совершают миграцию в организме хозяина и переходят из одного органа в другой.

Класс нематод делится на два подкласса – аденофоры (*Adenophorea*) и сецерненты (*Secernentea*), различия между которыми заключаются в неодинаковом строении органов чувств и выделительной системы. Первый из них включает в себя в основном свободноживущих нематод и очень немногочисленные паразитические формы (2 подотряда), второй – обитателей почвы, пресных вод, гнилостных очагов и практически всех паразитов.

Подкласс *Secernentea* включает 5 отрядов – *Ascaridida*, *Oxyurida*, *Rhabditida*, *Spirurida*, *Strongylida*. У рыб паразитируют представители всех отрядов, причём для одних видов рыбы служат окончательными хозяевами, для других – промежуточными и/или резервуарными.

Если нематоды паразитируют в рыбах на взрослой стадии, то они поселяются в основном в их пищеварительном тракте, реже в брюшной полости, гонадах, подкожной клетчатке, плавниках, глазах, в стенке желудка. Эти паразиты для человека не опасны, но их большое количество может снижать товарную ценность рыбы.

Если нематоды используют рыб в качестве дополнительных, резервуарных или паратенических хозяев, то они поселяются в пищеварительном тракте, полости тела, на внутренних органах, в серозе и мускулатуре своих хозяев. Окончательными хозяевами таких видов служат или хищные рыбы, или морские млекопитающие и/или водоплавающие птицы. В первом случае паразиты для человека не опасны, но при большом количестве в рыбах могут негативно влиять на их товарные качества. Во втором случае нематоды могут быть потенциально опасны для здоровья человека, домашних и полезных животных.

Не вдаваясь в детальное описание морфологических особенностей нематод из перечисленных отрядов, отметим, что интересующее нас семейство анизакид (*Anisakidae*) входит в составе надсемейства *Ascaridoidea* в отряд *Ascaridida*.

Глава 2

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕМАТОД СЕМЕЙСТВА АНИЗАКИД (ANISAKIDAE RAILLIET ET HENRY, 1912)

2.1. Морфология

Обычно крупные нематоды, с плотной, поперечно исчерченной кутикулой. У некоторых форм кутикула несёт ряды шипиков. Ротовое отверстие окружено тремя хорошо развитыми губами – одной дорсальной и двумя несколько меньшими вентро-латеральными, у некоторых форм они могут быть вооружены зубчиками, зубовидными образованиями или зубчатыми гребнями. У представителей некоторых родов губы разделены тремя, более мелкими интерлабиями. Форма, расположение и вооружение губ, наличие или отсутствие интерлабий являются одним из важных признаков в систематике анизакид.

Ротовое отверстие ведёт в прямой, цилиндрический, иногда слегка расширенный во второй половине пищевод (oesophagus), который состоит из переднего (мышечного) и заднего (железистого; его называют желудочком – *ventriculus*) отделов. Иногда желудочек слабо выражен, почти редуцирован. Затем следует кишечник в виде прямой трубки, ограниченной однослойным столбчатым эпителием. Его терминальная часть – ректум открывается анальным отверстием на заднем конце тела. С ректумом связаны три крупных анальных железы. В месте перехода желудочка в кишечник у представителей разных родов имеются или желудочный (*ventricular appendix*), или кишечный (*intestinal caecum*) выросты (отростки), или одновременно тот и другой, иногда их может быть несколько, или же оба выроста отсутствуют. По мнению многих исследователей, особенно строения пищеварительной системы анизакид являются одними из основных признаков в их систематике. Вокруг пищевода располагается нервное кольцо.

Выделительная система асимметричная, представлена железистой клеткой, связанной каналом с экскреторной порой, открывающейся вентрально. У представителей одних родов она располагается между основанием субвентральных губ, у других – заметно выше нервного кольца, у третьих – на его уровне или чуть ниже. Положение экскреторной поры служит одним из основных морфологических признаков в систематике анизакид.

У самцов две спикулы, обычно равные и внешне одинаковые. Рулэк имеется, но чаще отсутствует. Хвостовые генитальные папиллы сидячие (их количество и расположение используют в систематике этих паразитов). Вульва располагается в средней части тела. Яйца с гладкой оболочкой. Плодовитость анизакид очень высока. Жизненный цикл осуществляется со сменой хозяев по так называемому анизакоидному типу (более подробную информацию см. в разделе 2.4, а также в главах 5 и 6).

Взрослые формы – преимущественно паразиты пищеварительного тракта водных животных или животных, экологически связанных с водной средой, – рыб, пресмыкающихся, земноводных, птиц и млекопитающих (см. главы 3 – 5). Личинок регистрируют у представителей практически всех групп водных животных – от беспозвоночных до позвоночных.

Анизакиды имеют большое медицинское и хозяйственное значение, поскольку некоторые из них способны заражать человека, а также быть опасными для хозяйственно-ценных животных, другие же могут отрицательно влиять на коммерческую ценность рыб и беспозвоночных, как в природных, так и в искусственных условиях.

2.2. Таксономия

Семейство анизакид – одно из самых крупных, если не самое крупное семейство паразитических нематод. Во всяком случае, оно объединяет более половины всех представителей подотряда Ascaridata. Однако изученность его таксономического состава всё ещё далека от завершённости. Об этом свидетельствуют регулярно появляющиеся публикации с описанием новых видов и даже родов этих гельминтов, с ревизией уже известных видов и родов, уточнением морфологических особенностей и систематического положения уже описанных видов (Mattiucci et al., 1997, 1998, 2001; Moravec, 1994; Moravec, Nagasawa, 1998, 2002; Moravec, Thatcher, 1997; Paggi et al., 2000; Torres et al., 1998 и т. д.). К тому же, до настоящего времени среди исследователей отсутствует единая точка зрения о положении семейства анизакид в общей системе аскаридат, а также о положении отдельных родов в том или ином семействе (см. ниже сноски 1 и 2).

Поскольку в сферу наших интересов входят только те анизакиды, которые потенциально опасны для здоровья человека и полезных животных или же могут наносить ущерб рыбному хозяйству из-за высокой заражённости ими рыб и беспозвоночных, то таковых окажется не так много. В основном это роды *Anisakis*, *Contracaecum*, *Goezia*¹, *Hysterothylacium*, *Phocascaris*, *Porrocaecum*², *Pseudoterranova*, *Raphidascaris* и некоторые другие. Именно на них мы и остановимся.³ Для удобства изложения материала сгруппируем эти роды в две группы: окончательными хозяевами одной из них (*Anisakis*, *Contracaecum*, *Phocascaris*, *Porrocaecum*, *Pseu-*

¹ Одни авторы считают этот род типовым и единственным в семействе Goeziidae (Travassos, 1919) (Мозговой, Шахматова, 1973), другие оставляют его в семействе Anisakidae в ранге подсемейства Goeziinae Baylis, 1920 (см. Moravec, 1994).

² Отечественные систематики рассматривают этот род членом семейства Anisakidae, относящегося, в свою очередь, к надсемейству Anisakidoidea Mosgozoy, 1950 (Мозговой, Шахматова, 1973). Зарубежные коллеги включили его в семейство Ascarididae Baird, 1853, которое вместе с семейством Anisakidae вошло в надсемейство Ascaridoidea Railliet et Henry, 1912.

³ В семействе есть ещё один примечательный род – *Sulcascaaris* Hartwich, 1957, представители которого в половозрелом состоянии живут в черепашках, а в качестве первого, и единственного, промежуточного хозяина используют двустворчатых моллюсков, многие из которых имеют промысловое значение.

doterranova) являются млекопитающие и/или птицы, другой (*Goezia*, *Hysterothylacium*, *Raphidascaris*) – рыбы.

Род *Anisakis* Dujardin, 1845 (рис. 2.1)

Синонимы: *Stomachus* (Goeze in Zeder, 1800); *Filocapsularia* Deslongschamps, 1824; *Peritracheilus* Diesing, 1851; *Conocephalus* Diesing, 1860

Довольно крупные нематоды. Тело цилиндрическое, с округлым передним и коническим суженным задним концами. Рот окружён 3 хорошо развитыми губами, каждая губа с двудольчатым выступом, который несёт одинарное кольцо зубчиков. У основания дорсальной губы 2 сенсорных папиллы, на обеих вентро-латеральных губах – по одной. Интерлабии отсутствуют. Экскреторная пора открывается на вершине головы между вентро-латеральными губами. Пищевод состоит из мышечной передней части с крупными железистыми клетками, и железистой задней части – желудка, имеющего иногда сигмоидальную форму. Желудочный и кишечный отростки отсутствуют. Спиккулы короткие и равные или почти равные, или же относительно длинные и неравные; имеются 3 или 4 пары постанальных хвостовых папилл. Вульва располагается впереди. Яйцекладущие. Взрослые нематоды живут в желудке и кишечнике морских млекопитающих, главным образом китов⁴.

Типовой вид – *Anisakis simplex* (Rudolphi, 1809, det. Krabbe, 1878).

Род *Anisakis* имеет всеветное распространение – его представителей находят практически во всех океанах и морях, даже в таком внутриконтинентальном море, как Каспийское, на всех широтах от Арктики до Антарктики.

Подробно останавливаться на истории описания этого рода не будем. Отметим только, что *Anisakis* был установлен 160 лет назад Дюжардином (Dujardin, 1845) для переописанного им вида *Ascaris simplex* Rud., 1809. Однако это название вскоре было забыто, и в течение долгих последующих лет нематод, которые должны были быть отнесены к роду *Anisakis*, описывали под другими родовыми названиями, например, *Ascaris*. Особенно сильны были разночтения в родовом определении этих паразитов применительно к их личиночным формам, которых находили в рыбах (см. раздел 5.3). Родовое название *Anisakis* было восстановлено только в 1912 г. Что касается таксономии видов, то, несмотря на интенсивные исследования рода в течение многих десятилетий, она ещё во многом окончательно не определена.

Одними из первых предприняли попытку провести ревизию видов *Anisakis* Джонстон и Маусон (Johnston, Mawson, 1943). Сделав обширный экскурс в историю изучения этих широко распространённых гельминтов, они привели солидный список синонимов *A. simplex*. В последующие десятилетия разночтения в видовом и даже родовом определении этих паразитов продолжались, и к 1953 г. в составе рода числилось уже 18 видов (Мозговой, 1953).

⁴ Известна находка *Anisakis* sp. у чёрной глупой крачки в Австралии (Johnston, Mawson, 1951)

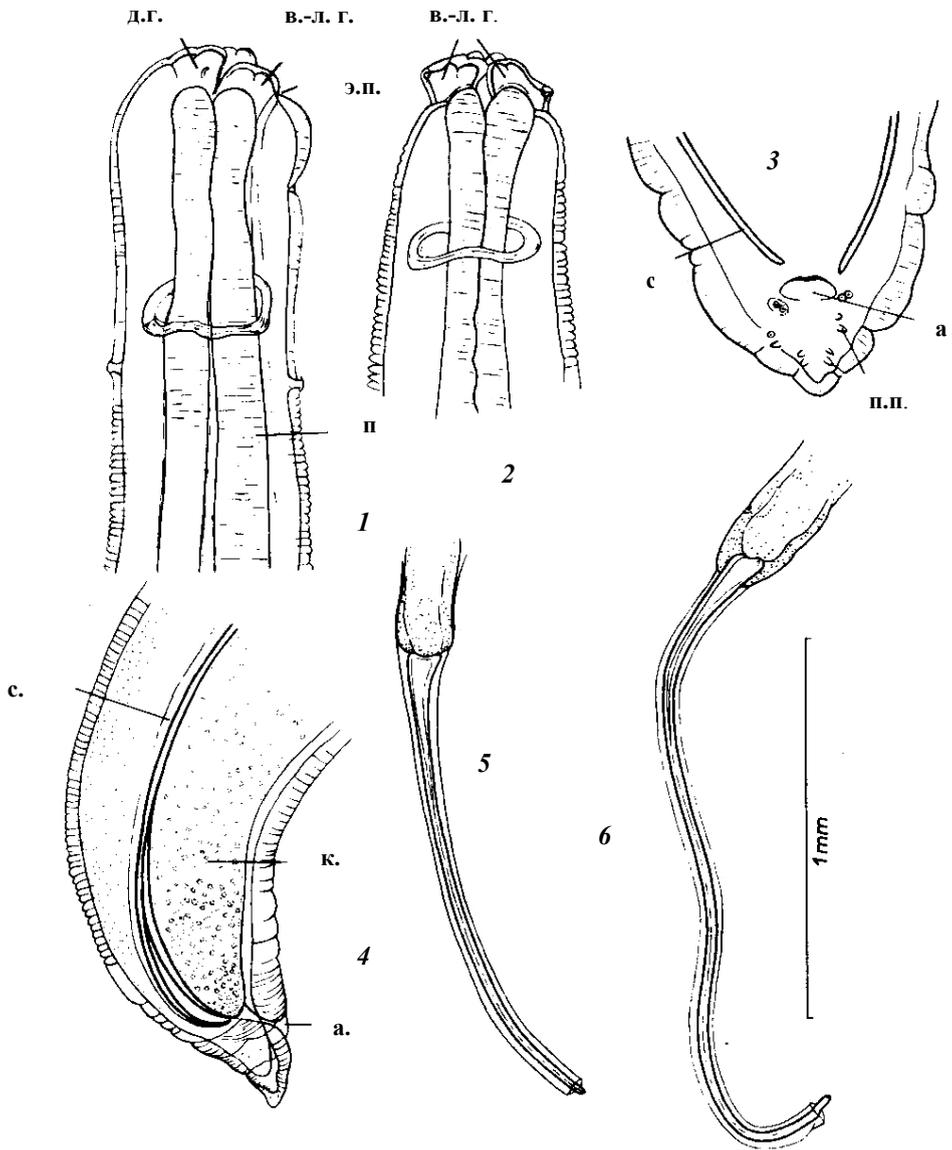
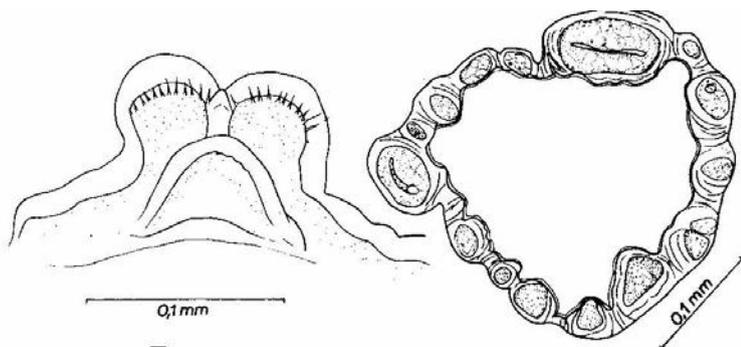
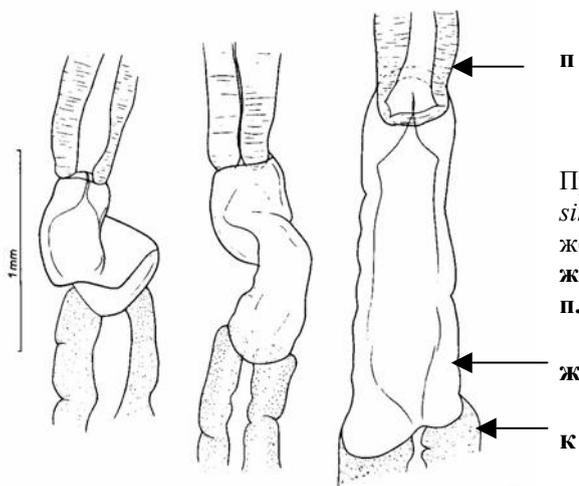


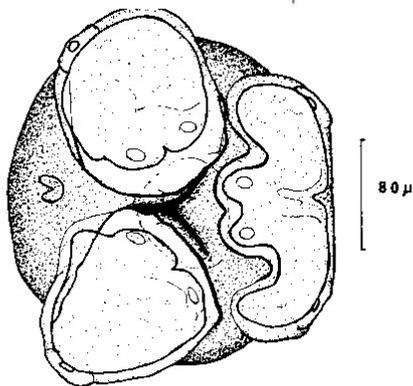
Рис. 2.1. *Anisakis simplex* (s. l.), взрослый самец (из: Grabda, 1976b): 1 – головной участок, с правой стороны; 2 – головной участок, с брюшной стороны; 3 – хвост, вентрально; 4 – хвост, с правой стороны; 5 – правая спикула; 6 – левая спикула (а – анус; в.-л. – вентро-латеральные губы; д. г. – дорсальная губа; к – кишечник; п. – пищевод; п. п. – постанальные папиллы; с. – спикула; э. п. – экскреторная пора)



Продолжение рис. 2.1. *Anisakis simplex* (s. l.), взрослая самка (из: Grabda, 1976b): слева – дорсальная губа с кольцом зубчиков на внутренней стороне; справа – поперечный срез через дистальную часть пищевода



Продолжение рис. 2.1. *Anisakis simplex* (s. l.), различная форма желудочка (из: Grabda, 1976b): ж. – желудочек; к. – кишечник; п. – пищевод



Продолжение рис. 2.1. *Anisakis simplex* (s. l.): головной конец тела, апикально (стрелкой указано положение экскреторной поры) (из: Gibson, 1970)

Однако в 1971 г. Дэви (Davey, 1971) из 21 вида, описанного к тому времени, оставил только три валидных: *Anisakis simplex*, *A. typica* (Diesing, 1860)

(синоним: *A. tursiops* Crusz, 1946) и *A. physeteris* Baylis, 1923 (синонимы: *A. skrjabini* Mozgovoi, 1946; *A. oceanica* Johnston & Mawson, 1951; *A. brevispiculata* Dollfus, 1968). Все остальные или были сведены в синонимы *A. simplex*, или же рассматривались как нуждающиеся в дополнительном изучении. И вплоть до начала 90-х годов (здесь и далее, естественно, речь

идёт о прошедшем 20-м столетии) практически все исследователи придерживались этой точки зрения.

Однако в конце 80-х – начале 90-х годов ситуация заметно изменилась. В эти годы в систематике анизакид стали широко применять электрофоретический метод, который позволяет определить наличие репродуктивной изоляции между популяциями бисексуальных организмов и установить, принадлежат ли они к разным видам или нет, а также дать количественную оценку их генетической дивергенции. В результате применения этого метода к нематодам рода *Anisakis* выяснилось, что, например, *A. simplex* в Северной Атлантике и её морях представляет собой комплекс трёх репродуктивно изолированных, родственных видов (так называемые “sibling species”) – *A. simplex* А, В и С (Mattiucci et al., 1997; Nascetti et al., 1986). При этом типовому виду *A. simplex*, впервые описанному из Северной Атлантики, соответствует только *A. simplex* В, тогда как *A. simplex* А относится к *A. pegreffii* Campana-Rouget et Biocca, 1955, впервые описанному из Средиземного моря (этот вид долгое время относили к числу синонимов *A. simplex*). В дальнейшем был восстановлен таксономический статус ряда других видов, ранее сведённых в синонимы *A. simplex* или же *A. physeteris* Baylis, 1923 (см., напр., Mattiucci et al., 2001).

Вследствие этих открытий, ситуация с определением нематод данного рода, и, прежде всего, личинок, которое можно было бы провести в полевых или лабораторных условиях обычными морфометрическими методами, вновь осложнилась. В этом отношении показателен следующий пример. При обработке материала по личинкам анизакид, обнаруженным у путассу в юго-западной части Средиземного моря, из 42 личинок, находящихся на 3-й стадии, 24 морфологически были идентифицированы как *A. simplex* (sensu lato), но на основании последующего электрофоретического анализа определены уже как *A. pegreffii* (Valero et al., 2000). Напомним, что этот вид до недавнего времени рассматривали синонимом *A. simplex*. Например, Я. Грабда (Grabda, 1991) в сводной работе по паразитологии морских рыб в качестве синонимов *A. simplex* перечисляет 10 видов, в том числе и *A. pegreffii*.

Учитывая сказанное, в настоящее время к числу достоверных видов в роде *Anisakis* можно отнести: *A. simplex* (Rudolphi, 1809, det. Krabbe, 1878) (sensu stricto) (= *A. simplex* В Nascetti et al., 1986); *A. brevispiculata* Dollfus, 1966; *A. paggiae* Mattiucci et al., 2005; *A. pegreffii* Campana-Rouget et Biocca, 1955 (= *A. simplex* А Nascetti et al., 1986); *A. physeteris* Baylis, 1923; *A. schupakovi* Mosgovoy, 1951; *A. simplex* С Mattiucci et al., 1997; *A. typica* (Diesing, 1860); *A. ziphidarum* Paggi et al., 1998.

Помимо перечисленных видов, в составе рода числится ещё более 10 представителей, а если быть точнее, то 16 видов, таксономический статус которых пока неясен. Отчасти причиной подобной неопределённости является слабое описание некоторых видов, но значительно большую роль в этом, по моему мнению, играет тот факт, что многих из них ранее рассматривали, и по-прежнему рассматривают, синонимами или *A. simplex*, или *A. physeteris*, или *A. typica* (см. выше). Не вдаваясь детально в историю их описания, и не ставя своей целью ревизии состава рода *Anisakis*, всё-таки приведу список этих видов, поскольку эти названия читатель мо-

жет встретить в соответствующей литературе по паразитологии морских млекопитающих. Список видов рода *Anisakis*, систематическое положение которых в настоящее время продолжает оставаться неопределённым или неподтверждённым:

A. alata Hsü, 1933; *A. alexandri* Hsü et Høepli, 1933; *A. catodontis* Baylis, 1929; *A. diomedea* (Linstow, 1888); *A. dussumierii* (van Beneden, 1870); *A. insignis* (Diesing, 1851); *A. ivanizkii* Mosgovoy, 1949; *A. kogiae* Johnston et Mawson, 1939; *A. kükenenthalii* (Cobb, 1889); *A. oceanica* Johnston & Mawson, 1951; *A. patagonica* (Linstow, 1880); *A. rosmari* (Baylis, 1916); *A. skrjabini* Mosgovoy, 1949; *A. similis* (Baird, 1853); *A. tridentata* Kreis, 1938; *A. tursiops* Crusz, 1946.

Род *Contracaecum* Railliet et Henry, 1912 (рис. 2.2)

Губы округлённые. Зубчатые кольца у основания губ отсутствуют. Интерлабии хорошо развиты. Экскреторная пора открывается на вершине головы у основания вентро-латеральных губ. Пищевод цилиндрический, желудочек маленький, редуцированный. Имеются желудочный и кишечный выросты разной длины. Спиккулы почти одинаковой длины, с узкими крыльями. Имеются многочисленные генитальные папиллы. Вульва в передней части тела. Яйцекладущие. Взрослые формы живут в пищеварительном тракте рыбадных птиц, а также в тюленях.

Типовой вид – *Contracaecum microcephalum* (Rudolphi, 1809).

Вид известен у десятков видов рыбадных птиц – поганок, чаек, бакланов и многих других практически по всему земному шару, – от Северной Америки и Европы до Новой Зеландии.

Род *Contracaecum* широко распространён по всем морям и континентам, многочислен и включает десятки видов, при этом подавляющее их большинство описано от рыбадных птиц морских и пресных водоёмов. По состоянию на конец 50-х годов (Yamaguti, 1961), от этих хозяев было описано 63 вида *Contracaecum*, а Баруш с соавторами (Baruš et al., 1978) указывают более 50 видов этого рода от рыбадных птиц Палеарктики (цит. по: Fagerholm et al., 1996). В частности, у птиц Европы зарегистрированы *C. microcephalum* (Rud., 1809) [= *C. spiculigerum* (Rud., 1809)], *C. micropapillatum* (Stossich, 1890), *C. ovale* (Linstow, 1907), *C. pandioni* Sobolev et Sudaricov, 1939, *C. praestriatum* Mönnig, 1923, *C. rudolphi* Hartwich, 1964, *C. septentrionale* Kreis, 1955, *C. travassosi* Gutierrez, 1943, *C. variegatum* (Rud., 1809). У водно-болотных птиц Украины известны *C. microcephalum*, *C. milviensis* Karokhin, 1937, *C. ovale*, *C. travassosi* (Смогоржевская, 1976). Многие из перечисленных видов имеют почти всесветное распространение.

Привести список всех видов *Contracaecum*, чьими окончательными хозяевами являются птицы, не представляется возможным, не только из-за большого количества этих видов, но и потому, что, судя по последним публикациям, работа над таксономическим составом рода далека от завершения. Только один пример, подтверждающий эту мысль. В монографии А. А. Мозгового (1953), о которой мы говорили во «Введении» и на которую часто ссылаемся, среди видов *Contracaecum* перечислены, например, *C. magnipapillatum* Chapin, 1925 и *C. magnicollare* Johnston &

Mawson, 1941, а такой вид, как *C. variegatum* (Rud., 1809), отнесён к числу синонимов *C. spiculigerum* (Rud., 1809).

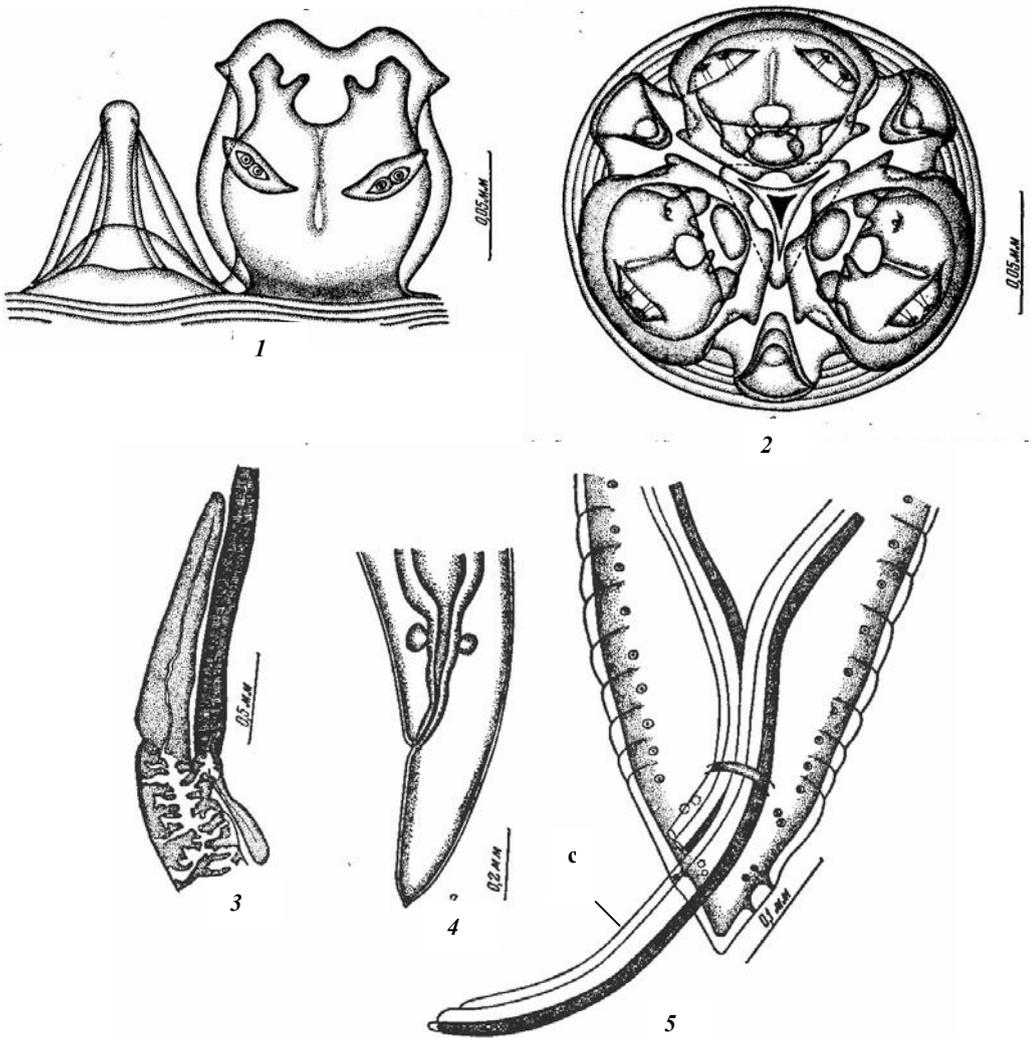


Рис. 2.2. *Contracaecum microcephalum* (Rud., 1809): 1 – дорсальная губа (на рисунке – справа) и промежуточная; 2 – головной конец, апикально; 3 – передний конец пищеварительного канала; 4 – хвостовой конец самки, латерально; 5 – хвостовой конец самца, латерально (с – спикулы) (из: Мозговой, 1953)

Однако в одной из недавних работ (Fagerholm et al., 1996) мы находим, что *C. magnicollare* является синонимом *C. magnipapillatum*, а *C. variegatum* (по материалам впервые описавшего его Рудольфи, но не других исследователей) – реально существующий вид. Более того, *C. spiculigerum* в настоящее время отнесён к синонимам *C. microcephalum*.

Заметим также, что некоторые птичьи виды *Contracaecum* известны только по единственной находке. Например, после описания в 1935 г. от сизой чайки *C. torquatum* Yamaguti, 1935 более никто об этом виде не сообщает. К тому же, не очень качественное описание отдельных видов,

по поводу которых существуют сомнения в их видовой идентификации, наводит на мысль о необходимости переисследования последних.

Что касается видов *Contracaecum* от морских млекопитающих, то до недавнего времени у этих хозяев регистрировали только *C. osculatum* (Rud., 1809) и *C. radiatum* (Linstow, 1907). Причём в синонимах первого из них числили почти всех немногочисленных представителей рода, описываемых от этих хозяев; его регистрировали повсеместно в антарктических и арктических водах, в умеренной зоне Мирового океана. Однако, относительно недавно было показано, что в арктическо-бореальном регионе Атлантики *C. osculatum* представлен тремя морфологически похожими, но репродуктивно изолированными, родственными видами – *C. osculatum* A, B и C (Nascetti et al., 1993), причём название собственно *C. osculatum* должно быть использовано только для *C. osculatum* C. Эти интересные результаты были получены при изучении методом электрофореза по 17 локусам 1657 экз. *C. osculatum*, собранных от 5 видов ластоногих в 22 точках от Баренцева моря на востоке до атлантических берегов Канады на западе. В частности, выяснилось, что среди пяти видов тюленей, исследованных (обследовались только желудки) в районе Ньюфаундленда и Лабрадора, морской заяц заражён главным образом *C. osculatum* A и *C. osculatum* B, а у тюленя хохляча встречаются в основном виды *Phocascaris*. У серого тюленя обнаружено огромное количество *C. osculatum* B, что позволило сделать вывод о том, что он является основным источником инвазии рыб этими личинками в данном регионе. В желудке кольчатой нерпы содержалось меньше нематод, чем у остальных видов тюленей, и они были представлены главным образом *C. osculatum* C (сейчас это – *C. osculatum* s.s.) и *Phocascaris* spp. (Bratley, Stenson, 1993).

При аналогичном исследовании взрослых особей и личинок *C. osculatum* из Антарктики оказалось, что и здесь встречается комплекс репродуктивно изолированных видов, отличающихся от *C. osculatum* C (т. е. от *C. osculatum* s. s.), которые были соответственно обозначены как *C. osculatum* D и E (Orecchia et al., 1994).

Подобный метод был использован также при изучении *C. ogmorhini* Johnston & Mawson, 1941 (этот вид часто рассматривали синонимом *C. osculatum*) (D'Amelio et al., 1994). Паразит характеризуется циркумполярным распространением в южных широтах, одновременно образуя изолированную популяцию в водах Калифорнии. При обследовании материала по *C. ogmorhini*, полученного из калифорнийского морского льва от тихоокеанского побережья Канады, и от австралийского морского котика из вод южной Австралии, выяснилось, что они различаются по 7 из 17 протестированных энзимных локусов. Иными словами, внутри *C. ogmorhini* существуют два различных генетических пула. В дальнейшем было показано, что *C. ogmorhini* (s. s.) приурочен к южным водам, а в бореальных водах его заменяет *C. margolisi* Mattiucci et al., 2003 (Mattiucci et al., 2003). И хотя морфологических особенностей, различающих эти виды, пока не выявлено, они чётко различаются двумя энзимными локусами.

В результате в настоящее время род *Contracaecum* от морских млекопитающих включает следующие достоверные виды: *C. margolisi* Mattiucci et al., 2003; *C. mirounga* Nikolskii, 1974; *C. ogmorhini* Johnston &

Mawson, 1941 (sensu stricto); *C. osculatum* (Rud., 1809) (s. s.) (= *C. osculatum* C) Nascetti et al., 1993; *C. osculatum* A Nascetti et al., 1993; *C. osculatum* B Nascetti et al., 1993; *C. osculatum* D Orecchia et al., 1994; *C. osculatum* E Orecchia et al., 1994; *C. radiatum* (Linstow, 1907). И ещё один вид, чья самостоятельность пока не подтверждена, – *C. turgidum* Chapin, 1925.

Род *Phocasaris* Höst, 1932 (рис. 2.3)

Средних и крупных размеров нематоды (например, самки *P. cystophorae* достигают 13 см в длину, а самцы 10 см). Губы с зубчатым гребнем. Дорсальная губа с двумя крупными субмедианными сосочками, латеро-вентральные губы с большим субмедианным сосочком и маленьким латеральным (может отсутствовать). Интерлабии отсутствуют. Экскреторная пара у основания латеро-вентральных губ. Пищевод мышечный. Желудочек редуцирован. Имеются желудочный и кишечный отростки. Спикулы длинные, почти равные. Рулёк отсутствует. Имеются постанальные сосочки. Вульва в передней половине тела. Яйцекладущие. Яйца с тонкой оболочкой. Взрослые формы *Phocasaris* отличаются от представителей рода *Contraeaesum* главным образом отсутствием интерлабий и наличием на губах зубчатых гребней. Паразиты пищеварительного тракта тюленей.

Типовой вид – *Phocasaris phocae* Höst, 1932.

Род немногочислен. Помимо типового вида, в его состав входят *P. netsiki* Lyster, 1940 и *P. cystophorae* Berland, 1963. Встречаются эти паразиты у тюленей, главным образом, в высоких широтах.

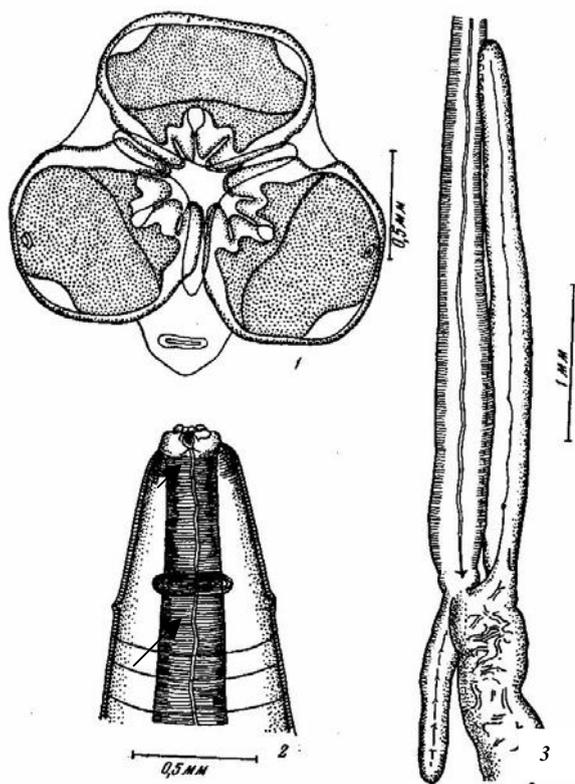


Рис. 2.3. *Phocasaris phocae* Höst, 1932: 1 – головной конец, апикально (стрелкой показано положение экскреторной поры); 2 – передний конец тела, вентрально; 3 – передний отдел пищеварительного канала (из: Мозговой, 1953)

Вновь обратимся к проблеме внедрения в таксономические исследования анизакид генетических методов. В результате использования изозимных маркёров были открыты гибридные и рекомбинантные экземпляры среди *Phocasaris. cystophorae* и *P. phocae* от коль-

чатой нерпы из западной и восточной части Северной Атлантики (Mattiucci et al., 1996). На этом основании было высказано мнение о наличии естественной гибридизации между этими видами, вследствие чего их следует рассматривать как «полувиды» (semispecies).

Род *Porrocaecum* Railliet et Henry, 1912 (рис. 2.4)

Довольно крупные нематоды (например, длина самок *P. ardeae* достигает 14 см, самцов 6 см). Губы вооружены зубчиками. Имеются интерлабии, обычно короче главных губ. Экскреторная пора на уровне нервного кольца или слегка ниже его. Пищевод мышечный, желудочек почти сферический. Кишечный отросток разной длины, желудочный отросток отсутствует. Спикулы короткие, равные, или почти равные. Рулѣк часто отсутствует. Вульва расположена близко от середины тела. Яйца обычно овальные, с неровной сетчатой оболочкой. Паразиты пищеварительного тракта птиц, в том числе рыбоядных.

Типовой вид – *Porrocaecum crassum* (Deslongschamps, 1824).

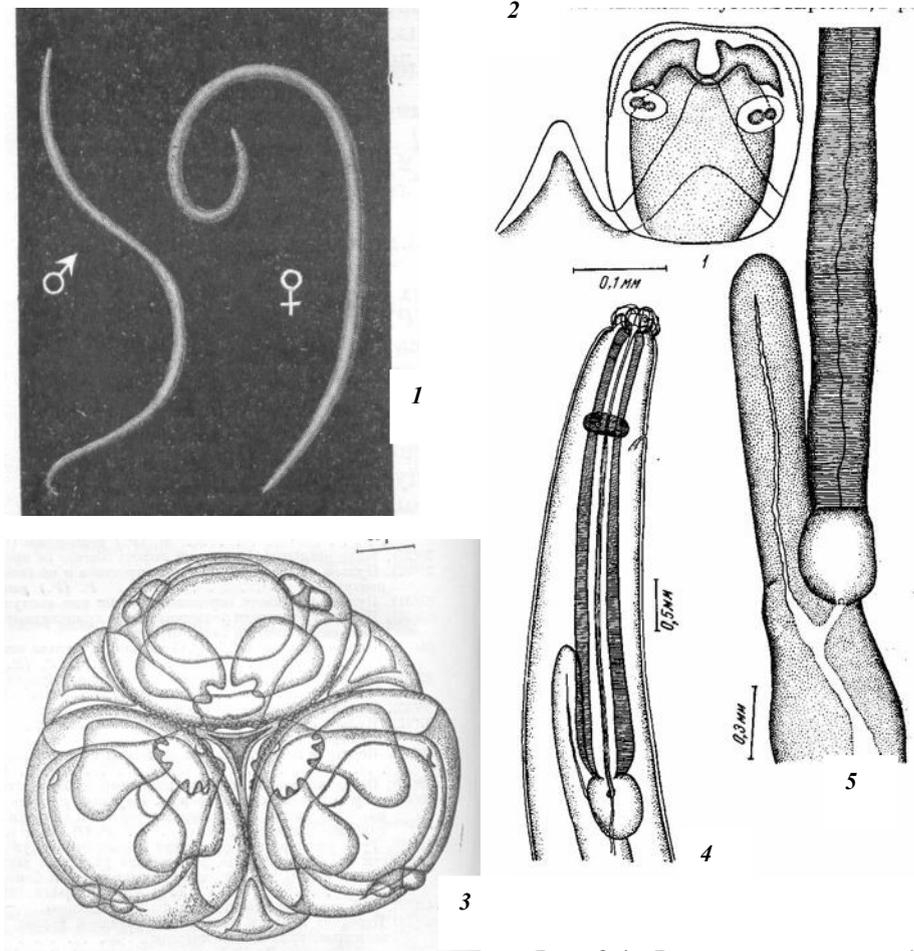


Рис. 2.4. *Porrocaecum crassum* (Deslongschamps, 1824): 1 – самец и самка в натуральную величину; 2 – дорсальная и промежуточные губы; 3 – головной конец, апикально; 4 – передний конец тела; 5 – передняя часть пищеварительного канала (из: Мозговой, 1953)

Этот вид известен в Европе, Азии, Африке и Северной Америке. Его наиболее обычными хозяевами являются утки – домашняя, кряквовая, свиязь, цесарка, чирок-свистунок, чирок-трескунок, широконоска, а также другие птицы, например, большая выпь; реже встречается у куриных, журавлей, голенастых и хищных.

По системе анизакид, принятой в отечественной литературе, род *Porrocaecum* входит в состав семейства анизакид (Мозговой, Шахматова, 1973; Смогоржевская, 1976). Зарубежные коллеги рассматривают его в составе семейства аскаридид, в одном с анизакидами надсемействе *Ascaridoidea*. В составе рода около 30 видов, среди хозяев которых не только рыбаобразные птицы, такие как полярная крачка, фламинго, различные виды уток, бакланов, цапель и поганок и т.д., но и хищные птицы, многие из которых экологически связаны с водной средой (скопа, болотный лунь). Примером таких хозяев может служить также сокол дербник, у которого на оз. Чаны был зарегистрирован *P. pseudodepressum* Karokhin, 1946.

В фауне Украины у водно-болотных птиц зарегистрировано 6 видов *Porrocaecum* – *P. angusticole* (Molin, 1866), *P. ardeae* (Fröhlich, 1802), *P. crassum*, *P. depressum* (Zeder, 1800), *P. ensicaudatum* (Zeder, 1800), *P. reticulatum* (Linstow, 1899), *P. semiteres* (Zeder, 1800) (Смогоржевская, 1976).

Род *Pseudoterranova* Mozgovoy, 1950 (рис. 2.5)

Синоним: *Phocanema* Myers, 1959

Нематоды с тремя крупными мускулистыми двудольчатыми губами. На внутренней поверхности каждой губы у её переднего края располагается кольцо мелких зубчиков. Интерлабии отсутствуют. Экскреторная пора расположена у основания вентральной губы. Пищевод прямой, слегка расширенный кзади. Желудочный отросток отсутствует. Кишечный отросток, направленный вперёд, различной длины. Спикулы равные или почти равные. Вульва в передней половине тела. Яйцекладущие. Во взрослом состоянии паразитируют у морских китообразных и ластоногих.

Типовой вид – *Pseudoterranova. decipiens* (Krabbe, 1878).

Род *Pseudoterranova* распространён по всему Мировому океану. История его описания довольно запутана. Достаточно сказать, что описанный в 1950 г. для вида *Porrocaecum kogiae* Johnston & Mawson, 1939 от карликового кашалота из вод Южной Австралии, он в течение 30 с лишним лет имел в своём составе только этот вид. В то же время будущий типовой вид данного рода – *Pseudoterranova decipiens* первоначально входил в состав рода *Porrocaecum*, затем *Terranova*, и, наконец, *Phocanema*. Таким образом, первоначально описанный как *Ascaris decipiens* Krabbe, 1878, вид затем последовательно становился *Porrocaecum decipiens*, *Terranova decipiens* и *Phocanema decipiens* (именно под этими названиями его чаще всего можно было встретить в литературе). В 1983 г. Гибсон (Gibson, 1983) показал, что *Phocanema* (этот род был установлен специально для *Porrocaecum decipiens*) является синонимом *Pseudoterranova*, и вид паразита, соответственно, должен называться *Pseudoterranova decipiens* [данная комбинация впервые была использована Гибсоном и Колином в 1982 г. (Gibson, Colin, 1982)]. Однако, несмотря на это, и в зарубежной, и в рус-

скоязычной литературе начала 80-х годов вид всё ещё продолжал фигурировать под названием *Phocanema decipiens* (см., напр., Grabda, 1991).

Довольно длительное время род *Pseudoterranova* рассматривался как монотипичный, т. е. в его составе числился только один вид – уже упомянутый *P. decipiens*, а других представителей рода, например, *P. bulbosa* (Cobb, 1888), относили к его синонимам. В последнее время, как уже отмечено выше, в таксономических исследованиях анизакид стали широко использовать генетические методы. В результате установлено, что многие из видов в действительности представлены комплексами их нескольких репродуктивно изолированных, родственных видов. Аналогичные исследования были выполнены и в отношении *Pseudoterranova decipiens* (s. l.).

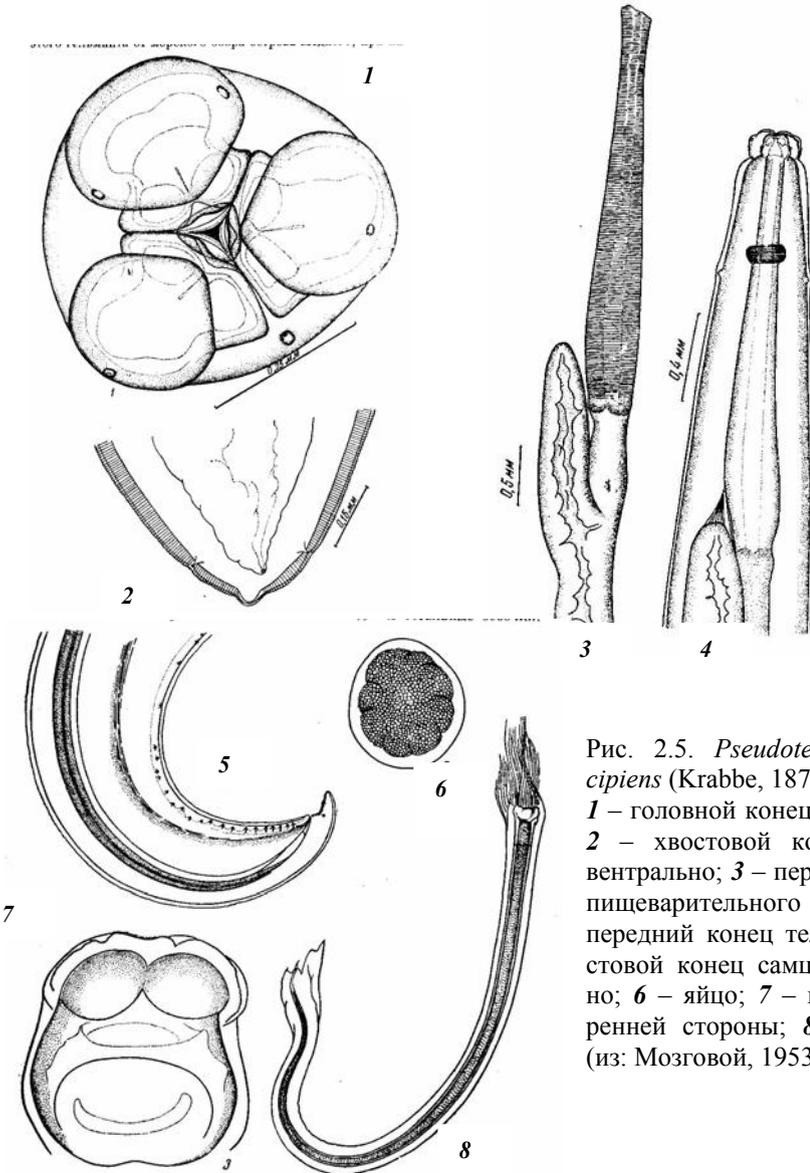


Рис. 2.5. *Pseudoterranova decipiens* (Krabbe, 1878) (s.l.):

1 – головной конец, апикально; 2 – хвостовой конец самки, вентрально; 3 – передний отдел пищеварительного канала; 4 – передний конец тела; 5 – хвостовой конец самца, латерально; 6 – яйцо; 7 – губа с внутренней стороны; 8 – спикула (из: Мозговой, 1953)

Так, при изучении 1017 экз. *P. decipiens*, собранных от рыб и тюленей в 23 точках в Северной Атлантике, Норвежском и Баренцевом морях, на основании 16 энзимных локусов было показано, что в этом районе *P. decipiens* представлен тремя репродуктивно изолированными видами, – *P. decipiens* А, В и С (Paggi et al., 1991). В дальнейшем этим видам комплекса *P. decipiens* были даны соответствующие новые названия (Mattiucci et al., 1998; Paggi et al., 2000). Более того, именно эти исследования восстановили самостоятельность многих видов, ранее рассматриваемых синонимами *P. decipiens*.

В состав рода *Pseudoterranova* в настоящее время входят следующие виды: *P. decipiens* (Krabbe, 1878) (*sensu stricto*) (= *P. decipiens* В Paggi et al., 1991); *P. azarasi* (Yamaguti et Arima, 1942) (= *P. decipiens* D Paggi et al., 1991); *P. bulbosa* (Cobb, 1888) (= *P. decipiens* С Paggi et al., 1991); *P. cattani* George-Nascimenro et Urritia, 2000; *P. krabbe* Paggi et al., 2000 (= *P. decipiens* А Paggi et al., 1991). Помимо того, от тюленя Уэдделла описан новый вид *Pseudoterranova*, пока условно названный *P. decipiens* Е, нуждающийся в сравнении с материалом по этому виду от южного морского льва (Paggi et al., 2000). Пока не подтверждена видовая самостоятельность у *P. ceticola* (Deardorff et Overstreet, 1981) и *P. kogiae* (Johnston et Mawson, 1943).

Род *Goezia* Zeder, 1800 (рис. 2.6)

Синонимы: *Cochlus* Zeder, 1803; *Prionoderma* Rudolphi, 1808; *Lecanocephalus* Diesing, 1839; *Pseudogoezia* Mozgovoj, 1951 (как подрод *Goezia*)

Тело плотное, толстое, максимальная ширина на уровне его середины. Кутикула с заметными кольцевидными образованиями, более компактными возле переднего и заднего концов тела, в средней части тела они максимально разделены; по заднему краю кольца вооружены направленными назад прямыми шипами. Губы уплощены и заметно расширены, примерно одинаковых размеров. Дорсальная губа с двумя двойными папиллами, каждая латеро-вентральная губа с одной латеральной амфидой, одинарной и двойной папиллами. Интерлабии и ряды зубчиков отсутствуют. Экскреторная пора на уровне нервного кольца. Пищевод короткий и булавовидный, с маленьким сферическим желудочком, дающим длинный, простой или двойной отросток. Кишечный вырост короче желудочного. Спикулы сходные по строению, равные или почти равные по длине. Рулэк отсутствует. Хвостовые сосочки обычно заметные. Вульва, как правило, впереди середины тела. Хвост конический, на вершине хвоста имеется более или менее выраженный пальцеобразный выступ, с шипами или без них. Паразиты морских и пресноводных рыб, реже – водных рептилий; поселяются в стенке желудка и его полости.

Типовой вид – *Goezia ascaroides* (Goeze, 1782)

Вид известен из бассейнов Северного, Адриатического, Чёрного, Азовского и Каспийского морей, а также из заливов вдоль побережья Азовского и Каспийского морей. Его окончательный хозяин – сом, у которого он локализуется в стенках желудка, вызывая образование опухолей диаметром до 5 – 10 мм (см. рис. 5.17).

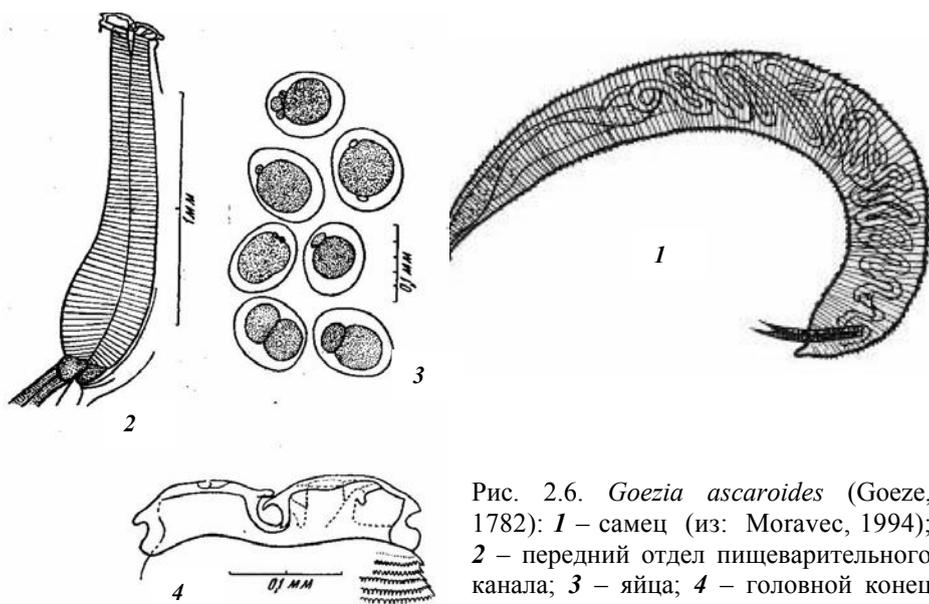


Рис. 2.6. *Goezia ascaroides* (Goeze, 1782): 1 – самец (из: Моравец, 1994); 2 – передний отдел пищеварительного канала; 3 – яйца; 4 – головной конец (из: Мозговой, 1953)

Род включает 18 видов, в том числе 3 вида от водных рептилий, а его представители зарегистрированы в Европе, Северной и Южной Австралии, Индии, Пакистане, Северной Америке, Бразилии, Японии и Китае. В Чёрном море у рыб отмечено два вида – *G. sigalasi* Stefanski, 1938 и *G. tricirrata* Osmanov, 1940.

Дифференциация большинства видов *Goezia* всё ещё проблематична, особенно когда в сборах присутствуют только самки при отсутствии соответствующих особей самцов (Deardorff, Overstreet, 1980). Во всяком случае, в видовой диагностике этих нематод не рекомендуется использовать такие признаки, как форма и длина кутикулярных шипов, поскольку они варьируют в зависимости от положения на теле, возраста червей и даже у разных особей одного и того же вида. Довольно проблематично диагностическое значение и такого признака, как шиповатые структуры на хвосте, т. к. они могут отсутствовать у отдельных особей в пределах одного вида, а у тех особей, у которых они выражены, их форма и количество варьируют.

Род *Hysterothylacium* Ward et Magath, 1917 (рис. 2.7; 5.1)

Синонимы: *Thynnascaris* Dollfus, 1933; *Contracaecum* (*Thynnascaris*) Dollfus, 1935; *Contracaecum* (*Erschovicaecum*) Mozgovoy, 1951; *Contracaecum* (*Simplexonema*) Kreis, 1952; *Contracaecum* (*Acollaris*) Araujo, 1970

Довольно крупные нематоды; самки отдельных видов достигают в длину 8 – 13 см, самцы, как правило, мельче. Губы хорошо развиты, примерно равных размеров, по боковым краям несут прозрачные кутикулярные выступы. Зубчики на выступах имеются или отсутствуют. Имеются три интерлабии. Боковые крылья имеются или отсутствуют. Экскреторная пора расположена на уровне нервного кольца или вблизи него. Хвост ко-

нический, верхушка с орнаментацией или без неё. Пищевод мускулистый, желудочек почти сферический. Имеются желудочный и кишечный отростки (соотношение их длин, а также отношение длины кишечного отростка к длине пищевода обычно используют в качестве признаков в систематике нематод данного рода). Спикулы равной или слегка неравной длины. Вульва у середины тела. Яйцекладущие. Взрослые формы – паразиты пищеварительного тракта океанических, морских, эстуарных и пресноводных рыб.

Типовой вид – *Hysterothylacium brachyurum* Ward et Magath, 1917

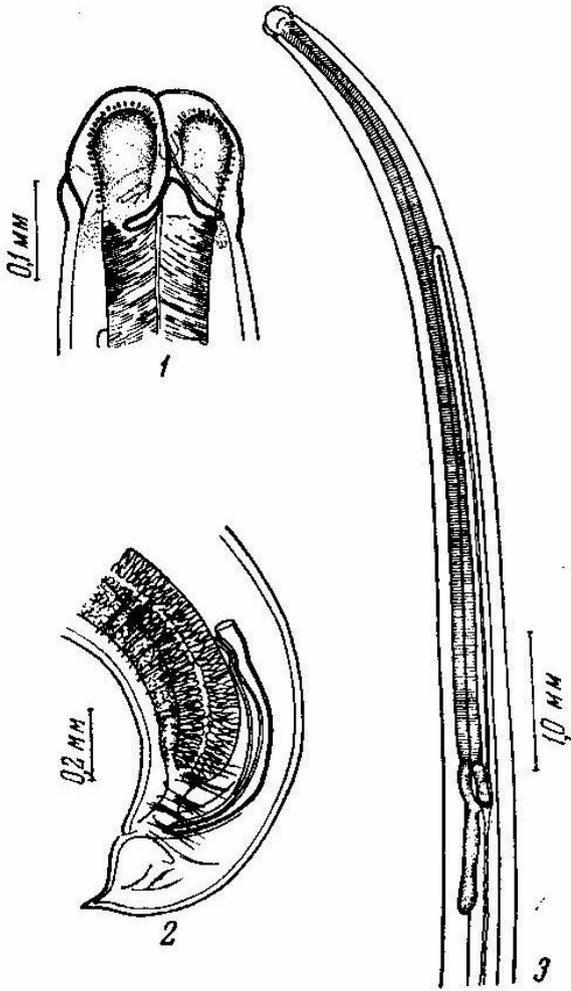


Рис. 2.7. *Hysterothylacium brachyurum* Ward et Magath, 1917: 1 – головной конец тела; 2 – хвостовой конец тела самца; 3 – передний конец тела (из: Мозговой, 1953)

Несмотря на то, что род *Hysterothylacium* был установлен ещё в 1912 г., долгие годы он был в забвении и всех нематод, которые должны были бы относиться к нему, вплоть до начала 80-х годов относили к роду *Contraeaecum* или же к *Thynnascaris*. В 1981 г. часть видов *Contraeaecum*, а, именно, тех, окончательными хозяевами которых служат рыбы, была выведена в род *Hysterothylacium* (Deardorff, Overstreet, 1981a).

Основное различие между указанными родами (помимо принадлежности окончательных хозяев к разным типам животных), позволяющее легко различать их, – положение экскреторной поры: у первого – на головном конце у основания вентро-латеральных губ, у второго – на уровне нервного кольца или вблизи него. Род *Thynnascaris*, установленный в 1933 г., был сведён в синоним к *Hysterothylacium*, чьё описание было опубликовано на 16 лет раньше, поскольку практически не отличался от

него. Доказательства этому убедительны, а потому несколько непонятно нежелание некоторых исследователей признавать этот факт и продолжающих описывать нематод, явно принадлежащих к *Hysterothylacium*, под названием *Thynnascaris* (см.: Grabda, 1991; Martins et al., 2000).

Род *Hysterothylacium* очень многочислен, однако таксономический состав рода всё ещё неясен. До сих пор открывают новые виды, а также подвергают ревизии уже существующие (см., напр., Moravec, Nagasawa, 1998). К тому же, часть видов известна только по личиночным формам. В любом случае, можно констатировать, что представители *Hysterothylacium* широко распространены у рыб Мирового океана, их отмечают практически во всех морских водоёмах, в эстуариях, а также в пресных водах (более подробно см. в разделах 5.1 и 5.8). В Европе у пресноводных и мигрирующих рыб зарегистрировано три вида *Hysterothylacium*, в том числе *H. aduncum*, *H. bidentatum* (Linstow, 1899), *H. gadi* (Müller, 1776) (последний вид некоторые исследователи рассматривают на уровне подвида *H. aduncum*) (см. раздел 5.1). В Чёрном море отмечено также три вида – *H. aduncum*, *H. filiforme* (Stossich, 1904), *H. mulli* (Wedl, 1855).

Род *Raphidasca* Railliet et Henry, 1915 (рис. 2.8, 2.9)

Синонимы: *Ichthyascaris* Wu, 1949; *Neogoezia* Kreis, 1937

Довольно крупные нематоды, до 20 – 60 мм длины. Исчерченность кутикулы хорошо выражена. Губы хорошо развиты, высокие, сложного строения. На каждой субвентральной губе по одной двойной и одной простой папилле и амфиде, на дорсальной губе две двойных папиллы. Интерлабии рудиментарные или отсутствуют. Экскреторная пара слегка ниже уровня нервного кольца. Латеральные крылья узкие, начинаются у переднего конца тела и намного не доходят до его заднего конца. Пищевод мускулистый, желудочек почти сферический. Имеется направленный назад слепой желудочный отросток, кишечный отсутствует. Спикулы равные, слегка изогнутые, с широкими мембранными крыльями. Имеются многочисленные генитальные папиллы. Вульва несколько впереди середины тела. Яйца овальные. Яйцекладущие. Паразиты пищеварительного тракта пресноводных и, намного реже, морских рыб.

Типовой вид – *R. acus* (Bloch, 1779).

Этот вид характеризует широкое географическое распространение: его встречают во внутренних водоёмах Европы, Северной Америки, Африки, Средней Азии, Сибири и на Дальнем Востоке. Среди его хозяев – щуковые, лососёвые, угрёвые, тресковые и многие другие хищные рыбы. Размеры его тела и органов варьируют в зависимости от вида хозяина и района (более подробно об этом виде см. в разделах 5.1 и 5.7). Скорее всего, именно благодаря ярко выраженной полиморфности, *R. acus*, как ни один другой вид анизакид, имеет такое множество синонимов – 25, в том числе, например, *Ascaris acus* Bloch, 1779; *A. mucronata* Schrank, 1790; *A. labiata* Rudolphi, 1809; *Agamonema leucisci rutili* Diesing, 1851; *Ascaris piscicola* Linstow, 1878; *Hysterothylacium cayugensis* Wigdor, 1918; *Paranisakis parva* Kreis, 1937 и т.д. (см. Moravec, 1994). Однако, учитывая столь обширный ареал и не менее обширный круг хозяев этого паразита, не ис-

ключено, что подобная полиморфность может свидетельствовать о том, что в действительности *R. acus* представляет собой комплекс близкородственных видов, как, например, *Anisakis simplex*, *Contracaecum osculatum* и т.д.

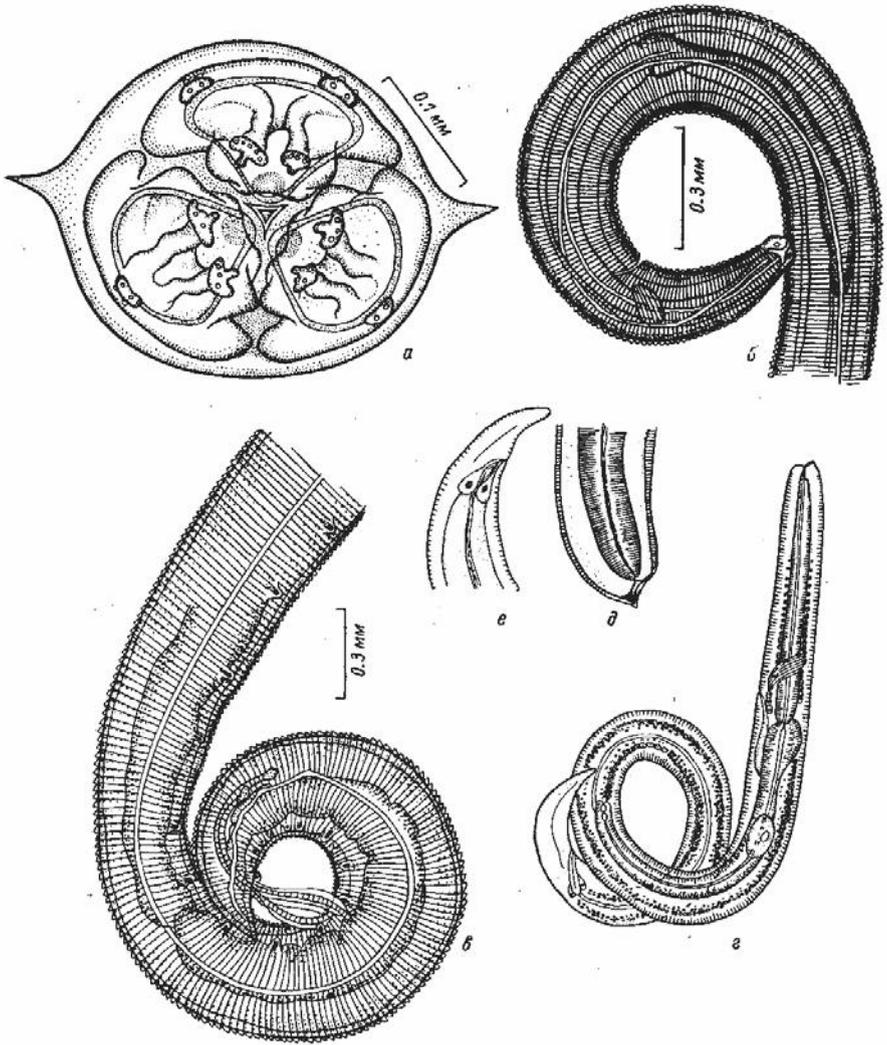


Рис. 2.8. *Raphidascaris acus*: **a** – передний конец тела, апикально; **б** – задний конец тела самки, латерально; **в** – хвостовой конец тела самца, латерально; **г** – **е** – личинка 3-й стадии: **г** – общий вид; **д** – головной конец тела; **е** – хвостовой конец тела (из: Определитель паразитов ..., 1987)

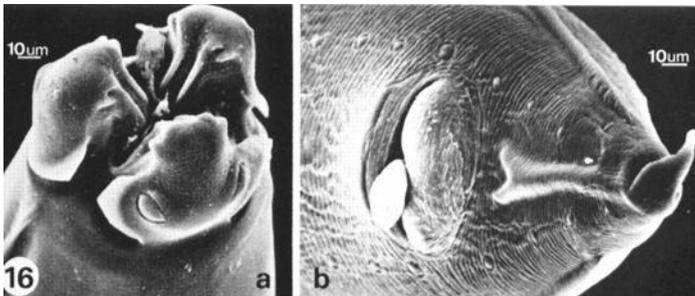


Рис. 2.9. *Raphidascaris acus*, взрослый червь из налима Балтийского моря: **a** – головной конец тела; **б** – задний конец тела самца, вентрально (из: Fagerholm, 1982)

2.3. Специфичность

Несколько слов о том, что понимается под специфичностью паразитов. По В. А. Догелю (1962), под специфичностью паразитов понимается их приспособленность «к определённому виду или группе видов хозяев (среда обитания), которая проявляется в виде приуроченности паразита к хозяину. Паразит специфичен (приспособлен) к хозяину так же, как и хозяин специфичен по отношению к паразиту» (стр. 410). Адаптация паразита к хозяину, так же как и хозяина к паразиту, происходит в течение длительного периода времени. В этом процессе существенную роль играют не только условия существования паразита в организме хозяина, но и экологические условия, которые окружают хозяина. Различают широкую специфичность (паразит способен существовать в нескольких видах или родах хозяев) и узкую специфичность (паразит обитает только в одном виде хозяина, реже двух).

Что касается анизакид, то среди них встречаются как широко-, так и узкоспецифичные виды. Широкая специфичность таких паразитов обычно сопровождается у них широким ареалом, что вполне естественно, т.к. при отсутствии одного хозяина паразит с успехом осваивает другого, отвечающего своими биологическими и физиологическими особенностями его требованиям. Однако в ряде случаев паразит, встречающийся у многих видов хозяев, ограничен в своём распространении небольшой акваторией (территорией), что, как правило, связано с особенностями его жизненного цикла и узкой специфичностью к первому промежуточному хозяину, ареал которого может быть довольно ограничен. В то же время даже узкоспецифичный паразит может иметь широкий ареал, если таковым обладает его окончательный хозяин (см. примеры в разделе 5.1).

До недавнего времени многих из анизакид, окончательными хозяевами которых являются морские млекопитающие и о которых идёт речь в данной книге, относили к числу широкоспецифичных видов. Например, в числе окончательных хозяев *Anisakis simplex* (s. l.) насчитывали почти 30 видов китообразных и более 10 видов ластоногих (именно в таком виде список хозяев этого вида нематод и приведён в главе 3), а сам вид регистрировали фактически по всему Мировому океану и его морям. Достаточно широким считали круг окончательных хозяев и у *Pseudoterranova decipiens*, и у *Contracaecum osculatum*, и у ряда других видов.

Однако, как мы уже отметили, в результате использования в таксономических исследованиях анизакид генетических методов выяснилось, что многие из видов, известные ранее как широкоспецифичные, распространённые практически по всему Мировому океану, в действительности оказались представлены несколькими репродуктивно изолированными, родственными видами (см. разделы 2.2, 2.5). В результате подобных работ изменилась и точка зрения исследователей по поводу специфичности таких видов анизакид. Если раньше один и тот же вид регистрировали у очень широкого круга хозяев, то теперь можно говорить о том, что специфичность многих анизакид, паразитирующих у морских млекопитающих на взрослой стадии, гораздо уже, чем это было принято считать.

В качестве примера приведу историю описания двух видов *Anisakis*. 40 лет назад Дольфю (Dollfus, 1966) обосновал от карликового кашалота из Атлантического океана новый вид – *A. brevispiculata*. Спустя несколько лет Дэви (Davey, 1971) в своей ревизии рода *Anisakis* отнёс его к числу синонимов *A. physeteris*, паразитирующего у кашалота. Таким образом, расширился и круг хозяев этого паразита (карликовый кашалот и кашалот относятся к разным родам китообразных) и район его распространения. Однако недавно было показано, что эти виды отличаются на генетическом уровне, т.е. имеют право на самостоятельное существование (Mattiucci et al., 2001). Главный окончательный хозяин *A. brevispiculata* – карликовый кашалот, а *A. physeteris* – кашалот. Морфологически различать сравниваемые виды нематод очень трудно – они отличаются только разной длиной спикул у самцов, более коротких у *A. brevispiculata*, а самки и личиночные стадии морфологически не дифференцируются. Личинки обоих видов относятся к одному и тому же типу – Type II (Berland, 1961). Вместе с тем, *A. brevispiculata* легко отличить и от *A. physeteris*, и от других видов рода, независимо от пола и стадии развития, по аллозимным маркерам.

Таким образом, *A. brevispiculata* и *A. physeteris* становились то узко-, то широкоспецифичными видами. В настоящее время их следует рассматривать двумя самостоятельными биологическими видами, узкоспецифичными к своим хозяевам. Что касается находки *A. physeteris* у кювьерова клюворыла в Средиземном море (предвзрослые формы этой нематоды были обнаружены у него вместе с взрослыми особями *A. ziphidarum*) (Mattiucci et al., 2001), то авторы объясняют это сходным спектром питания и поведения обоих видов китов в этом водоёме. К тому же, они подчёркивают тот факт, что ни в одном другом виде китов не найдено взрослых форм, которых генетически можно было бы отнести к *A. physeteris*.

Выше (стр. 21) был приведён пример встречаемости разных видов анизакид у пяти видов тюленей в районе Ньюфаундленда и Лабрадора, наглядно иллюстрирующий проявление специфичности у этих гельминтов. Повторим его суть. У морского зайца в этих водах встречаются, главным образом, *Contracaecum osculatum* А, *C. osculatum* В и *Pseudoterranova bulbosa*, у серого тюленя – *C. osculatum* В. Обыкновенный и серый тюлени оказались единственными, кто был сильно заражён *P. decipiens* (sensu stricto). Нематоды кольчатой нерпы представлены в основном *C. osculatum* (s.s.) и *Phocascaris* spp.

Анизакиды, чьими окончательными хозяевами являются птицы, характеризуются разной степенью специфичности. Например, *Contracaecum ovale* считают специфичным паразитом поганок; и хотя он зарегистрирован в северном полушарии практически повсеместно – в Европе, Азии и Северной Америке, его хозяевами служат только эти птицы. На территории Украины данный паразит обнаружен у трёх видов поганок – большой, серощёкой и черношейной (Смогоржевская, 1976). В противоположность *C. ovale*, такой космополитный вид, как *Contracaecum microcephalum*, паразитирует у рыбадных птиц, принадлежащих к самым разным отрядам, – веслоногим, голенастым, гусиным, хищным, чайковым.

Анизакиды, паразитирующие во взрослом состоянии у рыб, а таких родов довольно много – *Goezia*, *Hysterothylacium*, *Lappetascaris*, *Mari-costula*, *Pseudanisakis*, *Raphidascaris*, *Raphidascarioides* и другие, обладают как узкой, так и широкой специфичностью (см. раздел 5.1). Причём в пределах одного рода встречаются как узкоспецифичные [напр., *Hysterothylacium eurycheilum* (Olsen, 1952), *H. pelagicum* Deardorff & Overstreet, 1982 и др.], так и широкоспецифичные [напр., *Hysterothylacium aduncum* (Rud., 1802), *H. cornutum* (Stossich, 1904) и др.] виды.

По отношению к первому промежуточному хозяину большинство анизакид, впрочем, как и представителей других групп гельминтов, обладает узкой специфичностью. Например, известно, что *Goezia ascaroides* в качестве первого промежуточного хозяина использует только диаптомуса, некоторые представители рода *Contracaecum* – только циклопов и т.д. Более подробно по этому поводу см. главу 6.

Однако на уровне дополнительных, резервуарных (паратенических), транспортных хозяев, роль которых играют рыбы и некоторые беспозвоночные, в частности головоногие моллюски, подавляющее большинство анизакид характеризует широкая специфичность. Подобное явление вполне объяснимо, т.к. личинки в этих хозяевах не развиваются, а находятся в состоянии покоя. Единственный фактор, обеспечивающий попадание нематод в подобных хозяев, равно как и их дальнейший перенос в окончательных хозяев, это – трофические связи между различными участниками той или иной трофико-паразитарной сети. Именно этим объясняется встречаемость личинок одного и того же вида анизакид у рыб разных систематических групп и экологических группировок. Например, в Средиземном море личинок *Anisakis physeteris* нашли у мерлузы (семейство мерлузовых), меч-рыбы (семейство мечерыльных) и северного кальмара-стрелки (Mattiucci et al., 2001). В Мексиканском заливе личинки *Hysterothylacium fortalezae* Klein, 1973 3-й и 4-й стадий развития были обнаружены у 8 видов рыб из 5 семейств – анчоусовых, волосохвостых, каменных окуней, скумбриевых и строматеевых, а также у белой креветки (Deardorff, Overstreet, 1981b). См. также разделы 5.3 – 5.9.

Высокая экологическая пластичность и практически полное отсутствие специфичности по отношению к резервуарным хозяевам у личинок анизакид подтверждена многими натурными наблюдениями и экспериментальными исследованиями. Очень показательны результаты экспериментов по пассивации личинок *Pseudoterranova decipiens* от рыб к рыбам. Только один пример. Каждой из 24 особей американского гольца, содержащихся в пресной воде при температуре $11 \pm 1^\circ\text{C}$, интубацией (специальной трубкой, введенной через рот в глотку) скормили по 2 личинки *P. decipiens* 3-й стадии, извлечённые из мышечной ткани атлантической полосатки и мелких особей атлантической трески. Одновременно 27 особям трески, которых содержали в морской воде при температуре 0°C , под анестезией ввели по 4 личинки псевдотеррановы, полученных из крупной, товарных размеров трески. Оба эксперимента подтвердили успешную реинвазию рыб одними и теми же личинками (Burt et al., 1990).

Однако есть и другие примеры. В результате скармливания европейским угрям личинок псевдотеррановы, полученных из мышц европей-

ской корюшки, выяснилось, что гельминты мигрировали в полость тела и мышцы угря, но большинство нематод проникало через стенку желудка, мышцы и кожу и покидало угря (Moeller et al., 1991). Столь же безуспешно закончились попытки заразить пестряка (камчатского лосося) только что вылупившимися личинками *P. decipiens* и *Contracaecum osculatum*, которых ввели рыбам через рот и внутрибрюшинно. Рыба содержалась в пресной воде при температуре 7 – 13°C. Ни один вид не проявил длительной выживаемости в пищеварительном тракте форели; несколько личинок было найдено живыми через 2 дня, но через 21 день все нематоды погибли (Smith et al., 1990).

В заключение заметим, что знание специфичности паразита на всех стадиях его развития имеет большое практическое значение. Располагая этой информацией, можно с большой долей уверенности планировать мероприятия по профилактике заболевания, которое этот паразит мог бы вызвать в хозяйствах по выращиванию рыб и беспозвоночных, а также на товарных фермах в случае кормления выращиваемых животных рыбой, содержащей его личинок (см., напр., главу 3, раздел 5.10). Безусловно, немалую роль в подобных превентивных мерах играют и информация об особенностях биологии таких паразитов, о чём мы поговорим ниже.

2.4. Биология

Говоря о биологии анизакид, прежде всего, остановимся на особенностях их жизненного цикла, т.е. на совокупностях всех фаз развития, пройдя которые организм достигает зрелости и способен дать начало следующему поколению. Длительность отдельных фаз у разных представителей анизакид различна, а общая длительность всего жизненного цикла (от яйца до яйца следующего поколения) сильно варьирует. Для прохождения жизненного цикла паразиту необходима последовательная смена 2 – 3-х, а иногда и 4-х хозяев, часто весьма далёких друг от друга систематически, но связанных трофическими отношениями. Смена хозяев обычно сопровождается чередованием поколений паразита.

Краткие формулировки всех категорий хозяев, включаемых в жизненный цикл гельминтов (промежуточный, дополнительный, резервуарный, паратенический, окончательный) даны в конце книги в «Перечне необходимых терминов и понятий». Здесь же хочу сделать небольшое отступление и сформулировать своё отношение к терминам «резервуарный хозяин» и «паратенический хозяин», поскольку в отечественной литературе обычно употребляется первый из них, а в зарубежной – второй.

Явление резервуарного паразитизма широко распространено у гельминтов разных классов, в том числе и у нематод, а изучению этого феномена посвящено большое количество работ, как отечественных, так и зарубежных авторов. Обратимся к монографии А. А. Мозгового и В. И. Шахматовой (1973), в которой кратко изложена история появления в паразитологической науке термина «резервуарный паразитизм». Впервые его предложили К. И. Скрябин и Р. С. Шульц в 1940 г. Они отнесли к резервуарным хозяевам тех животных, в организме которых паразит не развивается, а только накапливается в инвазионной стадии. К. М. Рыжиков считает

резервуарными хозяевами таких животных, которые, обладая возможностью концентрировать инвазионных личинок гельминта, способствуют передаче их окончательному хозяину, не являясь, однако, обязательными для метаморфоза паразита. Р. С. Шульц и Э. А. Давтян (1955) к резервуарным хозяевам отнесли животных, которые биологически и эпизоотологически играют роль агента, кумулирующего и транспортирующего инвазию и способствующего большей заражаемости окончательных хозяев; развитие и стадийные изменения гельминтов в таких хозяевах необязательны. В. М. Ивашкин (1961) разделил резервуарных хозяев на два типа: в организме хозяев первого типа личинки гельминта не увеличиваются в размерах и не развиваются; второго – личинки гельминта растут, но не претерпевают значительных изменений, связанных с линькой. В. А. Савинов (1964, 1969) характеризует резервуарный паразитизм как паразитизм без стадийных изменений, который осуществляется в периоды стабилизации гельминтов и возможен на самых разных уровнях онтогенеза. Фактически суть всех определений сводится к одному: резервуарный хозяин служит накопителем инвазионных стадий паразита, которые не претерпевают в его организме каких-либо превращений, и переносит их по трофико-паразитарной цепочке к следующему хозяину. У анизакид «существуют сложные системы резервуарных хозяев, которые способствуют не только сохранению инвазии, но и обеспечивают дальнейшее развитие личинок» (Мозговой, Шахматова, 1973; стр. 15).

Теперь обратимся к другой монографии, в которой, также кратко, изложена история возникновения термина «паратенический паразитизм», – монографии Моравца (Moravec, 1994), на которую мы также достаточно часто ссылаемся в этой книге. Понятие «паратенического хозяина» ввёл в 1951 г. Бэр (Baer, 1951), согласно которому, это – потенциальный промежуточный хозяин (potential intermediate host), не являющимся необходимым для онтогенетического развития гельминта, т.к. в нём не происходит его развития. На мой взгляд, принципиальных отличий этой формулировки от той, что дали К. И. Скрябин и Р. С. Шульц, нет; именно таких животных они и назвали «резервуарными». Однако Оденинг (Odening, 1976) считает, что понятие резервуарного хозяина намного шире с эпидемиологической точки зрения, и потому для этого явления более подходит термин «паратенический хозяин», который, как отмечает Моравец (1994), принят в международной практике. И действительно, знакомство с зарубежной литературой по анизакидам, показывает, что в подавляющем большинстве публикаций, особенно последних лет, употребляется именно этот термин. В то же время, как будет показано ниже, некоторые авторы пытаются переосмыслить значение этого понятия применительно к отдельным звеньям жизненного цикла некоторых представителей анизакид.

Итак. Дабы не вступать в полемику относительно правомочности существования того или иного термина, поскольку это уведёт нас в сторону от основной цели работы, рассказывая о жизненных циклах анизакид, будем придерживаться принятого в международной паразитологической литературе понятия «паратенический хозяин».

В общих чертах жизненный цикл анизакид включает свободноживущие и паразитические стадии и характеризуется отсутствием хозяин-

ной специфичности у ряда паразитических стадий и привязанностью их к трофическим связям хозяев.

Поскольку отдельные представители анизакид имеют важное экономическое, ветеринарное и/или медицинское значение, изучению их жизненных циклов уделяется большое внимание и по этому вопросу накоплена обширная литература, особенно зарубежная. Учитывая тот факт, что рассматриваемые нами роды анизакид во взрослом состоянии паразитируют у представителей разных классов животных – млекопитающих, птиц, рыб, рассмотрим особенности их жизненного цикла применительно к каждому роду отдельно. Как и в разделе 2.2, сначала расскажем о нематодах, заканчивающих развитие в теплокровных животных, а затем о представителях тех родов, для которых окончательными хозяевами служат холоднокровные животные, в данном случае рыбы. Начнём с рода *Anisakis*.

Жизненный цикл нематод рода *Anisakis*.

Жизненный цикл нематод рода *Anisakis* включает свободноплавающие личиночные стадии, паразитические личиночные стадии в промежуточных и резервуарных (транспортных) хозяевах и паразитические личиночные и взрослые стадии в окончательном хозяине – морских млекопитающих. На основании анализа многочисленных литературных данных, в которых в той или иной степени затрагиваются вопросы жизненного цикла этих нематод, его можно представить следующим образом.

Яйца нематод попадают в воду вместе с фекалиями морских млекопитающих. Их форма от округлой до овальной, оболочка гладкая, прозрачная. Зародыш только что отложенного самкой яйца находится на стадии протопласта. Эмбриональное развитие и первая линька личинки проходят в плавающем в воде яйце. Время развития зависит от температуры; например, у *Anisakis simplex* оно обратно пропорционально температуре и занимает от 3 до 21 дня (5 – 21°C), но не зависит от солёности (Hojgaard, 1998). Однако доля яиц, в которых завершился процесс развития, увеличивается с солёностью, достигая наивысших показателей при 13°C и наименьших – при 21°C. Экспериментально установлено, что время, необходимое для развития яиц, значительно уменьшается в случае воздействия на яиц светом (при 13°C). Вышедшие из яйца личинки 2-й стадии попадают в воду. Средняя выживаемость личинок в воде колеблется в пределах 92 – 113 дней; продолжительность периода выживания увеличивается с солёностью, но уменьшается с температурой.

Первый промежуточный хозяин паразита – главным образом эвфаузииды, хотя и известны случаи обнаружения этих личинок в креветках, амфиподах и крабах (более подробно по этому вопросу см. главу 6). Эвфаузииды заглатывают плавающих в воде личинок, в их организме те освобождаются от чехлика и мигрируют в гемоцель (кровеносную полость). Здесь личинки линяют во второй раз и переходят в следующую, 3-ю стадию, располагаясь в гемоцеле рачков в свободном состоянии.

Между плавающими в воде в воде личинками и эвфаузиидами могут вклиниться транспортные хозяева. Это – мелкие ракообразные, например, копеподы, которые проглотили этих личинок, а затем, став жертвой эвфаузиид или других ракообразных, передали им этих паразитов. Рыбы,

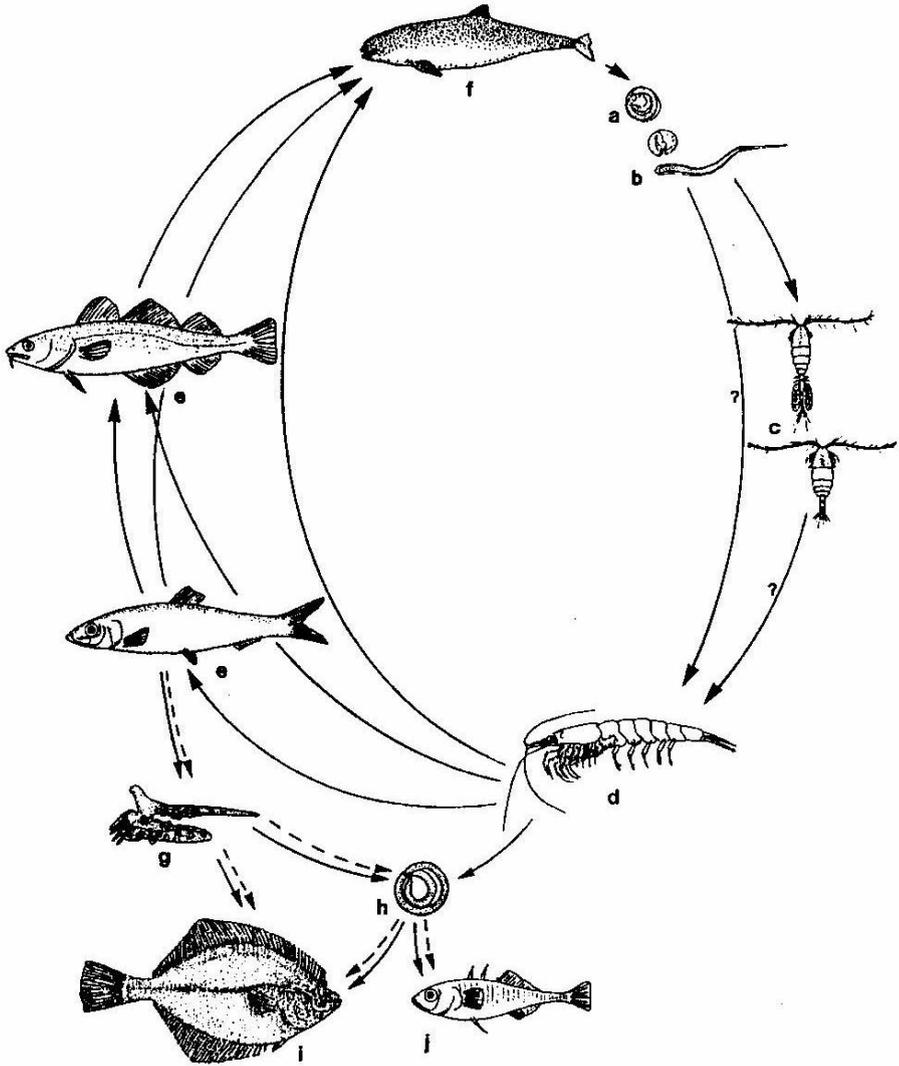
кальмары, каракатицы, питающиеся эвфаузидами, получают с пищей и личинок 3-й стадии. В их организме личинки не линяют, находятся в спокойном состоянии и обычно встречаются в капсулах в висцере или мускулатуре. Эти личинки могут попадать от мелких рыб или кальмаров к крупным хищным рыбам или кальмарам, благодаря существующим в океане трофическим отношениям типа хищник – жертва. Известно также, что личинки 3-й стадии могут встречаться в свободном состоянии в планктоне, куда они попадают в результате гибели их хозяев – рыб и беспозвоночных. Экспериментально показано, что личинки *Anisakis simplex* из сельди могут выживать в солоноватой и морской воде и сохранять свою жизнеспособность, по меньшей мере, в течение 6 недель (Køie, 2001). Возможность подобного переноса нематод от одного вида рыб к другому, от одного вида головоногих моллюсков к другому или же к рыбе и их последующего выживания в новом хозяине подтверждена экспериментально (Smith, 1974; Rolbiecki et al., 2001).

Таким образом, благодаря сложным трофическим связям, по сути представляющим собой трофическую паутину, цепочка хозяев в жизненном цикле нематоды может удлиниться. Окончательные хозяева – киты и ластоногие заражаются нематодами, поедая эвфаузиид, либо рыб, или же кальмаров, содержащих личинок 3-й стадии. В их организме у личинки последовательно происходят третья и четвёртая линьки, и она превращается сначала в 4-ю предвзрослую стадию, а затем во взрослую форму.

Итак, до последнего времени было принято считать, что у *Anisakis* в яйце личинка претерпевает только одну линьку, из яйца в воду выходит личинка 2-й стадии, а в промежуточных хозяевах, в основном в эвфаузидах, происходит 2-я линька, в результате чего личинка превращается в 3-ю стадию. В таком состоянии личинки попадают к рыбам или кальмарам и остаются в них до попадания в окончательного хозяина, в котором развиваются до половозрелой стадии, последовательно пройдя в их организме через 3-ю и 4-ю линьки. Именно в таком виде представлен жизненный цикл *Anisakis* во многих научных статьях, научно-популярных и справочных изданиях.

Однако относительно недавно появилось несколько публикаций, авторы которых утверждают, что в яйце у *A. simplex* (sensu lato) во время личиночного развития происходят не одна, а две линьки (Køie, 2001; Køie et al., 1995). Вышедшие из яиц личинки 3-й стадии одеты в толстую эластичную кутикулу личинки 2-й стадии, тогда как тонкая гладкая хрупкая кутикула личинки 1-й стадии остаётся в яйце. Похожая на кокон, исчерченная, с двумя боковыми выступами кутикула личинки 2-й стадии увеличивает плавучесть личинок 3-й стадии, которые всегда сосредотачиваются в толще воды, тогда как яйца нематоды опускаются на дно. Вышедшие из яйца личинки достигают в длину 0.25 – 0.28 мм. Возможно, что при попадании в промежуточного хозяина – рачков, благодаря действию их ротового аппарата, разрушающего кутикулу 2-й стадии, личинка покидает её. Это позволяет освободившейся личинке 3-й стадии проникнуть из кишечника рачка в его гемоцель. Дальнейшее путешествие личинок от рачков к рыбам или головоногим моллюскам и далее к окончательному хозяину не отличается от уже известного описания.

Таким образом, совершенно очевидно, что схема жизненного цикла *A. simplex* осталась практически той же – та же смена хозяев, та же поэтапная передача инвазионных стадий паразита по трофической цепочке хозяев, но акценты относительно этапов развития нематоды и роли в нём тех или иных групп животных несколько сместились (рис. 2.10)⁵.



⁵ Во многих публикациях, особенно научно-популярных и справочных, а также на Интернет-сайтах, приводятся схемы жизненного цикла этого паразита, зачастую весьма упрощённые, а иногда в определённой степени даже ошибочные. Не буду останавливаться на них, а воспроизведу только одну схему, самую последнюю и очень наглядную, которую приводят только что процитированные авторы (Køie, 2001; Køie et al., 1995). Эта предполагаемая схема циркуляции *Anisakis simplex* в прибрежных и океанических водах построена ими на основе собственных исследований и литературных данных.

Рис. 2.10. Предполагаемая схема жизненного цикла *Anisakis simplex* в океанических водах (—) и возможная передача к бентосоядным рыбам и мелким рыбам в прибрежных / солоноватых водах (- - -). **a** – яйца, в которых проходит развитие от личинок 1-й стадии к 3-й стадии; **b** – свободноплавающая, заключённая в чехлик личинка 3-й стадии; **c** – предполагаемый (транспортный) хозяин (копеподы) с личинками, покинувшими чехлик; **d** – обязательный промежуточный хозяин (эвфаузииды с личинками 3-й стадии); **e** – транспортный хозяин (рыбы и головоногие с личинками 3-й стадии); **f** – окончательный хозяин, в котором происходит 2 линьки, от личинки 3-й стадии до взрослой формы. **g** – висцера транспортного хозяина, например, сельди, с личинками 3-й стадии; **h** – свободноплавающие личинки 3-й стадии из погибших обязательных промежуточных хозяев или погибших рыб-транспортных хозяев; **i** – транспортный хозяин (бентосоядные рыбы, например, камбалы) с личинками 3-й стадии; **j** – транспортные хозяева (мелкие, главным образом, бентосоядные рыбы, например, колюшки) с личинками 3-й стадии (из: Kjøie, 2001).



Многие исследователи считают, что полностью и, главное, достоверно расшифровать жизненный цикл любого представителя анизакид можно только при условии экспериментального заражения животных личинками соответствующих стадий или же выращиванием в искусственных средах личинок и яиц. С этим утверждением трудно не согласиться, поскольку именно в таких условиях практически исключается возможное действие фактора случайности и удаётся проследить весь процесс формирования и продолжительность развития той или иной стадии. Подобные эксперименты позволяют не только установить этапы развития паразита, но и выявить факторы, влияющие на продолжительность тех или иных стадий, что имеет немаловажное значение в изучении эпидемиологии анизакид и профилактике анизакидозисов человека и домашних животных.

Остановлюсь на результатах некоторых экспериментов по выращиванию взрослых форм *Anisakis* из личинок. Обычно их обозначают как *A. simplex*, т.е. речь идёт о личинках, которых в свете последних таксономических исследований следует отнести к комплексу *A. simplex* (sensu lato). Методики, используемые исследователями, различны, но получаемые результаты в целом схожи.

До начала 70-х годов практически все подобные опыты заканчивались выращиванием только 4-й личиночной стадии, предшествующей взрослой форме (Gibson, 1970; Grainger, 1959; Khalil, 1969 и др.). В 1971 г. впервые были выращены половозрелые самки и самцы *A. simplex* из личинок, собранных от североморских сельди, скумбрии и окуней (Banning, 1971) [автор первоначально назвал их *A. marina*, но позже (Pippy, Banning, 1974) название было изменено на *A. simplex*].

Несколько годами позже, при выращивании личинок *A. simplex*, извлечённых из балтийской сельди, были получены 4-я личиночная стадия, взрослые особи самцов и самок, а также яйца и первые личиночные стадии, выклёвывающиеся из яиц (Grabda, 1976b). Личинок культивировали на питательной среде из экстракта говяжьей печени с добавлением свежей

коровьей крови при температуре 36° – 37°С (фунгициды и антибиотики не добавлялись). Полный цикл культуры с момента появления яиц составил от 23 до 29 дней. За этот период личинки дважды линяли: в первый раз через 5 – 7 дней после начала культивирования, следующая линька наступила через 12 – 14 дней, после чего появились взрослые особи. Самки начали откладывать яйца через 4 – 9 дней, этот процесс продолжался в течение 14 – 19 дней, после чего они погибали.

Не столь удачны были попытки вырастить взрослую форму из личинок *A. simplex* от атлантической сельди, лосося, скумбрии и кальмара иллекса, выловленных в водах Ньюфаундленда (атлантическое побережье Канады) (Threlfall, 1982). Личинок поместили в среду, состоящую из гомогенизированной печени свиньи (100 г печени/500 мл 0.9 % NaCl). Предварительно в гомогенат печени добавляли пепсин, доводили рН с помощью соляной кислоты до 1.0 – 1.5 и переваривали при 38°С в течение ночи. Перевар фильтровали, рН доводили до 2.0 и центрифугировали при 5000 об/мин. В надосадочную жидкость добавляли 0.015 г нистатина/100 мл и разливали по флаконам по 10, 20 и 40 мл. В них вносили по 1 – 3 нематоды. Для успешного культивирования в среду ежедневно добавляли цельную гемолизированную кровь собаки по 1 – 2 капли на флакон. Культивирование осуществлялось при 36°С. Первый раз личинки линяли через 4 – 6 дней после помещения в среды, затем – через 12 – 14 дней после первой линьки. Как видим, сроки линек совпадают с результатами исследований Я. Грабды (Grabda, 1976b). Длина тела полученных взрослых особей достигала 67.9 мм (в начале опыта личинки, извлечённые из сельди, имели в длину 37.3 мм, из скумбрии – 29 мм). Личинки, выделенные из сельди, достигли предвзрослой стадии и жили до 54 дней, но полностью не созревали. Личинки из кальмара не росли, и гибли через 1 – 2 дня.

Похожие результаты по срокам линек и размерам выращенных взрослых форм *A. simplex* были получены при культивировании личинок этого паразита из снака, выловленного в водах Новой Зеландии. Третья линька у них встречалась на 5 – 6-й день культивирования, четвёртая – между 16 – 23 днями (Hurst, 1984a). В эксперименте нематоды выросли от 14 – 26 мм (личинки 3-й стадии) до 29.5 – 37.5 мм (личинки 4-й стадии) и до 34 – 82 мм (взрослые формы). Одновременно аналогичные эксперименты были проведены и с личинками *Pseudoterranova decipiens*, но в этом случае удалось получить только несколько личинок 4-й стадии, которые жили 12 дней.

Жизненный цикл нематод рода *Contracaecum* (рис. 2.11, 2.12).

Среди представителей данного рода достаточно полно изучены жизненные циклы у нескольких пресноводных видов, окончательными хозяевами которых являются птицы, в частности у *C. microcephalum* (Rud., 1809), *C. micropapillatum* (Stossich, 1890), *C. ovale* (Linstow, 1907), *C. rudolphii* Hartwich, 1964. Подробная информация об этом изложена в монографиях и статьях А. А. Мозгового и его же с соавторами (Мозговой, 1953; Мозговой, Шахматова, 1973; Мозговой и др., 1968а, 1968б), а также в «Определителе паразитов...», 1987» и сводной работе Моравеца (Moravec, 1994). По этой причине, в качестве примера приведу описание жизненного

цикла только одного вида – *C. rudolphii* [жизненный цикл этого вида был изучен А. А. Мозговым с соавторами (1968б), но под названием *C. spiculigerum* (см. Moravec, 1994)]. Кстати, принципиальных различий в схеме жизненного цикла и в прохождении отдельных стадий у всех перечисленных выше видов нет, поэтому изложенная информация даст достаточно полное представление об особенностях развития птичьих представителей рода *Contracaecum*.

Яйца нематод выделяются из организма птиц в воду без признаков дробления. Через 3 сут при 25 – 29°C в них формируется личинка 1-й стадии, которая линяет к концу 4-х суток и выходит из яйца на 5 – 6-й день. Вышедшие в воду личинки очень активны. Они прикрепляются группами к каким-либо подводным предметам и сохраняют жизнеспособность при 22 – 25°C в течение 15 – 18 дней, при понижении температуры продолжительность периода выживания увеличивается. Промежуточные хозяева – циклопы и рачки диаптомусы заражаются при заглатывании личинок 2-й стадии. В их организме личинки проникают через стенку кишечника в гемоцель, где превращаются в личинок 3-й стадии. Развитие личинок в рачках может продолжаться до 4 недель, но инвазионного состояния они достигают уже в первые дни. Если таких рачков заглатывают рыбы, то нематоды проникают через стенку кишечника в полость тела и оседают в мезентерии; в организме рыб происходит рост и дальнейшее развитие личинок. В течение 9 дней личинки вырастают до 0.65 – 1.1 мм. Дефинитивные хозяева, в основном бакланы и пеликаны, заражаются как через второго промежуточного, так и через резервуарного (паратенического) хозяина. Помимо того, экспериментально была подтверждена возможность заражения одно- и двухдневных птенцов половозрелыми и молодыми гельминтами, которых взрослые птицы отрывают вместе с пищей при кормёжке птенцов (Мозговой, 1953). Кстати, замечено, что пребывание на воздухе более 2 мин снижает процент выживающих паразитов.

В роли паратенических хозяев в жизненных циклах *Contracaecum* выступают в основном рыбы и ракообразные, а также личинки хирономид, стрекоз, головастики, лягушки. При этом часто одни и те же виды животных могут быть и промежуточными и резервуарными хозяевами. Установлено, что при двух-, четырёхкратных пассажах личинок рода *Contracaecum* у копепод, стрекоз, головастиков в любой комбинации, те способны мигрировать и инкапсулироваться, оставаясь при этом длительное время жизнеспособными. В этой связи имеет смысл обратить внимание на публикацию, в которой сообщается об обнаружении в кишечном тракте хамелеона, погибшего в одном из зоопарков в Индии, многочисленных нематод родов *Contracaecum* и *Porrocaecum* (Raman et al., 2000). Авторы находки предполагают, что заражение хамелеона произошло при питании промежуточными хозяевами этих паразитов – ракообразными (для первого из них) и дождевыми червями (для второго).

Что касается морских видов *Contracaecum*, то здесь, как правило, более всего изучена та часть их жизненного цикла, которая проходит в рыбах (паратенических хозяевах) и птицах и морских млекопитающих (дефинитивных хозяевах).

Единственный морской вид *Contraeaecum*, чей жизненный цикл исследован в экспериментальных условиях, это – *C. osculatum* (Køie, Fagerholm, 1993, 1995). Яйца были получены от нематод, извлечённых из трёх серых тюленей, случайно попавших в сети. Большинство яиц было инкубировано в морской воде при 6°C, а чтобы ускорить их развитие, некоторые из них содержались при 15°C. Из яиц выходили личинки 3-й стадии (ранее существовало мнение, что из яиц выходят личинки 2-й стадии), которых сохраняли в морской воде при 6°C. Размеры личинок при этом достигали 0.30 – 0.32 мм (в среднем 0.31). Кутикула личинок 1-й стадии тонкая, гладкая и остаётся в яйце, тогда как кутикула личинки 2-й стадии толстая, исчерченная и служит чехлом для только что вышедшей, находящейся внутри него личинки.

Выращенных в лаборатории ракообразных – акарцию тонзу, науплиусов баянуса, гарпактикоидных копепод, амфипод, изопод, мизид и декапод, а также различные виды копепод, выловленных в море, подсаживали в небольшие ёмкости с морской водой, в которых находились сотни личинок. Контрольные рачки, как показали вскрытия, были свободны от инвазии. Свободноплавающие личинки заглатывались акарциями, гарпактикоидными и другими копеподами, науплиусами баянуса, мизидами. В копеподах личинки проникали из их кишечника в гемоцель, и в отдельных рачках их насчитывалось более 10. К концу первой недели длина тела личинок увеличилась до 0.38 – 0.44 мм (в среднем 0.41). В остальных представителях ракообразных, за исключением одного экз. *Neomysis integer*, личинки не прижились. В *N. integer* к концу 3-й недели личинки выросли до 0.4 – 0.53 мм (в среднем 0.44). Таким образом, авторы рассматривают ракообразных в качестве паратенических хозяев в жизненном цикле *C. osculatum*. Заметим, что в природе беспозвоночные, естественно заражённые личинками 3-й стадии, которых можно с уверенностью отнести к *C. osculatum*, неизвестны, за исключением личинок *C. osculatum baicalensis*, обнаруженных у бокоплава «юр» в оз. Байкал.

Цитируемыми исследователями была также изучена возможность переноса личинок *C. osculatum* от одного вида ракообразных к другому, от ракообразных к рыбе и от одной рыбы к другой. Проанализировав все результаты, полученные в ходе экспериментального заражения хозяев, а также многочисленные литературные данные о встречаемости личинок *C. osculatum* у рыб, авторы (Køie, Fagerholm, 1993, 1995) пришли к выводу, что первые две линьки паразита проходят в яйце, а последние две – в окончательном хозяине, в тюленях. Ни в ракообразных, ни в рыбах линьки личинок не наблюдается. Однако, в зависимости от относительных пропорций размеров личинки 3-й стадии и рыбы – её потенциального хозяина, для достижения личинкой соответствующего размера, при котором она становится инвазионной для окончательного хозяина (более 4 мм длины), необходим её обязательный перенос через рыбу или даже нескольких рыб.

На основании изложенного авторы предлагают следующую схему жизненного цикла *C. osculatum* (рис. 2.11).

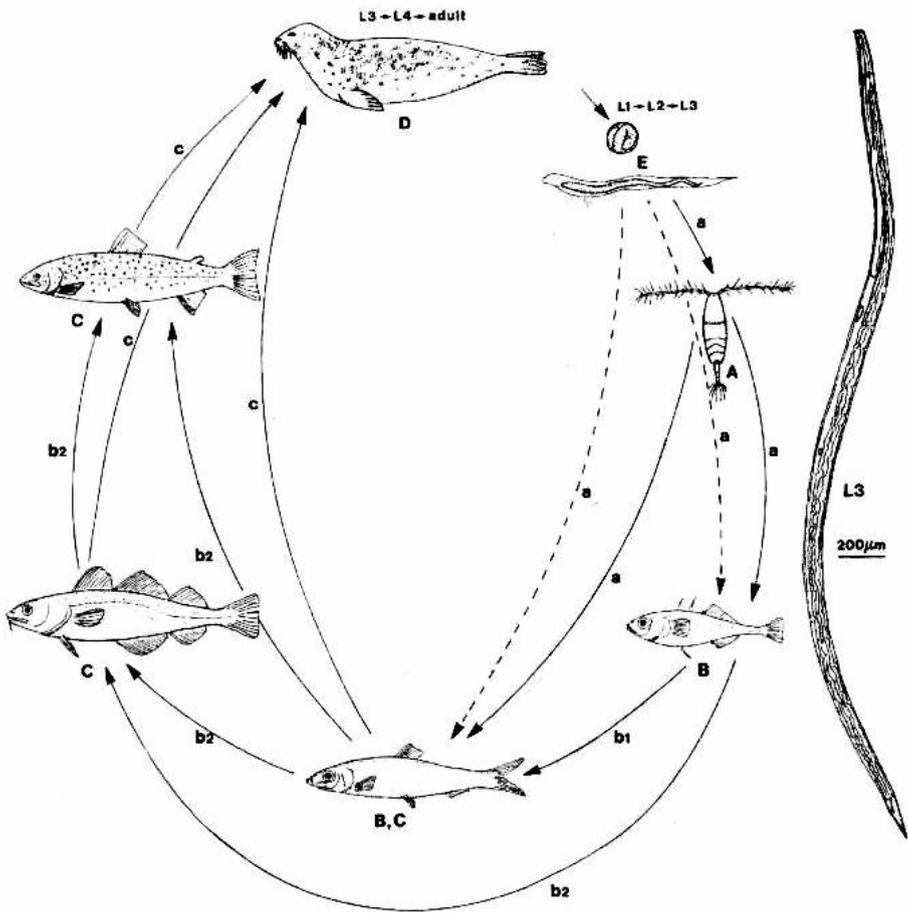


Рис. 2.11. Жизненный цикл *Contracaecum osculatum* (справа изображена личинка 3-й стадии из морской камбалы). А: ракообразные – паратенический хозяин; В: первый промежуточный хозяин – рыба; С: хозяин – только рыба или рыба – второй (третий) промежуточный хозяин; D: окончательный хозяин; E: свободноплавающие яйца с личинкой 1-й – 3-й стадии (L1 – L2 – L3) и свободные, только что вылупившиеся личинки (заключены в чехлик личинки 2-й стадии).

a – заражение паратенических хозяев [A] и прямое заражение [- - -] рыб через заглатывание личинок (гипотетически) – 3-я стадия личинки >0.3 мм; **b** – перенос личинки 3-й стадии от одной рыбы к другой: b1 – личинка 3 стадии, >0.3 мм; b2 – личинка 3-й стадии, >1.0 мм (?); **c** – заражение окончательного хозяина – 3-я стадия личинки, >4 мм (из: Køie, Fagerholm, 1995).

Что касается упомянутого выше пресноводного *C. osculatum baicalensis*, то в качестве его первого промежуточного хозяина указывается бокоплав «юр» – самый распространённый пелагический рачок Байкала, составляющий основную пищу желтокрылого бычка (цит.: по Мозговой, 1953). Бычок, являющийся дополнительным хозяином в биологическом цикле паразита, заглатывает вместе с бокоплавами личинку нематоды, находящуюся на 2-й стадии развития. Помимо желтокрылки, в роли дополнительных хозяев выступают и другие байкальские рыбы – большая голюмянка, сибирский хариус и ряд других, входящих в спектр питания бай-

кальской нерпы – дефинитивного хозяина. В теле рыб личинка переходит в 3-ю стадию, а окончательное развитие паразита происходит в кишечнике нерпы (рис. 2.12).

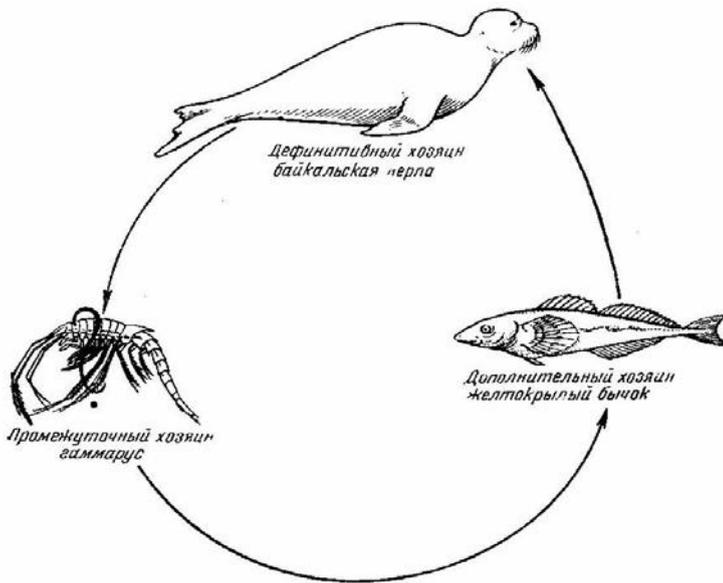


Рис. 2.12.
Биологический цикл
нематоды
*Contraaecum
osculatum
baicalensis*
(из: Мозговой, 1953)

Жизненный цикл нематод рода *Porrocaecum* (рис. 2.13).

Жизненный цикл представителей данного рода практически не изучен, за исключением нескольких видов [*P. crassum*; *P. ensicaudatum* (Zeder, 1800); *P. heteroura* (Creplin, 1829, emend. Mehlis, 1831); *P. semiteres* (Zeder, 1800); *P. skrjabinensis* Mosgovoy, 1949], окончательными хозяевами которых являются домашние и дикие утки, а промежуточными, как выяснилось, – почвенные олигохеты. Особенностью жизненного цикла этих видов является длительное пребывание личинок нематод в кровеносных сосудах олигохет (всё неблагоприятное время года), а также миграция личинок в организме окончательного хозяина под слизистую желудка на срок до 7 дней для прохождения необходимой фазы развития.

Приведу информацию о жизненном цикле типового вида рода – *P. crassum*, жизненный цикл которого был расшифрован в экспериментальных условиях (Мозговой, 1953). Половозрелые самки паразита, находясь в тонком отделе кишечника своего хозяина, откладывают яйца, которые обладают мощной и сложной оболочкой и находятся на стадии протопласта. Развитие яиц проходит во внешней среде, и в экспериментальных условиях к концу 5-х суток в яйце сформировалась подвижная личинка. Далее личинка претерпевает линьку, на её головном конце образуется характерный зубовидный выступ, а тело одевается тонкой оболочкой. Дальнейшее развитие паразита протекает в организме промежуточного хозяина, в данном случае – дождевого червя. Утки, заглатывая червей, вместе с ними получают и личинок нематод, которые мигрируют в их организме сначала под кутикулу мышечного желудка, а затем – в просвет тонкого

отдела кишечника, где и достигают половой зрелости. Спустя 20 – 22 дня после заражения в помёте птицы были обнаружены первые яйца паразита.

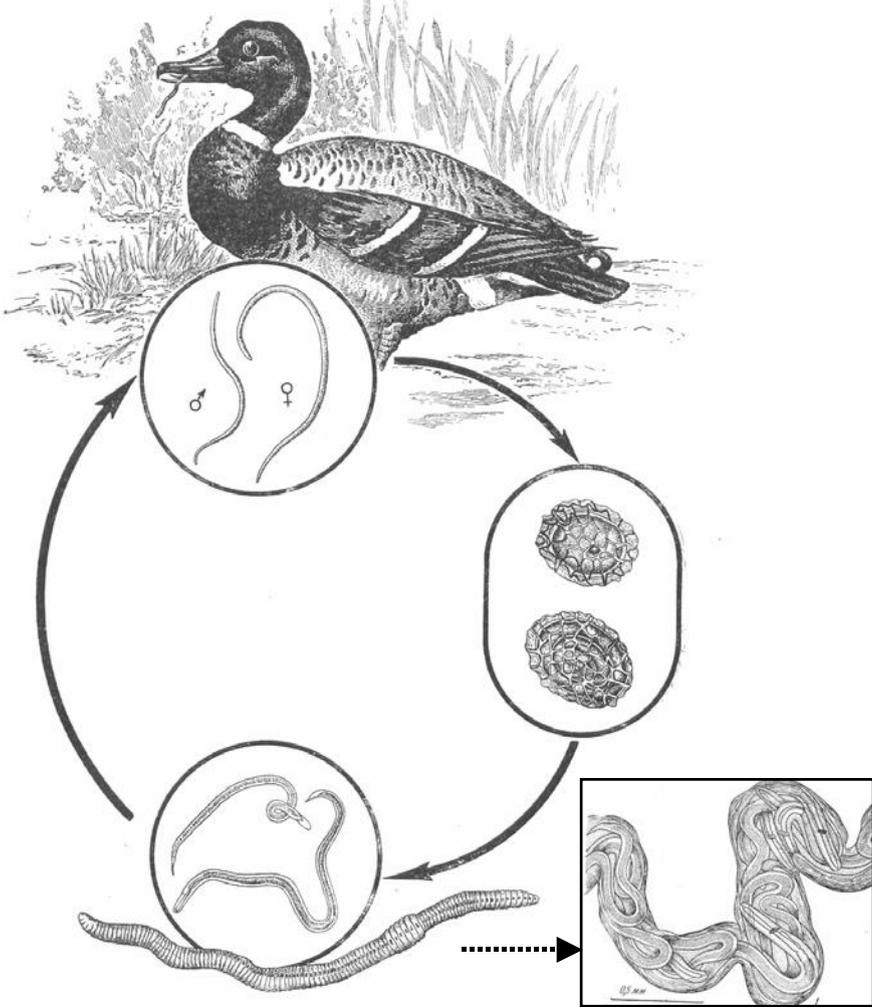


Рис. 2.13. Схема жизненного цикла *Porrocaecum crassum* (справа в рамке – личинки в кровеносном сосуде экспериментально заражённого червя) (из: Мозговой, 1953)

Вместе с тем, совершенно очевидно, что жизненный цикл представителей данного рода может усложняться за счёт включения в него рыб, у которых довольно часто регистрируют личинок этих нематод (подробнее см. раздел 5.5). Более того, у видов *Porrocaecum*, окончательными хозяевами которых служат рыбадные птицы, участие рыб в их жизненном цикле в качестве промежуточных хозяев фактически обязательно.

Жизненный цикл нематод рода *Pseudoterranova* (рис. 2.14).

Заметим, что все работы, связанные с изучением жизненного цикла нематод рода *Pseudoterranova*, выполнены на *P. decipiens*. В целом, схема

жизненного цикла *Pseudoterranova* сходна с таковой *Anisakis*, за некоторыми исключениями.

Яйца попадают в воду с фекалиями окончательного хозяина. Попавшие в воду яйца *P. decipiens*, прежде чем осесть на дно, переносятся течениями в 100-метровом слое воды в течение 12 дней примерно на 50 км. В метровом слое воды над дном оседание яиц происходит в течение 3 ч, а далее они могут разноситься на 0.5 км. Размеры и плотность яиц, а следовательно, и скорость их оседания могут иметь адаптивное значение к переносу сильными океаническими течениями на большие расстояния (McConnell et al., 1997).

В яйце развивается личинка 2-й стадии, которая выходит заключённой в кутикулу личинки 1-й стадии (Measures, Hong, 1995). Развитие яиц и выход личинок в значительной степени зависят от температуры окружающей среды. При температуре 5°C личинки развиваются за 57 дней, при 10°C – за 21 – 24 дня, при 15°C – за 10 – 11 (Measures, 1996). При этом доля вылупившихся личинок достигает 95 – 99 %. При 20°C личинки выходят из яиц после 6 дней нахождения в морской воде. При нулевой температуре яйца не развивались, даже после содержания в подобных условиях в течение года. Когда же их поместили в условия повышенной до 18 – 20°C температуры, то развилось очень мало яиц, и выход личинок составил всего 0 – 6 %.

В солоноватой или морской воде при 5°C личинки жили 91 день, при 10°C – 63 – 67 дней, а при 15°C – 43 – 44. В пресной воде в отмеченном выше диапазоне температур личинки выживали соответственно 11, 7 – 8 и 4 – 5 дней. Иными словами, основным фактором, влияющим на развитие яиц, продолжительность жизни личинок во внешней среде, а следовательно, и на распределение личинок в толще воды, заражение ими промежуточных хозяев и развитие в них, является температура. Очевидно, что низкая температура окружающей среды способствует увеличению сроков жизнеспособности личинок, что повышает вероятность их попадания в промежуточного хозяина.

При электронно-микроскопическом исследовании яиц *P. decipiens*, извлечённых из желудка серого тюленя (Measures, Hong, 1995), было установлено, что они обладают скорлупой и содержат эмбрион на стадии морулы с 8 – 16 клетками. После первого дня инкубации в морской воде при 15°C яйца были уже на стадии гастрюлы. Кутикула личинки 1-й стадии впервые наблюдалась на эмбрионах в яйце на 5-й день. Вторая кутикула начала формироваться под кутикулой личинки 1-й стадии между 5-ми и 12 сутками, и на 12-й день личинка 2-й стадии оказалась заключена внутри кутикулы 1-й стадии. Последняя частично рассосалась во время развития кутикулы 2-й стадии. Выход личинок начался на 11-й день, и к 15-му дню вылупилось почти 100 % личинок. Вышедшая из яйца личинка 2-й стадии обладает кутикулой 1-й стадии и сверлильным зубом. Таким образом, электронно-микроскопическое обследование, по мнению исследователей, подтвердило наличие у *P. decipiens* только одной линьки в яйце и тот факт, что личинка 2-й стадии, выходящая из яйца, заключена внутри кутикулы 1-й стадии.

Личинки попадают в ракообразных, главным образом, амфипод, в которых они линяют и превращаются в личинку 3-й стадии. Экспериментальное скормливание амфипод с личинками псевдотеррановы рыбам 12 филогенетически различных видов, показало, что хотя в амфиподах и встречались личинки длиной от 0.82 до 7.08 мм, заражали рыб только те, что достигли длины 1.41 мм и больше (McClelland, 1995).

Попавшие в рыбу личинки 3-й стадии остаются в ней в таком состоянии до тех пор, пока не окажутся в организме окончательного хозяина, в котором происходят две последующие линьки и превращение личинок первоначально в предвзрослую, а затем и взрослую форму. К тому же, личинки могут попадать к крупным хищным рыбам или же кальмарам от мелких рыб или кальмаров, благодаря существующим в океане трофическим отношениям типа хищник – жертва. Подобная возможность попадания личинок *P. decipiens* от одного вида рыб к другому и их последующего выживания в новом хозяине подтверждена экспериментально (Scott, 1954). При скормливании треске личинок *P. decipiens* из корюшки выяснилось, что нематоды проникали через стенку желудка нового хозяина в полость его тела. Таким образом, благодаря трофическим связям, цепочка хозяев в жизненном цикле нематоды может удлиняться.

Итак, до последнего времени схему жизненного цикла *Pseudoterranova decipiens* (s. l.) представляли следующим образом. В яйце происходит одна линька, из яйца в воду выходит личинка 2-й стадии, а в промежуточных хозяевах, в основном в амфиподах, происходит 2-я линька, в результате чего личинка превращается в 3-ю стадию. В таком состоянии личинки попадают к рыбам и остаются в них до попадания в окончательного хозяина, в котором происходят последовательно третья и четвёртая линьки, в результате чего личинка превращается в 4-ю предвзрослую стадию и, наконец, взрослую форму (рис. 2.14).

Однако имеется и другая информация, согласно которой во время личиночного развития *P. decipiens* (sensu lato), как и у *Anisakis simplex* (s. l.), в яйце происходит две линьки. У личинки 2-й стадии нет ректума, ротовой полости и экскреторной системы, боковые выступы отсутствуют. Вышедшие из яиц личинки 3-й стадии, длиной 0.2 – 0.22 мм, одеты в толстую, похожую на кокон, кутикулу личинки 2-й стадии, тогда как тонкая кутикула личинки 1-й стадии остаётся в яйце (Koie et al., 1995). Личинки обладают хорошо развитым сверлильным зубом и пищеварительным трактом, активны и совершают резкие движения, поочерёдно сгибая и вытягивая тело, и не прикрепляются к субстрату. Таким образом, схема жизненного цикла *P. decipiens* практически не изменилась, но акценты относительно этапов развития нематоды и роли в нём тех или иных групп животных несколько сместились.

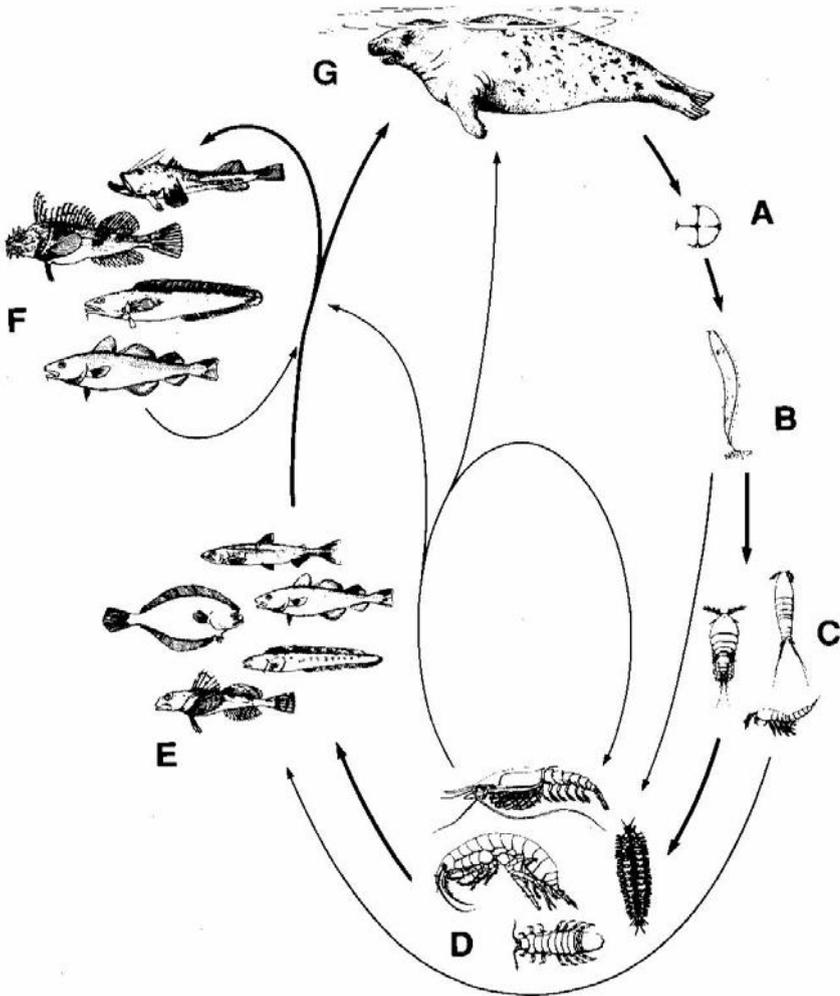


Рис. 2.14. Жизненный цикл *Pseudoterranova decipiens*: А – яйца в морской воде; В – только что вылупившаяся личинка 2-й (3-й ?) стадии, прикрепившаяся к субстрату хвостом; С – ранняя личинка 2-й (3-й ?) стадии в гемоцеле донных гарпактикоидных и циклопидных копепоид; D - личинка 2-й стадии с возможной линькой до личинки 3-й стадии в гемоцеле донных амфипод, изопод, мизид и случайных полихет; E – от ранней до поздней личинки 3-й стадии в полости тела и мускулатуре бентосоядных рыб – корюшки, ювенильной трески, зубатки и т.д.; F - поздняя личинка 3-й стадии в полости тела и мускулатуре демерсальных хищных рыб – морского чёрта, взрослой трески и т.д.; G - третья и четвёртая линьки и развитие до взрослой стадии в желудке тюленей (из: McClelland et al., 1990)

Лет 30 – 40 назад существовало мнение, что основным дополнительным хозяином в жизненном цикле *P. decipiens* является треска. Паразит даже получил соответствующее название – «тресковый червь» (“cod-worm”). Однако сейчас установлено, что в разных регионах Мирового океана роль основного промежуточного хозяина у *P. decipiens* выполняют разные виды рыб. Вероятнее всего, это связано с тем, что, как сейчас установлено, *P. decipiens* представляет собой комплекс родственных видов,

каждый из которых специфичен к определённому кругу, или даже виду, хозяев и характеризуется определённым ареалом. Поскольку биология этих хозяев, в том числе особенности их питания, разнятся, то и передача к ним личинок нематод осуществляется по разным пищевым цепям.

Так, в устье Эльбы основным промежуточным хозяином *P. decipiens* (s.l.) служит европейская корюшка (Möller, Klatt, 1988). Подсчитано, что каждая особь обыкновенного тюленя, питаясь корюшкой, ежедневно получает 18 нематод. В то же время, в юго-восточной части моря Уэдделла (Антарктика) главным промежуточным хозяином *P. decipiens*, без которого невозможно завершение его жизненного цикла, является *Cygnodraco mawsoni*, заражённый этими личинками на 74.4 %, (Palm et al., 1994). Кстати, морфологическое сравнение антарктических экземпляров *P. decipiens* с таковыми из вод Германии и Норвегии, выполненное с помощью электронно-сканирующего микроскопа, не выявило различий между ними (Palm et al., 1994), тогда как генетически доказано наличие в этих водах разных видов *Pseudoterranova* (Paggi et al., 2000).

В водах Норвегии личинки *P. decipiens* встречаются только у демерсальных и бентических рыб, причем самая высокая заражённость характерна для бычка керчака: в прибрежных водах южной и центральной Норвегии средний индекс обилия этого паразита составил соответственно 36 и 23 червя на рыбу (Jensen et al., 1994). В водах северной Норвегии, где у морского зайца паразитирует *P. bulbosa* (= *P. decipiens* C), основным промежуточным хозяином этого вида служит палтусовидная камбала (Bristow, Berland, 1992). Её заражённость здесь достигает 15 %, интенсивность инвазии колеблется от 1 до 165 экз. (в среднем 16.5). Вне зоны обитания морского зайца данный паразит у этого вида камбал не найден.

Как и в случае с нематодами рода *Anisakis*, несколько слов следует сказать об экспериментах по выращиванию взрослых форм из личинок *Pseudoterranova*, паразитирующих в рыбах. Подобные опыты по выращиванию половозрелых *P. decipiens*, личинки которых были выделены из мускулатуры трески, показали, что линька личинки и её превращение в 4-ю стадию происходят между 4-м и 6-м днями культивирования при температуре 35°C (Likely, Burt, 1989). Для сравнения: в природных условиях у 74.6 % личинок этот процесс происходит между 5-м и 9-м днями (McClelland, 1980). Во время первого переноса личинок в среду у всех особей наблюдалась сброшенная кутикула. Личинки легко идентифицировались отсутствием сверлильного зуба и наличием губ. Следующая линька происходила через 12 – 14 дней после начала инкубации. Эти нематоды отличались от личинок 4-й стадии наличием у самки заметной вульвы, а у самца характерным уплощённым и изогнутым хвостом с пре- и постанальными папиллами. Самки начали откладывать яйца на 28-й день, большинство из которых на 35-й день были на стадии морулы. Длина зрелых самок в опыте достигла 4.5 – 10.5 см, самцов 3.1 – 7.5 см. Максимальные величины были несколько больше тех, которые были зафиксированы авторами при измерении червей из естественно заражённых особей обыкновенного тюленя (самки 2.7 – 7.5 см, самцы 3.5 – 4.5 см) и серого тюленя (соответственно 3.3 – 6.0 и 3.1 – 4.0 см). На 38-й день опыта наблюдали копуляцию двух взрослых нематод. На 59-й день черви стали вялыми, пас-

сивными и погибающими. Из отложенных половозрелой самкой яиц личинки 2-й стадии выходят после 6 дней нахождения в морской воде при 20°C, а на 8-й день из яиц вылупилось около 30 % личинок (у червей, созревающих в природных условиях, доля вылупившихся яиц достигает 85 %). Их поведение ничем не отличалось от поведения тех личинок 2-й стадии, которые покидают яйца червей, достигших зрелости в организме тюленей.

Жизненный цикл нематод рода *Goezia*.

Жизненный цикл представителей данного рода практически не изучен. Исключение составляет типовой вид *G. ascaroides*, жизненный цикл которого был изучен в экспериментальных условиях (Мозговой и др., 1971). Установлено, что развитие этого паразита протекает с участием в качестве промежуточного хозяина веслоногого рачка – диаптомуса, резервуарных хозяев – молоди леща, густеры, уклей, сома и некоторых других рыб, и окончательного хозяина – сома.

Яйца без признаков дробления попадают в воду вместе с экскрементами хозяина – сома. В эксперименте личинка 1-й стадии (рис. 2.15) развивалась в яйце через 1.5 – 2 суток; через день она линяла и, в зависимости от температуры воды, к концу 3 – 4-х суток выходила из яйца. Личинки 2-й стадии уже инвазионны для промежуточных хозяев и могут свободно плавать в воде до 2 – 3 недель. Попав в кишечник диаптомусов,

личинки сбрасывают чехлик и проникают в полость его тела, где через сутки линяют и превращаются в личинку 3-й стадии. Попав в организм резервуарных хозяев, т.е. рыб, личинки инкапсулируются. Дефинитивный хозяин заражается через рачков или рыб, в нём личинка дважды линяет и через месяц превращается во взрослую форму.

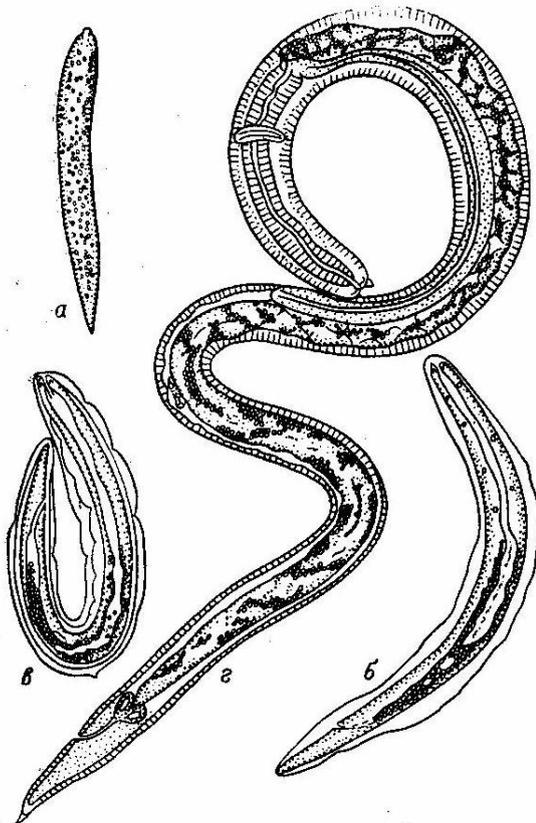


Рис. 2.15. *Goezia ascaroides*, стадии развития: а – личинка 1-й стадии в яйце; б – личинка 2-й стадии в яйце; в – то же вне яйца с раздвоенным чехликом; з – личинка 3-й стадии (из: Определитель паразитов..., 1987)

Жизненный цикл нематод рода *Hysterothylacium*.

Практически вся информация относительно жизненного цикла нематод данного рода касается случаев регистрации личинок 2 – 4-й стадий развития в различных беспозвоночных животных и рыбах (см. главы 5 и 6). Полностью расшифрованными можно считать жизненные циклы у немногих видов, в частности морского вида *H. aduncum* и пресноводного *H. bidentatum*.

Суммируя данные разных исследователей (Вальтер, 1968б, 1986; Солонченко, Ковалёва, 1985; Markowski, 1937 и др.), у первого из них до недавнего времени его представляли следующим образом.

Яйца вместе с экскрементами заражённой рыбы попадают в воду и развиваются при температуре воды 15 – 18°C в течение 3 дней, а при 6.5°C – за 16 – 19 дней. Вымётывание яиц одной самкой длится, например, на Белом море, 4 – 5 дней, а период продуцирования яиц может быть растянут на несколько месяцев. В яйце происходит первая линька, и личинки развиваются до 2-й стадии. Эти личинки выходят из яйца в воду, в которой могут жить до 2 мес. Для дальнейшего развития они должны попасть в беспозвоночных. Известно, что круг первых промежуточных хозяев этого паразита очень широк. Среди них немаловажная роль принадлежит ракообразным, что подтверждается многочисленными полевыми наблюдениями и экспериментальными данными. В Чёрном море первым промежуточным хозяином *H. aduncum* служит копепода *Pseudocalanus elongatus* (Солонченко, Ковалёва, 1985). Марковский (Markowski, 1937) успешно заразил два вида морских копепод – *Euritemora affinis* и *Acartia bifilosa* яйцами, содержащими личинок 2-й стадии. Экспериментальные исследования на Белом море показали, что в жизненном цикле *H. aduncum* в качестве промежуточного хозяина могут участвовать 8 видов копепод (Вальтер и др., 1979; Попова, Вальтер, 1965), а также изопода *Iaera albifrons ischiosetosa* (Вальтер, 1968б). Использованные для заражения изопод 13-дневные личинки нематоды имели в длину 0.256 – 0.368 мм, а на 207-й день эксперимента они выросли до 7.229 мм. Были прослежены отдельные детали органогенеза личинок, в частности развитие пищеварительной и половой систем (рис. 2.16 и 2.17).

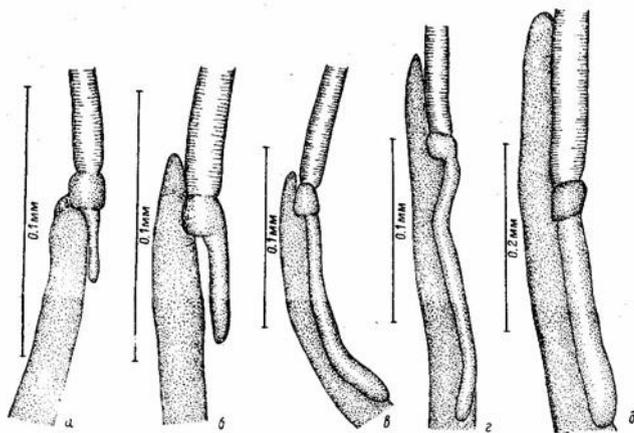


Рис. 2.16. Развитие желудочного и кишечного отростков у личинок *Hysterothylacium aduncum* 3-й стадии из *Iaera albifrons ischiosetosa* (из: Вальтер, 1968б)

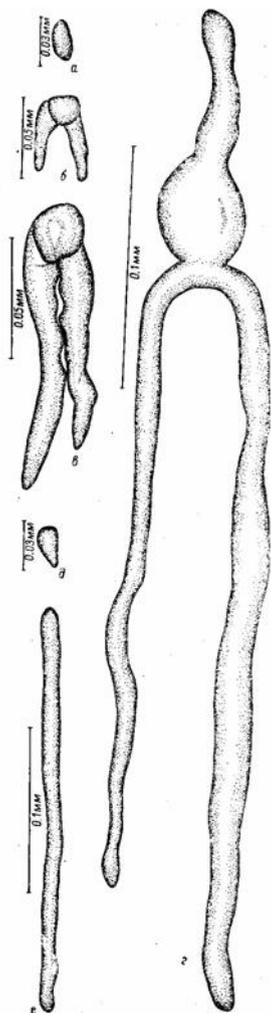


Рис. 2.17. Развитие половой системы у личинок *Hysterothylacium aduncum* 3-й стадии из *Iaera albifrons ischiosetosa*: а – г – женская и д, е – мужская (из: Вальтер, 1968)

Значительное увеличение размеров и те морфологические изменения, которые наблюдались у личинок в организме рачков, послужили автору исследования основанием для предположения, что в природных условиях *I. albifrons ischiosetosa* является промежуточным хозяином нематоды. В дальнейшем при полевых исследованиях в изоподах были найдены личинки нематод, морфологически идентичные обнаруженным в экспериментально инвазированных рачках на 80 – 108-й день опыта. Иными словами, эти личинки являлись личинками 3-й стадии и имели возраст 3 – 3.5 мес.

Помимо копепод и изопод, личинок *H. aduncum* 3-й стадии находят и в других ракообразных. Так, они были обнаружены у пресноводной мизиды *Neomysis intermedia* (Yoshinaga et al., 1987). Причем в данном случае речь не шла о случайной находке паразита: нематоды были зарегистрированы у 0.49 % обследованных мизид с интенсивностью 1 – 3 экз. Авторы высказали предположение, что мизиды заражаются, поедая фекалии рыб, а далее инвазия через мелких озёрных рыб попадает в хищных рыб, в данном случае в лососей.

Однако не только ракообразные включаются в жизненный цикл *H. aduncum* в качестве промежуточного хозяина.

Возможно, что роль как промежуточных, так и промежуточных и резервуарных хозяев одновременно могут играть некоторые виды полихет (Вальтер, 1986). Заражение полихет происходит яйцами, содержащими личинок 2-й стадии, а также свободными личинками. Последние, зацепившись за неровности грунта или друг за друга, могут скапливаться в больших количествах (20 – 30 экз. и более) и резкими колебательными движениями привлекать бентосных животных, например, полихет. В полости тела полихет личинки 2-й стадии линяют и превращаются в личинок 3-й стадии, для роста и развития которых требуется несколько месяцев. Достигнув предела в своём развитии, личинки так и остаются, за редким исключением, на 3-й стадии. Продолжительность жизни полихет 4 – 5 лет. Следовательно, личинки могут оставаться в их организме жизнеспособными до нескольких лет, что при-

водит к аккумуляции инвазии. В определённой степени этому способствует также их хищничество и встречающийся иногда каннибализм.

Вторыми промежуточными, или дополнительными, хозяевами *H. aduncum* являются рыбы-планктофаги, которые заражаются при питании различными беспозвоночными, содержащими личинок паразита. Окончательные хозяева – хищные рыбы приобретают нематод также через пищу. Помимо того, в жизненный цикл паразита в качестве паратенических хозяев могут включаться другие представители беспозвоночных, в частности, моллюски, офиуры, хетогнаты и т.д., передающие личинок рыбам-бентофагам (см. главу 6).

Итак, подведём итоги изложенной информации относительно жизненного цикла *H. aduncum*. Яйца нематоды попадают в воду, где в них развивается личинка 2-й стадии. Вышедших в воду личинок или же яйца с личинками заглатывают беспозвоночные, чаще всего, копеподы, в которых происходит линька личинок и их развитие в следующую 3-ю стадию. Рыбы-планктофаги приобретают личинок при питании беспозвоночными. В их организме те накапливаются, но не развиваются и находятся в состоянии покоя. Попав в окончательных хозяев, нематоды линяют и превращаются последовательно в личинок 4-й стадии, а затем взрослые формы.

Казалось бы, всё понятно. Однако 10 лет назад появилась публикация (Køie, 1993b), автор которой, на основании выполненных экспериментальных исследований, утверждает, что в яйце у личинки *H. aduncum* происходят две линьки, а не одна, т.е. личинка 3-й стадии формируется уже в яйце. Однако эта, находящаяся внутри яйца личинка не является инвазионной ни для рыб, ни для беспозвоночных, за исключением ракообразных. Именно в ракообразных, – в акарции, гарпактикоидах, различных амфиподах, изоподах [вспомним только что процитированную работу Е. Д. Вальтер (1968)] и мизидах происходит развитие типичной личинки 3-й стадии. Дальнейшее развитие паразита в рыбе зависит от размеров попавшей в неё личинки. Личинки менее 1 мм длины из гарпактикоид и личинки менее 1.5 – 2.0 мм длины из других ракообразных в рыбе не выживают. Личинки между 2 – 3 мм в длину остаются в рыбе на 3-й стадии. Личинки более 3 мм в длину линяют и переходят в личинку 4-й стадии в просвете кишечника рыбы. Таким образом, двуххозяинный цикл у *H. aduncum* встречается в тех случаях, когда рыбы поедают ракообразных, содержащих личинок 3-й стадии, имеющих в длину более 3 мм, а трёххозяинный (или более) цикл встречается в тех случаях, когда рыбы приобретают личинок менее 3 мм длины. Ктенофоры, хетогнаты, полихеты и офиуры, которые питаются заражёнными ракообразными, могут выступать в роли облигатных промежуточных или транспортных хозяев (рис. 2.18).

И в заключение несколько слов об экспериментах по культивированию личинок *H. aduncum* от 3-й стадии (нематоды были получены от европейской ставриды) до яйцекладущих взрослых форм, успешно выполненных несколько лет назад (Iglesias et al., 2002). Выяснилось, что оптимальной для развития личинок была температура 13°C, наличие в воздухе 5 % CO₂ увеличивало долю личинок, полинявших до 4-й стадии, почти в 2 раза (с 44 до 82 %) и среднюю выживаемость личинок в 1.6 раза (от 60 до 96 дней). Оптимальный pH 4.0. При этих условиях все личинки линяли до

4-й стадии, и более двух третей их переходили во взрослую стадию, из которых 25 – 30 % самок начали откладывать яйца, а средняя продолжительность их выживаемости превышала 4 месяцев. При добавлении в среду пепсина все личинки достигли взрослого состояния и, по крайней мере, 45 % самок начали откладывать яйца, а их плодовитость была в 12 раз выше плодовитости самок, выращенных в среде без пепсина. Средний размер неоплодотворённых яиц 56.8 x 47.6 мкм. Средняя длина выращенных самцов составила 3.2 – 5.2 см, самок – 3.0 – 6.5 см. Взрослые особи были идентифицированы как *H. aduncum aduncum* (см. раздел 5.1).

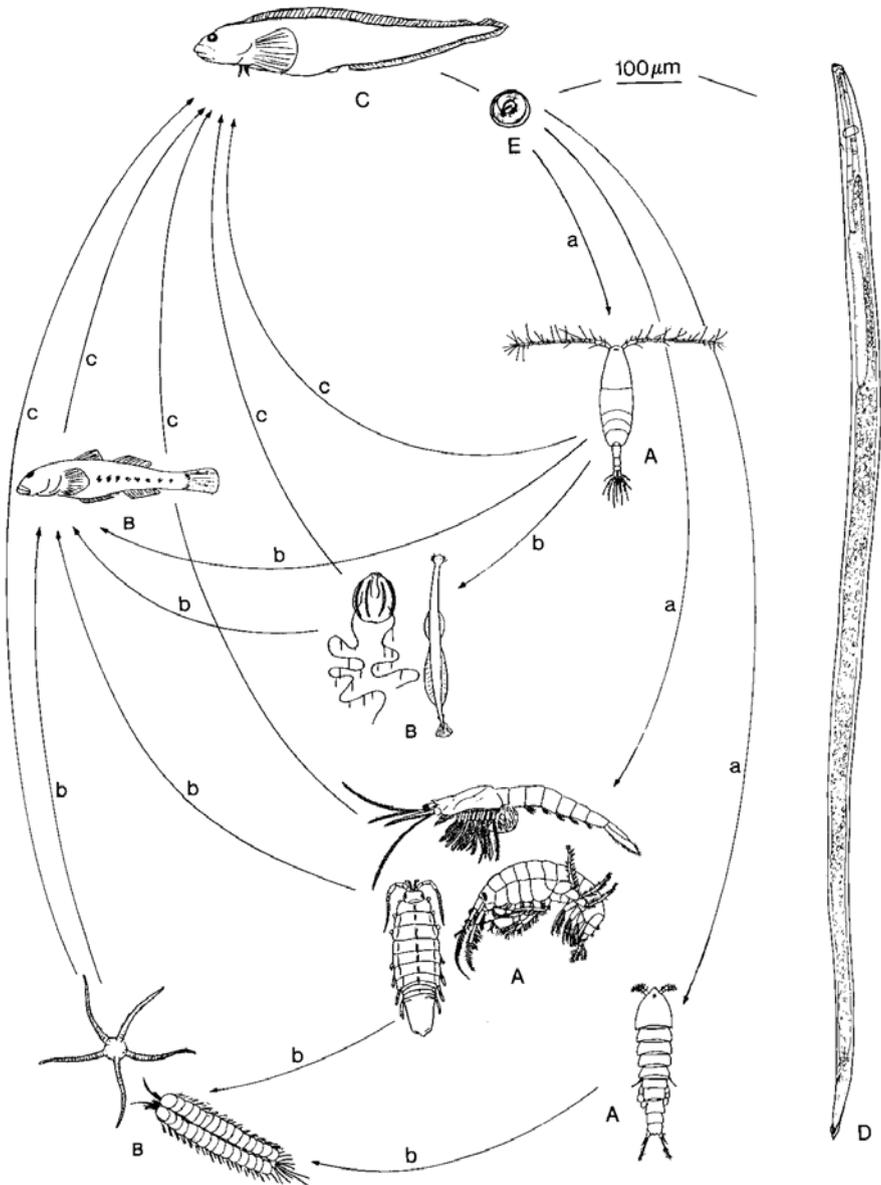


Рис. 2.18. Жизненный цикл *Hysterothylacium aduncum*.

А – первые промежуточные хозяева. **В** – вторые промежуточные – транспортные хозяева. **С** – окончательный хозяин: **а** – заражение первого промежуточного хозяина; личинка 3-й стадии, около 300 мкм длины; **б** – заражение второго промежуточного – транспортного хозяина: 0.5 мм (?) < 3-я стадия личинки < ? мм (офиуры, полихеты), 1.5 – 2 мм < 3-я стадия личинки < 3 мм (рыбы); **с** – заражение окончательного хозяина: 3-я стадия личинки > 3 мм. **Д** – мелкая личинка 3-й стадии, нарисованная при том же увеличении, что и яйцо, **Е**. (из: Køie, 1993b)



Жизненный цикл пресноводного вида – *H. bidentatum*, по сути, не отличается от такового *H. aduncum*. Яйцо в матке червя претерпевает первые этапы дробления. Яйца, выделенные в просвет пищеварительного тракта рыбы, вместе с её фекалиями попадают в воду, где происходит их дальнейшее развитие. Скорость эмбриогенеза зависит от температуры воды: при 20 – 22 °С он длится 6 – 8 сут (Определитель паразитов ..., 1987). Первая линька происходит ещё в яйце. Вылупившаяся из яйца личинка в воде линяет второй раз. В свободном состоянии личинка живёт от 3 до 15 сут. Плавающих в воде личинок заглатывают промежуточные хозяева – бокоплав (*Corophium curvispinum*), личинки мошек (*Simulium* spp.) и комаров (Chironomidae). В их организме происходит третья линька личинок, и они увеличиваются в размерах. Осетровые заражаются при заглатывании промежуточного хозяина, содержащего личинок нематоды. В пищеварительном тракте рыб те претерпевают 4-ую линьку и развиваются до взрослого состояния. Половая зрелость наступает у самок при длине 25 – 30 мм, у самцов 16 – 20 мм.

Жизненный цикл нематод рода *Raphidascaris*.

Рассмотрим жизненный цикл *Raphidascaris* на примере одного из наиболее изученных представителей рода – *R. acus*.

Яйца *R. acus* толстостенные, гладкие, почти сферические, размером 0.066 – 0.078 x 0.081 – 0.087 мм (Moravec, 1994) или же 0.07 – 0.10 x 0.04 мм (Определитель паразитов..., 1987), на одном из полюсов снабжены крышечкой. Отложенные в кишечник рыбы яйца выводятся во внешнюю среду вместе с экскрементами хозяина. Яйца очень устойчивы к низким температурам и могут сохранять жизнеспособность даже при их отрицательных значениях. Скорость развития яйца зависит от температуры окружающей воды: в лабораторных условиях при 22°С подвижная личинка 1-й стадии развивалась в течение 3 дней, приступала к линьке и на следующий день превращалась в личинку 2-й стадии внутри скорлупы яйца. В течение 7 – 30 дней эти личинки покидают яйцо, и некоторое время живут в воде (1 – 2 дня при 22°С и 3 – 10 дней при 7°С). Выход личинок происходит даже при низких температурах (7°С), но более медленно. При температуре 20°С развитие *R. acus* завершается за 2 – 8 недель (Moravec, 1970). Общая длина личинок 2-й стадии 0.24 – 0.38 мм.

Для дальнейшего развития личинки должны попасть в промежуточного хозяина (рыбу) или в паратенического хозяина (различные виды беспозвоночных). Попадая в беспозвоночных, в основном это – личинки хируномид, олигохеты, моллюски, планктонные и бентические ракообраз-

ные, личинки проникают в полость их тела, а у моллюсков также в гепатопанкреас и ногу, где спирально сворачиваются и остаются неподвижными до тех пор, пока не попадут в рыбу. По наблюдениям Моравеца (Moravec, 1994), линьки личинок от 2-й к 3-й стадии в беспозвоночных не наблюдается и, таким образом, те служат только паратеническими хозяевами в жизненном цикле данного паразита.⁶ В полости тела хирономид личинки сохраняются до 10 мес. Включение в жизненный цикл нематоды широкого круга паратенических хозяев является важной адаптивной особенностью паразита, многократно увеличивающего таким образом свои возможности для завершения жизненного цикла.

Беспозвоночные передают личинок рыбам, чаще всего карповым, во внутренних органах которых часто встречаются инцистированные и даже свободные личинки *R. acus*. Эти рыбы играют роль обязательного промежуточного хозяина в жизненном цикле нематоды. Попавшие в пищеварительный тракт рыб личинки с помощью головного сверлильного зуба проникают в брюшную полость и печень этих хозяев, где развиваются в 3-ю стадию, уже инвазионную для окончательного хозяина – щуки, налима, кумжи, угря и некоторых других хищных рыб. В организме окончательного хозяина личинки претерпевают ещё 2 линьки и, пройдя через 4-ю стадию, превращаются во взрослых червей.

Иногда рыба – промежуточный хозяин *R. acus* становится добычей другой рыбы, но такой, которая не может стать окончательным хозяином для данного паразита. В этом случае личинки или проникают во внутренние органы этого нового хозяина или остаются в просвете его кишечника, однако дальнейшего развития личинок не происходит. Этот новый хозяин также становится паратеническим для паразита, но уже для личинки 3-й стадии. Таким образом, личинки могут переходить от одного хозяина к другому, сохраняя при этом свою жизнеспособность и инвазионность.

В южных водоёмах Европы *R. acus* даёт две генерации в год, а в умеренной зоне – одну.

R. acus отличается от многих других нематод тем, что в половозрелом состоянии поражает рыб в строго определённые сезоны, – весной и до половины лета. В остальное время личинки этих гельминтов накапливаются в паратенических хозяевах, и весь неблагоприятный сезон паразитируют у них.

В свете изложенной выше схемы жизненного цикла *R. acus*, несомненный интерес представляют данные Моравеца с соавторами (Moravec et al., 1998) об обнаружении ими в оз. Бива (Япония) у кладоцеры *Leptodora kindti* личинок *Raphidascaris biwakoensis*, находящихся на 3-й стадии. Их длина составляла 2.92 – 5.49 мм. Авторы предположили, что данный вид лептодоры служит истинным промежуточным хозяином этого паразита, возможно, наряду с другими, низшими водными беспозвоночными. Высокие показатели встречаемости паразита у *L. kindti* указывает на то, что данный вид планктонных ракообразных является важным источником

⁶ Этой точке зрения противоречат данные некоторых других авторов, которые рассматривают бентических беспозвоночных в качестве обязательного промежуточного хозяина для *R. acus* (Бауер и др., 1977; Определитель паразитов..., 1987).

заражения рыб, выступающих в роли как окончательных, так и паратенических хозяев.

Прилагаемый рис. 2.19 демонстрирует, по мнению его автора (Moravec, 1994), схему циркуляции *R. acus* в природных условиях.

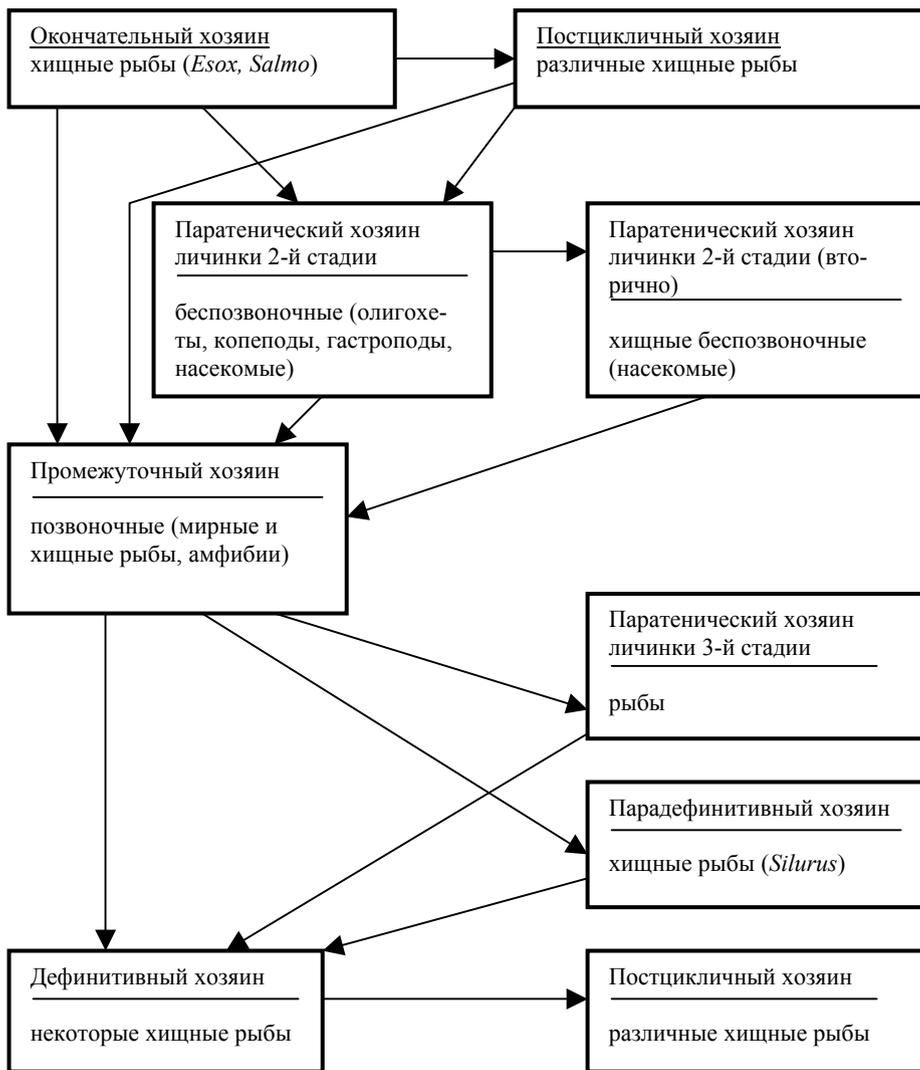


Рис. 2.19. Упрощённая схема циркуляции *Raphidascaris acus* в природе (по: Moravec, 1994)

Подведём итоги изложенной информации о жизненных циклах анизакид. Совершенно очевидно, что они весьма разнообразны и, независимо от того, к какому таксону (млекопитающие, птицы, рыбы, земноводные, рептилии) принадлежат их окончательные хозяева, включают последовательную, поэтапную смену хозяев, к каждому из которых приурочена определённая стадия развития паразита. Поскольку заражение всех хозяев осуществляется только через пищу, то решающую роль в реализации жиз-

ненного цикла любого вида анизакид играют трофические связи их хозяев. В случае отсутствия прямой трофической связи между хозяевами отдельных стадий развития паразита, а такое наблюдается довольно часто, наблюдается усложнение его жизненного цикла за счёт включения в него различных резервуарных (паратенических) и транспортных хозяев. Разрыв трофической цепочки, по которой осуществляется поэтапная передача инвазионных стадий паразита, может привести к прекращению его циркуляции в конкретном регионе и способствовать предупреждению и уничтожению какого-либо опасного заболевания, что часто используют, например, в промышленном рыбоводстве.

2.5. Географическое распространение

Как уже неоднократно подчёркивались, семейство анизакид распространено фактически по всему земному шару: его представителей находят в арктических и антарктических водах, в умеренных широтах и тропическом поясе, в морских и континентальных водоёмах. Однако в пределах самого семейства для одних родов и видов характерен широкий ареал, распространение других ограничено небольшими акваториями (территориями). Это обусловлено как особенностями биологии и распространения хозяев этих нематод, так и особенностями биологии и экологии, а также специфичностью самих паразитов, т.е. их приуроченностью к определённому виду или же группе видов хозяев.

Выше (раздел 2.2) было приведено несколько примеров обширного ареала у представителей таких родов анизакид, как *Anisakis*, *Contra-caecum*, *Hysterothylacium*, *Pseudoterranova*. В то же время для отдельных родов характерен довольно узкий ареал. Как правило, это – немногочисленные роды, насчитывающие в своём составе 1 – 2 вида. Например, род *Belanisakis* Maplestone, 1932 известен только из Индии, где от черноголового ибиса описан единственный вид этого рода – *B. ibidis* Maplestone, 1932.

Почти всесветное распространение имеют и многие виды анизакид; особенно ярко это выражено у тех из них, взрослые стадии которых паразитируют в птицах. Некоторые из таких видов являются фактически космополитами. Например, *Contra-caecum microcephalum* найден у десятков видов рыбадных птиц (пеликанов, чаек, поганок, бакланов и др.) в Европе, Азии, Африке, Северной и Южной Америке, а также в Новой Зеландии. *C. micropapillatum* известен в Европе, Азии, Северной Америке, Африке и Австралии; его обычными хозяевами являются пеликаны, поганки, бакланы и другие рыбадные птицы. *C. magnipapillatum* Chapin, 1925 зарегистрирован на Гавайских о-вах и островах Большого Барьерного Рифа, в Коралловом море, у Тасмании и Новой Зеландии, *C. variegatum* (Rud., 1809) – на севере Германии, в Шотландии, Южной Африке и на Фолклендских о-вах. *Porrocaecum reticulatum* (Linstow, 1899) обнаружен у различных видов цапель в центральной, юго-восточной и южной Европе, на севере Африки, в южной и восточной Азии, в Австралии, а также в Северной, Центральной и Южной Америке.

Безусловно, столь обширный ареал у этих видов объясняется, прежде всего, особенностями биологии их хозяев, совершающих протяжённые миграционные перемещения. Исследование таких птиц в местах их зимовки, на перелёте или же в местах гнездования, естественно, значительно расширяет границы ареала и их паразитов. Однако, если какой-либо вид паразита, в том числе и анизакид, обнаружен в регионе, в котором по тем или иным причинам отсутствует необходимый для его развития промежуточный хозяин, чаще всего, первый, то возможность осуществления его жизненного цикла в данном регионе, а, следовательно, и заражения окончательного хозяина, исключается. Иными словами, паразиты, как и любые другие животные, обладают ареалами двух типов: репродуктивным, где возможно завершение его жизненного цикла, и нагульным – если можно так его назвать применительно к паразиту, – т.е. там, где паразита ещё можно обнаружить в его хозяине, но где он не сможет дать потомство.

Ниже, в разделе 5.1, будет приведено несколько дополнительных примеров широкого географического распространения отдельных видов анизакид, но уже тех, взрослые формы которых паразитируют в рыбах, – *Hysterothylacium aduncum*, *H. cornutum* и т.п.

Однако многих анизакид отличает приуроченность к довольно ограниченному акваториям.

Сказанное наглядно иллюстрируют представители рода *Goezia*: *G. pelagica* Deardorff et Overstreet, 1980 описана из кобии Мексиканского залива, *G. tricirrata* Osmanov, 1941 – из средиземноморского трёхусого налима Чёрного моря, *G. annulata* (Molin, 1859) – из лаврака и некоторых других рыб Средиземного моря и т.д. В тех же случаях, когда появляется информация о регистрации одного и того же вида *Goezia* на более обширной акватории, выясняется, что имела место неверная идентификация паразита. Например, существует мнение, что указания на встречаемость *G. annulata* у рыб вдоль побережья Северной Америки являются ошибкой, поскольку они основаны на обработке материала, находящегося в плохом состоянии (Deardorff, Overstreet, 1980).

Здесь ещё раз вернёмся к оценке использования генетических методов в видовой идентификации анизакид. В результате подобных исследований, выполненных пока применительно к немногим видам (*Anisakis simplex*, *Contracaecum osculatum*, *C. ormorhini*, *Pseudoterranova decipiens*), установлено, что те представлены комплексами нескольких репродуктивно изолированных, родственных видов, чьё распространение в океане ограничено более узкими регионами, чем считали ранее. Следовательно, для уточнения ареала видов, образующих подобные группы, необходимо выполнить широкий комплекс исследований материала от разных хозяев из разных географических регионов. И только тогда можно будет говорить с достаточной степенью уверенности, каковы же в действительности границы ареала того или иного вида. Например, *Pseudoterranova krabbe*, выделенный из *P. decipiens* первоначально под названием *P. decipiens* A, оказался приурочен только к Северо-восточной Атлантике, где он паразитирует главным образом у серого тюленя, хотя изредка и встречается у

обыкновенного тюленя (Paggi et al., 1991, 2000). Напомню, что *P. decipiens* ранее относили к видам-космополитам.

В разделе 2.3, говоря о специфичности отдельных представителей анизакид, мы привели историю описания *Anisakis brevispiculata*, которого длительное время считали синонимом *A. physeteris*. В синонимы к последнему относили ещё два вида – *A. skrjabini* и *A. oceanica*, в результате чего *A. physeteris* фактически приобрёл статус космополита, которого регистрировали по всему Мировому океану. Однако в настоящее время *A. brevispiculata* рассматривают валидным видом, специфичным к своему хозяину – карликовому кашалоту, у которого он найден пока только в Центральной и Южной Атлантике (Mattiucci et al., 2001).

В свете сказанного, истинными космополитами можно рассматривать, в основном, отдельных представителей родов *Contracaecum* и *Porrocaecum*, паразитирующих во взрослом состоянии у водоплавающих птиц, а о причинах подобного космополитизма мы только что сказали (стр. 58).

2.6. Медицинское и хозяйственное значение анизакид

Анизакиды, и особенно те, что, так или иначе, вовлекают в свои жизненные циклы рыб, в последние годы оказались в центре внимания научных и практических работников. И на то были существенные основания. Выяснилось, что эти гельминты могут не только негативно влиять на коммерческую ценность промысловых и выращиваемых рыб, а также хозяйственно ценных животных, о чём уже давно было известно, но и способны заражать человека с самыми серьёзными патологическими последствиями, о чём узнали относительно недавно. По этой причине изучению патогенного и хозяйственного значения этих паразитов уделяется большое внимание. Подробная информация по этому вопросу применительно к каждому классу хозяев изложена в соответствующих главах 3 – 6, а материалы по патогенности анизакидных личинок для человека – в 7-й главе. Здесь же заметим, что анизакиды, помимо медицинского и хозяйственного значения, в котором, как правило, справедливо подчёркивается их негативная сторона, могут найти, и находят, определённое практическое применение, о чём и пойдёт речь в следующем разделе.

2.7. Анизакиды как биологические индикаторы структуры популяции и биологических особенностей их хозяев

Почти каждая работа по паразитологии, содержащая данные об особенностях паразитофауны тех или иных хозяев (рыб, головоногих моллюсков или же морских млекопитающих), её динамике, жизненных циклах паразитов и т.п., может быть использована для изучения таких сторон жизни их хозяев, как особенности питания (специфика трофических связей, состав пищевого спектра, интенсивность питания), приуроченность к определённому биотопу, характер миграционных путей, филогенетические взаимоотношения (Гаевская, 1989; Blaylock et al., 2003; Jones, 1991; Timi, 2003 и др.). В ряде случаев применение подобных биометок помогает решить принципиально новые вопросы при выяснении, например, истории

происхождения водоёмов, их зоогеографическом районировании и т. д. (Гаевская, 1989). Иногда же использование паразитов в качестве биологических индикаторов подтверждает уже известные истины. Например, различия в заражённости двух симпатрических видов помолобов – большеглазого и летнего пятью видами паразитов, в том числе и личинками *Anisakis simplex*, подтвердили наличие физиологических и экологических различий между этими видами (Landry et al., 1992).

Особенно большое значение подобный метод приобретает при изучении популяционной структуры животных, выделении их единиц запаса и организации рационального промысла.

Вопрос о требованиях, которым должен отвечать паразит-индикатор, неоднократно дебатировался в литературе. Несмотря на разногласия по поводу тех или иных положений, все исследователи сходятся во мнении, что паразит-индикатор должен:

1. быть обычным в одной популяции изучаемого вида хозяев и редким или отсутствовать в другой;
2. встречаться у хозяина в течение длительного периода времени, по крайней мере, в течение нескольких лет;
3. предпочтительно включать в свой жизненный цикл изучаемый вид хозяина;
4. встречаться у хозяина относительно стабильно во весь период исследования;
5. не должен вызывать летального исхода у своего хозяина, а условия окружающей среды в районе работ должны быть в пределах физиологических особенностей паразита.

Личинки и половозрелые формы анизакид вполне соответствуют всем отмеченным требованиям и с успехом используются исследователями при выделении единиц запаса и структуры популяции их хозяев. Причём во многих работах этих паразитов используют вкупе с представителями других групп паразитов, что повышает достоверность полученных результатов. Подчеркну, что эти работы имеют огромное практическое значение в организации рационального промысла рыб и беспозвоночных, в последние годы они приобретают всё большую популярность, а количество публикаций, посвящённых данному вопросу, непрерывно растёт. Сознательно сузив круг изученных в этом отношении хозяев до наиболее важных промысловых видов рыб и кальмаров, сошлюсь только на некоторые публикации, наиболее наглядно демонстрирующие перспективность применения паразитологического метода в подобных исследованиях, хотя привести их можно великое множество.

При изучении популяционной структуры белокорого палтуса в северо-восточной части Тихого океана в качестве индикаторов использовали личинок 8 видов гельминтов, в том числе 3 видов анизакид – *Anisakis simplex*, *Pseudoterranova decipiens* и *Contracaecum* sp. Всего было обследовано 328 взрослых рыб, собранных из 15 точек от северной Калифорнии до северной части Берингова моря, и 96 ювенильных особей из 5 точек от северной части о-вов Королевы Шарлотты до Берингова моря (Blaylock et al., 2003). Анализ особенностей заражения палтуса всеми отобранными для этой цели гельминтами позволил придти к выводу, что ювенильные

особи образуют в этом регионе смешанный запас, а взрослые рыбы представлены тремя самостоятельными группировками. Аналогичные исследования, выполненные с использованием 5 видов гельминтов, в том числе личинок *A. simplex*, *P. decipiens* и *Contracaecina*, применительно к чёрному палтусу, обитающему у атлантических берегов Канады, показали наличие здесь отдельных локальных группировок этой рыбы (Arthur, Albert, 1993).

Столь же интересные выводы были получены при изучении популяционной структуры аргентинского анчоуса в водах Юго-Западной Атлантики. Выяснилось, что, судя по качественному и количественному составу его паразитофауны и встречаемости отдельных видов паразитов, анчоус в этом районе представлен четырьмя группировками (Timi, 2003). Среди паразитов, сыгравших определённую роль в данном исследовании, были 3 вида нематод – *A. simplex*, *Contracaecum* sp. и *Hysterothylacium aduncum*, встречаемость которых у анчоуса была выше в более южных широтах.

Пять видов гельминтов, в том числе *A. simplex*, *Contracaecum* sp. и *Hysterothylacium* sp, использовали в качестве биологических меток при выделении единиц запаса тихоокеанской сельди в водах Калифорнии (Moser, Hsieh, 1992). *A. simplex*, наряду с одним видом цестод и одним видом копепод, стал своеобразной «биологической меткой» при изучении миграционного поведения меч-рыбы, чей ареал охватывает тропические и субтропические, а также умеренно-тёплые воды Мирового океана. Оказалось, что эта нематода, равно как и копепода *Pennella filosa*, встречается у меч-рыбы только в Северной Атлантике и отсутствует в Южной (Castro-Pampillon et al., 2002).

Различия в интенсивности инвазии минтая, обследованного в водах вокруг о. Хоккайдо, личинками *A. simplex* и *Contracaecum osculatum* позволили рекомендовать названных нематод в качестве биоиндикаторов при выделении единиц запаса этой массовой и очень важной в промысловом отношении рыбы (Konishi, Sakurai, 2002).

12 видов паразитов, среди которых были *A. simplex* и *H. aduncum*, были использованы при изучении миграционного поведения длиннопёрвого тунца в Юго-западной Пацифике (Jones, 1991). Различия в показателях встречаемости этих паразитов в районах, широко удалённых друг от друга, позволили предположить, что ювенильные тунцы двигаются из тропиков на юг к Новой Зеландии и уже не возвращаются.

Личинки *Pseudoterranova decipiens*, наряду с некоторыми другими паразитами, сыграли роль биологических маркёров при выделении единиц запаса трески у юго-западных берегов Исландии (Platt, 1976), западной и восточной Гренландии (Воје, 1987) и в Северо-западной Атлантике, в частности на континентальном шельфе Ньюфаундленда-Лабрадора (Khan, Tuck, 1995).

Анизакид, наряду с копеподой *Lernaeopoda galei*, предложено использовать как биометку при определении единиц запаса европейской кошачьей акулы, обитающей у юго-западных берегов Англии (Moore, 2001).

Личинки *Anisakis* spp. и *Pseudoterranova* (= *Terranova*) sp., вместе с некоторыми другими гельминтами, сыграли роль биологических индикаторов

торов для пяти австралийских и трёх новозеландских запасов пилобрюха (Lester et al., 1988).

Различия в показателях встречаемости у пятнистой галаксии в одном из озёр на юге Аргентины четырёх видов гельминтов, в том числе личинок *Contracaecum* sp., позволили предположить наличие здесь у данного хозяина нескольких популяций (Revenga, Scheinert, 1999).

Именно благодаря существенным различиям в видовом составе гельминтов, в том числе анизакид, и частоте их встречаемости у кальмара Бартрама, был сделан вывод об образовании им в северной части Тихого океана двух крупных группировок – на востоке и западе этого региона, не смешивающихся в нерестовый период (Bower, Margolis, 1991).

Совершенно очевидно, что даже беглый экскурс в историю использования анизакид в качестве биологических индикаторов при популяционных исследованиях рыб и беспозвоночных показывает, сколь полезными могут быть эти паразиты в таких случаях.

Особенно эффективен паразитологический метод в тех случаях, когда его используют вкупе с другими, например, эколого-географическим, морфометрическим, генетическим и т. д. Об этом уже много говорилось, результаты подобных исследований неоднократно обсуждались в литературе, находят они своих сторонников и противников. По этой причине сошлусь только на один пример из практики собственных исследований, выполненных в последние годы на Чёрном море.

Известно, что одним из наиболее массовых видов рыб черноморского бассейна, занимающим важное место в экосистеме Чёрного моря и наиболее активно облавливаемым в этом водоёме, является шпрот. По этой причине знание о состоянии вида, об особенностях его популяционной структуры приобретает первостепенное значение. Наши исследования выполнялись на юго-западном шельфе Крыма, являющимся полноценной частью видового репродуктивно-нагульного ареала черноморского шпрота. Была выявлена его дифференциация в этом районе на три локальные, пространственно обособленные группировки, маркёрами которых стали как различия основных популяционных параметров шпрота, так и его заражённость нематодой *Hysterothylacium aduncum* (Зуев и др., 1999).

Глава 3

АНИЗАКИДЫ – ПАЗАРИТЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Анизакиды – паразиты морских млекопитающих.

В главе 2 при описании родов (*Anisakis*, *Contracaecum*, *Phocascaris*, *Pseudoterranova*) и видов анизакид, наиболее характерных для морских млекопитающих, была дана их краткая характеристика, показано современное состояние их изученности и обозначены те проблемы, которые встают перед специалистами в области таксономии этих паразитов. При этом неоднократно подчёркивалось широкое распространение анизакид у млекопитающих в Мировом океане. Ниже коротко охарактеризуем особенности встречаемости этих гельминтов среди этих хозяев.

Анализ литературных данных, посвящённых данному вопросу, показывает, что анизакиды, и в частности те, что паразитируют во взрослом состоянии у морских млекопитающих, несомненно, являются одними из наиболее многочисленных среди паразитических нематод. Их численность в популяциях хозяев необычайно высока. Достаточно привести всего несколько примеров, чтобы убедиться в этом (для этой цели ограничусь информацией, опубликованной, в основном, после 1990 г.).

Сначала о представителях рода *Anisakis*. В историческом обзоре по проблеме заражения анизакидами китообразных и рыб в водах восточной Канады Темплеман (Templeman, 1990) цитирует одного из исследователей, который пишет о 100 %-ой заражённости белух нематодами, особенно *Anisakis simplex*, в эстуарии Святого Лаврентия. При этом он приводит пример, когда из желудка одной белухи было извлечено 4.5 л этих гельминтов. Здесь же приведены данные другого исследователя, обнаружившего от нескольких дюжин до нескольких сотен *Anisakis* sp. в желудке каждой из 55 особей обыкновенной гридны, отловленных у побережья Ньюфаундленда.

Информацию о 100 %-ой или почти 100 %-ой заражённости различных видов морских млекопитающих этими нематодами можно найти и в других работах. Например, хозяевами *A. simplex* оказались все 100 особей остромордого полосатика, выловленных в западной части Северной Пацифики (Araki et al., 1997). Дельфин Коммерсона в прибрежных водах центральной Патагонии заражён этим паразитом на 100 % (интенсивность инвазии колебалась от 1 до 48 экз., в среднем 21 ± 15.8), а в районе Огненной Земли – на 87 % (1 – 60 экз., 9 ± 19.2) (Berón-Vera et al., 2001).

Прокомментируем последний пример. Несмотря на то, что паразит был отмечен у 100 % дельфинов, интенсивность инвазии оказалась невысокой, более того, большинство нематод находились на личиночной стадии. В то же время у бурого дельфина в Юго-западной Атлантике, как отмечают эти же исследователи, встречается намного больше нематод, и представлены они 5-й стадией или же взрослыми формами. Возможные причины выявленных различий авторы видят в особенностях биологии этих хозяев (бурый дельфин обитает в пелагиали, тогда как дельфин Ком-

мерсона является прибрежной формой), а также в различиях распространения промежуточных хозяев данного паразита. По всей видимости, потенциальные промежуточные и дополнительные хозяева этой нематоды более обычны в местах кормёжки бурого дельфина. И ещё одна деталь: дельфин Коммерсона, в противоположность бурому дельфину, питается в основном ювенильной мерлузой, т.е. менее или почти незаражённой рыбой. Известно, что более крупные рыбы, как правило, содержат большее количество личинок нематод (см. раздел 5.3), а потому количество попадающих в окончательного хозяина нематод зависит от размеров съеденных им рыб.

В аргентинских водах *A. simplex* обнаружен у 52.9 % дельфина-францисканца (Raga et al., 1990), а на юге Бразилии у 50 % этого же хозяина отмечен другой вид – *A. typica* (Andrade et al., 1997).

Столь же интересна информация о встречаемости других видов анизакид у морских млекопитающих. Например, у серого тюленя в зал. Святого Лаврентия при общей 100 %-ой заражённости этими нематодами, численность отдельных видов колеблется в очень широких пределах: *Contracaecum osculatum* – от 0 до 26528 экз., *Pseudoterranova decipiens* – от 0 до 4583 экз., *A. simplex* – от 0 до 1253 экз., а *Phocascaris* spp. – от 0 до 318 экз. (Marcogliese et al., 1996). В то же время, обитающий здесь же гренландский тюлень заражён перечисленными видами в значительно меньшей степени: максимальное количество *C. osculatum* у него достигало 4677 экз., а *P. decipiens* – 71 экз.

Добавим, что серый тюлень является основным хозяином *C. osculatum* и в Ботническом заливе Балтийского моря, куда он заходит весной на несколько недель. Фактически в каждом тюлене здесь можно встретить этих гельминтов, а среднее количество нематод в одном хозяине в 1982, 1984 и 1985 гг. составляло соответственно 592, 771 и 541 экз., максимальное же количество нематод в одном тюлене было равно 1244 экз. (Valtonen et al., 1988). При изучении распределения этих гельминтов в пищеварительном тракте тюленя – для этой цели тот был глубоко заморожен сразу же после гибели зверя – выяснилось, что 55 % нематод располагались группами по 41 – 191 экз. (в среднем 85 червей в группе). При этом в одной и той же группе встречались как личинки 3-й стадии, т.е. только что попавшие в тюленя, так и личинки 4-й стадии, а также взрослые черви. Подавляющее большинство нематод (99.47 %) находились в желудке тюленя (видимо, по этой причине, многие исследователи в ряде случаев довольствуются обследованием только желудков этих зверей), единичные особи (всего 0.5 %) – в маленьком кишечнике и только один червь был найден в ректуме.

Приведённые примеры показывают, что не только экстенсивность, но и интенсивность инвазии анизакидами морских млекопитающих достигают очень высоких значений. И даже осреднённые данные о численности этих нематод в одной особи хозяина наглядно свидетельствуют о том, сколь высокой может быть общая численность этих паразитов в его популяции. Сказанное подтверждают данные о встречаемости *P. decipiens* у тюленей в Северной Атлантике (Brattey, Stobo, 1990) (табл. 3.1). Из много-

численных данных, которые содержатся в указанной таблице, – а в ней речь идёт о встречаемости этого паразита у трёх видов тюленей в Северной Атлантике – взяты только те сведения, которые касаются заражённости серого тюленя.

Таблица 3.1. Среднее количество *P. decipiens* в желудке или желудочно-кишечном тракте серого тюленя в Северной Атлантике (по: Bratthey, Stobo, 1990)

Район, время исследования	Кол-во тюленей	Среднее кол-во нематод в одном тюлене	
		Взрослых	Незрелых
Северо-западная Атлантика:			
о. Сэйбл, I – II 1983-84	64	93	541
III – VI 1983-84	85	427	1071
VIII 1983-84	28	505	474
IX – X 1983-84	29	413	601
XI – XII 1983-84	29	510	1428
Северо-восточная Атлантика:			
Север Северного моря, 1964	6	38	–
Оркнейские о-ва, Шотландия, X – XI 1983-84	8	179	556
Шетландские о-ва, Шотландия, II – IV 1969	10	8	17
Исландия, 1975-77	6	188	507

Подчеркну, что табл. 3.1 содержит информацию только о среднем количестве нематод, регистрируемом в той или иной группе обследованных тюленей. Максимальные же показатели могут быть намного большими. Так, в одном из тюленей (это была самка в возрасте 31 года), отловленном в марте 1983 г. в районе о. Сэйбл, было обнаружено 12680 экз. *P. decipiens*, из них 12561 нематода (99.9 %) были незрелыми (Bratthey et al., 1990; Stobo et al., 1990). Допуская, что все эти личинки попали в тюленя в течение предыдущих 3 недель (этот вывод был сделан на основании расчёта средней продолжительности скорости созревания нематод), можно предположить, что ежедневно тюлень получал нереально высокую порцию из 598 личинок (Bratthey et al., 1990 – стр. 142).

Любопытно, что при столь высокой заражённости хозяев, этих нематод отличает ещё и высокая продуктивность. Причём в зависимости от вида хозяина, иначе говоря, в зависимости от степени благоприятности для паразита среды, предоставляемой ему тем или иным хозяином, плодовитость нематод значительно разнится. Так, плодовитость *P. decipiens*, паразитирующих в сером тюлене, более чем в два раза превышает таковую особей из обыкновенного тюленя: соответственно 366 тыс. яиц/на одну самку и 156 тыс. яиц/на одну самку. Ежедневно одна самка нематоды из серого тюленя продуцировала от 1 тыс. до 68 тыс. яиц (наблюдения велись над 7 самками), из обыкновенного тюленя – от 100 до 11 тыс. яиц (в опыте участвовало 4 самки). Из общего количества продуцируемых яиц жизнеспособными были 85 – 95 %. Если вспомнить, на какое расстояние могут переноситься выделенные в воду яйца *P. decipiens* (стр. 46) и какова про-

должительность жизни личинок, находящихся в воде¹, то становится ясным, что даже одна особь инвазированного тюленя может служить мощным источником распространения *P. decipiens* в регионе.

И, наконец, совершенно ошеломляющие цифры были получены при подсчёте количества *Contracaecum osculatum* и *C. radiatum* в желудках тюленя Уэдделла из моря Уэдделла: в каждом звере насчитывалось от 30 560 до 122 640 экз. (Klöser et al., 1992).

Однако даже без вскрытия животных, используя только копрологический анализ, можно с большей или меньшей степенью достоверности установить степень их заражённости анизакидами. Так, при обследовании 82 проб фекалий гавайского тюленя-монаха, отобранных на четырёх северо-западных островах в группе Гавайских о-вов, более чем в 64 % проб были обнаружены яйца *Contracaecum turgidum* (Dailey et al., 1988), что свидетельствовало о высокой заражённости этих тюленей данным паразитом. При этом следует учесть, что в момент обследования в организме животных могут находиться черви, ещё не достигшие половозрелого состояния, т. е. пока не продуцирующие яиц, что наглядно продемонстрировал только что приведённый пример с обнаружением незрелых особей *P. decipiens* у серого тюленя (Bratney et al., 1990).

Все эти примеры показывают не только, сколь велика может быть заражённость морских млекопитающих анизакидами, но и то, что в одной и той же особи хозяина могут одновременно встретиться как взрослые нематоды, так и незрелые формы (не надо забывать, что эти незрелые формы через некоторый промежуток времени станут половозрелыми). Данные табл. 3.1 можно использовать также для демонстрации возможных различий во встречаемости анизакид у одного и того же вида хозяина в разных географических регионах, в разные годы и в разные сезоны.

Сошлюсь ещё на несколько примеров, подтверждающих сказанное относительно колебаний во встречаемости одного и того же вида анизакид у одного и того же хозяина в разных регионах.

Наиболее обычным паразитом среди анизакид у морской свиньи из Шлезвиг-Голштейнского участка Северного моря (39 вскрытий) и балтийского побережья Германии (24 вскрытия) является *A. simplex*, а *P. decipiens* представлен у неё только личиночными формами (Lick, 1990a). Интенсивность инвазии дельфинов в Северном море колеблется от 1 до 136 экз., а в Балтике – от 1 до 462. Животные моложе одного года в Северном море заражены на 13 %, от года и старше – на 25 %, в Балтийском море эти показатели составили соответственно 0 и 67 %.

При исследовании желудков 274 особей обыкновенного тюленя, погибших с марта по октябрь 1988 г. в результате вирусной эпизоотии (чумки) в прибрежных водах северо-восточной Германии и западной Дании, в них нашли нематод 3 видов – *A. simplex*, *C. osculatum* и *P. decipiens* (Lick, 1989). Общая заражённость тюленей моложе одного года составила

¹ Выживаемость вышедших из яйца личинок варьирует в зависимости от температуры – от менее 48 ч при температуре 20°C до 140 дней при 5°C (McClelland, 1982). Канадские исследователи установили, что при 4 – 5°C личинки остаются инвазионными для промежуточных хозяев до 11 дней (Bowen, 1988).

28 %, старше двух лет – 95 %. Примечательно, что 95 % обследованных животных старше двух лет были заражены *P. decipiens*, 28 % – *C. osculatum* и только 13 % – *A. simplex*. Из общего количества обнаруженных и подсчитанных червей около 95 % относились к *P. decipiens*, около 3 % – к *C. osculatum* и всего 1 % – к *A. simplex*. В тот же год было обследовано 165 экз. обыкновенного тюленя, погибших в районе Каттегата-Скагеррака и в южной Балтике (Lunnegyd, 1991), и установлено, что из общего количества обнаруженных нематод на долю *P. decipiens* приходился 71 %.

В 1979 – 1982 гг. были обследованы пищеварительные тракты 95 особей обыкновенного тюленя, выловленных в исландских водах. Выяснилось, что среди всех гельминтов наиболее обычным видом был *P. decipiens* (75 – 100 %), а *C. osculatum* и *Phocascaris cystophorae* встречались несколько реже (менее 80 %) (Olafsdottir, Hauksson, 1998). Была выявлена существенная положительная корреляция между количеством *P. decipiens* и *C. osculatum*. Соотношение полов у *P. decipiens* было равным – 1:1, а у *P. cystophorae* преобладали самки (1:1.7). Помимо этих нематод, были обнаружены личинки *A. simplex*. Самцы обыкновенного тюленя были заражены *P. decipiens* сильнее, чем самки, а количество нематод увеличивалось с возрастом самцов. Экстенсивность инвазии и индекс обилия *P. decipiens* варьировали в зависимости от района исследования, а самые высокие показатели были отмечены у тюленей с западного и северо-западного побережья Исландии. Кстати, аналогичную картину в распределении данного вида нематод в этих водах наблюдали ранее в популяции серого тюленя: у западных и северо-западных берегов острова тюлени были заражены в намного большей степени, чем у южного побережья (Hauksson, Olafsdottir, 1994). Эти различия авторы связывают с особенностями питания тюленей. В пище тюленей, обитающих на первых двух участках побережья, с сентября по январь доминирует керчак (наиболее важный дополнительный хозяин паразита), а с февраля по август – треска и пинагор, также сильно заражённые личинками нематоды. На южном участке во все сезоны тюлени питаются главным образом песчанками, заражённость которых этими паразитами очень низка.

Обыкновенный тюлень служит хозяином этих же видов нематод, которые совместно встречаются в его желудке, и у атлантического побережья Канады в районе о. Сэйбл (Stobo et al., 2002). Наиболее обычен среди них *P. decipiens*, причём индекс обилия этого вида растёт с увеличением размеров хозяев. В то же время *A. simplex* встречается в намного меньших количествах и только в личиночном состоянии, что подчёркивает тот факт, что обыкновенный тюлень не относится к числу обязательных окончательных хозяев этого паразита. Впрочем, хорошо известно, что представители рода *Anisakis* более характерны для китообразных, чем для ластоногих. Что касается *C. osculatum*, то хотя этот паразит и был редок у обследованных тюленей, но половина найденных червей были зрелыми.

Таким образом, приведённые примеры и цифры свидетельствуют о том, что обыкновенный тюлень является облигатным хозяином для *P. decipiens*.

Фактически эти же виды анизакид – *C. osculatum*, *P. decipiens*, *A. simplex*, а также *Phocascaris* spp. зарегистрированы также у серого и грен-

ландского тюленей, обитающих в заливе Святого Лаврентия (атлантическое побережье Канады) (Marcogliese et al., 1996). У серого тюленя наиболее обычны первые два вида, однако взрослые формы наблюдались в основном среди *P. decipiens* и *Phocascaris* spp. В то же время у гренландского тюленя *P. decipiens* встречается редко, а зрелые особи немногочисленны, что свидетельствует о незначительной роли данного вида тюленей в качестве окончательного хозяина *P. decipiens* в этом регионе. Одновременно у этого хозяина, в сравнении с предыдущими годами, отмечен рост инвазии *C. osculatum*. Выявленные временные и пространственные изменения во встречаемости *P. decipiens* и *C. osculatum* в заливе авторы связывают с размером популяций тюленей и сопутствующим снижением средней температуры воды.

В обширной литературе, посвящённой паразитированию анизакид у морских млекопитающих, можно найти множество примеров, которые показывают особенности встречаемости этих гельминтов у разных видов хозяев и в разных регионах Мирового океана. Но дело в том, что развернувшиеся в последнее десятилетие активные работы по переисследованию таксономического статуса многих видов анизакид с использованием новых методологических подходов, о чём мы говорили в главе 2, заставят пересмотреть и существующие взгляды на особенности распределения этих паразитов в популяциях их хозяев. Что, собственно говоря, уже и делается (см. разделы 2.2, 2.3, 2.5).

В заключение этого раздела приведу список основных видов анизакид, чья валидность доказана генетическими методами (см. раздел 2.2), и их хозяев – морских млекопитающих, составленный на основании доступных литературных источников:

Anisakis brevispiculata: карликовый кашалот (большая когия).

A. paggiae: карликовый кашалот, малая когия.

A. pegreffii: белобокий тюлень, большеголовый кашалот.

A. physeteris: карликовый кашалот, кашалот, кювьеров клюворыл.

A. schupakovi: каспийский тюлень.

A. simplex (s. s.): морская свинья.

A. simplex (s. l.): атлантический ремнезуб, афалина, белобокий дельфин, белокрылая морская свинья, беломордый дельфин, белуха, бурый дельфин, высоколобый бутылконос, горбач новоанглийский, гребнезубый дельфин, гренландский тюлень, дельфин-белобочка, дельфин-францисканец, дельфин Коммерсона, касатка, кашалот, колючеплавниковая морская свинья, малая касатка, малый полосатик, морж, морская свинья, морской аляскинский котик, морской леопард, нарвал, обыкновенная гринда, обыкновенный тюлень, остромордый полосатик, полосатик Брайда, полосатый дельфин, ремнезуб Лайарда, речной дельфин, северный морской слон, северный плавун, сейвал, сельдяной полосатик, серый кит, серый тюлень, сивуч, синий кит, чёрная гринда, южный дельфин, южный морской лев, южный морской слон.

A. typica: бурый дельфин, дельфин-францисканец, речной дельфин.

A. ziphidarum: кювьеров клюворыл.

Anisakis spp.: белобокий дельфин, бурый дельфин, гавайский тюлень-монах, клювоголовый дельфин, кювьеров клюворыл, малый полосатик, обыкновенная гринда, ремнезуб Лайарда, сельдяной полосатик.

Раймер (Reimer, 1984b) перечисляет в списке хозяев нематод рода *Anisakis* (без указания видовой принадлежности паразитов) 45 видов китообразных и ластоногих; в настоящее время таковых насчитывается 52 вида.

Contracaecum margolisi: калифорнийский морской лев.

C. ogmorhini: австралийский морской котик.

C. osculatum (s. s.): серый тюлень.

C. osculatum (s. l.): байкальская нерпа, белобрюхий тюлень, гренландский тюлень (лысун), калифорнийский морской лев, кольчатая нерпа, ларга, морж, морской заяц, морской леопард, обыкновенный тюлень, серый тюлень, сивуч, тюлень-крабоед, тюлень Уэдделла, тюлень-хохлач, южный морской лев, южный морской слон.

C. osculatum A: морской заяц, серый тюлень.

C. osculatum B: гренландский тюлень, кольчатая нерпа, морской заяц, обыкновенный тюлень, пятнистая нерпа, серый тюлень.

C. osculatum D: тюлень Уэдделла.

C. osculatum E: тюлень Уэдделла.

*C. radiatum*²: морской леопард, сусук, тюлень Росса, тюлень Уэдделла.

C. turgidum: гавайский тюлень-монах.

Hysterothylacium aduncum: морская свинья³.

Phocascaris cystophorae: обыкновенный тюлень, серый тюлень, тюлень хохлач.

P. netsiki: кольчатая нерпа.

P. phocae: лысун.

Phocascaris spp.: гренландский тюлень, кольчатая нерпа, серый тюлень, тюлень-хохлач.

Pseudoterranova azarasi: сивуч.

P. bulbosa: морской заяц.

P. cattani: южный морской лев.

P. ceticola: карликовый кашалот.

P. decipiens (s. s.): обыкновенный тюлень, серый тюлень, тюлень-хохлач.

P. decipiens (s. l.)⁴: белобрюхий тюлень, гренландский тюлень, кергеленский котик, кольчатая нерпа, ларга, лысун, малый полосатик, морж,

² Помимо перечисленных морских млекопитающих, данный паразит был обнаружен у странствующего альбатроса (см. Мозговой, 1953).

³ Окончательными хозяевами этого вида анизакид служат хищные рыбы (см. раздел 5.1). Обычно такие паразиты, попав в несвойственного им хозяина, изгоняются из его организма. В данном случае, видимо, дельфин был исследован вскоре после того, как он проглотил рыбу, содержащую этих нематод.

⁴ Паразит обнаружен также у речной выдры, которая обитает и питается как в речной воде, так и в прибрежных участках моря (Jefferies et al., 1990).

морская свинья, морской заяц, морской лев Гукера, нарвал, обыкновенный тюлень, пятнистая нерпа, северный морской котик, северный морской слон, серый тюлень, сивуч, синий кит, тюлень Росса, тюлень Уэдделла, тюлень-хохлач, южный морской слон.

P. decipiens E: тюлень Уэдделла.

P. krabbei: серый тюлень (основной хозяин), обыкновенный тюлень.

Pseudoterranova spp.: белуха, карликовый кашалот, клювоголовый дельфин, колючеплавниковая морская свинья, южный морской лев.

Патогенное влияние анизакид на организм их хозяев – морских млекопитающих. Паразитирование анизакид в желудочно-кишечном тракте морских млекопитающих во многих случаях не проходит для них бесследно. Известно множество примеров патогенного воздействия этих гельминтов на их хозяев, особенно тогда, когда их количество в одном хозяине превышает 100 экз. Чаще всего оно проявляется образованием язв на стенках желудка (рис. 3.1), иногда им сопутствует гастрит.

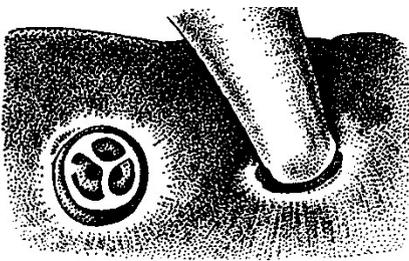


Рис. 3.1. Часть желудка дельфина с поражением слизистой на месте прикрепления паразита (*Anisakis* sp.) (из: Мозговой, 1953)

При экспериментальном заражении обыкновенных тюленей, выловленных в атлантических водах

Канады, личинками *Pseudoterranova decipiens* было установлено, что те обычно проникали в слизистую и субмукозу желудка, а их передние концы были инкапсулированы в аморфной эозинофильной субстанции (Bratney et al., 1990). Желудок заражённых тюленей часто был гиперемизированный и отёчный, наблюдались выступающие воспалённые зоны или язвенные повреждения. У экспериментально заражённых серых тюленей патология носила сходный характер, но была менее серьёзной. И здесь следует вспомнить, что серый тюлень в водах Канады является предпочтительным хозяином для этого паразита, а потому их взаимоотношения более уравновешенны и стабильны, и не носят столь явно выраженного антагонистического характера.

Ещё один пример патогенного влияния анизакид на их хозяев. В желудках семи из 10 морских свиней, попавших в тресковые сети у восточного побережья Новой Шотландии (атлантическое побережье Канады), обнаружили личинок и взрослых особей *Anisakis simplex* (Smith, 1989). У пяти дельфинов в стенке вентрального сектора переднего желудка отмечено по одному крупному кратероподобному изъязвлению, содержащему гроздь личинок 3-й и 4-й стадий развития. У шестого заражённого животного в одной большой язве, помимо грозди личинок, наблюдалось скопление из шести очень мелких язв, три из которых содержали личинок. У последнего заражённого дельфина отмечена крупная множественная язва, с 5 кратерами, в каждом из которых находилась гроздь личинок. Взрослые

самцы и самки нематоды располагались в просвете желудка. Внутри одного из абсцессов, наряду с анизакисными нематодами, был обнаружен 1 экз. *Contracaecum* sp.

При обследовании 70 пищеварительных трактов (пищевод, желудок, двенадцатиперстная кишка, кишечник) морской свиньи из вод Дании в 28-и из них обнаружили нематод *A. simplex*, причём у 8 дельфинов отмечены язвы, связанные с паразитированием этих гельминтов (Hegeras et al., 1997). Никаких других патологий у дельфинов не наблюдалось.

Не менее интересна информация о патологических изменениях желудка байкальской нерпы при заражении нематодой *Contracaecum osculatum baicalensis* (Пронина, Пронин, 1982). У заражённых тюленей наблюдается язвенная болезнь с сопутствующим гастритом. Изменения слизистой желудка приводят к нарушению его секреторной функции, и в конечном итоге – к значительному снижению продуктивности популяции вида в экосистеме Байкала.

Анизакиды – паразиты наземных млекопитающих. Помимо морских млекопитающих – истинных хозяев анизакид, случайными хозяевами этих паразитов могут оказаться наземные млекопитающие, о чём свидетельствуют имеющиеся публикации. У бродячей собаки на о. Хоккайдо (Япония) была зарегистрирована эузинофильная гранулёма стенки желудка, вызванная личинками *Pseudoterranova*, а у пса в Англии наблюдали рвоту после того, как он съел свежую пикшу, содержащую личинок анизакисного типа (цит. по: Margolis, 1977).

Известно, что на тихоокеанском побережье Канады звероводы кормят выращиваемых норок свежей морской рыбой или отходами переработки рыбы, которые они получают с рыбообрабатывающих комбинатов. Известно также и то, что многие тихоокеанские рыбы являются носителями инвазионных личинок анизакид, в том числе представителей родов *Anisakis*, *Pseudoterranova* и *Contracaecum* (см. разделы 5.3, 5.4, 5.6).

Для того чтобы изучить, могут ли личинки *A. simplex* оказать негативное влияние на здоровье выращиваемых в хозяйствах норок, те были получены из тихоокеанской мерлузы. В предварительном эксперименте внутрь кормовых «шариков» заключили по 15 или 30 личинок и скормили их каждой из 10 норок (Margolis, Beverley-Burton, 1977). У большинства животных быстро наступила сильная реакция с повторяющейся рвотой и дефекацией, дрожью и другими признаками недомогания, тогда как другие не проявили явных признаков дискомфорта. Во всех наблюдаемых случаях рвота и/или дефекация наступали в течение 3 ч после скармливания личинок, а в одном случае они наступили соответственно через 30 и 45 мин, вызванные сильной перистальтикой кишечника. У норки, которая не испытывала ни дрожи, ни рвоты, ни дефекации, при вскрытии спустя час в желудке и двенадцатиперстной кишке было обнаружено 26 личинок. При вскрытии остальных норок спустя 4 ч после заражения признаков проникновения личинок не наблюдалось.

В следующем эксперименте использовали меньшее количество личинок – 5 и 15. Половина (14) из экспериментальных животных непосредственно перед тем, как им дали личинок в желатиновых капсулах, была

подвергнута анестезии. У норок, не подвергнутых анестезии, рвота началась примерно через час после заражения, независимо от количества скормленных личинок, и большинство нематод были быстро выведены из организма или с рвотой, или с фекалиями. Признаков проникновения личинок не наблюдалось. У анестезированных животных наблюдались разные реакции. У всех норок было отмечено быстрое и сильное воспаление. Личинки оставались в пищеводе, желудке или двенадцатиперстной кишке более продолжительное время. Повторяющаяся рвота (2 – 6 раз) начиналась через 8 мин и заканчивалась, самое позднее, через 4 ч после заражения. При вскрытии у нескольких норок отмечено проникновение личинок.

Излагая результаты выполненных экспериментов, один из авторов работы привёл случай из своей давней практики, когда его попросили определить червей, обнаруженных в большом количестве в фекалиях разводимых норок. Норки были в плохом состоянии и медленно росли. Черви были определены им как личинки *Anisakis*. Выяснилось, что норок кормили в сыром виде свежим американским стрелозубым палтусом – обычным хозяином этих личинок в водах Британской Колумбии. Рассматривая результаты нынешних экспериментальных работ, авторы сделали вывод, что причиной плохого состояния здоровья тех норок было гастро-кишечное раздражение, вызванное анизакидными личинками.

Патогенность анизакид для наземных млекопитающих подтверждена многими экспериментами. Замечу, что, как правило, их проводили с целью изучения возможного негативного воздействия личинок *Anisakis*, *Pseudoterranova* или же *Contracaecum* на организм человека. Заражению подвергали кроликов, крыс, обезьян, котят, хомяков, собак, свиней и т. д. Во многих экспериментах было установлено, что некоторые личинки способны проникать в желудок и/или кишечник подопытных животных, а также в полость их тела, вызывать образование язв, геморрагии.

Более подробно об этих экспериментальных исследованиях см. в главе 7.

АНИЗАКИДЫ – ПАЗАРИТЫ ВОДОПЛАВАЮЩИХ ПТИЦ

Фауна паразитов, в том числе и гельминтов, птиц очень богата и разнообразна. Многие из них имеют серьёзное хозяйственное значение, поскольку способны вызывать заболевания и даже гибель у птиц, как в естественных условиях, так и при их содержании на фермах и птицефабриках. К тому же, некоторые из птичьих гельминтов, в частности стригеиды, диплостоматиды, лигулы и многие другие, включили в свой жизненный цикл в качестве дополнительных или паратенических хозяев рыб, нанося определённый урон рыбноводным хозяйствам (Гаевская, 2003, 2004). Однако в данном случае нас интересуют представители только тех родов птичьих анизакид, которые могут быть опасными для здоровья человека, а также домашних и полезных животных и которые используют рыб в качестве дополнительных/паратенических хозяев. К таковым в настоящее время относят пока представителей двух родов – *Contracaecum* и *Porrocaecum*.

В главе 2 дана краткая характеристика этим нематодам, показано современное состояние их изученности. Ниже, в разделах 5.4 и 5.5, а также в главе 6 будут показаны особенности встречаемости и распределения личиночных стадий этих гельминтов в морских и пресных водоёмах у рыб и беспозвоночных.

Здесь же мы остановимся, в основном, на паразито-хозяйных отношениях нематод родов *Contracaecum* и *Porrocaecum* и водоплавающих птиц и, прежде всего, на возможных отрицательных последствиях паразитирования этих нематод в хозяевах. Оговорка «водоплавающие птицы» сделана не случайно. Из указанных выше родов анизакид нас, прежде всего, интересуют виды, включившие в свой жизненный цикл рыб, через которых осуществляется заражение домашних животных и возможно заражение человека, т. е. виды, окончательными хозяевами которых являются именно водоплавающие птицы. Известно, что отдельные представители перечисленных родов паразитируют у птиц, практически не связанных с водной средой. Например, *Porrocaecum tamari* Mosgovoy, 1950 описан от сойки, *P. wui* Hsü, 1933 – от большескловой вороны и сороки и т. д. Жизненные циклы таких анизакид осуществляются не через рыб, а с участием беспозвоночных, например, малощетинковых червей. Помимо того, один и тот же вид может встречаться как у водоплавающих птиц (их основных хозяев), так и у птиц других экологических группировок, в частности у таких степных хищников, как мохноногий и обыкновенный канюк, сокол сапсан, чёрный коршун и др. Во многом это объясняется особенностями образа жизни и питания таких хозяев, в пищевом рационе которых время от времени может появиться и рыба, содержащая личинок анизакид. К тому же, нематоды могут попасть к этим птицам и благодаря существующим в природе трофическим отношениям типа хищник-жертва, т.е. через водоплавающих птиц, обычных хозяев названных гельминтов, ставших жертвой хищных птиц. Поскольку подобная связь является, как

правило, случайной, то попавший в нетипичного хозяина паразит обычно или не развивается в нём или изгоняется из его организма.

Заметим, что численность взрослых форм анизакид в птицах может достигать очень высоких значений. Например, количество половозрелых *Porrocaecum crassum*¹, обнаруженных у чирка-трескунка² на территории Украины, в некоторых птицах достигало 160 экз. (Смогоржевская, 1976). При вскрытии белого пеликана, погибшего в Апалачском зал. (Флорида, США), в нём было обнаружено более 1100 экз. нематоды *Contracaecum micropapillatum* (см. Deardorff, Overstreet, 1980a). Не исключено, что именно высокая заражённость птицы стала причиной её гибели.

В последние годы появляется всё больше информации о том, что сильное заражение половозрелыми формами *Contracaecum* вызывает у птиц образование геморрагий и язв в желудке, что приводит их к болезни и гибели, особенно при ухудшении экологических условий или при стрессах.

На одном из островов Большого Барьерного Рифа у чёрной глупой крачки были обнаружены нематоды *Contracaecum magnipapillatum* Chapin, 1925 (Fagerholm et al., 1996). В одной птице насчитывали от 7 до 20 червей (самки достигали в длину 17 – 26 мм, самцы – 11 – 20 мм), образующих своеобразный «Гордиев узел» (“Gordian knot”) в их желудке (рис. 4.1.).

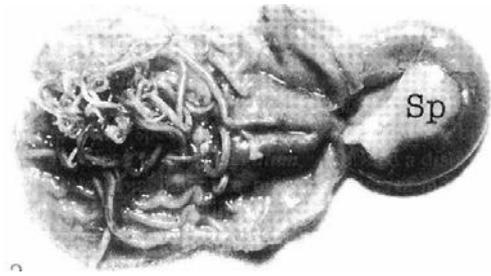


Рис. 4.1. Многочисленные *Contracaecum magnipapillatum* в желудке чёрной глупой крачки (из: Fagerholm et al., 1996) (Sp – селезёнка)

Большая часть нематод была погружена передним концом тела в стенку желудка. Их передние концы плотно прилегали друг к другу таким образом, что это напоминало вулканический кратер. Эта гроздь червей вызывала образование отчётливого язвенного повреждения. Однако большая часть линии желудка оставалась неповреждённой скоплением гельминтов и, по всей видимости, незатронутой их присутствием. Отдельные особи *C. magnipapillatum* располагались в просвете желудка свободно, видимо, как полагают авторы, питаясь частично переваренной рыбой.

Большинство обнаруженных нематод было окружено массой грамположительных, спорообразующих, палочкообразных бактерий, вероятно, *Bacillus* sp. или *Clostridium* sp. Авторы исследования предположили, что нарушение целостности участков стенки желудка у птиц, вместе с вторичным бактериальным заражением, может привести к летальному перитониту или повышенной восприимчивости к действию различных стрессов. Особенно вредно такое состояние для молодых и старых птиц в условиях дефицита пи-

¹ Длина тела самок *Porrocaecum crassum* достигает 50 – 60 мм, самцов – 30 – 45 мм.

² Чирки – группа мелких видов рода речных уток.

щи, а также для птиц, уже подверженных воздействию абиотических и биотических стрессовых факторов.

О возможном патогенном влиянии анизакид на организм их хозяев – птиц свидетельствуют эксперименты по скармливанию этих гельминтов коричневым пеликанам (Greve et al., 1986). Нематоды вызвали образование небольших язв в местах их прикрепления к пищеводу и железистому желудку. Микроскопическое обследование показало, что эти язвы имели эозинофильную гиалиновую выстилку, окруженную фокальным некрозом, клеточным инфильтратом и фибриозисом. Несмотря на выявленный патологический эффект, авторы исследования утверждают, что *Contracaecum*, как и два других желудочно-кишечных паразита (трематоды *Phagicola longa* и *Mesostephanus appendiculatus*), имеют низкую вирулентность и потому играют вторичную роль в регуляции численности популяции пеликанов.

Однако другие исследователи (Dyer et al., 2002), изучавшие фауну гельминтов и членистоногих этого же вида птиц в Пуэрто-Рико, отмечают, что некрозы, вызванные нематодами *Contracaecum multipapillatum* и *C. mexicanum*, а также трематодой *Ribeiroia ondatrae*, приводят к истощению и гибели пеликанов.

В целом, большинство исследователей придерживается того мнения, что большое количество нематод рода *Contracaecum* в желудках птиц может стать причиной их гибели в естественных условиях, и чаще всего по причине образования многочисленных язв на стенке желудка.

Нельзя не отметить того обстоятельства, что паразитирующие в птицах *Contracaecum*, могут приживаться и в млекопитающих. Когда ювенильные особи *C. multipapillatum*, которых извлекли из рыб, были скормлены цыплятам, крыскам, утятам и котёнку, то в котёнке они развились во взрослую форму (Vidal-Martinez et al., 1994). Учитывая широкое распространение этого паразита и то, что он способен развиваться в кишечнике млекопитающих, следует признать его потенциальную возможность заражать других млекопитающих, включая человека.

Полагаю, что заслуживает того, чтобы быть упомянутой здесь, работа А. А. Мозгового (1953)³ по изучению возможного патогенного влияния нематоды *Porrocaecum crassum* на организм её хозяев – домашних уток. Этот паразит очень широко распространён на территории Украины и найден у диких птиц, в частности у кряквы, свиязи, чирка-трескунка, в Черниговской области, Западном Полесье, в низовьях Днестра и в дельте Дуная; у домашних же уток он обнаружен во всех зонах Украины (Смогоржевская, 1976). В жизненный цикл паразита в качестве промежуточных хозяев включены пресноводные и морские малощетинковые черви.

³ Результаты этих исследований опубликованы в одном из томов «Основ нематодологии» (Мозговой, 1953), издаваемых Гельминтологической лабораторией АН СССР. Эти выпуски, содержащие обобщённые и критически проанализированные материалы по данной группе гельминтов, выходили относительно небольшими тиражами; в частности тираж цитируемой монографии насчитывает 2000 экз. (надо учесть, что распространялись они по всей территории бывшего Советского Союза и за рубежом). Подобные монографии, опубликованные 40 – 50 лет назад, давно уже стали раритетными и зачастую просто недоступными многим практическим работникам.

Несмотря на то, что исследования А. А. Мозгового были выполнены более 50 лет назад³, учитывая столь широкое распространение этого паразита у домашних уток и то патогенное влияние, которое он может оказывать на них, своего практического значения они не потеряли и по сей день. Суть состоит в том, что при расшифровке жизненного цикла *P. crassum* автором попутно проводились наблюдения за состоянием здоровья утят, экспериментально заражённых нематодами. Полученные данные позволили прийти к выводу, что эти гельминты вызывают тяжёлое заболевание, которое при высокой интенсивности инвазии может закончиться гибелью утят. Нематоды иногда скапливались в тонком кишечнике в таких количествах, что вызывали его закупорку. В двух случаях тонкий кишечник птиц оказался забит паразитами почти на протяжении полуметра (рис. 4.2).

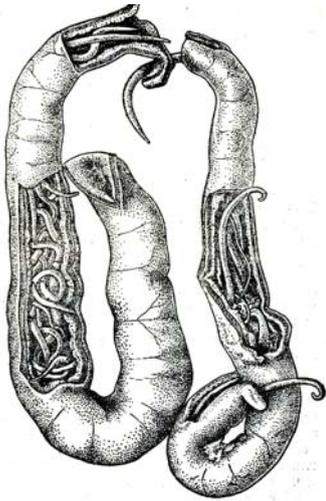


Рис. 4.2. *Parrocaecum crassum* в кишечнике утки (из: Мозговой, 1953)

Дважды наблюдалась внезапная смерть утят в результате перфорации стенки кишечника нематодами, причём в одном случае был обнаружен червь, наполовину проникший в брюшную полость, в другом же — один взрослый червь частично выступал за пределы кишечника, а второй находился в брюшной полости. Место перфорации представляло собой кругловатое, не совсем правильной формы, отверстие с резко выраженным воспалительным процессом.

В целом, заболевание вызывало у птиц исхудание, угнетение, задержку развития и неправильный рост перьев. Экспериментальные наблюдения были подтверждены обследованием утят на птицеводческой ферме. «На одной птицеводческой ферме мы наблюдали утят, почти совершенно лишённых оперения и находившихся в крайней степени истощения. Размер таких утят в возрасте 3 – 4 месяцев был почти исходный, т.е. они мало отличались от только что родившихся утят» (Мозговой, 1953; стр. 324).

Глава 5

АНИЗАКИДЫ – ПАЗАРИТЫ РЫБ

В предыдущих главах (3 – 4) речь шла о паразитировании анизакид у теплокровных животных – морских и наземных млекопитающих и у водоплавающих птиц, и было отмечено их широкое распространение у данной группы хозяев. Однако не менее обычны эти паразиты у холоднокровных животных, и, прежде всего, рыб – океанических, морских, солоноватоводных и пресноводных. Это связано как с многочисленностью самого семейства анизакид, в которое входят десятки родов и сотни видов, так и тем, что в жизненном цикле разных представителей этих нематод рыбы выступают в роли или окончательных хозяев, или дополнительных, или резервуарных (паратенических), или же случайных. Первоначально расскажем о встречаемости у рыб взрослых форм анизакид, а затем более подробно остановимся на паразитировании у рыб личиночных стадий этих гельминтов.

5.1. Паразитирование у рыб взрослых форм анизакид

Если рыбы служат окончательными хозяевами анизакид, то те, как правило, локализуются в их пищеварительном тракте – желудке, кишечнике, пилорических придатках. Это – типичные паразиты холоднокровных животных (кстати, среди хозяев этой группы встречаются и рептилии), а особенности их локализации в теле рыбы, за редким исключением, никак не отражаются на её товарных качествах.

Данная группа нематод довольно многочисленна и включает роды *Hysterothylacium*, *Goezia*, *Lappetascaris*, *Maricostula*, *Raphidascaris*, *Raphidascarioides* и другие. Одни из них имеют в своём составе десятки видов, видовой состав других беден; некоторые роды характеризуются всесветным распространением, ареал других ограничен небольшими акваториями. В равной степени одни виды встречаются у широкого круга хозяев и распространены на обширной акватории, другие приурочены к определённому виду рыб, а их распространение в полной мере отражает географию их хозяев.

Среди анизакид, паразитирующих во взрослом состоянии в рыбах, одним из наиболее известных, распространённых и изученных является, пожалуй, *Hysterothylacium aduncum* (Rud., 1802) (рис. 5.1, 5.2). Его взрослые, а также личиночные формы описаны от десятков, если не сотен, видов хозяев. Причём регистрируют его как у морских и океанических, так и у мигрирующих и пресноводных рыб. Например, нами этот паразит обнаружен у 37 видов рыб от Балтийского моря на востоке до Срединно-Атлантического хребта на западе и от вод Исландии на севере до Бискайского залива на юге. В Чёрном море среди хозяев *H. aduncum* 46 видов рыб (Гаевская, Корнийчук, 2003), в Северном – 73 (Гаевская, 1984), в Белом – 27 (Шульман, Шульман-Альбова, 1953).

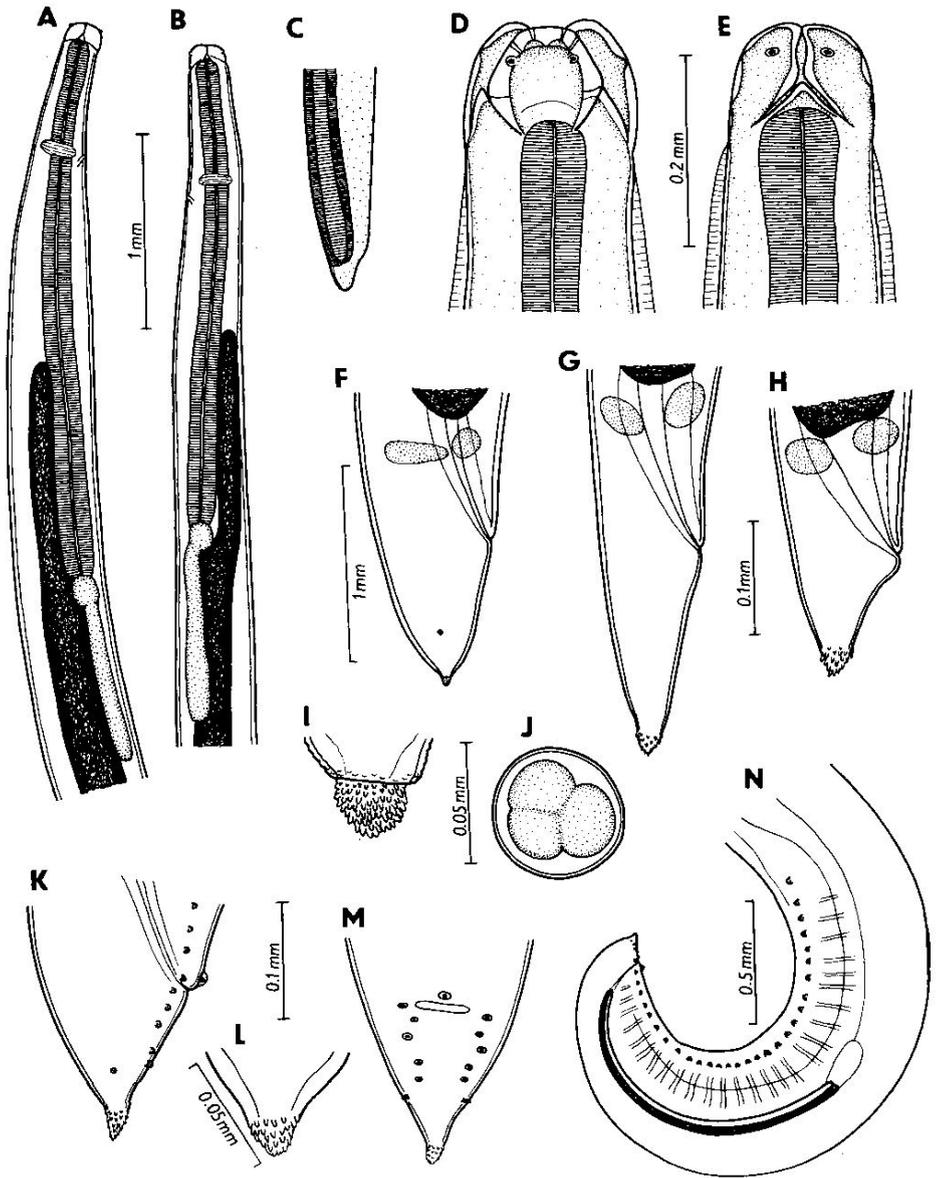


Рис. 5.1. *Hysterothylacium aduncum*: А – головной конец самки; В – головной конец личинки 4-й стадии; С – дистальный конец спикулы; D и E – головной конец самца; F – хвост самки; G и H – хвостовой конец самца и самки предвзрослой стадии; I – хвостовой выступ самки; J – яйцо; K и M – хвост самца; L – хвостовой выступ самца; N – задний конец тела самца (из: Moravec, 1994)

В Балтийском море хозяевами *H. aduncum* оказались 30 видов рыб (Гаевская, 1984), в частности, в районе Аландских о-вов он обнаружен у 12 видов морских и пресноводных рыб. Наиболее заражёнными были бельдюга (77.7 %; от 1 до 99 нематод в рыбе, в среднем 41.4), налим (50 %; 1 – 350 экз.; 30.2) и сиг (45.5 %; 1 – 105 экз.; 14.9) (Fagerholm, 1982). Нашли этого паразита даже в водах Новой Зеландии, в частности у снэка,

которого он поражал на 18.8 % с интенсивностью инвазии 1 – 18 экз. (Wierzbicka, Gaida, 1984)¹.

Вместе с тем, Хартвич (Hartwich, 1975) придерживается мнения, что под названием *H. aduncum* иногда ошибочно описывают другие, близкие к *H. aduncum* виды. Он считает, что в Северном и Балтийском морях истинными хозяевами *H. aduncum* являются только сельдёвые рыбы, а все остальные указания на его обнаружение у мелких рыб-планктофагов или же у хищных донных рыб, таких как бельдюга, палтус или морской чёрт, сомнительны. В частности, у бельдюги, а также у некоторых камбаловых рыб, по его мнению, встречается *H. auctum* (Rud., 1802), а у тресковых рыб – *H. gadi* (O. F. Müller, 1786)².

По этому поводу можно высказать следующие соображения. Известно, что личинки и половозрелые особи *H. aduncum*, среди которых могут быть и оплодотворённые самки, способны покидать мёртвую рыбу и продолжительное время, до 2 мес. [по другим данным (Вальтер, 1986), до 20 дн.], жить свободно, плавая в воде (Punt, 1941). При таких условиях им довольно легко попасть в любую, плавающую поблизости рыбу, тем более что этого паразита отличает широкая хозяйственная специфичность. Особенно вероятен подобный путь заражения тогда, когда в воду выбрасывают заражённые внутренности обработанной рыбы, и тогда рыбы-планктофаги могут заглатывать выпавших из внутренностей и плавающих в воде нематод вместе с планктоном, а хищные донные или же бентосоядные рыбы – с кусочками внутренностей, попавшими на дно, осевшими на водорослях, гидроидах, губках. С. С. Шульман и Р. Е. Шульман-Альбова (1953) наблюдали, «как целые стаи колюшек набрасывались на выброшенные около рыбоприёмных пунктов внутренности рыбы, заглатывая отдельные кусочки их вместе с личинками паразитов» (стр. 82). И ещё. Тот же Пунт (Punt, 1941) именно треску рассматривает основным хозяином *H. aduncum* в Северном море, а Марковский (Markowski, 1937) полагает, что в Балтике в этой роли выступает зубатка. Заражённость последней в Гданьском заливе, хотя и колеблется по сезонам, но в отдельные месяцы может достигать почти 100 %, а количество нематод в одной рыбе превышать 200 экз. (Graz-Wawrzyniak et al., 1979).

Судя по собственным и литературным данным, заражённость рыб *H. aduncum* бывает очень высокой, что наглядно подтверждают и приведённые примеры встречаемости этого паразита у некоторых рыб на севере Балтики (Fagerholm, 1982), а также у балтийской зубатки (Graz-Wawrzyniak et al., 1979). Однажды при вскрытии черноморской сельди длиной всего 18 см мы обнаружили в её желудке и кишечнике 78 половозрелых особей *H. aduncum*. Каждая нематода имела в длину 3 – 4 см при ширине 0.8 – 1.35 мм, а общая длина всех обнаруженных в рыбе червей составила 270 см, т. е. превысила её длину в 15 раз.

¹ По данным В. Д. Коротяевой (1971), численность половозрелых особей *H. aduncum* в снаке в Австрало-Новозеландском районе достигала нескольких сотен экземпляров.

² По поводу валидности этих видов см. стр. 82.

По нашим данным, сайда в Северной Атлантике заражена взрослыми формами *H. aduncum* (рис. 5.2) на 90 – 100 %, интенсивность инвазии достигает 30 – 40 экз. и более.



Рис. 5.2. Половозрелые нематоды *Hysterothylacium aduncum* в желудке сайды (из: Гаевская, Ковалева, 1991)

В Белом море половозрелые особи *H. aduncum* были отмечены у 24 видов рыб, а личинки – у 20 (Шульман, Шульман-Альбова, 1953). Сильнее всего оказалась заражена треска (у 93.7 % рыб обнаружены взрослые формы паразита, по 1 – 157 экз., у 87.5 % – личинки, по 1 – 43 экз.). Длина тела взрослых самок паразита колебалась от 13 до 80 мм, самцов – от 10 до 50 мм³. Цитируемые авторы предположили, что для *H. aduncum* характерна чрезвычайная изменчивость морфологических признаков. Однако у нематод из одного и того же вида хозяина размах изменчивости оказался не столь велик. В сёмге, например, встречались сравнительно более мелкие нематоды (30 – 35 мм), тогда как длина самок паразита из зубатки достигала 80 мм. Авторы считают, что это, скорее, связано с физиологией хозяина, «которая обуславливает более или менее благоприятную среду для развития паразита» (стр. 77). Косвенно об этом свидетельствует тот факт, что в кишечнике сёмги вполне половозрелые нематоды встречались сравнительно редко; большей частью это были довольно крупные черви, но без половых органов или только с зачатками последних.

О высокой численности *H. aduncum* у морских рыб свидетельствуют данные многих исследователей. Например, В. Д. Коротаева (1971) пишет, что в Австрало-Новозеландском районе численность половозрелых особей *H. aduncum* у снэка, лепидопа и рексии достигала нескольких сотен и даже тысяч экземпляров.

H. aduncum – один из тех видов гельминтов, которые на взрослой стадии демонстрируют необычайно широкую экологическую пластичность: его встречают не только в море, причём на самых разных глубинах, но и в солоноватых и даже в пресных водах. В реке Варзина (бассейн Баренцева моря) этого паразита нашли у 54.5 % проходного гольца, в одной рыбе насчитывалось от 1 до 59 червей (Митенёв, 1982). Изучая фауну нематод рыб трёх пресных водоёмов (два озера и лососёвое хозяйство) на

³ По другим данным, длина тела взрослых самок *H. aduncum* 27.54 – 46.6 мм, самцов 26.75 – 35.04 мм (Николаева, Найдёнова, 1964), 26.8 – 52.0 мм и 21.9 – 46.2 мм (Fagerholm, 1982), 24 – 48 мм и 18 – 35 мм соответственно (Mogaves, 1994). В. Д. Коротаева (1971) сообщает, что длина крупных самок *H. aduncum* от австрало-новозеландского снэка достигала 60 мм. В нашем материале от черноморских рыб длина половозрелых самок *H. aduncum* колебалась от 25.1 до 40 мм.

о. Хоккайдо, Моравец с соавторами (Moravec et al., 1985) зарегистрировали там 5 видов анизакид, в том числе *H. aduncum*. Этот вид оказался самым массовым и встречался у рыб и во взрослом, и в личиночном состоянии. На этом основании авторы предположили, что морской паразит *H. aduncum* способен развиваться в пресных водах.

Интересную информацию о встречаемости морских видов гельминтов у пресноводных рыб можно найти в работе Рокицкого (Rokicki, 1975). В ней, в частности, сообщается об обнаружении в Гданьском заливе Балтийского моря взрослых или же личиночных форм *H. aduncum* у типично пресноводных рыб – окуня, сига и налима. Воды залива характеризуются слабой солёностью (7 – 8 ‰), и по этой причине здесь живут и размножаются некоторые пресноводные рыбы, такие как плотва, лещ, щука и ряд других, которые обычно обитают в реках и озёрах. Спустя почти 30 лет был подтверждён факт паразитирования взрослых и личиночных форм *H. aduncum* у окуня Гданьского залива (Rolbiecki et al., 2002).

Не менее интересно и то, что в числе хозяев половозрелых *H. aduncum* регистрируют не только костистых, но и хрящевых рыб, не только хищников, чаще всего ихтиофагов, но также и растительноядных рыб. Например, три взрослые особи *H. aduncum* были обнаружены в спиральном клапане атлантической носатой химеры, пойманной на глубине 1100 м к западу от Шотландского шельфа (Hogans, Hurlbut, 1984). Однажды несколько экземпляров этой нематоды было найдено нами у черноморского катрана. В прибрежных водах Тайваня личинок 4-й стадии и взрослых особей *H. aduncum* отметили в желудке и кишечнике растительноядного сига (Shin, Jeng, 2002).

Надо полагать, что именно благодаря подобной экологической пластичности *H. aduncum* и стал фактически космополитом. В то же время, учитывая наметившуюся в последние годы тенденцию пересмотра таксономического статуса многих анизакид, в том числе и представителей рода *Hysterothylacium*, не исключено, что при более детальном исследовании некоторых экземпляров этих нематод, найденных в рыбах морей Северной Европы и в Северо-восточной Атлантике и отнесённых к *H. aduncum*, может выясниться, что они окажутся другим представителем рода, а именно – *H. auctum* (Rud., 1802). Этот вид в 1941 г. был сведён в синоним *H. aduncum* (Punt, 1941), однако в настоящее время некоторые исследователи признают его самостоятельность (Муajak et al., 1994; Petter, Cabaret, 1995; Szostakowska et al., 2001 и др.). Более того, относительно недавно *H. aduncum* из рыб Северной Атлантики и северных морей Европы был разделён на два подвида, один из которых – *H. aduncum gadi* (O. F. Müller, 1776) паразитирует у сайды, серебристой сайды, трески, мерланга, скумбрии и лосося, а второй – *H. aduncum aduncum* (Rud., 1802) – у алозы, саргана, ставриды, удильщика, мерлузы, люски и тюрбо. Кстати, при инкубации яиц «*H. aduncum*», паразитирующего в норвежских водах у сайды, серебристой сайды, трески и мольвы, были выявлены отличия в их раннем развитии от такового типичного *H. aduncum* (Balbuena et al., 1998).

Примером широкого географического распространения может служить ещё один представитель *Hysterothylacium* – *H. pelagicum* Deardorff & Overstreet, 1982. Этот вид зарегистрирован у корифены на обширной

акватории Атлантического и Тихого океанов: в водах Папуа-Новая Гвинея, в Панамском заливе, в открытых водах, прилегающих к штатам Алабама и Южная Каролина (США), а также у Гавайских о-вов (Deardorff, Overstreet, 1982). В последнем из отмеченных районов он встречен у 57.6 % корифен, в одной рыбе насчитывалось от 1 до 35 нематод, в среднем 10. Максимальная длина самок паразита достигала 82 мм, самцов 67 мм. Мы нашли 18 экз. этого вида нематод у корифены в районе Азорских о-вов (новый район его обнаружения). В данном случае широкий ареал паразита обусловлен столь же широким ареалом хозяина, к которому он проявляет узкую специфичность (см. стр.31).

Не менее обширен ареал у *Hysterothylacium cornutum* (Stossich, 1904) – типичного паразита скомброидных рыб, и в частности тунцов, совершающих активные миграционные перемещения на большие расстояния. Его отметили в Балтийском, Северном и Средиземном морях, в Бискайском заливе, в водах Австралии и Новой Зеландии, в районе Гавайских о-вов. Несмотря на довольно широкий круг его хозяев, среди которых, например, и синий, и желтопёрый, и длиннопёрый тунцы, этот паразит у желтопёрого тунца в северной части Мексиканского залива не найден (Deardorff, Overstreet, 1982; Ward, 1962). Первые из процитированных авторов вскрыли 19 тунцов, второй – 45. Возможно, что в данном районе по каким-либо причинам отсутствуют условия для прохождения жизненного цикла нематоды. Нами *H. cornutum* обнаружен у полосатого тунца, пойманного в Западно-Европейской котловине (новый район регистрации паразита).

Можно отметить ещё одного представителя анизакид, паразитирующего в рыбах на взрослой стадии и необычайно широко распространённого в пресных водоёмах северного полушария, – *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779) (рис. 2.8, 2.9, 5.17). Он зарегистрирован в бассейнах Северного, Балтийского, Белого, Средиземного, Чёрного и Каспийского морей, а также в Северной Америке, Африке, Средней Азии, Сибири и на Дальнем Востоке. Локализуются эти нематоды обычно в желудке и тонких кишках рыб. Это довольно крупные нематоды; но разные авторы приводят заметно отличающиеся друг от друга морфометрические данные. Так, длина самок может быть 8.2 – 60.9 мм, а самцов 12.7 – 35.5 мм (Fagerholm, 1982), 27 – 36 и 24 – 29 мм (Определитель паразитов..., 1987), 23 – 26 и 18 – 19.5 мм (Мозговой, 1953) или же 16.0 – 43.9 и 10.0 – 44.0 мм соответственно (Mogaves, 1994). Скорее всего, столь большие расхождения в приводимых цифровых показателях связаны с упомянутой выше полиформностью паразита (см. раздел 2.2). Среди хозяев *R. acus* – щуковые, лососёвые, угрёвые, тресковые и другие хищные рыбы, а его встречаемость у них варьирует в широких пределах. Например, на севере Балтики у Аландских о-вов паразит отмечен у 36.7 % щук (по 1 – 35 экз.), а в реках на западе Финляндии – у 58.8 % особей этого хозяина (1 – 12 экз.). В одном из озёр на юге Финляндии налим заражён *R. acus* на 50 % (от 1 до 60 нематод в рыбе), а в районе Аландских о-вов – только на 3 % (у одной из 33 вскрытых рыб нашли 24 нематоды) (Fagerholm, 1982).

Тот факт, что в рыбе может одновременно встретиться большое количество половозрелых анизакид, подтверждается многими примерами.

Так, у меч-рыбы, пойманной на банке Джорджес (Северо-западная Атлантика), насчитали 103 экз. *Maricostula incurva* (Rud., 1819) (син.: *Hysterothylacium incurvum*), в том числе 72 самки и 31 самца (Wierzbicka, Sobeca, 2003). Нами этот паразит найден у 8 особей меч-рыбы, выловленных в Западно-Европейской котловине, но в несколько меньшем количестве – по 19 – 60 нематод в рыбе.

Обычно взрослые анизакиды, как уже отмечалось выше, живут в желудке, кишечнике, пилорических придатках рыб. И лишь представители рода *Goezia* поселяются во вздутиях на стенке желудка, вызывая образование крупных опухолей, которые открываются в просвет желудка кратероподобным отверстием.

Не будем очень подробно останавливаться на данной группе анизакид, и ограничимся приведёнными примерами, хотя в отечественной и зарубежной литературе их содержится великое множество. Подчеркну только одно: доказательства патогенности этих паразитов для человека в настоящее время отсутствуют. Более подробно по этому поводу см. раздел 7.4.

Вместе с тем, анизакиды, окончательными хозяевами которых являются рыбы, могут иметь определённое значение в товарном рыбоводстве (более подробно см. раздел 5.10). При кормлении выращиваемых рыб сырой рыбой, содержащей личинок и/или же взрослые формы этих паразитов, те могут прижиться в новых хозяевах (такая возможность подтверждена экспериментально) и даже, в случае попадания в организм новых хозяев на личиночной стадии, развиться в них до взрослых форм. Большое количество этих гельминтов может отрицательно сказаться на росте и упитанности выращиваемых рыб, что, в свою очередь, негативно отразится на рентабельности хозяйства. Оговорим также, что в случае нарушения технологии хранения и обработки свежевывловленной рыбы, половозрелые нематоды, равно как и некоторые другие гельминты (цестоды, трематоды, скребни), могут выползти из её пищеварительного тракта через жабры, ротовое и/или анальное отверстие на поверхность тела, тем самым создавая ложное впечатление «червистости» рыбы.

5.2. Определение личинок анизакид – паразитов рыб

Паразитирование у рыб личинок анизакид, и, прежде всего, *Anisakis*, *Pseudoterranova*, *Contracaecum*, *Phocascaris*, *Porrocaecum*, *Hysterothylacium*, *Raphidascaris*, *Goezia*, заслуживает особого внимания. Как уже отмечено выше (см. раздел 2.2), окончательными хозяевами *Anisakis*, *Pseudoterranova* и *Phocascaris* служат морские млекопитающие, *Contracaecum* – водоплавающие птицы и морские млекопитающие, *Porrocaecum* – птицы, *Hysterothylacium* и *Raphidascaris* – рыбы, *Goezia* – рыбы и водные рептилии. Представители первых двух родов относятся к группе потенциально опасных для здоровья человека и полезных животных. Известен также случай заражения человека личинкой *Contracaecum*, поэтому представителей этого рода также относят к потенциально опасным для людей. Случаи попадания к человеку личинок *Porrocaecum* официально не зарегистрированы, но, учитывая, что окончательными хозяевами этих нематод являются всё те же водоплавающие птицы или птицы, экологически связанные с вод-

ной средой, исключать этих паразитов из числа потенциально опасных для человека нельзя. К тому же, большое количество личинок любого из перечисленных родов может отрицательно повлиять на товарную ценность рыб и беспозвоночных, а личинки анизакид, окончательными хозяевами которых служат рыбы, могут негативно влиять на здоровье выращиваемых рыб.

Как же различать личинок анизакид, принадлежащих к разным родам? По внешнему облику они мало отличаются от взрослых форм соответствующих родов, но имеют меньшие размеры, а степень развития губ и внутренних органов зависит от этапа онтогенеза. Тело личинок удлинённое, цилиндрическое, покрыто хорошо развитой кутикулой. У подавляющего большинства она ещё гладкая, у некоторых представителей уже имеет слабую исчерченность на головном и хвостовом концах (напомню, что для взрослых анизакид характерна исчерченность кутикулы по всему телу).

Родовую принадлежность личинок анизакид, паразитирующих в рыбах на 3-й стадии, можно определить по строению уже вполне сформированной пищеварительной системы, положению экскреторной поры, строению заднего конца тела и некоторым другим признакам. И только личинок *Contracaecum* и *Phocascaris* практически невозможно отличить друг от друга, тогда как взрослые формы этих родов легко отличаются наличием (у *Contracaecum*) или отсутствием (у *Phocascaris*) интерлабий, ещё не выраженных у личинок. По этой причине личинок названных родов мы относим к комплексу *Contracaecum/Phocascaris*. О трудностях определения личинок этих двух родов пишут и зарубежные коллеги. Так, Берланд (Berland, 1963) отметил, что личинки *Contracaecum* и *Phocascaris*, находящиеся на 3-ей стадии, в общем, неразличимы, а потому, по мнению Брэтти (Bratney, 1995), сообщения о личинках *Contracaecum osculatum* из морских рыб Канады, возможно, включают информацию о представителях обоих родов.

Во многих пособиях, монографиях, справочниках и даже статьях (см. Гаевская, Ковалева, 1990, 1991; Grabda, 1991; Kinne, 1984; Reimer, 1983; Sey, Petter, 1998 и др.) приводятся схемы строения личинок анизакид, из числа имеющих патогенное значение для человека, а также основные таксономические признаки, помогающие исследователям ориентироваться при их определении. В последние годы некоторые исследователи рекомендуют использовать для определения личинок серологические и генетические методы. Что касается серологических методов, то, как выяснилось, подобные тесты часто сопровождаются перекрёстной реакцией с антигенами других червей (Iglesias et al., 1996 и др.). Генетические методы, безусловно, надёжнее и с их помощью можно установить не только родовую, но даже и видовую принадлежность личинок паразитов (Abollo et al., 2001a; Bratney, Davidson, 1996; Kijewska et al., 2002; Mattitucci et al., 1997, 2001 и др.). К сожалению, возможность их использования практическими работниками, т. е. теми, кто несёт ответственность за качество и безопасность добываемой рыбы и вырабатываемой из неё продукции, весьма ограничена.

Мы составили ключ и таблицу для определения личинок анизакид, паразитирующих в рыбах на 3-й стадии, остановившись только на тех нематодах, которые имеют медицинское и хозяйственное значение. В основу

предлагаемого ключа положены морфологические особенности этих паразитов.

Ключ

для определения родовой принадлежности личинок анизакид
3-й стадии, наиболее распространённых у рыб

Признаки

I. Размеры желудочка:

- 1) желудочек крупный и длинный;
- 2) желудочек короткий;
- 3) желудочек маленький, иногда плохо различим.

II. Наличие выростов желудочка:

- 1) желудочный вырост имеется;
- 2) желудочный вырост отсутствует.

III. Наличие кишечного выроста:

- 1) кишечный вырост имеется;
- 2) кишечный вырост отсутствует.

IV. Положение экскреторной поры:

- 1) на головном конце тела у основания губ;
- 2) значительно выше нервного кольца;
- 3) на уровне нервного кольца, иногда чуть ниже.

V. Характер кутикула:

- 1) кутикула с поперечной исчерченностью;
- 2) кутикула вооружена поперечными рядами шипиков.

VI. Строение заднего конца тела:

- 1) имеется прямой или изогнутый мукрон;
- 2) имеется прямой, длинный мукрон;
- 3) мукрон маленький, но заметный;
- 4) хвост конический;
- 5) имеется длинный тонкий шип

Определительная таблица

личинок 3-й стадии нематод семейства анизакид
(см. ключ)

Род	I	II	III	IV	V	VI
<i>Anisakis</i>	1	2	2	1	1	1
<i>Pseudoterranova</i>	2	2	1	2	1	3
<i>Contracaecum/Phocascaris</i>	3	1	1	1	1	4
<i>Hysterothylacium</i>	3	1	1	3	1	4
<i>Raphidascaris</i>	3	1	2	3	1	5
<i>Goezia</i>	3	1	1	3	2	4
<i>Porrocaecum</i>	2	2	1	3	1	4

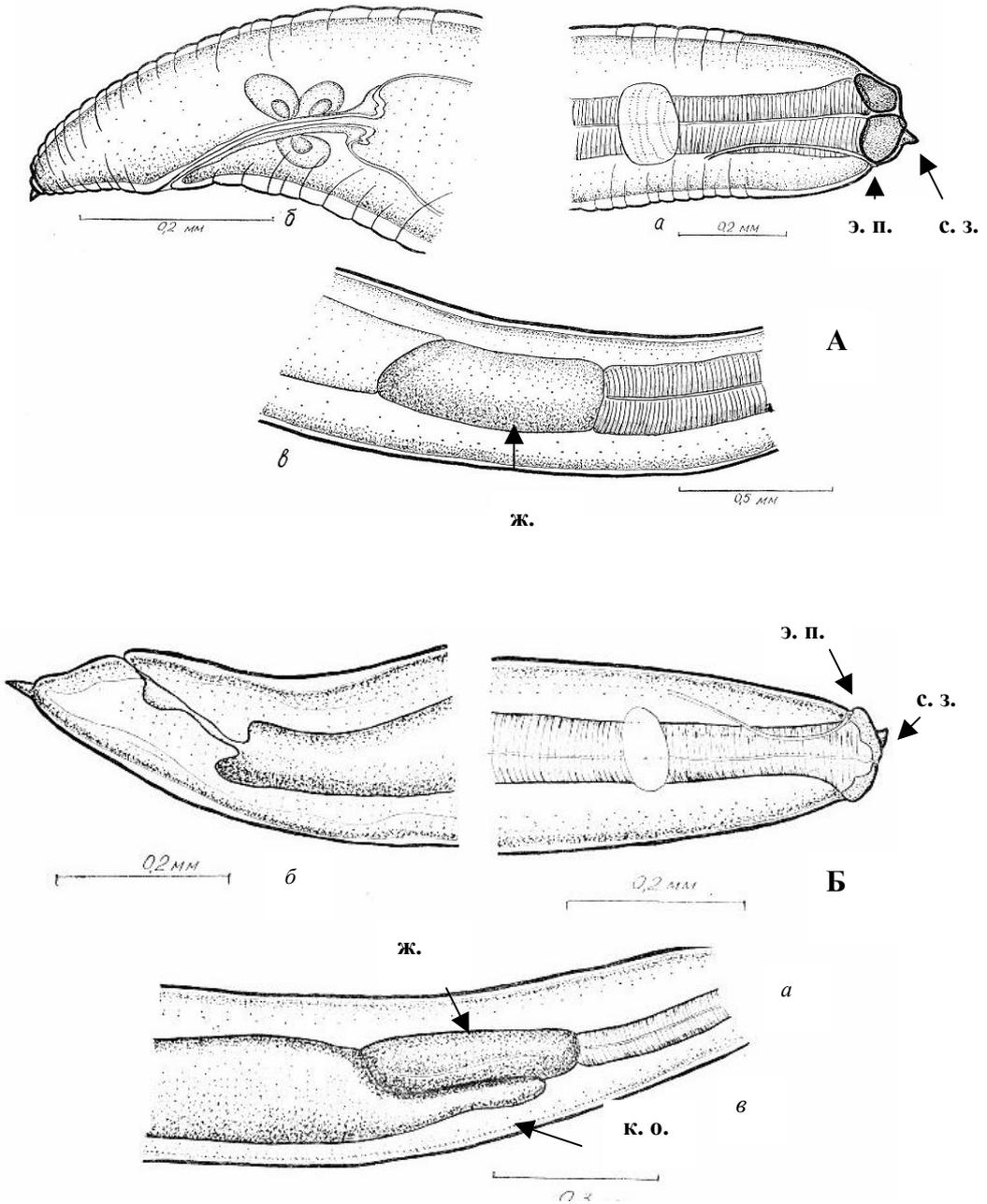
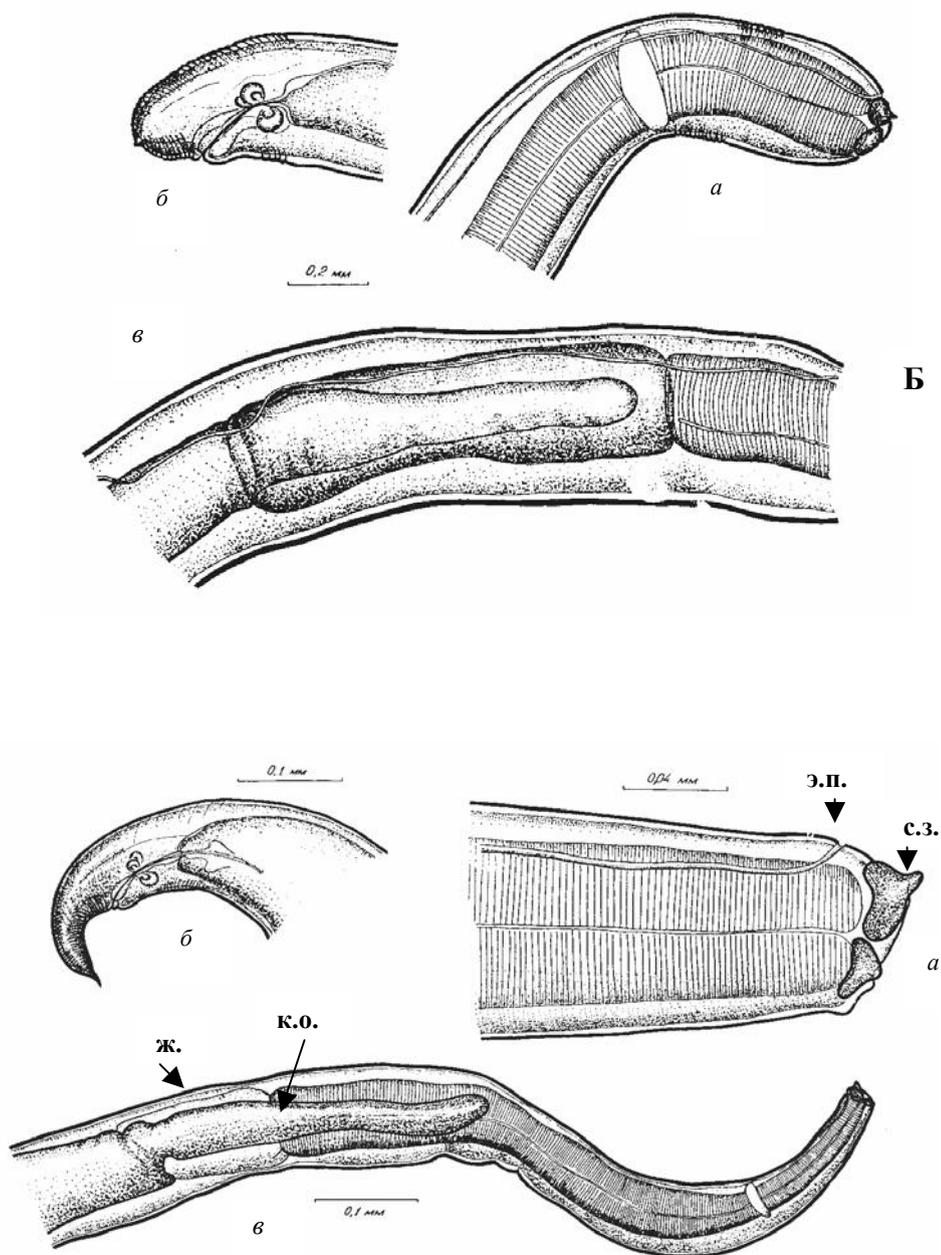
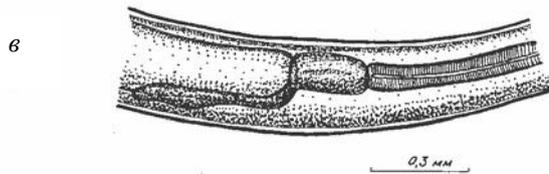
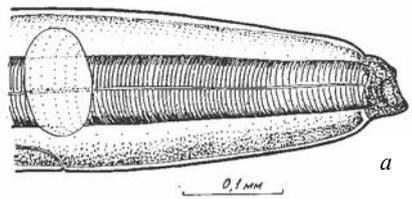
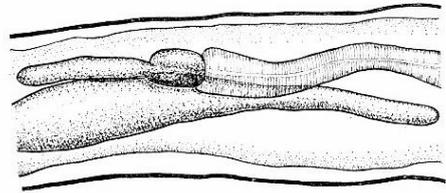
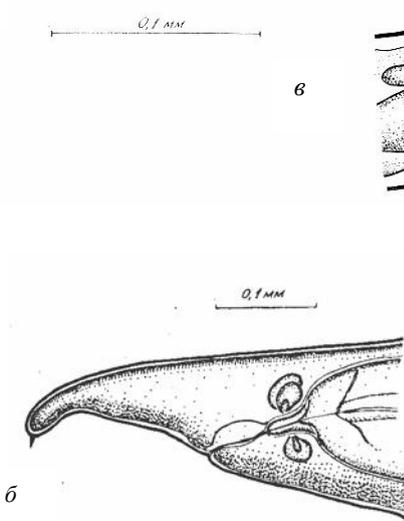
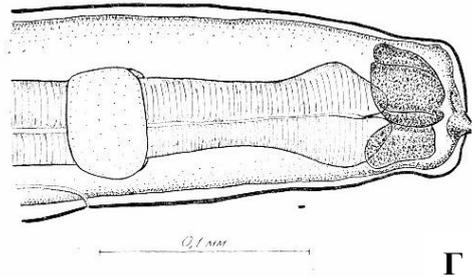
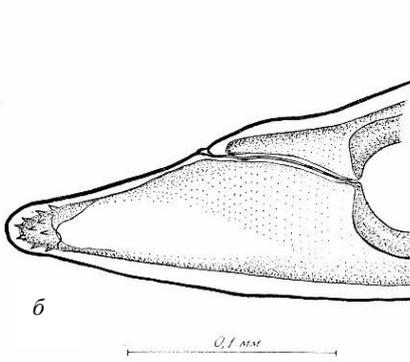
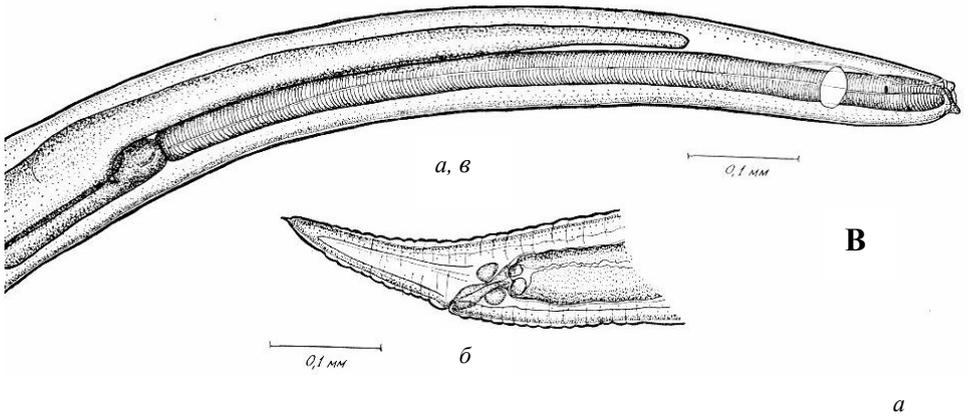


Рис. 5.3. Схема строения личинок анизакид (3-я стадия): А – *Anisakis simplex* (sensu lato), Б – *Pseudoterranova decipiens* (sensu lato) (а и б – передний и задний концы тела; в – детали строения пищеварительной системы) (из: Гаевская, Ковалёва, 1990)

с. з. – сверлильный зуб; ж. – желудочек; к. о. – кишечный отросток; э. п. – экскреторная пора



Продолжение рис. 5.3: Схема строения личинок анизакидных нематод (3-я стадия): Б – личинки 3-й стадии *Pseudoterranova decipiens* (sensu lato) от разных видов рыб (условные обозначения см. на стр. 87)



Продолжение рис. 5.3: Схема строения личинок анизакидных нематод (3-я стадия): В – *Contracaecum*, Г – *Hysterothylacium* и Д – *Raphidascaris*

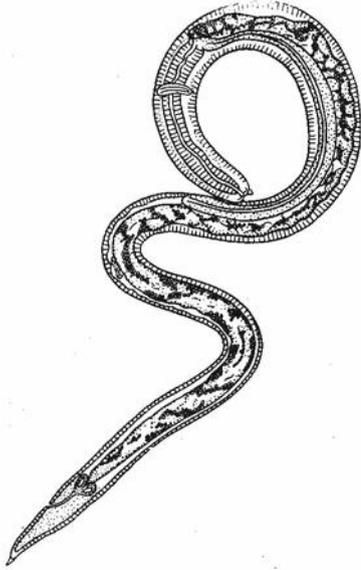


Рис. 5.4. *Goezia ascaroides*, личинка 3-й стадии (из: Определитель паразитов..., 1987)

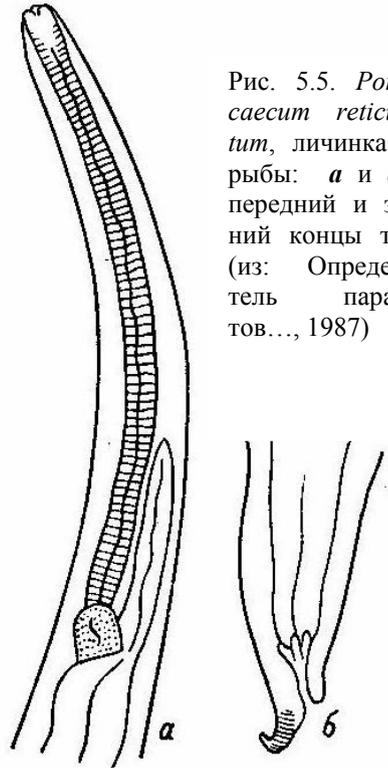


Рис. 5.5. *Porrocaecum reticulatum*, личинка из рыбы: *а* и *б* – передний и задний концы тела (из: Определитель паразитов..., 1987)

Итак, пользуясь приведенной выше определительной таблицей и рис. 5.3 – 5.5, а также рис. 2.8 г – е, 5.1, 5.6, 5.7, 5.10 – 5.13 и 5.16, можно довольно легко идентифицировать до рода личинок анизакид 3-й стадии, паразитирующих в рыбах.

Необходимость умелого ориентирования в вопросах идентификации личинок анизакид вызвана ещё и тем обстоятельством, что у одного и того же вида рыб, и даже в одной и той же особи могут одновременно встретиться личинки разных родов нематод, среди которых могут оказаться и не опасные для человека. Например, у краснопёрого пагеля, исследованного в районе Мадейры, на желудке и мезентерии были обнаружены инкапсулированные личинки 4 видов анизакид – *Anisakis simplex* (s. s.), *A. pegreffii*, *A. simplex* (s. l.) и *Hysterothylacium* sp. (Costa et al., 2004). Среди этих паразитов род *Hysterothylacium* не относят к числу опасных для здоровья людей. У морского удильщика в водах Исландии были найдены нематоды 8 родов, из них к анизакидам относились 5 (*Anisakis*, *Pseudoterranova*, *Contraeaecum/Phocascaris*, *Hysterothylacium*) (Eydal, Olafsdottir, 2003). У аргентинского анчоуса в водах Аргентины и Уругвая зарегистрированы личинки четырёх видов нематод, в том числе трёх видов анизакид (*A. simplex* (s. l.) – у 5.85 % рыб, *Pseudoterranova* sp⁴. – 0.34 % и *Contraeaecum* sp. – 39.7 %), а также *Ascarophis marina* (Timi et al., 2001). Последний вид для человека не опасен.

Ниже – разделы 5.3 – 5.9 – приведена более подробная характеристика личинок всех перечисленных в определительной таблице родов. Для

⁴ Авторы описывают этот род под названием *Terranova*.

удобства изложения материала расположим их в тексте, как и в разделе 2.2, двумя группами – первоначально опишем личинок анизакид, заканчивающих своё развитие в млекопитающих и птицах, а затем тех, окончательными хозяевами которых являются рыбы. И начнём с рода *Anisakis*.

5.3. Личинки нематод рода *Anisakis*

Краткая характеристика личинок 3-й стадии. Личинки свёрнуты в плоскую спираль, располагаются в прозрачных или полупрозрачных, бесцветных или слегка желтоватого цвета, тонких цистах (иногда их можно найти в свободном состоянии, поскольку к моменту обнаружения они, видимо, не успели образовать цисту) (рис. 5.8, 5.9). Передний конец личинки, свёрнутой в капсуле, направлен к наружной стороне спирали; большинство личинок не проявляют никаких признаков движения или активности. Диаметр цист 1.5 – 6 мм, длина личинок обычно 15 – 40 мм. Тело слегка прозрачное, серое, плотное. Кутикула с тонкой поперечной исчерченностью. Губы незаметные. Экскреторная пора открывается на головном конце, ниже вентрально ориентированного личиночного (сверлильного) зуба (рис. 5.3 А, 5.6). У живых личинок в передней части тела сквозь его стенки ясно виден контур крупного желудочка в виде белого пятнышка. Задний край желудочка у некоторых видов характерно скошен. Кишечный и желудочный выросты отсутствуют (рис. 5.3А). Личинка в рыбе не питается и находится в состоянии покоя, треугольный просвет кишечника сильно сокращён. Есть три анальных железы. Хвост короткий, конический, заканчивается острым кутикулярным выступом, так называемым мукроном (mucron) (рис. 5.7)

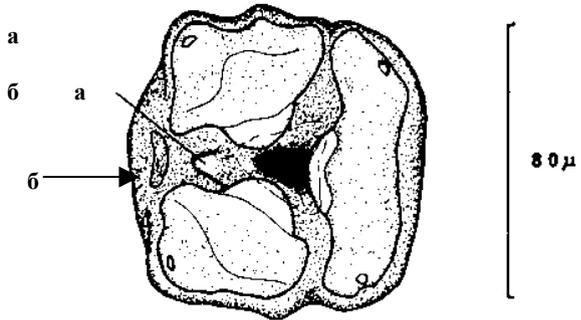
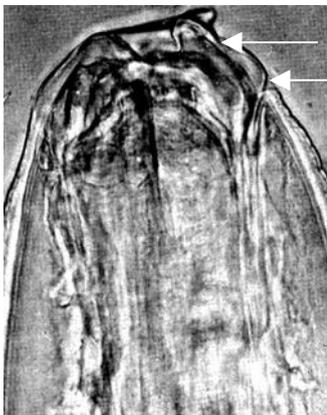


Рис. 5.6. Личинка *Anisakis* sp. из сельди: слева – передний конец тела; справа – головной конец тела, апикально (а – сверлильный зуб; б – экскреторная пора) (из: Gibson, 1970)

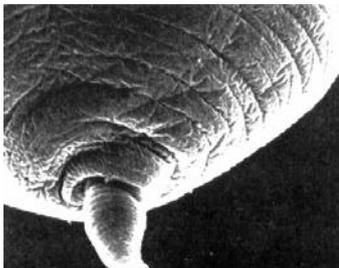


Рис. 5.7. Личинка 3-й стадии *Anisakis* Type 1: задний конец тела с изогнутым мукроном (из: Weerasooriya et al., 1986).

В качестве примера мерных характеристик личинок одного из представителей рода *Anisakis* приведу данные, заимствованные из нескольких работ зарубежных коллег (табл. 5.1).

Таблица 5.1. Размеры личинок *Anisakis simplex* (3-й стадии) из рыб, в мм (А – из: Rolbiecki, Rokicki, 2002; Б – из: Abollo et al., 2001; В – из: Chai et al., 1986; Г – из: Sun et al., 1991)

Мерные признаки	А – из салаки (30 экз.)	Б – из ставриды (25 экз.)	В – из жёлтого горбыля (30 экз.)	Г – из восточной скумбрии (26 экз.)
Общая длина ⁵	21.89 – 23.10	19.48 – 30.27	13.4 – 25.0	13.21 – 22.47
Максимальная ширина	0.390 – 0.514	0.3 – 0.568	0.23 – 0.54	0.28 – 0.5
Расстояние от переднего конца до нервного кольца	0.278 – 0.295	0.25 – 0.33	нет данных	нет данных
Длина пищевода	1.555 – 1.625	1.86 – 2.95	1.27 – 1.89	1.28 – 2.1
Длина желудочка	0.797 – 1.141	0.79 – 1.27	0.57 – 0.83	0.5 – 0.76
Длина хвоста	0.095 – 0.174	0.10 – 0.17	0.07 – 0.12	0.06 – 0.11
Длина мукрона	0.011 – 0.025	нет данных	нет данных	нет данных

В старой литературе анизакисных личинок, регистрируемых у рыб, описывали под разными названиями: *Ascaris marina*, *A. salaris*, *A. simplex*, *A. sphyranurae*, *Ascaris* sp., *Anisakis marina*, *Capsularia marina*, *Stomachus marina* и даже *Eustoma rotundatum*. В 70-х – 90-х годах 20-го столетия их чаще всего именовали *Anisakis simplex* или же *Anisakis* sp., а также *Anisakis* sp. larva (1) или же *Anisakis* sp. Type I larva (то же, что *Anisakis simplex*), *Anisakis* sp. larva (2) или же *Anisakis* sp. Type II larva (то же, что *A. physeteris*). Японские авторы различали 3 типа личинок: *Anisakis* sp. I, *Anisakis* sp. II и *Anisakis* sp. III. Первый из них соответствовал *A. simplex* из европейских вод, второй – *Anisakis* Type II, а третий тип был обнаружен только однажды (эта личинка имела короткий желудочек, как у *Anisakis* sp. II, и маленький мукрон на хвосте, как у *Anisakis* sp. I).

Многие исследователи считают, что наиболее стабильные морфометрические признаки личинок *Anisakis*, паразитирующих в рыбах на 3-й стадии, это: расстояние от головного конца до нервного кольца, а также величина отношений длины тела к её ширине, длины тела к длине пищевода, длины тела к длине желудочка и длины тела к длине хвоста (собств. наблюдения; Багров, 1985; Chai et al., 1986). Помимо того, личинок *A. sim-*

⁵ По другим данным, длина тела личинок *A. simplex* 3-й стадии: 9.4 – 20.8 мм (Николаева, Найдёнова, 1964), 15.7 – 23.2 (Fagerholm, 1982), 14 – 26 (Hurst, 1984a), 13.5 – 37 (Ma et al., 1997), 15 – 22 (Romuk-Wodoracki, 1988), 18.3 – 28.5 (Silva, Eiras, 2003) или же 29.0 – 37.3 мм (Threlfall, 1982) и т. д. В нашем материале от рыб Северо-восточной Атлантики личинки имели длину 14.5 – 31 мм, ширину 0.3 – 0.56.

simplex (*Anisakis* sp. Type I) отличают от *A. physeteris* (*Anisakis*_sp. Type II) по форме заднего края желудочка в месте его перехода в кишечник: у первого из них он скошенный, у второго – прямой.

Казалось бы, морфометрические критерии для отнесения анизакисных личинок к конкретной взрослой форме найдены. Но уже в 1982 г. было показано, что для идентификации личинок *Anisakis* пригодным альтернативным методом может оказаться метод энзим-электрофореза (Agatsuma, 1982). В частности, при помощи этого метода была исследована активность ферментов глюкозофосфатизомеразы (ГФИ) и фосфоглюкомутазы (ФГМ) в экстрактах личинок *Anisakis* sp. обоих типов – Type 1 и Type 2, паразитирующих у восточной скумбрии и японского солнечника соответственно. В результате был показан значительный полиморфизм ГФИ. В естественных популяциях обоих типов личинок этот энзиматический локус встречается, по меньшей мере, в виде 5 аллелей, 3 из которых оказались общими для обоих типов. Заметных различий в частоте их встречаемости не выявлено, но каждую из личиночных форм можно легко отличить одну от другой по электрофоретической подвижности ФГМ.

В свете последних изменений в таксономическом составе рода в результате применения генетических методов (см. раздел 2.2), предлагаемые для определения личинок морфометрические признаки, видимо, следует рассматривать как несколько устаревшие, тем более, что один и тот же тип личинок может быть присущ представителям нескольких родов. Например, личинки 2-го типа могут оказаться представителями и *A. physeteris* и *A. brevispiculata*, и, к тому же, встретиться в одном и том же хозяине, как это было показано, например, для восточноатлантической мерлузы (Mattiucci et al., 2001). Более того, недавно установлено, что анизакисные личинки из некоторых рыб, соответствующие по своей морфологии Type I, т.е. традиционно определяемые как *A. simplex*, генетически принадлежат к *A. typica*. Сказанное относилось к нематодам от синего тунца и ауксиды из вод Бразилии, от восточноатлантической ставриды и восточной скумбрии из вод Мадейры, от королевской макрели, корифены, малого восточного тунца и восточной пелагиды из прибрежных вод Сомали, а также от восточноатлантической мерлузы из восточной части Средиземного моря (Mattiucci et al., 2002). Заметим, что у одного из перечисленных хозяев, а именно у восточноатлантической мерлузы могут паразитировать личинки ещё одного, уже третьего, представителя *Anisakis* – *A. pegreffii* (Nascetti et al., 1986).

Скорее всего, в ближайшее время перед специалистами будет стоять задача разработки новых критериев для оценки видового статуса личинок рода *Anisakis*.

Учитывая те изменения, которые произошли в составе рода *Anisakis* довольно трудно анализировать информацию и о встречаемости этих личинок у рыб. В этой связи подчеркну ещё раз, что основной целью данной монографии является не ревизия таксономического статуса анизакид и их личинок, а обобщение и анализ современного состояния их изученности, вызванные к жизни практической значимостью этих гельминтов и отсутствием в отечественной литературе подобной сводной информации. По этой причине в тексте монографии в основном оставлены те видовые на-

звания личинок, под которыми они описаны в соответствующих работах. К тому же, довольно часто авторы предпочитают доводить определение личинок только до родового уровня, что вполне объяснимо, учитывая отсутствие надёжных видовых критериев на морфометрическом уровне. В тех же случаях, когда видовое название личинки уже уточнено и та приобрела новый таксономический статус, это обязательно оговаривается.

Роль рыб в жизненном цикле *Anisakis*. Относительно роли рыб в жизненном цикле нематод рода *Anisakis* существуют разные точки зрения. Одни авторы рассматривали рыб промежуточными хозяевами (Grabda, 1973; Smith, 1971), другие – резервуарными (Багров, 1983, 1985; Smith, Wooten, 1978), третьи – паратеническими (Moravec, 1994; Podolska, 1995a), четвёртые – транспортными (Køie, 2001), пятые – промежуточными (при заражении личинками 2-й стадии) и резервуарными (при заражении личинками 3-й стадии) (Кулачкова, 1976).

В последние годы всё большую популярность среди исследователей приобретает точка зрения о том, что рыбы в жизненном цикле анизакисов служат только паратеническими хозяевами, поскольку в их организме не происходит развития личинок от 2-й к 3-й и от 3-й к 4-й стадии (Moravec, 1994; Podolska, 1995a и др.). Большую роль в этом сыграли экспериментальные работы по расшифровке жизненного цикла данных нематод (см. раздел 2.4). Культивирование *in vitro* личинок *Anisakis* показало, что линька личинки 3-й стадии (именно на этой стадии личинки паразитируют в рыбах), её переход в 4-ую стадию и дальнейшее развитие возможны только при температуре 34 – 37°C, т. е. в организме теплокровного животного. Однако, по нашему мнению, для оценки роли рыб в жизненном цикле нематод рода *Anisakis* более подходит предложенное Кёй (Køie, 2001) определение их в качестве транспортных хозяев.

Анализируя роль трески в жизненном цикле *A. simplex* в Балтийском море, Подольска (Podolska, 1995a) замечает, что заражение этих хищных рыб личинками 3-й стадии происходит через сельдь – основного пищевого объекта трески. Та же, в свою очередь, получает анизакисных личинок на той же 3-й стадии развития при питании ракообразными, главным образом, эвфаузидами. Кстати, в прибрежных водах Балтики сельдь служит основным источником заражения анизакисными нематодами, помимо трески, также и судака, поскольку составляет значительную часть его пищевого рациона (Feiler, Winkler, 1981).

Возможность попадания личинок нематод от одного вида рыбы к другому или же от головоногих моллюсков к рыбе и последующего их выживания в новом хозяине подтверждена экспериментально. В опытах по заражению пикши личинками *A. simplex*, полученными из лосося, а мерланга – личинками из атлантической сельди, выяснилось, что нематоды проникают через стенку желудка или пилорических придатков в полость тела рыб-реципиентов уже через 24 ч после заражения. Через 34 ч вокруг некоторых личинок наблюдалось образование тонкой капсулы (перед скармливанием нематод, полученных от рыб-доноров, освобождали от капсулы, в которую они были заключены) (Smith, 1974). Прижились нематоды из атлантической сельди и у мальков кумжи (Larsen et al., 2002). Дос-

таточно успешно закончились опыты по заражению личинками *A. simplex* 3-й стадии камчатского лосося: при внутрибрюшинном введении прижилось 74 % личинок, однако при пероральном – только 9 % (Santamarina et al., 1994). В обоих случаях большинство личинок располагались на пилорических придатках рыб, а их инкапсуляция завершилась в течение 40 дней. При последующем культивировании инкапсулированных личинок, полученных из экспериментально заражённых лососей, выяснилось, что их способность к линьке не отличалась от таковой личинок, выделенных из естественно заражённой путассу. Даже пресноводных рыб можно заразить личинками *Anisakis* sp. (Wootten, Smith, 1975). При интубации личинок, полученных из морских рыб, в желудок кумжы и радужной форели выяснилось, что некоторые личинки проникали в полость их тела уже в течение 2 ч.

И, наконец, некоторых рыб можно отнести к числу случайных хозяев личинок *Anisakis*. Как правило, это крупные хищные рыбы, и, прежде всего, хрящевые, а также некоторые пресноводные виды, отлавливаемые в прибрежных, опреснённых участках моря. Нематоды попадают к ним вместе с добычей, но поскольку вероятность того, что эти рыбы когда-нибудь станут добычей окончательных хозяев анизакисов, т. е. китов и ластоногих, ничтожно мала, то для паразита попадание к ним практически является тупиком в его развитии. Вместе с тем, учитывая тот факт, что продолжительность жизни личинок *Anisakis* в рыбах превышает два года, в течение которых они не теряют своей инвазионности, и принимая во внимание вероятность гибели этих рыб от разных причин, в результате чего нематоды могут оказаться во внешней среде, нельзя не исключать возможности их попадания в новых, но уже подходящих хозяев (см. рис. 2.10).

Распространение и встречаемость личинок *Anisakis* у рыб. Личинки *Anisakis* необычайно широко распространены у морских и океанических рыб, их можно встретить даже у солоноватоводных и некоторых пресноводных хозяев. Перечислить все виды рыб, у которых они найдены, практически невозможно, т.к. это заняло бы не один десяток страниц, да и необходимости в этом, как станет ясно из дальнейшего текста, нет. В Северо-восточной Атлантике мы обнаружили их у 34 видов рыб, в Юго-восточной Атлантике – у 32. В открытых водах Северной Атлантики их хозяевами оказались 54 вида рыб (Зубченко, 1984), в Северо-западной Атлантике в районе о. Нантакет, банки Джорджес и Новой Шотландии – 12 (Гаевская, Умнова, 1977), в Каспийском море – 40 (см.: Сердюков, 1993), в Баренцевом – 28, Белом – 23 (Шульман, Шульман-Альбова, 1953). У берегов северо-западной Испании их зарегистрировали у 14 видов рыб и 4 видов цефалопод (Abollo et al., 2001b), а в водах западной Португалии – у 9 видов промысловых рыб (табл. 5.2) (Silva, Eiras, 2003)⁶. Как правило, во всех процитированных источниках речь идёт об *A. simplex* (s. l.).

⁶ Известно, что Португалия занимает второе, после Японии, место в мире по количеству рыбы, употребляемой в пищу (92 г в сутки на одного человека). По этой причине вопрос заражённости промысловых рыб анизакисными личинками, и, следовательно, возможности заражения ими человека имеет для этой страны первостепенное значение.

Таблица 5.2. Заражённость рыб личинками *Anisakis* sp. (предположительно, *A. simplex*) у западного побережья Португалии (из: Silva, Eiras, 2003)*

Вид	Кол-во вскрытых рыб	Общая длина, в см (в среднем)	Заражённость, в %	Интенсивность инвазии, в экз.
Европейская ставрида	58	22.9	75.9	1 – 46
Скумбрия	45	27.8	95.6	1 – 80
Кантар	13	18.6	7.7	0 – 1
Люска	29	15.6	20.7	0 – 1
Морской язык	40	17.4	7.5	0 – 1
Мерлуза	3	36.5	100	45 – 59
Жёлтая тригла	44	19.4	6.8	0 – 1
Европейская сардина	57	15.5	28.1	1 – 7
Путассу	65	18.5	93.8	1 – 89

* В таблицу нами не включена информация о колебаниях длины тела рыб и показатели средней интенсивности инвазии, приводимые цитируемыми авторами

В зал. Святого Лаврентия (восточное побережье Канады) личинок *A. simplex* обнаружили у 17 видов рыб, причём сельдь и мойва являются наиболее важным транспортным звеном, обеспечивающим передачу паразита окончательным хозяевам (Marcogliese, 1995).

В прибрежных водах Мозамбика анизакисные личинки отмечены у 49 видов рыб (Reimer, 1984b), в водах Новой Зеландии – у 54 (Hurst, 1984a). В дальневосточных морях их нашли у 10 видов камбаловых рыб (Мамаев и др., 1963), в Восточно-Китайском и Жёлтом морях – у 23 видов рыб и 1 вида каракатицы, в Тонкинском заливе – у 15 видов рыб (Sun et al., 1991), при этом у восточной скумбрии и рыбы-сабли они располагались в брюшной мускулатуре (Sun et al., 1993). У берегов Китая личинки *A. simplex* обнаружены у 15 видов рыб и золотой каракатицы (Ma et al., 1997), у южного побережья Британской Колумбии – у 28 видов рыб (Arai, 1969). По состоянию на 1985 г., в Тихом океане личинки *Anisakis* были известны у 340 видов рыб и 6 видов кальмаров, при этом у 81 вида рыб и одного вида кальмаров они встречены в мускулатуре (Багров, 1985). Этот список можно продолжать бесконечно, и он постоянно расширяется по мере интенсификации паразитологических исследований рыб и беспозвоночных в Мировом океане и его морях.

Таким образом, круг рыб-хозяев анизакисных личинок необычайно широк. Вместе с тем, степень их заражённости, а, следовательно, и та роль, которую они играют в жизненном цикле паразита и передаче инвазионного начала по трофической цепочке к окончательным хозяевам, существенно различаются. Наиболее заражёнными оказываются прибрежные рыбы, для эпипелагических и глубоководных рыб характерна более низкая степень заражённости (собств. данные; Багров, 1985). Подобные различия во многом обусловлены особенностями распределения окончательных и промежуточных хозяев этих паразитов в океане. В прибрежных водах обычно наблюдается наиболее высокая плотность популяций мор-

ских млекопитающих, ракообразных и рыб, чем в других комплексах (пелагическом, глубоководном и др.), в результате чего здесь создаются оптимальные условия для осуществления жизненного цикла паразита.

Но даже один и тот же вид рыбы в разных частях своего ареала может быть по-разному заражён этими гельминтами, что зависит от множества абиотических и биотических факторов. Проиллюстрируем сказанное несколькими наглядными примерами.

Более всего для этой цели подходит путассу – один из наиболее обычных и наиболее изученных хозяев личинок *A. simplex* в Северо-восточной Атлантике. Паразитологические исследования этой рыбы осуществляются с начала 70-х годов, т. е. уже в течение 30 лет. Как оказалось, встречаемость у неё *A. simplex* находится в сильной зависимости от района (табл. 5.3) и времени вылова, а также от размеров, а, следовательно, возраста рыб.

Таблица 5.3. Заражённость путассу личинками *Anisakis simplex* в разных частях ареала (по литературным и собственным данным)

Район вылова	Экстенсивность инвазии, %	Средняя интенсивность инвазии, экз.	Источник
Воды Шпицбергена	90.0	19.7	Szuks et al., 1978
	100	53.9	Карасев, 1987
Баренцево море	100	32.7	Карасев, 1987
Норвежское море	100	30.8 – 55.8	Карасев, 1987
К северу от Шотландии	100	–	MacKenzie, 1979
К западу от Шотландии	83.3 – 100	10.3 – 108.4	Wootten, Smith, 1976
	25.0	–	MacKenzie, 1979
Р-н Фарерских о-вов	97.8 – 100	45.5 – 71.6	Reimer, 1983
	83.2	32.4	Карасев, 1987
Р-н Шетландских о-вов	60.0	18.0	Карасев, 1987
Р-н Гебридских о-вов	100	69.6	Карасев, 1987
Северное море	100	4 – 33	Собств. данные
Р-н Исландии	88.3	22.4	Карасев, 1987
Скала Рокуолл	95.0	–	MacKenzie, 1979
	86.2	12.9	Карасев, 1987
Бискайский залив	20.0	3.9	Собств. данные
Воды западной Португалии	93.8	1 – 89	Silva, Eiras, 2003
		в среднем 14.3	
У северо-западных берегов Испании	91.2	1 – 40	Abollo et al., 2001b
	63.3	5.8	Sanmartin Durán et al., 1989
У атлантических берегов Испании	22.4	–	Ruiz-Valero et al., 1992
Средиземноморское побережье Испании	23.5	–	Ruiz-Valero et al., 1992
Западно-Европейская котловина	100	66.3	Собств. данные
			Карасев, 1987
Азорский район	100	17.2	Карасев, 1987

Несмотря на то, что изложенные в таблице материалы охватывают значительный период времени – с 1976 г. по 2003 г., хорошо видно, что многолетние показатели заражённости путассу в отдельных районах, например, в районе скал Рокуолл, Фарерских о-вов, на протяжении этих лет практически не изменились и вполне сопоставимы.

Особенно значительны колебания количества личинок, обнаруживаемых в одной особи путассу в разных районах, даже если судить только по показателям средней интенсивности инвазии (табл. 5.3).

Здесь необходимо сказать, что в настоящее время существует мнение, подтверждённое генетическим анализом, что в Средиземном море, во всяком случае, вдоль южных берегов Испании, у путассу паразитирует не *A. simplex*, а два других вида рода – *A. pegreffii* и *A. physeteris*. Первого из них несколько лет назад отметили у 6.65 % рыб, по 1 – 4 экз. в рыбе, второго – у 2.66 %, по 1 – 2 экз. (Valero et al., 2000). *A. pegreffii* раньше рассматривали синонимом *A. simplex*, и только в 1997 г. он был выделен из этого комплекса на основании электрофоретического анализа (Mattiucci et al., 1997). По этой причине ранее у путассу средиземноморского побережья Испании регистрировали только *A. simplex*. Именно так в те годы определили анизакисных личинок, обнаруженных в этих водах у 23.5 % путассу (Ruiz-Valero et al., 1992).

Предполагается, что *A. simplex* встречается у путассу главным образом в Атлантическом океане, тогда как *A. pegreffii* приурочен в основном к Средиземному морю, хотя оба представителя могут существовать вместе в одной и той же зоне и даже в одном и том же хозяине.

Заражение путассу анизакисами начинается на первом году жизни, при длине 15 – 18 см, а затем при переходе на питание эвфаузидами (длина рыб при этом достигает 23 – 25 см) встречаемость нематод у них резко возрастает. В дальнейшем путассу питается в основном рыбами и цефалоподами, многие из которых уже заражены этими паразитами. Таким образом, с возрастом у путассу происходит аккумуляция нематод в их организме, что и приводит к столь высоким показателям интенсивности инвазии этих рыб. В этой связи несколько удивляет заключение болгарских исследователей об отсутствии возрастной зависимости интенсивности инвазии путассу Норвежского моря личинками анизакиса (Гогов и др., 1989). По непонятным причинам эти исследователи относят вид анизакисных личинок из путассу к *A. schupakovi*, который вообще не встречается в Атлантическом океане и его морях, а известен только в Каспийском море.

С возрастом у путассу растёт не только интенсивность инвазии анизакисными личинками, но увеличивается и доля заражённых рыб в популяции. Замечено, например, что рыбы длиной 17 – 18 см заражены *A. pegreffii* на 2.08 %, 19 – 20 см – на 5.76 %, 21 – 22 см – 6.25 %, 23 – 24 см – 6.66 % и ≥ 25 см – на 10.38 % (Valero et al., 2000).

Подобная закономерность возрастного увеличения экстенсивности и интенсивности инвазии рыб личинками *Anisakis* отмечается многими исследователями. Безусловно, чем дольше живут рыбы, тем больше шансов у них заразиться нематодами. К тому же, личинки живут в рыбах, по меньшей мере, 2 – 3 года, поэтому с возрастом хозяина они действительно накапливаются в его организме. Кроме того, более высокая интенсивность

питания, обычно наблюдаемая у старших, т.е. более крупных рыб, также способствует росту их заражённости нематодами. Немалую роль в этом играют также особенности питания рыб в разные периоды их жизни, что только что наглядно подтвердил анализ возрастных изменений трофических связей путассу.

Приведу ещё несколько примеров сказанному. Снэк, выловленный в водах Новой Зеландии, оказался заражён личинками *A. simplex* в целом на 98.1 %, но в рыбах длиной до 80 см среднее количество нематод составляло 18 экз., а у более крупных рыб увеличивалось в 2 раза (до 39 экз.) (Wierzbicka, Gaida, 1984). У перуанского анчоуса личинки *Anisakis* начинают встречаться только после достижения им длины 14 см (Riffo, 1990). Рост степени заражённости двумя видами анизакид (*Anisakis* sp. и *Contracaecum* sp.) наблюдается и у японского угря: рыбы длиной 21 – 30 см заражены на 23.5 %, 41 – 50 см – на 72.6 %, а более 71 см в длину – на 100 % (Song, Hwang, 1992). У длиннопёрого тунца в юго-западной части Тихого океана также наблюдается увеличение встречаемости *A. simplex* по мере увеличения длины рыб (Jones, 1991). Подобная закономерность характерна и для североморской сельди (Khalil, 1969), зрелой норвежской весенне-нерестующей сельди (Tolonen, Karlsbakk, 2003).

В водах вокруг о. Хоккайдо минтай размерной группы 40.0 – 42.4 см заражён анизакидами, в зависимости от района исследования, на 50 – 100 % (среднее значение индекса обилия 1.1 – 6.4), возрастной группы 42.5 – 44.9 см – на 89 – 100 % (4.8 – 6.6), 45.0 – 47.4 см – на 85 – 100 % (3.8 – 12.5) (Konishi, Sakurai, 2002). Приведённые цифры свидетельствуют о том, что с возрастом у этих рыб значительно увеличивается количество обнаруживаемых в них нематод. Чилийские исследователи, отметившие личинок *Anisakis* sp. у 86 % обследованных ими особей чилийско-перуанской мерлузы, а личинок *Pseudoterranova* – у 42.6 % особей этого хозяина, также сообщают о зависимости степени их заражения этими паразитами от длины, а, следовательно, от возраста (Carvajal et al., 1979). К тому же, они подчёркивают более высокую заражённость самок, в сравнении с самцами.

В этой связи замечу, что анализ литературных данных о заражённости личинками *Anisakis* рыб одного и того же вида, но разных полов показал, что какой-либо общей закономерности в преимущественном заражении рыб того или иного пола исследователи не отмечают. В противоположность выше приведённому примеру с мерлузой (Carvajal et al., 1979), у перуанского паралихта личинками *Anisakis* в значительно большей степени оказались заражены самцы (Oliva et al., 1996). Весьма любопытны данные о различиях в количестве личинок *A. simplex* у самок и самцов минтая разных размерных групп в водах Хоккайдо (Konishi, Sakurai, 2002). Выяснилось, что у самок по мере увеличения длины и возраста растёт и количество нематод, тогда как у самцов подобной закономерности не наблюдается. В то же время, некоторые исследователи вообще отмечают отсутствие связи между полом рыб и степенью их заражения анизакидами (Silva, Erias, 2003; Templeman et al., 1957).

Подобное расхождение во мнениях, скорее всего, можно объяснить особенностями поведения и питания рыб разных полов в те или иные периоды их жизни. Сказанное можно подтвердить примерами по другим

группам паразитов. Так, изучая паразитофауну южноатлантического макруруса, мы обнаружили различия во встречаемости у самок и самцов этих рыб скребня *Echinorhynchus longiproboscis* Rodjuk, 1986 (Гаевская, Родюк, 1988). При обследовании рыб мы старались, по возможности, исключить влияние таких факторов как длина рыб, район, время и глубина вылова. Были обследованы только зрелые рыбы длиной 26 – 64 см, выловленные в апреле 1982 г. в одной точке (45° 45' ю. ш. – 59° 59' з.д.) на глубине 630 м. Среди самцов скребни были обнаружены у рыб длиной 30 – 44 см, а среди самок – 32 – 37 см, первые оказались заражены на 54.8 %, вторые – на 13 %. Доверительные интервалы экстенсивности инвазии рыб разных полов не перекрывались, а оценка по критерию Стьюдента показала статистическую достоверность различия с вероятностью 0.99. Основной путь заражения макруруса данным паразитом – трофический (первый промежуточный хозяин скребней – донные и придонные амфиподы и изоподы). Поэтому мы предположили, что бóльшая встречаемость скребней у самцов макруруса связана с различиями в питании рыб разных полов, что возможно лишь при условии их раздельного обитания в определённом возрасте, предшествующем образованию рыбами смешанных популяций.

Говоря о различном характере заражённости личинками *Anisakis* одного и того же вида рыб в зависимости от возраста и пола, а также от сезона и района исследования, нельзя не привести информацию о встречаемости этих паразитов у салаки Балтийского моря (в зарубежной литературе её называют балтийской сельдью – Baltic herring). Эта рыба представлена здесь весенней прибрежной сельдью, весенней сельдью открытого моря и осенней сельдью. Установлено, что помимо морфометрических различий, рыбы этих запасов отличаются и показателями встречаемости личинок *A. simplex* (Grabda, 1974; Podolska, Horbowy, 2003; Rolbiecki, Rokicki, 2002 и др.). Замечено, что к западу от о. Борнхольм заражённая сельдь встречается главным образом от начала зимы до весны, а в летние месяцы заражённость рыб заметно снижается (Lang et al., 1990). В Поморской бухте и прилежащих районах промысла с июня по октябрь салака не заражена, а в остальные месяцы экстенсивность инвазии колеблется от 40 до 80 % (Grabda, 1974). Эта выраженная сезонность в заражении может быть объяснена миграционным поведением рыбы. Количество нематод в рыбах увеличивается с их длиной, при этом салака прибрежных районов заражена сильнее, в сравнении с рыбами открытых вод. Самые высокие показатели инвазии характерны для салаки в нерестовый сезон. Исследователи отмечают, что с 1993 г. интенсивность инвазии салаки в польских водах остаётся стабильной, тогда как в экстенсивности инвазии в 1997 и 1999 гг. наблюдались пики. При этом польские коллеги утверждают, что по мере продвижения на восток интенсивность инвазии рыб личинками *Anisakis* уменьшается, что подтверждают и наши исследования в этом регионе, выполненные в 70-х – 80-х годах. В Финском заливе эти паразиты у салаки отсутствуют (Fagerholm, 1982). И ещё одна любопытная деталь. По одним данным, самцы салаки заражены в большей степени, чем самки (Podolska, Horbowy, 2003), по другим – в меньшей (Rolbiecki, Rokicki, 2002).

По информации российских паразитологов, в 1996 – 1999 гг. экстенсивность инвазии салаки юго-восточной Балтики личинками *A. simplex* не превышала 10 %, количество личинок в рыбе колебалось от 1 до 373 экз. (Родюк, 2001). Наиболее высокие показатели заражённости отмечены в весенний период у нерестующих рыб, чья длина достигала 25 см и более, что соответствует возрасту 8 – 9 лет. Эти наблюдения подтверждают результаты выполненного ранее, в феврале 1994 г., исследования салаки в восточной Балтике, в районе Лиепай (Tschervontsev et al., 1994). В промысловых уловах тогда присутствовала рыба преднерестового состояния. Особи длиной 26 – 29 см оказались заражены личинками *A. simplex*, хотя раньше эти паразиты у салаки в водах Латвии не отмечались, на основании чего авторы предположили, что в эту часть моря мигрирует сельдь, возвращающаяся после нагула в Северном море и Датских проливах, где существуют источники заражения этих рыб.

Информацию о значительных колебаниях показателей встречаемости личинок *Anisakis* у одного и того же вида рыб в разных частях его ареала можно найти в работах многих авторов. В первую очередь, по вполне понятным причинам, речь идёт о промысловых объектах. В своих исследованиях мы также наблюдали подобные различия.

Обследуя серебристую мерлузу в Северо-западной Атлантике, мы выяснили, что на банке Джорджес она инвазирована личинками *A. simplex* на 26.7 %, в водах Новой Шотландии – на 38.6 %, а у о. Нантакет – на 85.1 % (Гаевская, Умнова, 1977). Добавлю, что исследование рыб выполнялось практически в одно и то же время – в феврале – марте 1973 г., а в промысловых уловах встречались сравнимые по размерам одновозрастные рыбы. В районе о. Сэйбл заражённость серебристой мерлузы в зависимости от возраста изменялась от 3.64 % (рыбы длиной 26 – 30 см) до 53.3 % (рыбы длиной 51 см и крупнее) (McClelland et al., 1990).

Столь же велик разброс в показателях заражённости анизакисами атлантической сельди, которую рассматривают, наряду с путассу, одним из основных хозяев этих паразитов. Например, у берегов Канады на юго-востоке Новой Шотландии эти личинки найдены у 10 % сельди, на северо-востоке – у 95 %, в зал. Святого Лаврентия и вокруг м. Бретон – у 16 – 95 % (McCladdery, 1982), а у о. Сэйбл, в зависимости от размеров рыбы, у 3.85 – 28.57 % (McCladdery et al., 1990). У берегов Исландии только 20 % обследованной сельди⁷ размером 21 – 35 см содержали личинок *Anisakis* sp., интенсивность инвазии колебалась от 0 до 16 экз., индекс обилия составил 2.4 (Hauksson, 1992b). Очень показательны исследования сельди, выполненные когда-то Халилом (Khalil, 1969) на обширной акватории Северного моря. В 27 точках были выловлены крупная сельдь (более 21 см в длину, в основном 23 – 30 см), встречаемость *Anisakis* sp. у этих рыб варьировала от 6 до 100 %, интенсивность инвазии колебалась от 1 – 3 до 10 – 78 экз. В 18 точках моря обследована мелкая сельдь (длиной 11 – 21 см), которая

⁷ У обследованных рыб был удалён желудок, но это не могло существенно отразиться на показателях их заражённости, поскольку нематоды локализуются в основном в полости тела на печени, брыжейке, пилорических придатках и в мышцах рыб.

оказалась заражена на 4 – 100 %, с колебаниями интенсивности инвазии от 1 до 2 – 15 экз. Наиболее заражённой была сельдь, отлавливаемая у побережья Великобритании, рыбы тех же размеров из открытых участков Северного моря заражены слабее. Здесь же, видимо, будет уместно привести более позднюю, в сравнении с работой Халила (1969), информацию о встречаемости личинок *Anisakis* sp. у североморской сельди (Reimer, 1983) (табл. 5.4).

Таблица 5.4. Заражённость сельди личинками *Anisakis* sp. (из: Reimer, 1983)

Район	Экстенсивность инвазии, в %	Средняя интенсивность инвазии, экз.
Восточное побережье Шотландии до Фарерских о-вов	86...100	6.42...10.7
Норвежское побережье	70...86.6	8.12...8.66
Юго-западная часть Северного моря	45...100	2.76...4.38
Юго-восточная часть Северного моря	?	0.04...0.65
Западное побережье Шотландии	67.6	5.2

Похожие результаты были получены и нами при обследовании в 1997 – 1999 гг. сельди (длина рыб составляла 17 – 30 см), выловленной в Норвежском море (Гаевская, 2004). Анизакисы были обнаружены почти у всех рыб, и локализовались они в полости тела на серозе, кишечнике, печени и брыжейке. Однако количество нематод в одной рыбе было невелико и колебалось от 1 до 28 экз., обычно не более 10. Рыбы, в которых насчитывалось более 10 нематод, составляли только 13 % от общего числа инвазированных особей. У 10 % рыб нематоды, по 1 – 2 экз., были найдены на печени, а на месте их локализации на ней оставались неглубокие ямки. Кстати, все паразиты были погибшими.

Подмечено, что европейская ставрида у южных и юго-восточных берегов Испании заражена анизакисами, в том числе личинками *A. simplex*, в меньшей степени, чем ставрида от берегов северной Испании (Adroher et al., 1996). Когда-то мы уже обращали внимание на тот факт, что встречаемость *A. simplex* у европейской ставриды уменьшается в южном направлении: в Северном море и Бискайском заливе этот паразит был обнаружен нами у 50 – 70 % ставриды, а в водах западной Сахары – у 24 % (Гаевская, Ковалёва, 1980). В одной из публикаций за 1989 г. также сообщается, что у берегов северо-западной Испании ставрида заражена личинками *A. simplex* на 43.9 % со средней интенсивностью инвазии 7.3 экз. (Sanmartín Durán et al., 1989). Однако в 1997 – 1998 гг. выловленная в этих же водах ставрида оказалась поражена анизакисами уже на 82 – 94 % с интенсивностью инвазии 1 – 126 экз. (в среднем 15.51 ± 22.58) (Abollo et al., 2001b).

В водах южной Балтики анизакисные личинки найдены у 0 – 28.9 % трески при интенсивности инвазии от 1 до 81 экз. (Grabda, 1976a), причём наибольшая экстенсивность и интенсивность инвазии наблюдается у рыб в западной части моря, в Поморской бухте и в близлежащих районах; по мере продвижения на восток она уменьшается. В водах Исландии эти па-

разиты найдены, по одним данным, у 54.8 % рыб⁸ (Hauksson, 1992b), по другим – у 100 % трески (Eydal et al., 2000), в районе Фарерских о-вов – у 80 – 100 % (Køie, 1993a), в заливе Святого Лаврентия (атлантическое побережье Канады) – у 18.3 – 88.5 % рыб (Boily, Marcogliese, 1995).

Не менее примечателен разброс в показателях встречаемости этих нематод у чёрного палтуса: в водах Шпицбергена – 94.5 %, в Дэвисовом проливе – 27.3 %, у Фарерских о-вов – 100 %, в Беринговом море – 100 %, в западной части Охотского моря – 66 %, в Прикурильском районе Тихого океана – 78 % (Мальшева, 1988; Køie, 1993a; Reimer, 1983). Стрелозубый палтус у берегов Камчатки в Авачинском заливе заражён этими гельминтами на 21.4 % (в одной рыбе по 3 – 4 нематоды), в Кроноцком заливе – на 18.2 % (1 – 2 экз.), в Камчатском заливе – на 26.7 % (от 2 до 1400 нематод в рыбе) (Мамаев и др., 1963).

Учитывая, сколь велик объём литературы, посвящённой паразитированию у морских и океанических рыб личинок *Anisakis*, подобных примеров можно привести не одну сотню. И все они будут интересны и показательны.

Что касается абсолютных величин экстенсивности и интенсивности инвазии рыб анизакисными личинками, то в отдельных случаях они бывают очень высоки. К приведённым выше, весьма наглядным примерам можно добавить ещё несколько.

В 1997 – 1999 гг., обследуя трахинотов из Центрально-Восточной Атлантики, мы выяснили, что 80 – 100 % рыб содержали в полости тела по 50 – 100 анизакисных личинок. Чёрная сабля у Азорских о-вов заражена ими на 100 %, с интенсивностью инвазии 1 – 68 экз., снэк более 1 м длины в водах Намибии – на 80 % при интенсивности инвазии 10 – 100 экз.⁹, рыба-сабля – на 61 %, по 1 – 70 экз. (Гаевская, Ковалёва, 1991). Самки окуня-клювача в Северной Атлантике в районе 62° с. ш. и 33° з. д. заражены личинками анизакиса на 90.1 %, самцы на 76.9 % (Jones, 1970). Личинок *A. simplex* содержали 94.5 % скумбрий из Лигурийского моря, индекс обилия составил 17.96 (Manfredi et al., 1993). 75 % малых тунцов (вид не указан), вылавливаемых в Персидском заливе в водах Ирана, служат хозяевами личинок *Anisakis* sp. (Eslami, Mokhayer, 1977). В прибрежных водах Китая японский морской судак оказался заражён анизакисными личинками на 100 %, среднее количество нематод в одной рыбе составило 388 экз. (из 10 вскрытых рыб извлекли 3880 личинок) (Ma et al., 1997).

Ещё более впечатляет количество анизакисных личинок, которые были обнаружены у чёрного палтуса в водах Шпицбергена и у стрелозубого палтуса, пойманного у берегов восточной Камчатки. У первого из них однажды насчитали 1249 нематод (Reimer, 1983), у второго – 6880 (Мамаев и др., 1963) (к сожалению, авторы не приводят размеров заражённых особей). Можно привести также информацию А. Б. Карасёва (личн. со-

⁸ Обследовались рыбы, у которых был удалён желудок.

⁹ В Австрало-Новозеландском районе снэк заражён этими паразитами на 88 % с интенсивностью инвазии от нескольких десятков до нескольких сотен (свыше 600) экз. (Коротаяева, 1971), в водах Новой Зеландии – на 98.1 %, по 4 – 80 паразитов в рыбе (Wierzbicka, Gaida, 1984).

общ.), обнаружившего у биркеланга в Северо-восточной Атлантике такое количество анизакисных личинок, что они образовывали на стенке желудка округлые выступающие уплотнения размером с кулак, и буквально расслаивали мышечные стенки желудка. Количество этих паразитов в 1 кг филе превышало 1.5 тыс. экз. Замечу, что за более чем 15 лет работы в Атлантическом океане и его морях, а также в юго-восточной части Тихого океана нам ни разу не встретились столь сильно заражённые рыбы.

Берланд (Berland, 1981) отметил необычайно высокую заражённость анизакисами трески в районе Лофотенских о-вов в 1969 – 1980 гг. Однажды он обнаружил на стенке желудка очень крупной трески многочисленные утолщённые участки с кратероподобными воронками, в которых гроздьями располагались анизакисные личинки. Все личинки передним концом тела внедрились в стенку желудка, в то время как их задний конец свободно свисал в полость тела рыбы (рис. 5.8).

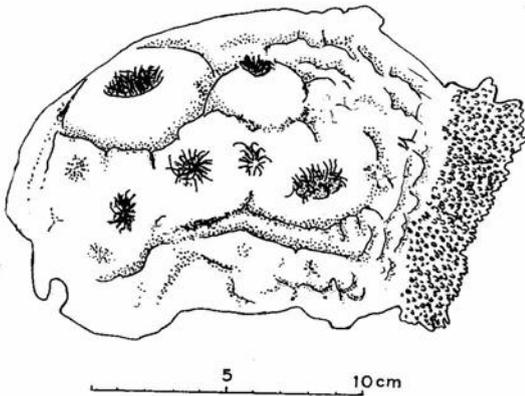


Рис. 5.8. Желудок очень крупной трески с гроздьями личинок *Anisakis simplex* (из: Berland, 1981)

Однако у многих рыб довольно высокая экстенсивность инвазии обычно сочетается с небольшим количеством нематод, обнаруживаемых в

одной рыбе. Например, исследованная нами в Северо-западной Атлантике серебристая мерлуза была заражена анизакисными личинками на 26.7 – 85.1 %, но в одной рыбе было не более 1 – 6 нематод (Гаевская, Умнова, 1977). Капская ставрида, обследованная нами в водах Намибии, была заражена анизакисами на 60 %, но в одной рыбе обычно встречалось от 1 до 6 нематод, и только в очень редких случаях их количество достигало 20 – 22 экз. (Гаевская, Ковалёва, 1991). Заражённость сарганов, отловленных на юге Балтийского моря, колебалась от 9 до 66.6 % (в среднем 32.5 %), при средней интенсивности инвазии 3 экз. (Grabda, 1980). Нематоды локализовались на печени, кишечнике, гонадах и брюшной мембране рыб, вокруг цист наблюдались отложения меланина, что придавало им чёткие очертания. Эти же гельминты найдены у 100 % саргана, выловленного у северо-западного побережья Испании, по 2 – 4 нематоды в рыбе (Abollo et al., 2001b).

Столь же низкие показатели заражённости анизакисами характерны для многих мелких рыб-планктофагов. Определённую роль в этом играют как особенности пищевого спектра таких рыб (промежуточные хозяева анизакисов – эвфаузииды и некоторые виды копепод могут быть очень редкими или же вообще не входить в спектр их питания), так и невысокая продолжительность их жизни (как показано выше, у многих рыб с

возрастом наблюдается аккумуляция личинок нематод). Например, аргентинский анчоус в водах Уругвая и Аргентины заражён анизакисами на 5.85 % при индексе обилия 2.01 (Timi et al., 2001), шпрот в северной части Северного моря – на 31.9 % (средняя интенсивность инвазии 0.8), в юго-западной части этого моря – на 17.4 % (0.46), а в юго-восточной – на 2.48 % (0.23) (Reimer, 1983). При обследовании в 1996 – 1999 гг. сардинеллы (длина рыб составляла 24 – 31 см) из Центрально-Восточной Атлантики мы находили анизакисов в среднем у 3 – 7 % рыб в пробе (количество нематод в рыбе не превышало 1 – 2 экз.).

Специальное обследование японского анчоуса, традиционно используемого в Японии в пищу в сыром виде, на наличие в нём личинок *A. simplex*, выполненное в районе Камогава (Япония) с ноября по май следующего года, показало, что их содержат от 3 до 11 % рыб (Kato et al., 1992). Однако, несмотря на столь невысокий процент заражённости, именно анчоус является основным источником инвазии людей анизакисами в этом районе: с февраля по март 1988 г. здесь было зарегистрировано 62 случая анизаккиозиса человека. Столь же низкие показатели встречаемости анизакисных личинок отмечены у японского анчоуса, отлавливаемого у восточных и южных берегов Кореи – 4.2 % (Song et al., 1995). Однако из общего количества найденных личинок 55.7 % локализовались в мышцах рыб, что представляет прямую угрозу здоровью людей, употребляющих анчоуса в сыром виде. Примечательно, что авторы исследования не обнаружили зависимости показателей встречаемости нематод от длины рыб.

В то же время можно привести и противоположные примеры, когда на фоне общей низкой экстенсивности инвазии, количество нематод в отдельных рыбах может быть очень высоким.

Причины, обуславливающие различную степень заражённости разных видов рыб личинками анизакисов, могут быть самыми разнообразными. Однако, очевидно одно: встречаемость этих гельминтов у морских животных, в том числе рыб, в значительной степени зависит от экологических факторов, обеспечивающих встречу паразита и хозяина (общие места обитания, пищевые контакты), а также от биологических особенностей рыб, в первую очередь от спектра и интенсивности их питания.

О значимости абиотических факторов в заражении некоторых океанических рыб личинками *Anisakis* свидетельствует следующая информация. Известно, что основную роль в образовании скоплений морского планктона и нектона играют зоны подъёма вод в районах дивергенции основных циклонических круговоротов, апвеллингов и меандрирования течений. Известно также и то, что обычно более или менее чёткие очаги инвазии возникают там, где имеет место повышенная плотность соответствующих хозяев паразитов. Характерная для океана пятнистость горизонтального количественного распределения заражённости пелагических беспозвоночных, в числе которых могут быть и промежуточные хозяева анизакисов, обуславливает наличие определённой неравномерности и в заражённости питающихся ими рыб, в частности миктофид. Так, в Гвинейском заливе в зоне дивергенции заражённость диафуса личинками *A. simplex* составила 64.6 % при интенсивности инвазии 1 – 19 экз., тогда как второй представитель данного рода – диафус Холта, исследованный за пределами

этой зоны, оказался инвазирован только на 5.3 %, с интенсивностью 1 экз. (Мордвинова, 2001).

И, наконец, как уже отмечено, выделяется группа рыб – случайных хозяев личинок *Anisakis* spp. (стр. 95). Как правило, это – крупные хищные рыбы, включая хрящевых. Поскольку эти рыбы не входят в состав пищевого спектра окончательных хозяев, то для паразита попадание к ним фактически является тупиком в его развитии. Однако случаев регистрации личинок *Anisakis* у подобных хозяев довольно много. Например, инцистированные личинки этого паразита (до 5 экз. в одной рыбе) были отмечены в стенке желудка 2 – 13.3 % особей европейской кошачьей акулы, выловленных у берегов юго-западной Англии (Moore, 2001), у 12.7 % особей обыкновенного катрана из вод Новой Зеландии (до 4 нематод в одной акуле) (Wierzbicka, Langowska, 1984), Ньюфаундленда (у 7.5 % рыб по 1 – 2 экз.) (Threlfall, 1969) и к западу от Ирландии (Henderson et al., 2002). Отметим их также у звёздчатого ската в водах Ньюфаундленда – у 11.8 % рыб по 2 – 4 экз. (Threlfall, 1969) и у скатов на северо-востоке Норвежского моря (Rokicki et al., 2001). Этим же личинок обнаружили в полости тела, на печени, гонадах и мезентерии у 100 % особей синей акулы у северо-западных берегов Испании; в одной рыбе встречалось от 5 до 44 нематод, в среднем 25.25 ± 16.68 (Abollo et al., 2001b). Кстати, исследованная в этом же районе европейская кошачья акула (вскрыто 25 экз.) оказалась свободной от нематод.

Представляется маловероятным, что когда-нибудь встретят окончательного хозяина и те личинки *Anisakis*, которые попали к удильщику (морскому чёрту), ведущему малоподвижный образ жизни хищника-засадника. И всё же их нашли у 100 % удильщиков у северо-западного побережья Испании (от 6 до 34 личинок в одной рыбе), при этом у 24 % рыб нематоды локализовались в мускулатуре (Abollo et al., 2001b). Обнаружили анизакисных личинок у этого же вида хозяина и в водах Исландии (Eydal, Olafsdottir, 2003). Сказанное можно отнести также к случаям регистрации этих паразитов у судака в прибрежных водах на юге Балтики; тот, в свою очередь, получил нематод при питании сельдью (Feiler, Winkler, 1981; Rolbiecki, Rokicki, 2002). Заражённость судака, например, в Вислинском заливе достигает 10.5 %, интенсивность инвазии 1 – 6 экз. (Rolbiecki, 2003).

В то же время, зная особенности трофических связей и пищевого спектра многих хищных рыб, можно с уверенностью сказать, что в случае гибели «случайных» хозяев, или же в тех случаях, когда те становятся добычей других хищных рыб, паразиты могут попасть в новых хозяев и выживать в них определённое время. Такая возможность подтверждается экспериментальными данными, свидетельствующими о выживании личинок нематод при переносе их от одних хозяев к другим (Smith, 1974; Wootten, Smith, 1975; Rolbiecki et al., 2001).

Замечу, что личинок *Anisakis* регистрируют не только у морских, но и у проходных рыб, а также у пресноводных рыб в случае захода тех в опреснённые участки моря. Выше был приведён пример с обнаружением этих личинок в судаке. Найдены они были и у 59.1 % проходного гольца в реке Варзина (бассейн Баренцева моря), с интенсивностью инвазии 1 – 14

экз. (в среднем 2.4) (Митенёв, 1982). Личинок *A. simplex* (по 1 – 2 экз.) обнаружили у 13.9 % обследованных особей белого осетра, выловленного в нижнем течении реки Фразер (Британская Колумбия), у которых они локализовались в полости тела, на стенке желудка, в мышцах тела и в желудке (Margolis, McDonald, 1986). Нашли этих нематод (*Anisakis* sp.) в закрытом пресноводном водоёме в графстве Эссекс (Англия) у 55 % кумжи и 26.2 % радужной форели (Wootten, Smith, 1975). Любопытно, что интубация личинок (введение через специальную трубку) в желудок этих рыб была более успешной также у кумжи, чем у радужной форели. Некоторые личинки уже через 2 ч достигли полости тела экспериментальных рыб, причём миграция проходила на участке между пищеводом и кишечником рыб¹⁰.

Весьма примечательна информация о встречаемости этих личинок у проходного шэда (сем. сельдёвых), акклиматизированного на северо-западе США (Shields et al., 2002). Все взрослые особи шэда из нерестовых популяций, выловленные в двух реках, оказались заражены анисакисами с интенсивностью инвазии от 6 до 89 червей в рыбе. Таким образом, в Северо-западной Пацифике шэд становится важным хозяином для *A. simplex*, а его нерестовые миграции в реки способствуют заносу паразита в пресные водоёмы. К тому же, наличие анисакисов в шэде представляет угрозу для здоровья людей в случае употребления ими в пищу этой рыбы в свежем малосолёном виде.

Особенности локализации личинок *Anisakis* в теле рыбы. Чаще всего личинки локализуются в полости тела рыб, особенно в её заднем отделе, где они инкапсулируются (иногда, как отмечено выше, могут быть без капсулы) на брыжейке, печени, гонадах, пилорических придатках; встречаются они также в мускулатуре и в паренхиме гонад (рис. 5.9).

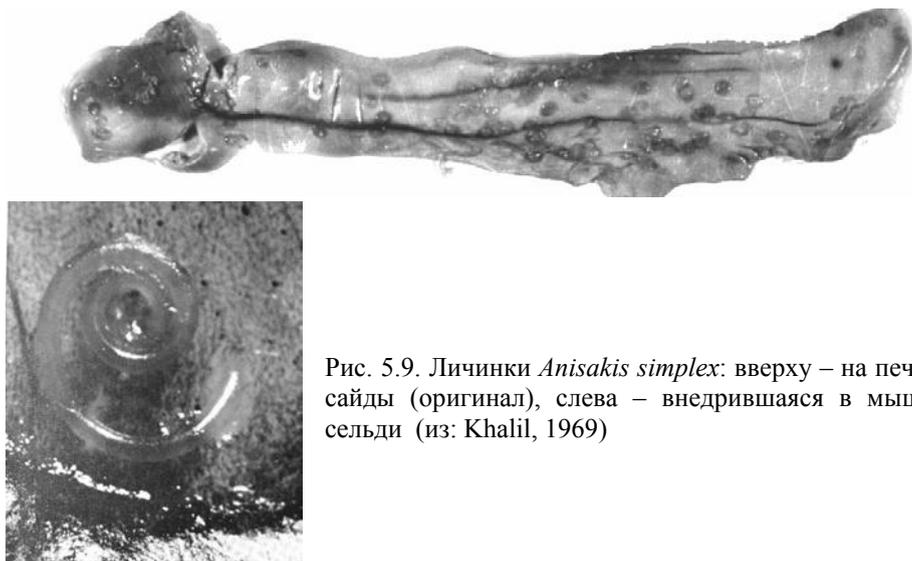


Рис. 5.9. Личинки *Anisakis simplex*: сверху – на печени сайды (оригинал), слева – внедрившаяся в мышцы сельди (из: Khalil, 1969)

¹⁰ Авторы делают вывод о возможности заражения этими паразитами выращиваемых рыб в случае их кормления необработанными отходами морской рыбы, содержащими живых личинок нематод.

В ряде случаев личинки в висцере рыб и головоногих моллюсков могут образовывать отдельные скопления из большого количества особей (Abollo et al., 2001b; Berland, 1981).

Наличие нематод в мышечной ткани рыб имеет серьёзное практическое значение, поскольку при большом количестве этих паразитов рыбу приходится направлять на разделку, а иногда и на технические цели. В результате рыбная промышленность несёт ощутимые убытки.

Количество нематод, локализующихся в мускулатуре рыб, зависит от многих факторов, в том числе от физиологических особенностей и возраста рыб, а также от района и сезона промысла и т. д.

Например, показано, что встречаемость личинок *Anisakis* в мышечной ткани путассу в Северо-восточной Атлантике увеличивается с возрастом и длиной рыб, а также по мере продвижения с юга на север (собств. данные; Карасев, 1987; Dumke, 1988). Наиболее высокие показатели заражения выявлены у путассу в районе о. Ян-Майен и Шпицбергена. В этой связи замечу, что в западной части Средиземного моря из 301 вскрытых особей путассу длиной 17 – 28 см только у одной рыбы (0.03 %) в мышцах была найдена одна личинка *A. pegreffii* (Valero et al., 2000).

Халил (Khalil, 1969) нашёл нематод в мышечной ткани 0.7 % исследованных особей североморской сельди, Карл (Karl, 2003), вскрывший более 3000 экз. сельди, – у 4 % этих рыб.

При изучении встречаемости личинок *Anisakis* в мышечной ткани трески, вылавливаемой в водах Ньюфаундленда и Лабрадора в 1985 – 1987 гг., выяснилось, что встречаемость этих паразитов и их количество в мускулатуре рыб увеличивались по мере увеличения размеров трески и сильно варьировали по районам (Bratley, Bishop, 1992). Однако количество нематод, регистрируемое в треске в эти годы, в сравнении с 1947 – 1953 гг., практически не изменилось. При этом замечено, что треска от восточных канадских берегов заражена *Anisakis* значительно меньше, чем в других популяциях этой рыбы в Северной Атлантике. Кстати, при исследовании филе трески в районе Нанта (запад Франции) с апреля 1993 по февраль 1994 гг. эти паразиты встретились только в одном из 208 экз. (0.5 %) (Chord-Auger et al., 1995). Для сравнения авторы приводят данные о встречаемости нематод в филе трески, выловленной в близлежащих к Нанту водах в 1988 – 1989 гг. Оказалось, что в Ла-Манше она колебалась от 0.9 до 2 %, а в Экоссе – от 13 до 28 % (Angot, 1993). Примечательно, что в Нанте филе сайды было заражено анизакисами в среднем на 30 % (в водах Булонь-сюр-Мер – на 34 %, а у Рунга – на 4 %), мерланга – на 44 % (в районе Булонь-сюр-Мер – на 16 %, в водах Бретани – на 81 %) (Chord-Auger et al., 1995). Результаты одновременного обследования филе североатлантического макруруса (104 экз.) на наличие в нём нематод были отрицательными. Авторы делают вывод о том, что наблюдаемые различия, скорее всего, связаны с районом вылова, а также способом приготовления филе. Полагаю, что немаловажную роль в этом играют также особенности заражения этими паразитами разных видов рыб: есть виды, у которых анизакисы встречаются крайне редко и в незначительных количествах, что объясняется, прежде всего, особенностями их трофических связей. В частности, обследуя тупорылого макруруса, мы ни разу не находили в его

мышцах личинок *Anisakis*, а общая заражённость этих рыб не превышала 1 – 2 %, при интенсивности инвазии 1 – 3 экз. (основной объект питания этих рыб – глубоководные кишечнорастворимые¹¹).

Как правило, с возрастом у рыб количество личинок в мышечной ткани увеличивается, равно как растёт и доля рыб, чьи мышцы содержат этих паразитов. Однако имеются и другие данные, свидетельствующие об отсутствии связи между количеством нематод в мускулатуре рыбы и её возрастом. Например, в районе о. Сэйбл у серебристой мерлузы длиной 26 – 30 см доля локализуемых в её мышцах личинок *A. simplex* составила 1.96 % от их общего количества, обнаруженного у рыб данной группы. У рыб длиной 31 – 40 см их доля была всего 0.31 %, 41 – 50 см – 1.64 %, а у мерлузы длиной 51 см и крупнее доля обнаруженных в их мышцах нематод составила 5.24 % (McClelland et al., 1990). Несмотря на то, что у самых крупных рыб в мышцах наблюдалось более всего нематод, какой-либо закономерности в этом процессе, на наш взгляд, не наблюдается. Представим этот ряд: 1.96, 0.31, 1.64 и 5.24 %. Сначала эти показатели уменьшаются (по каким причинам – непонятно), а затем мы видим резкое увеличение доли нематод, найденных в мышцах самых крупных рыб, – в 3 раза. При этом встречаемость в пробах рыб, чьи мышцы содержали личинок нематод, в перечисленных размерных группах неуклонно увеличивалась и составила соответственно 3.64, 17.0, 32.89 и 53.33 %.

Мускулатура аргентинской мерлузы, вылавливаемой в водах Аргентины, заражена личинками *Anisakis* sp. у 52.4 % рыб, средний индекс обилия 1.2 (\pm 1.7) экз. (Herrerias et al., 2000). Однако зависимости количества нематод в мышцах от веса и длины рыб не обнаружено. Поскольку мерлуза была выпотрошена сразу после вылова, был сделан вывод, что личинки проникли в мышцы ещё до её вылова. Практически все обнаруженные личинки локализовались в брюшной мускулатуре, в спинной части была найдена только одна нематода. Таким образом, удаление брюшной части тела, по мнению авторов, может снизить риск заражения людей этими паразитами.

Серьёзную озабоченность работников рыбной отрасли и торговли вызывает встречаемость *Anisakis* в мышечной ткани таких ценных промысловых рыб, как тихоокеанские лососи – сима, горбуша, кета, нерка, чавыча, кижуч, а также проходная мальма, кунджа и сахалинский таймень. Показатели заражённости этих рыб упомянутыми паразитами могут достигать очень высоких величин. Например, у побережья юго-западного Сахалина мускулатура горбуши заражена ими на 38.7 – 55.9 %, с интенсивностью инвазии 1 – 13 экз. (в среднем по 0.7 – 2.6 экз. на 1 кг рыбы), у юго-восточного побережья – на 61.7 – 81.8 %, 1 – 65 паразитов в рыбе (2.3 – 4.7 нематод на 1 кг рыбы) (Вялова, Стексова, 1994). Больше всего нематод локализовалось в мускулатуре брюшка – до 73.6 %.

В дальневосточных водах кижуч поражён *Anisakis* на 50 % (средняя интенсивность инвазии 0.71 экз.), а кета в водах Японии – на 100 % (в одной рыбе в среднем 15.0 – 18.6 экз. личинок) (Inoue et al., 2000). В Охотском

¹¹ Информация об обнаружении у этих беспозвоночных личинок *Anisakis* в литературе отсутствует.

море эти нематоды найдены в брюшных мышцах у 69 – 100 % кеты (от 1 до 172 личинок в рыбе) и у 77 – 92 % горбуши (по 1 – 18 личинок) (Сердюков, 1993). В спинных мышцах нематоды встречаются очень редко.

Эти паразиты сохраняются в лососях даже при их заходе в реки. Так, в бассейне реки Амур они были найдены в полости тела и мышцах всех исследованных особей кеты, симы и горбуши при интенсивности инвазии соответственно 1 – 290, 3 – 10 и 3 – 4 экз. (Сердюков, 1993). Цитируемый автор полагает, что у идущих на нерест лососёвых личинки *Anisakis* проникают из брюшной полости в прилегающие мышцы перед заходом рыб в реки. Это подтверждают свежие кровоточащие следы их проникновения на серозе и локализация личинок в мышцах свободно, без капсул. Очевидно, преднерестовая морфофизиологическая перестройка организма рыб отрицательно влияет на личинок, вынуждая их мигрировать из брюшной полости в прилежащую мускулатуру.

Возможность обнаружения анизакид в мышцах диких лососёвых рыб, реализуемых в торговой сети, подтверждается находкой этих паразитов в мышечной ткани лососей, купленных в одном из магазинов штата Мичиган (США) (Rosset et al., 1982).

Вместе с тем, несмотря на широкое распространение личинок *Anisakis* в мускулатуре лососей в природных условиях, мышечная ткань кижуча и пестряка (камчатского лосося), выращиваемых в хозяйствах Японии, по данным японских исследователей за 1992, 1998 и 1999 гг. (Inoue et al., 2000), была свободна от них. Оказались свободными от нематод и 3700 экз. филе атлантического лосося, выращенного на норвежских и шотландских фермах (Angot, Brasseur, 1993). И всё же стоит обратить внимание на информацию о возможности заражения анизакисами выращиваемых лососёвых рыб, даже в закрытых пресных водоёмах, в случае кормления их необработанными отходами морской рыбы, содержащими живых личинок нематод рода *Anisakis* (Wootten, Smith, 1975). О мерах профилактики заражения животных и человека данными паразитами через рыбу см. в главе 8.

Поведение личинок *Anisakis* в теле рыбы. Несколько подробнее следует остановиться на особенностях поведения личинок *Anisakis* в теле рыбы после её вылова, поскольку это имеет большое значение для промысла, обработки и последующей реализации инвазированных рыб. И здесь следует сказать, что мнения исследователей относительно поведения этих личинок после вылова рыбы диаметрально расходятся. Одни авторы утверждают, что в подобной ситуации наблюдается активная миграция нематод в прилежащую мышечную ткань, другие отрицают этот факт. Причём, и те, и другие приводят вполне убедительные доказательства своей точки зрения. Сказанное довольно наглядно иллюстрирует анализ нескольких работ, посвящённых данной проблеме.

Смит и Вуттен (Smith, Wootten, 1975) изучали поведение личинок *Anisakis simplex* в сельди после её вылова. Лов рыбы проводился в районе Шетландских о-вов. Выловленная сельдь была разделена на 3 пробы по 38 рыб в каждой (табл. 5.5). Рыбы из первой пробы были выпотрошены сразу же после вылова, в двух других пробах – соответственно через 14 и 37 ч. И

потрошённая и непотрошённая рыба хранились во льду, температура сельди при этом повысилась до 3°C в течение первых 14 ч и достигла 10°C в течение последующих 23 ч.

Таблица 5.5. Соотношение личинок *Anisakis simplex* в висцере и мышцах сельди в различные интервалы времени после вылова рыбы (из: Smith, Wootten, 1975)*

Эксперимент 1	0 ч	14 ч	37 ч
Общее количество личинок	848	666	521
Количество личинок в полости тела :	814 : 34	621 : 45	461 : 60
количество личинок в мышцах			
% от общего количества личинок в мышцах	4.01	6.76	11.52
Эксперимент 2			
Общее количество личинок	513	438	336
Количество личинок в полости тела :	492 : 21	384 : 54	269 : 67
количество личинок в мышцах			
% от общего количества личинок в мышцах	4.09	12.33	19.94

* Название таблицы несколько изменено нами.

Таким образом, по мере увеличения срока хранения сельди увеличивалось и количество личинок, проникших из полости её тела в прилегающую мышечную ткань, что, по мнению авторов, было связано с физико-химическими изменениями в висцере и возможным увеличением температуры внутри тела рыбы.

Хочу обратить внимание на следующий факт. Количество нематод, обнаруженных в мышцах одной сельди сразу после её вылова, составляло в первом эксперименте в среднем 0.895 экз., во втором – 0.553 (Smith, Wootten, 1975). Через 14 ч этот показатель повысился соответственно до 1.184 и 1.421, а через 37 ч составил 1.579 и 1.763. Однако, в любом случае, можно отметить низкую заражённость мускулатуры сельди анизакисными личинками. Об этом же пишут и другие авторы (Karl, 2003; Khalil, 1969), аналогичную картину наблюдали и мы в своих исследованиях атлантической сельди.

Здесь правомерно сделать небольшое отступление. По крайней мере, в двух работах, выполненных за несколько лет до исследований Смита и Вуттена (1975), можно найти иную информацию, свидетельствующую об отсутствии активной миграции личинок *Anisakis* в теле сельди после её вылова (Davey, 1972b; Khalil, 1969). В частности, Халил (Khalil, 1969) опубликовал следующие результаты своих наблюдений. Он разделил выловленную сельдь на 3 пробы по 100 рыб в каждой и обследовал по одной пробе сразу же после вылова, через 24 ч хранения при температуре 0°C и через 3 суток хранения при температуре 5 – 10°C. Оказалось, что доля личинок нематод, обнаруживаемых в мышечной ткани рыб непосредственно после их вылова, практически не отличается от таковой, регистрируемой у них через 3 дня. Правда, при этом резко возрастало количество личинок, покинувших капсулу – с 14 % до 65 % (табл. 5.6).

Таблица 5.6. Активность личинок *Anisakis* sp. в пробах сельди из 300 экз. (из: Khalil, 1969)

Проба (по 100 рыб в каждой)	Найдено личинок	Инкапсулированные личинки		Эккапсулированные личинки		Личинки в мышцах	
		кол-во	доля	кол-во	доля	кол-во	доля
Исследована срезу после вылова	528	444	84	71	14	12	2
Исследована через 24 ч хранения при 0°C	632	452	72	160	25	20	3
Исследована через 3 сут хранения при 5 - 10°C	752	248	33	488	65	16	2

Но вернёмся к работам Смита и Вуттена. После экспериментов с сельдью эти же авторы выполнили аналогичные исследования на другом виде рыб – путассу, результаты которых продемонстрировали отсутствие миграции личинок из висцеры в мышцы рыб (Wootten, Smith, 1976). В течение 24 ч велись наблюдения за поведением нематод, оставшихся в теле рыб после удаления её внутренностей и головы (табл. 5.7).

Таблица 5.7. Соотношение личинок *Anisakis simplex* в мышцах обезглавленной, потрошённой путассу в различные интервалы времени после вылова рыбы (из: Wootten, Smith, 1976)

Проба 2	0 ч	12 ч	24 ч
Общее количество личинок	1197	1074	925
Количество личинок в полости тела :	994 : 203	808 : 236	736 : 189
количество личинок в мышцах			
% от общего количества личинок в мышцах	17.0	22.0	20.4
Проба 3			
Общее количество личинок	868	1246	834
Количество личинок в полости тела :	629 : 239	993 : 253	640 : 191
количество личинок в мышцах			
% от общего количества личинок в мышцах	27.5	30.3	23.3

Полученные результаты позволили авторам высказать предположение, что причина выявленных различий в поведении личинок нематод в сельди и в путассу может лежать в различном характере физико-химических изменений, которые происходят у сравниваемых видов рыб в их висцере и/или мышцах после гибели. Иными словами, опасность накопления личинок *Anisakis* в мышцах путассу после её вылова отсутствует. К подобным же выводам пришёл А. Б. Карасёв (1987) после того, как выявил

отсутствие заметных изменений в заражённости мускулатуры путассу, исследованной через 0, 2, 4, 6, 8, 10 и 12 ч после вылова.

После исследований, выполненных на сельди и путассу, Смит (Smith, 1984) предположил, что миграция личинок *Anisakis* наблюдается только у «жирных» видов рыб, таких как атлантическая сельдь или скумбрия, у которых липиды запасаются главным образом в мышцах. У нежирных рыб, подобных путассу или мерлангу, у которых запасы липидов сохраняются в печени или мезентерии, миграции нематод не наблюдается.

Похожие результаты были получены при изучении поведения личинок *A. simplex* в теле чилийско-перуанской мерлузы после вылова (Cattan, Carvajal, 1984). В каждом из четырёх рейсов пробы по 150 рыб были разделены на 5 групп по 30 рыб в каждой. В первой группе рыб выпотрошили сразу после вылова, и они служили контролем. Рыбы двух групп были помещены на лёд, что позволяло хранить их в диапазоне температур от -9°C до $+4^{\circ}\text{C}$, а две другие группы оставлены на хранение при температуре наружного воздуха. Через 15 ч после вылова из каждой группы взяли по одной пробе для удаления у рыб внутренностей, а через 30 ч выпотрошили оставшихся рыб. В результате никакой тенденции к увеличению количества личинок в мышцах мерлузы обнаружено не было (табл. 5.8).

Таблица 5.8. Абсолютная численность личинок *Anisakis simplex* в мерлузе (из: Cattan, Carvajal, 1984)

Рейс	Локализация	0 ч	15 ч		30 ч	
			В	Л	В	Л
I	Всего	396	234	236	125	267
	Висцера / мышцы	396/0	180/54	227/9	119/6	254/13
	%М*	0	23	3.8	4.8	4.8
II	Всего	245	161	245	262	137
	Висцера / мышцы	238/7	159/2	241/4	261/1	135/2
	%М*	2.86	1.24	1.63	0.38	1.46
III	Всего	197	128	269	253	310
	Висцера / мышцы	196/1	128/0	267/2	253/0	308/2
	%М*	0.5	0	0.96	0	0.65
IV	Всего	53	128	252	137	187
	Висцера / мышцы	53/0	128/0	251/1	136/1	187/0
	%М*	0	0	0.4	0.74	0

* Количество личинок в мускулатуре как доля от общего количества нематод; В – температура наружного воздуха; Л – лёд

Казалось бы, можно поставить точку в этом вопросе. Однако относительно недавно в одной из дипломных работ, выполненных в Гамбурге и посвящённых проблеме заражения сайды личинками *A. simplex*, утверждалось, что чем больше было время хранения рыбы, тем больше личинок можно было найти в её мышечной ткани, особенно в левой боковой мускулатуре (Kazich, 1991). И уж совсем недавно появилась информация о том, что у европейской сардины, характеризующейся наибольшим содержанием жира в мышечной ткани, наблюдалась наименьшая миграция анизакисных личинок, тогда как у европейской ставриды и скумбрии (с про-

межуточными значениями липидов) эти показатели были наибольшие (Silva, Eiras, 2003). В то же время, у путассу, явно «нежирной» рыбы, уровень миграции личинок превышал таковой нематод в сардине (табл. 5.9).

Таблица 5.9. Миграция личинок *Anisakis* в мускулатуру некоторых видов рыб и содержание липидов в их мышечной ткани (из: Silva, Eiras, 2003)

Хозяин	Доля мигрирующих паразитов, в %	Доля хозяев, у которых наблюдается миграция личинок, в %	Содержание липидов в г мышечной ткани
Европейская ставрида	41.8	54.5	5.68
Скумбрия	23.7	64.0	7.94
Европейская сардина	10.7	10.7	12.77
Путассу	18.9	36.7	1.00

Другая группа испанских исследователей (Abollo et al., 2001b) также отметила *post-mortem* миграцию личинок *Anisakis* из полости тела к коже, без их инцистирования в мышечной ткани, у европейской скумбрии и европейской ставриды, но особенно интенсивную у путассу.

Как видно, все эти результаты противоречат данным Смита (Smith, 1984), не наблюдавшим миграции личинок в мышечную ткань путассу.

Есть ещё одна работа, результаты которой находятся в противоречии с данными Смита и Вуттена (Smith, Wootten, 1975) о миграции личинок *Anisakis* в сельди после её вылова. При изучении поведения личинок *Anisakis* sp. в североморской сельди, выполненном в зимний и летний сезоны, выяснилось, что среднее количество нематод в только что выловленной сельди составляло: в висцере соответственно 10.4 и 7.8 личинок, в брюшной стенке – 0.19 и 0.24, в двойном филе – 0.06 и 0.09 (Roepstorff et al., 1993). В каждом эксперименте сельдь сохраняли непотрошённой в течение пяти с половиной дней на льду (0°C), в охлаждённой морской воде (-1 -0°C) или в тёплой морской воде (10°C), но никаких изменений в количестве личинок в брюшной стенке и в филе не было обнаружено. Следовательно, делают вывод авторы, нематоды присутствуют в мышечной ткани сельди уже при её вылове, но никаких существенных миграций в последующем при её хранении не наблюдается. Таким образом, потрошение рыбы сразу же после вылова не может уничтожить или даже уменьшить риск заражения анизакисами при употреблении в пищу свежей или неадекватно приготовленной рыбы, содержащей личинок нематод.

И, наконец, А. А. Багров (1985) утверждает, что с увеличением интервала времени между выловом южного однопёрого терпуга и последующим изучением его заражённости (24 – 48 ч) количество декапсулированных, т.е. покинувших капсулу, личинок анизакиса в полости тела и на поверхности внутренних органов возрастает почти в два раза. Но при этом «сколько-нибудь заметной миграции анизакисных личинок в мускулатуру терпуга не отмечается» (стр. 15). Несколько непонятно, что автор имел в виду, говоря об отсутствии «сколько-нибудь заметной миграции личинок» (она была или её не было?).

Таким образом, до сего времени нет однозначного ответа на вопрос: мигрируют ли личинки *Anisakis* из полости тела в мускулатуру рыб или нет. Анализ всех работ, посвящённых данной проблеме показал, что точки зрения исследователей по поводу поведения личинок нематод в теле выловленных рыб диаметрально противоположны. Скорее всего, поведение личинок в теле рыб после их вылова зависит от множества биотических и абиотических факторов, в том числе от вида хозяина, его возраста, биохимических и физиологических особенностей, от сезона года, от вида паразита и его физиолого-биохимических особенностей и т.д. Известно, например, что у рыб, и даже у одного и того же хозяина, могут даже одновременно паразитировать личинки нескольких видов рода *Anisakis*. Например, у путассу в разных частях ареала регистрируют личинок *A. simplex*, *A. pegreffii* и/или *A. physeteris*, иногда одновременно личинок двух видов.

5.4. Личинки нематод комплекса родов *Contracaecum* / *Phocascaris*

Причина, по которой личинки обоих названных родов объединены в одну группу, обозначена выше (см. стр. 85). Кстати, этой же точки зрения придерживаются и многие зарубежные коллеги (Berland, 1963; Bratney, 1995). Например, приводя информацию о личинках анизакид, паразитирующих в рыбах зал. Святого Лаврентия, Маркоглайс (Marcogliese, 1995) выделяет группу видов – *Contracaecum osculatum* и/или *Phocascaris* sp. Подобным образом поступили и исследователи, изучавшие фауну гельминтов скатов на северо-востоке Норвежского моря (Rokicki et al., 2001), морского чёрта в водах Исландии (Eydal, Olafsdottir, 2003). И те, и другие выделили среди найденных личинок нематод группу *Contracaecum* sp. / *Phocascaris* sp.

Краткая характеристика личинок 3-й стадии. Нематоды тонкие, желтоватого или коричневатого цвета, длина тела 0.4 – 24 мм. На головном конце имеются зачатки губ. У личинок *Contracaecum* интерлабии, характерные для взрослых форм, ещё не выражены. Имеется личиночный зуб. Экскреторная пара открывается на уровне основания губ. Есть желудочный и кишечный выросты различной длины (рис. 5.3В). Личинки встречаются у рыб в инкапсулированном состоянии.

Выше уже было отмечено, что ещё лет 25 назад под родовым названием *Contracaecum* описывались нематоды, окончательными хозяевами которых были как рыбы и рептилии, так и водоплавающие птицы, и морские млекопитающие. В 1981 г. часть видов, а, именно, тех, что заканчивают своё развитие в рыбах, была вынесена в род *Hysterothylacium* (Dear-dorff, Overstreet, 1981a). По этой причине в ряде случаев, особенно в источниках до 1980-х годов, когда просто указывается находка в рыбе личинок рода *Contracaecum*, не сопровождаемая ни описанием, ни рисунком паразита, бывает довольно трудно установить, о представителях какого рода в действительности идёт речь. Вполне вероятно, что некоторые из них вовсе и не относятся к роду *Contracaecum sensu stricto*. Только один пример сказанному. В одной из публикаций сообщается, что у японского чернорота в зал. Сагами (Япония) обнаружены личинки *Contracaecum* sp. – у 3.9 % рыб по одной личинке (Ichihara, 1968). Никакой другой информа-

ции по этому поводу автор не приводит, и потому мы никак не можем прокомментировать эту находку, тем более что в те годы нынешний род *Hysterothylacium*, чьи личинки очень широко распространены у рыб, описывали под названием *Contracaecum*.

И уж совсем непонятно, почему, зарегистрировав у пресноводной рыбы – пятнистой галаксии личинок нематод, определённых как *Contracaecum* sp., авторы (Revenga, Scheinert, 1999) пишут о том, что окончательными хозяевами обнаруженных ими нематод являются рыбы. Поскольку в работе процитированных авторов нет ни описания, ни рисунка найденных личинок, то это утверждение вызвало некоторые сомнения. Ведь если это рыба нематода, то тогда это – *Hysterothylacium*, если же речь идёт о *Contracaecum*, то окончательными хозяевами этих паразитов являются рыбацкие птицы. Однако далее по тексту статьи стало ясно, что у галаксии одновременно была отмечена 100 %-я заражённость метациркариями птичьей трематоды *Tylodelphys barilochensis*, с очень высокой интенсивностью инвазии (при длине рыбки до 97 мм индекс обилия колебался от 27.63 до 124.42 экз.). Иными словами, эту рыбу активно используют птички гельминты в качестве промежуточного хозяина. В этом случае логично предположить, что обнаруженные личинки нематод, действительно, относятся к роду *Contracaecum*, чьими окончательными хозяевами являются птицы.

Определённую путаницу в родовую идентификацию личинок *Contracaecum* вносит и их почти полная идентичность с личинками *Phocascaris* (см. раздел 5.2). Так, в конце 70-х годов появилось две публикации, в которых сообщалось об обнаружении личинок *Phocascaris* у балтийской сельди в водах Финляндии (Sjöblom, Kuittinen, 1976, 1978). Дав краткое описание этих личинок – «на голове три низкие, округлые губы; короткий желудочек; имеются кишечный и желудочный отростки; кишечник прямой; экскреторная пора располагается непосредственно позади сверлильного зуба; заметны анальные железы», – авторы никак не обсуждают таксономического статуса своих находок. Более никто у салаки этих паразитов не отмечал, а Фагерхолм (Fagerholm, 1982) предположил, что в данном случае авторы, видимо, нашли личинок *Contracaecum osculatum*.

Вместе с тем, в последние годы для видовой идентификации и взрослых, и личиночных форм анизакид стали широко применять генетические и биохимические методы. Выше уже приводились примеры, как, используя эти методы, исследователи установили, что *Anisakis simplex*, *Pseudoterranova decipiens*, *Contracaecum osculatum* представляют собой комплексы близкородственных видов. В равной степени использование быстрого метода биохимических маркёров может внести ясность в вопрос идентификации личинок родов *Contracaecum* и *Phocascaris*. Так, для идентификации личинок 3-й стадии комплекса *Contracaecum osculatum* sensu lato / *Phocascaris* sp., найденных в 5 видах морских рыб (западно-атлантическая палтусовидная камбала, треска, мойва, керчак и зимняя камбала) из района Ньюфаундленда и Лабрадора, были применены аллозимный электрофорез и дискриминантный анализ морфометрических данных (Bratley, 1995). В результате были выделены 3 таксономические

группы, генетически идентичные взрослым *Contracaecum osculatum* A, *C. osculatum* B и *Phocascaris* sp., обнаруженным ранее в тюленях Северной Атлантики. Среди обследованных 859 личинок 74.2 % относились к *C. osculatum* B, причём наиболее многочисленными они были у палтусовидной камбалы (79.4 % из 501 личинки), трески (88.8 % из 160), керчака (87.5 % из 32) и зимней камбалы (100 % из 20 личинок). Личинки *Phocascaris* sp. оказались наиболее многочисленными у мойвы (66.4 % из 146 личинок), а *C. osculatum* A был найден только у палтусовидной камбалы (15 % из 501 личинки).

Роль рыб в жизненном цикле *Contracaecum/Phocascaris*. По мнению авторов «Определителя паразитов..., 1987», в жизненном цикле нематод рода *Contracaecum* рыбы играют роль либо второго промежуточного, либо, чаще, резервуарного хозяина. В последнее время некоторые исследователи утверждают, что для *C. osculatum*, равно как и для *Phocascaris*, рыбы не дополнительные, а паратенические хозяева, поскольку в них не происходит развития личинок от 3-й к 4-й стадии (см., напр., Podolska, 1995b). Анализируя роль балтийской трески в жизненном цикле *C. osculatum*, цитируемый автор замечает, что заражение этих хищных рыб личинками 3-й стадии происходит через амфипод – основного пищевого объекта трески. Самая высокая заражённость ими трески наблюдается в северной части Балтийского моря, где отмечена наиболее высокая концентрация серого тюленя – окончательного хозяина паразита. Анализ встречаемости личинок *Contracaecum osculatum* D, E и *C. radiatum* в рыбах зал. Терра Нова (море Росса) показал, что пелагические и бенто-пелагические белокровные рыбы и антарктические плоскоголовы играют роль промежуточного или резервуарного хозяина для *C. osculatum* D и *C. radiatum*, а бентические нототениевые вовлекаются в жизненный цикл главным образом *C. osculatum* E (Nascetti et al., 1997).

Распространение и встречаемость личинок *Contracaecum/Phocascaris* у рыб. Личинки *Contracaecum* очень широко распространены в рыбах морских и пресных водоёмов, что неудивительно, если учесть широкую видовую радиацию в этом роде. Однако, идентифицировать до вида личинок *Contracaecum*, впрочем, как и личинок других родов анизакид, без экспериментального заражения окончательных хозяев или выращивания на искусственных средах довольно трудно, а иногда и просто невозможно. Как правило, для этого необходимо, чтобы личинка находилась хотя бы на 4-й стадии, когда у неё практически полностью выражены те морфологические особенности, которые играют роль в систематике анизакид. Именно по этой причине исследователи с большой осторожностью подходят к установлению видовой принадлежности, а в ряде случаев даже и родовой, обнаруженных личинок, ограничиваясь обычно указанием на их принадлежность к определённом роду, или оставляя под вопросом таковую. И таких примеров можно привести множество.

Ограничусь несколькими, наиболее характерными. В кишечнике преднерестовой чавычи, выловленной в реке Ракайя (Новая Зеландия), обнаружено по одной личинке нематод, «условно» отнесённых к *Contracaecum* (Margolis, Boyce, 1990). Длина личинок составляла 3.1 – 4.3 мм, ши-

рина 0.12 – 0.14 мм. Желудочек шарообразной формы, длина желудочного отростка 0.32 – 0.34 мм, кишечного 0.15 – 0.28 мм. Экскреторная пóra видна плохо, но, похоже, что она расположена на переднем конце тела¹².

В другой публикации речь идёт о заражённости лобана в водах Мексики личинками *Contracaecum* sp., которые локализовались в цистах на желудке, печени, селезенке, почках, стенках полости тела, в мускулатуре и кишечном мезентерии (Juarez-Arroyo, Salgado-Maldonado, 1989). Инкапсулированные личинки *Contracaecum* sp. обнаружены в соединительной ткани кориума, в слизистой оболочке и в мышечных слоях задней части кишечника кумжи, акклиматизированной в Чили (Torres, Cubillos, 1987). Личиночные формы *Contracaecum* spp. (судя по обозначению «spp.», видимо, найдено несколько видов) нашли в стенке желудка и в мезентерии тихоокеанского клювача в северо-восточной Пацифике (98.5 %, 1 – 71 экз.) (Sekerak, Arai, 1973).

У цихлид (*Cichlasoma tetraacantha*), обитающих в лагунах на Кубе, отметили личинок *Contracaecum*, которые, по мнению авторов работы, могут относиться к любому из следующих видов: *C. caballeroi* Hollis, 1939, *C. microcephalum* (Rud., 1819), *C. rudolphii* Hartwich, 1964, *C. pelagicum* Johnston et Mawson, 1942 или же *C. plagiaticum* Lent et Freitas, 1948 (Moravec, Baruš, 1971). Заражённость рыб составила 16 %, интенсивности инвазии 1 – 5 экз. Личинки достигали в длину 9.82 – 21.8 мм при максимальной ширине 0.36 – 0.66; длина пищевода 1.53 – 2.24 мм, желудочка 0.08 – 0.093, желудочного отростка 0.29 – 0.47, кишечного отростка 0.94 – 1.56; длина хвоста 0.117 – 0.124 мм.

У пресноводных рыб Европы, в том числе на территории бывшего Советского Союза, зарегистрированы личинки нескольких видов *Contracaecum*, в том числе *C. microcephalum*, *C. micropapillatum* (Stossich, 1890), *C. ovale* (Linstow, 1907), *C. rudolphii*, *C. osculatum* (Rud., 1802). Каждый из них – почти космополит.

Среди личинок рода *Contracaecum* наиболее изученными и, возможно, одними из наиболее распространённых являются личинки *C. osculatum*. Их отмечают как в северном полушарии, так и в южном, главным образом у морских рыб, а также у некоторых солоноватоводных и пресноводных хозяев. Они могут также встречаться в пресноводных рыбных хозяйствах. В рыбах личинки локализируются в плоских округлых капсулах в серозной плёнке внутренних органов, в мезентерии, иногда глубоко в паренхиме печени, или в мускулатуре. Личинки 3-й стадии довольно крупные, однако их длина колеблется в широких пределах (табл. 5.10).

Каждая субвентральная губа с одной заметной папиллой, тогда как дорсальная губа с тремя папиллами (в «Определителе паразитов...», 1987) указано наличие двух папилл на дорсальной губе), одна из которых антеро-медианная. Кутикула с поперечной исчерченностью. Экскреторная пóra расположена между основаниями двух субвентральных выступов губ, непосредственно позади личиночного зуба (рис. 5.10, 5.11, 5.12). Же-

¹² Положение экскреторной поры является одним из основных диагностических признаков личинок анизакид. Именно этот признак, прежде всего, отличает личинок *Contracaecum* от *Hysterothylacium*.

лудочный отросток примерно такой же длины как пищевод, но почти в 2 раза длиннее кишечного. Имеются 3 ректальные железы. Хвост конический, с тупой верхушкой.

Таблица 5.10. Данные по морфологии личинок *Contracaecum osculatum* 3-й стадии из печени балтийской трески (А), балтийской сельди (Б) и желудка тюленей (В) (из: Fagerholm, 1982); Г – из полости тела желтокрылого бычка оз. Байкал (из: Определитель паразитов..., 1987).

	А (7 экз.)	Б (7 экз.)	В (2 экз.)	Г
Общая длина	3.81 – 22.7	5.66 – 16.1	8.68 – 14.7	0.74 – 11.1
Максимальная ширина	0.15 – 0.53	0.19 – 0.43	0.42 – 0.47	0.41 – 0.52
Расстояние от переднего конца тела до нервного кольца	0.21 – 0.44	0.31 – 0.45	0.23	0.37 – 0.42
Длина пищевода	0.55 – 1.71	0.85 – 1.75	1.48 – 1.49	нет данных
Длина желудочного отростка	0.54 – 1.58	0.77 – 1.53	1.13 – 1.15	0.55 – 0.78
Длина кишечного отростка	0.29 – 0.89	0.41 – 0.99	0.89 – 1.01	0.42 – 0.62
Длина хвоста	0.09 – 0.21	0.15 – 0.25	0.21 – 0.22	нет данных

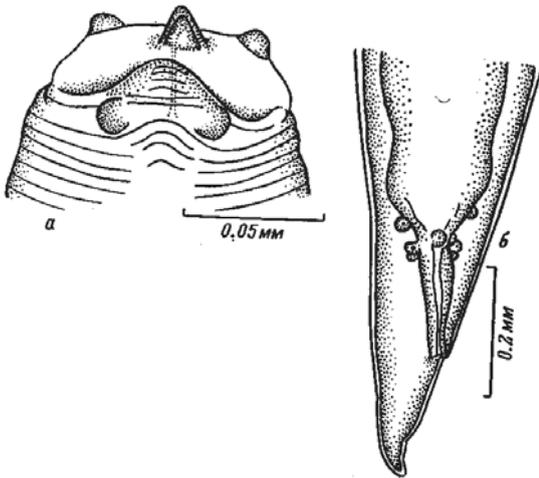
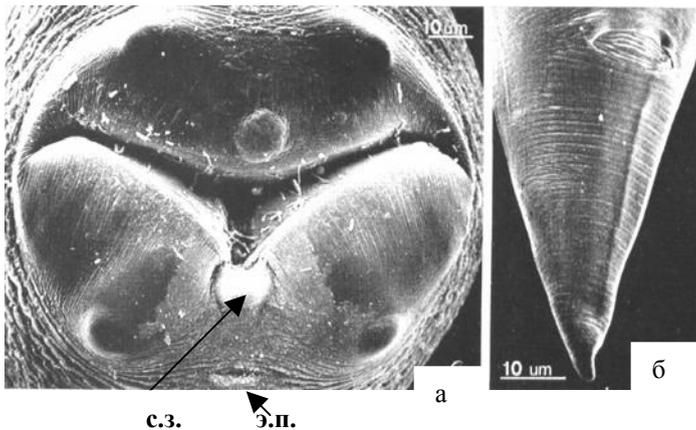


Рис. 5.10. Личинка *Contracaecum osculatum* 3-й стадии: а – головной конец тела; б – хвостовой конец тела (из: Определитель паразитов..., 1987)

Рис. 5.11. Личинка *Contra-*



caecum osculatum 3-й стадии из балтийской трески: слева – головной конец тела (эксcretорное отверстие – э. о. открывается позади сверлильного зуба с. з.); б – хвостовой конец тела (из: Fagerholm, 1982)

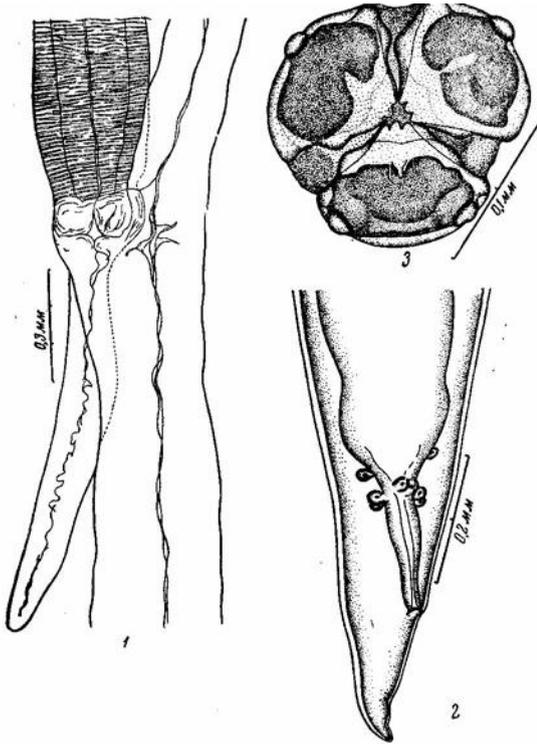


Рис. 5.12. Личинка *Contracaecum osculatum baicalensis* 3-й стадии: 1 – передний конец пищеварительного тракта; 2 – хвостовой конец личинки, латерально; 3 – головной конец личинки, апикально (из: Мозговой, 1953)

Специальное исследование рыб Ботнического залива Балтийского моря на наличие в них личинок *C. osculatum* показало, что в жизненном цикле этого паразита участвуют 7 ви-

дов рыб (Fagerholm, 1982; Valtonen et al., 1988). По данным первого из цитируемых авторов, наиболее заражёнными оказались треска (33.3 %; 1 – 102 нематоды в одной рыбе¹³), сёмга (11.9 %; 1 – 2 экз.) и разводимая на фермах радужная форель, которую кормили балтийской сельдью (13.3 %; 1 – 2 экз.). Замечу, что все заражённые рыбы были из южной части Ботнического залива. По другим данным (Valtonen et al., 1988), наиболее высокая заражённость характерна для лосося, керчака, налима и трески (20, 20, 16 и 15 % соответственно), при этом с возрастом заражённость рыб увеличивается.

В Северном море личинки *C. osculatum* найдены нами у норвежского паута (у 9 из 20 рыб, по 1 – 22 экз.) и шпрота (по 2 – 13 экз. в рыбе). Иногда их отмечают у других рыб, например, у путассу: к северу от Шотландии они обнаружены у 10 % этого хозяина, на банке Рокуолл – у 5 % (MacKenzie, 1979). В водах вокруг о. Хоккайдо заражённость этими личинками минтая размерной группы 40.0 – 42.4 см изменяется от 31 до 88 % (среднее значение индекса обилия 0.4 – 2.8), 42.5 – 44.9 см – от 25 до 91 % (0.4 – 5), а минтай размерной группы 45.0 – 47.4 см заражён на 50 – 95 % (1.2 – 7.7) (Konishi, Sakurai, 2002).

Особенности локализации личинок *Contracaecum/Phocascaris* в теле рыбы. Инвазионные личинки 3-й стадии, заключённые в капсулы, встречаются в брюшной полости рыб в серозе, покрывающей внутренние органы, в мезентерии, печени, иногда в мускулатуре. Какие-либо данные о возможной миграции личинок в теле рыб после их вылова отсутствуют.

¹³ В тексте работы указано 105 экз., в таблице – 102.

5.5. Личинки нематод рода *Porrocaecum*

Краткая характеристика личинок 3-й стадии (рис. 5.5). Тонкие нематоды. Интерлабии, характерные для взрослых форм, у личинок ещё не сформированы. Экскреторная пора примерно на уровне нервного кольца. Желудочек овальный или округлый. Имеется направленный вперёд кишечный отросток, его длина у разных видов сильно варьирует, желудочный отросток отсутствует. Хвост, как правило, конический.

Роль рыб в жизненном цикле *Porrocaecum*. Одни авторы считают рыб либо вторым промежуточным, либо резервуарным хозяином в жизненном цикле этих паразитов (Определитель паразитов..., 1987), другие – только паратеническими хозяевами (см. Moravec, 1994).

Личинки 3-й стадии инкапсулируются в брюшной полости рыб. Например, практически по всему миру у многих пресноводных рыб, в частности у осетровых, сельдевых, карповых, окуневых и многих других, регистрируют личинок *Porrocaecum reticulatum*, располагающихся в серозе в полости тела рыб. Личинки довольно крупные, длиной до 2 см при ширине 0.2 – 0.5 мм. Длина пищевода составляет примерно 1/5 – 1/6 длины тела. Желудочек маленький, почти сферический. Длина кишечного выроста 0.3 – 0.4 мм. Хвост короткий, с заострённым концом.

Особенности локализации личинок *Porrocaecum* в теле рыбы. В рыбах личинки располагаются в полости тела, на внутренних органах, в том числе в печени, а также в желудке, кишечнике и пилорических придатках, как в инкапсулированном, так и в свободном состоянии; иногда их находят в мускулатуре.

5.6. Личинки нематод рода *Pseudoterranova*

Краткая характеристика личинок 3-й стадии (рис. 5.3Б, 5.13). Личинки довольно крупные, длиной 10 – 60 мм и шириной 0.3 – 1.2 мм; тело плотное. Их цвет изменяется от красновато-коричневого до белого, что зависит от концентрации гемоглобина в их псевдоцеломической жидкости (Dixon et al., 1993). Обычно они красновато-коричневой окраски и внешне похожи на кровеносные сосуды рыбы. Кутикула с тонкой поперечной исчерченностью. Головной конец с личиночным зубом. Экскреторная пора открывается на головном конце тела. Желудочек удлинённый. Желудочного выроста нет, но имеется направленный вперёд кишечный вырост. Хвост конический, с маленьким, но заметным мукроном.

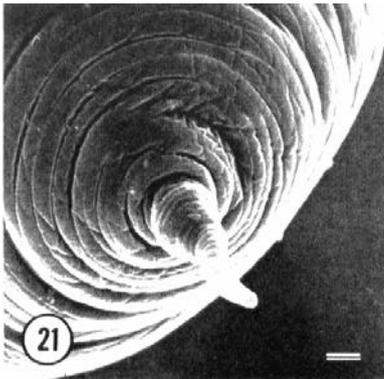


Рис. 5.13. *Pseudoterranova decipiens*, личинка 3-й стадии: задний конец тела (из: Weerasooriya et al., 1986).

Как правило, личинки в рыбе располагаются свободно, но могут быть заключены в капсулу. Изучение процесса образования капсулы пока-

зало, что первоначально большинство личинок инкапсулируется в двухслойных капсулах: внутренний слой состоит из макрофагов и эпителиоидных клеток различной стадии дегенерации, а наружный – из соединительной ткани. У нематод более «старой» инвазии капсула состоит только из соединительной ткани с двумя отчётливыми зонами: внутренней, более тонкой, – плотная соединительная ткань и наружной – более толстой зоны рыхлой соединительной ткани (Ramakrishna, Burt, 1991).

В качестве примера мерных признаков личинок *Pseudoterranova decipiens* (s. l.), паразитирующих в рыбах на 3-й стадии развития, приведу данные, заимствованные из нескольких работ (табл. 5.11).

Таблица 5.11. Размеры личинок *Pseudoterranova decipiens* (3-й стадии) из рыб, в мм (А – из: Ma et al., 1997; Б – из: Hurst, 1984a; В – из: Шульман, Шульман-Альбова, 1953)

Мерные признаки	А – из японского морского судака (1 экз.)	Б – из снэка (10 экз.)	В – из беломорских рыб
Общая длина ¹⁴	40.0	25.0 – 36.0	25.0 – 40.0
Максимальная ширина	0.87	0.88 – 1.06	0.87 – 1.0
Длина пищевода	1.2	1.54 – 2.65	2.3 – 2.5
Длина желудка	1.2	0.71 – 1.14	нет данных
Длина кишечного отростка	0.82	0.87 – 1.29	0.63 – 0.93
Длина хвоста	0.18	0.1 – 0.13	нет данных

Роль рыб в жизненном цикле *Pseudoterranova*. По всей видимости, в жизненном цикле *Pseudoterranova* рыбы являются вторыми промежуточными хозяевами, в которых эти паразиты достигают инвазионного состояния (Moravec, 1994). В юго-восточной части моря Уэдделла *Cygnodraco mawsoni* заражён личинками *P. decipiens* на 74.4 % и, по мнению Палма с соавторами (Palm et al., 1994), является главным промежуточным хозяином этого паразита, без которого завершение его жизненного цикла невозможно. Личинки локализуются в печени и полости тела рыб.

В прибрежных водах северной Европы, в частности в устье Эльбы, роль одного из основных промежуточных хозяев *Pseudoterranova* играет европейская корюшка. Рыбы длиной 11 – 18 см заражены этими личинками на 36 – 69 %, при этом средняя интенсивность инвазии корюшек длиной 7 – 10 см составляет 1.0 экз., а 17-сантиметровых рыб – 3.4 экз. (Sprengel, Lüchtenberg, 1991). Одновременно с увеличением интенсивности инвазии увеличивается и средняя длина нематод – соответственно от 11 до 28 мм.

¹⁴ По данным разных авторов, длина тела личинок 3-й стадии: 34 – 36 мм (Баева, 1968), 25 – 28.5 мм (Chai et al., 1995), 11 – 37 мм (Koyama et al., 1969 – цит. по: Hurst, 1984a), 20 – 25 мм (Likely, Burt, 1989), 9 – 60 мм (Moravec, 1994) и т. д. В нашем материале от рыб Северо-восточной Атлантики длина личинок достигала 18 – 42 мм при ширине 0.8 – 1.0 мм.

По аналогии с личинками *Anisakis*, в ряде случаев рыб можно рассматривать резервуарными и даже случайными хозяевами *P. decipiens* (см. рис. 2.14). Обычно это – хищные рыбы, в частности хрящевые, получающие нематод по пищевой цепочке от мелких рыб, инвазированных этими паразитами. Но поскольку такие рыбы зачастую не входят в пищевой спектр тюленей – окончательных хозяев *Pseudoterranova*, то для паразита подобные хозяева являются тупиковыми.

К числу подобных хозяев можно отнести и некоторых мелких рыб-планктофагов, заражённость которых очень низка и носит явно случайный характер. Например, из 2086 экз. аргентинского анчоуса, обследованного у аргентинского и уругвайского побережий, эти личинки были обнаружены только у 7 рыб (0.34 %); индекс обилия составил 0.003 (Timi et al., 2001). Совершенно очевидно, что подобные рыбы хотя и вклиниваются в жизненный цикл *Pseudoterranova*, но никак не могут быть основным связующим звеном на путях циркуляции этого паразита в Мировом океане.

Распространение и встречаемость личинок *Pseudoterranova* у рыб. Личинки *Pseudoterranova* зарегистрированы у рыб в Атлантическом и Тихом океанах, в арктических и антарктических водах, особенно там, где живут те виды ластоногих, которые являются окончательными хозяевами паразита. Круг рыб-хозяев личинок этого паразита довольно широк, хотя и не столь обширен, как у *Anisakis*. В Белом море, например, это 22 вида рыб, в открытых водах Северо-восточной Атлантики – 18, у атлантических берегов Канады – 26, в дальневосточных морях – 25, в Беринговом море – 7, в зал. Святого Лаврентия – 13 (собств. данные; Зубченко, 1984; Шульман, Шульман-Альбова, 1953; Marcogliese, 1995; Margolis, 1977; McClelland et al., 1990 и др.). Наиболее обычны эти нематоды у донных и придонных рыб континентального шельфа, в местах расположения колоний тюленей – окончательных хозяев *Pseudoterranova*; пелагические рыбы и рыбы открытых океанических пространств заражены намного реже, а зачастую просто случайно. Например, нерка в Тихом океане, несмотря на своё широкое распространение, очень слабо заражена этими нематодами: из 1900 рыб, обследованных от вод Британской Колумбии до Аляски и Охотского моря, только в 30 (1.6 %) были найдены эти гельминты (Margolis, 1977). При этом в 25 рыбах встретилось по одной личинке, а максимальное количество обнаруженных нематод составило 4 экз.

Однако в случае отсутствия источника заражения даже прибрежные рыбы могут оказаться свободными от этих нематод. Например, из 3036 экз. трески, исследованных в южной Балтике в 1987 – 1993 гг., псевдотерранова была найдена только один раз (Муjak et al., 1994), что, скорее всего, можно объяснить отсутствием в этих прибрежных водах тюленей. Вместе с тем, по мнению многих исследователей, именно треска является наиболее характерным хозяином для личинок псевдотеррановы. Степень её заражённости характеризуется пространственно-временной изменчивостью. Ещё в 1977 г. Марголис (Margolis, 1977) проанализировал собственные и литературные данные о встречаемости этих нематод у трески в различных районах северной Атлантики и установил, что экстенсивность инвазии рыб изменялась от 1 % в таких зонах, как восточное побережье Ка-

нады и Баренцево и Балтийское моря, до 70 – 90 % – в южной части зал. Св. Лаврентия, у западного побережья Шотландии и западного побережья Исландии. Иногда пробы трески промысловых размеров, взятые из далеко удалённых друг от друга районов, таких как западное побережье Гренландии, прибрежные банки восточной Канады и воды вокруг Британских о-вов, были полностью свободны от этих нематод.

В начале 90-х годов в зал. Святого Лаврентия *P. decipiens* была отмечена у 16.9 – 81.7 % трески (Boily, Marcogliese, 1995), причём в 1992 г., в сравнении с 1990 г., количество нематод в рыбе снизилось. В районе о. Сэйбл в эти же годы треска была заражена на 48.2 % (по 1 – 8 экз.) (Marcogliese, McClelland, 1992).

Примечательны результаты исследования встречаемости личинок *Pseudoterranova* и *Anisakis* у трески, выловленной в водах Исландии в 1980 – 1981 и 1985 – 1988 гг. (Hauksson, 1992a). Индекс обилия личинок *Pseudoterranova* в потрошённой треске составил 10 (± 1.6) (кстати, количество анизакисов было намного меньшим – 2.8 (± 0.3) экз.). Выяснилось, что в 1985 – 1988 гг. частота обнаружения этих нематод у потрошённой трески возросла на 10 % и составила 80 %. Наиболее заметный рост заражённости отмечен у трески вдоль южного побережья Исландии, что объясняется отсутствием миграции взрослых рыб из Гренландии к нерестовым банкам Исландии в 1985 – 1988 гг. С другой стороны, у молодой трески в районе юго-западного побережья Исландии выявлено заметное снижение заражённости, что, видимо, было связано с уменьшением численности тюленей в этом районе, которое имело место в тот период. И, наконец, было установлено, что с возрастом экстенсивность и интенсивность инвазии трески нематодами возрастает: рыбы одной и той же 10-сантиметровой группы, но старшие по возрасту, заражены сильнее, чем более молодые рыбы той же размерной группы.

У берегов Норвегии, за пределами Осло-фьорда треска была заражена *Pseudoterranova* только в местах скопления обыкновенного тюленя, там, где эти звери отдыхают и размножаются (Jensen, Idaas, 1992). Самая высокая заражённость отмечена возле предпочитаемого тюленями места, по мере удаления от него она уменьшалась. О зависимости степени заражения трески от численности обыкновенных тюленей свидетельствует тот факт, что после эпизоотии тюленьей чумки 1988 г., погубившей две трети популяции тюленей в Осло-фьорде, синхронно уменьшилась встречаемость личинок *P. decipiens* у трески (Des Clers, Andersen, 1995). И всё-таки связывать напрямую интенсивность инвазии рыб этим паразитом с численностью тюленей следует с определённой осторожностью, т.к. даже небольшое количество этих животных может поддерживать высокий уровень заражения рыб региона. Например, имеется информация о том, что драматическое уменьшение популяции тюленей за пределами Осло-фьорда (в 1988 г. она уменьшилась с 350 голов до 100) не отразилось на численности личинок *Pseudoterranova* в её промежуточных хозяевах, т. е. в рыбах (Aspholm et al., 1995). Одна самка *P. decipiens* из серого тюленя содержит в среднем 54 916.9 яиц ($\pm 51 866.4$), максимальное количество яиц в одной нематоде достигает 300 000 (Marcogliese, 1997), а в одном тюлене одновременно может паразитировать более 4500 взрослых червей (Marcogliese

et al., 1996). Нетрудно понять, что при такой высокой заражённости окончательных хозяев и такой высокой плодовитости нематод даже небольшое количество тюленей способно поддерживать высокий уровень заражения рыб в регионе. При этом наблюдается существенная корреляция между количеством яиц и длиной червя, и меньшая от пола и возраста хозяина, соотношения полов у паразита и присутствия в хозяине других видов нематод.

Немаловажную роль в заражённости рыб *Pseudoterranova* играют особенности их образа жизни и питания. Например, как уже отмечено выше, в Белом море эти личинки были встречены у 22 видов рыб (Шульман, Шульман-Альбова, 1953). Однако наиболее заражёнными оказались бычок керчак и четырёхрогий бычок, а также треска, навага и зубатка, т.е. донные и придонные рыбы, в питании которых большую роль играют донные ракообразные, прежде всего, амфиподы – промежуточные хозяева данного паразита. Бычки были заражены на 94 – 100 % (в 1976 г. Т. А. Гроздилова подтвердила 100 % заражённость керчака этим паразитом), с интенсивностью инвазии до 115 экз.

О том, сколь велика роль питания и особенностей пищевого спектра рыб в их заражении личинками анизакид, свидетельствует следующий пример. Личинки *Pseudoterranova* очень редко встречаются у путассу Северо-восточной Атлантики, а в одной заражённой рыбе обычно находится по одному паразиту. Однако в водах Исландии эти гельминты были обнаружены у 25.6 % путассу, при этом интенсивность инвазии доходила до 48 экз. (индекс обилия составил 3.4) (Карасёв, 1987). Автор объясняет это увеличением доли креветок – промежуточных хозяев паразита в питании обитающих здесь рыб. Помимо того, в качестве промежуточных хозяев *Pseudoterranova* известны бентические копеподы, в частности гарпактикоиды и циклопоиды, а также амфиподы, полихеты, мизиды и т. д., т.е. предпочитаемые рыбами-бентофагами кормовые объекты.

Личинкам *Pseudoterranova*, как и для *Anisakis*, в целом присущи определённые изменения в их встречаемости у рыб, связанные с возрастом хозяев. Наиболее полно изучена в этом отношении атлантическая треска, заражённость которой, в том числе и её филе, исследуется уже многие десятилетия, особенно у берегов Канады. В частности, отмечено, что степень заражённости рыб и среднее количество нематод в одной рыбе увеличиваются с увеличением размера (возраста) рыб (Margolis, 1977). Более подробно о результатах этих исследований см. ниже, в разделе, посвящённом особенностям локализации этих паразитов в теле рыб, в частности трески. Здесь же ограничусь несколькими дополнительными примерами.

В процессе изучения встречаемости личинок *P. decipiens* у ледовой белокровки в районе о. Южная Георгия и Антарктического п-ова, мы выяснили, что с возрастом рыб она увеличивалась от 20 до 100 %, а количество нематод у рыб старших возрастов достигало 100 экз. (Гаевская, Ковалёва, 1991). В устье Эльбы европейская корюшка длиной 11 – 18 см заражена *P. decipiens* на 36 – 69 %, а средняя интенсивность инвазии изменяется от 1.0 экз. у рыб длиной 7 – 10 см до 3.4 экз. – у 17-сантиметровых корюшек (Sprengel, Lüchtenberg, 1991). О возрастном увеличении экстенсивности инвазии и индекса обилия личинок *P. decipiens* у ряда рыб, на-

пример, у тресковых и камбаловых, на банке о. Сэйбл пишут и канадские исследователи, обнаружившие этих паразитов у 26 видов рыб (McClelland et al., 1990).

Объяснение возрастного увеличения встречаемости у рыб личинок *Pseudoterranova*, по сути, не отличается от тех аргументов, которые мы привели, пытаясь объяснить аналогичный процесс применительно к личинкам *Anisakis* (см. стр. 98).

Как уже отмечено, многие рыбы являются случайными хозяевами для *Pseudoterranova*. Их заражённость, как правило, низка, хотя и может быть довольно постоянной во времени и пространстве. Европейский угорь, вылавливаемый в течение года в устье Эльбы (Германия), оказался инвазирован личинками *P. decipiens* 3-й стадии развития, которые локализовались в его мускулатуре, в среднем на 3.7 % (Möller et al., 1991). При этом заражённость рыб увеличивалась с возрастом. Интересно, что в результате экспериментального скармливания угрям личинок этого паразита, полученных из мышц европейской корюшки, выяснилось, что хотя они и мигрировали в полость тела и мышцы угря, но большинство нематод проникало через стенку желудка, мышцы и кожу и покидало рыбу.

Однако иногда заражённость таких рыб может быть довольно высокой. При исследовании европейской кошачьей акулы, выловленной у берегов юго-западной Англии, выяснилось, что в водах Плимута у 5.4 % акул, а в заливе Кардиган у 53.1 % рыб встречаются личинки *P. decipiens*, локализующиеся в стенке желудка и спирального клапана, а также в мягких тканях акул (Mooge, 2001). Количество личинок в одной рыбе колебалось от 0 до 17 экз.

Иногда явно морские виды анизакид, в том числе *P. decipiens*, попадают к пресноводным или проходным рыбам при заходе тех в прибрежные участки. Например, этот паразит был обнаружен у гольца, выловленного в трех прибрежных участках на западе Гренландии (Due, Curtis, 1995). При этом в паразитофауне рыб доминировали сугубо пресноводные гельминты, такие как цестоды *Proteocephalus longicollis* и *Eubothrium salvelini*, трематоды *Neascus* sp. и *Crepidostomum farionis* и др.

Особенности локализации личинок *Pseudoterranova* в теле рыбы. Личинки *Pseudoterranova* локализуются в полости тела, на брыжейке, пилорических придатках, печени, стенке желудка, в желудке и кишечнике рыб (рис. 5.14).

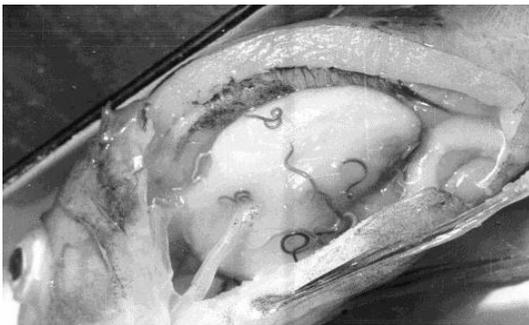


Рис. 5.14. Личинки *Pseudoterranova decipiens* на стенке желудка рыбы (из: Гаевская. 2003)

Отмечено, что в Белом море эти паразиты очень часто поражали печень бычка керчака и четырёхрогого бычка, массами поселяясь на её поверхности и внедряясь внутрь паренхимы. В некоторых случаях в печени встречалось до 50 паразитов, а уже при инва-

зии в 25 – 30 червей печень приобретала тёмный цвет, значительно уменьшалась в размерах, становилась рыхлой (Шульман, Шульман-Альбова, 1953).

У многих рыб, в том числе у таких важных в промысловом отношении, как атлантическая треска, южный однопёрый терпуг, чёрный палтус, западноатлантическая палтусовидная камбала и ряд других, личинки локализуются в мускулатуре. Их количество в мышечной ткани рыб может исчисляться десятками экземпляров.

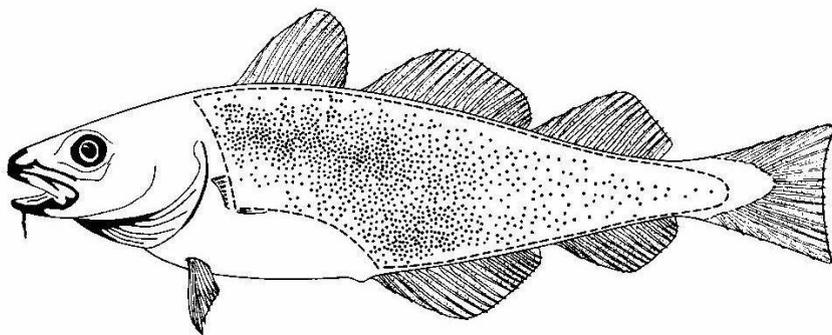
Следует подчеркнуть то обстоятельство, что поражение филе рыб личинками *Pseudoterranova* представляет собой серьёзную экономическую проблему. Наличие этого паразита в филе делает его неприглядным и непривлекательным для покупателей и уменьшает рыночную ценность рыбной продукции, а выявление и удаление этих гельминтов увеличивает её стоимость (Bowen, 1990). Так, в 1982 г. в Канаде стоимость обработки, связанная с удалением нематод из филе атлантической трески, составила свыше 29 млн. долларов, а в 1984 г. эти расходы применительно ко всем рыбам, добываемым у атлантических берегов Канады, оценивались почти в 30 млн. долларов.

Планомерные исследования заражённости личинками *Pseudoterranova* трески, в том числе и её филе, в атлантических водах Канады начаты в 1947 г. Периодически публикуются обобщающие статьи, фактически подводящие итоги очередного многолетнего этапа изучения этой проблемы. Одной из первых подобных работ была статья канадских исследователей (Templeman et al., 1957), в которой анализировались данные о заражённости трески и некоторых других промысловых рыб (западноатлантической палтусовидной камбалы, пикши, морского окуня, американской корюшки и ряда других) данными паразитами, а также распределение нематод в филе этих рыб. Прежде всего, исследователей интересовала, безусловно, треска. Выяснилось, что в зависимости от района количество нематод в филе 100 экз. трески длиной 41 см колебалось от 1 до 311 экз., т. е. в одном филе содержалось от 0.01 до 3.1 экз. нематод. Когда же подсчитали количество этих паразитов в 45 кг филе, то оно варьировало от 1 до 223, что в пересчёте на 1 кг составило от 0.02 до 5 экз. Наиболее многочисленными эти паразиты были в более толстой спинной части и позади полости тела, наименее многочисленными в более тонкой хвостовой части (рис. 5.15).

Одновременно с *P. decipiens* изучалась встречаемость в филе трески личинок *Anisakis* sp., доля которых от общего количества обнаруженных нематод колебалась от 0 до 16 %, и только в одной точке она составила 43 %.

Через 20 лет, в 1977 г. Марголис (Margolis, 1977) проанализировал собственные и литературные данные о встречаемости личинок *P. decipiens* у трески в различных районах северной Атлантики и подтвердил, что среднее количество нематод в ней варьировало от 0.01 до 8, а среднее количество этих паразитов в килограмме филе – от 0.02 до 5. В большинстве же из обследованных регионов заражённость филе составляла менее 30 %, среднее количество червей в одной рыбе – менее 0.4, а среднее количество нематод в 1 кг филе – менее 0.5.

1949 — 1951



1952 — 1953

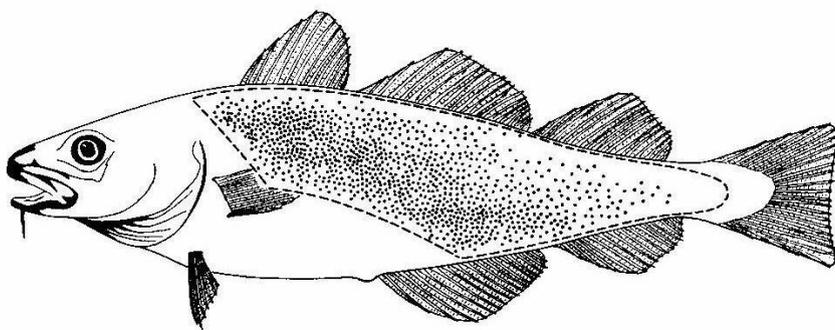


Рис. 5.15. Распределение личинок *Pseudoterranova decipiens* в филе трески (обследовано более 16000 рыб) (Templeman et al., 1957)

Дата публикации следующей обобщающей работы – 1990 г. (Bratley et al., 1990). В ней излагаются результаты обследования филе трески, выполненного в 21 регионе вокруг Ньюфаундленда и Лабрадора в 1985 – 1987 гг. Исследователи подтвердили выявленные ранее (Templeman et al., 1957) колебания экстенсивности и интенсивности инвазии трески личинками *P. decipiens* в зависимости от района вылова рыб. Одновременно они отметили, что в водах южного Ньюфаундленда индекс обилия нематод, по сравнению с 1947 – 1953 гг., увеличился в 3 раза. Как и раньше, наибольшее количество личинок располагалось в мышечной части, прилегающей к полости тела; при этом наблюдалась более высокая заражённость левой стороны тела.

Подобную же тенденцию роста степени заражённости личинками *P. decipiens* трески и увеличения количества этих паразитов, обнаруживаемых в её филе, особенно у тех рыб, которые происходят из зал. Святого Лаврентия и побережья Новой Шотландии, отмечают в это время и другие исследователи (Chandra, Khan, 1988).

В 1949 – 1957 гг. было показано, что среднее количество нематод в филе трески увеличивается до достижения рыбами длины 51 – 70 см, а затем у более крупных рыб оно обычно снижается (Templeman et al., 1957).

В 1990-х годах у южного побережья Ньюфаундленда у трески размерами 31 – 50 см филе было заражено на 29.8 % (индекс обилия составил 0.66), 51 – 70 см – на 35.1 % (0.77), 71 – 150 см – на 53.8 % (2.39) (Bratley et al., 1990). Обычно количество нематод в мышечной ткани рыб, в том числе и трески, исчисляется единичными экземплярами (см., напр., табл. 5.12).

Таблица 5.12. Частота встречаемости и количество нематод в филе атлантической трески в различных участках континентального шельфа Ньюфаундленда и Лабрадора в 1981 г. (по: Khan, Tuck, 1995)

	I* 78 экз.	II 50 экз.	III 118 экз.	IV 79 экз.	V 56 экз.	VI 103 экз.
Частота встречаемости нематод в филе, в %	12	8	0	0	24	60
Количество нематод в 1 кг филе	0.2 ± 0.1	0.1 ± 0.0	0	0	0.8 ± 0.1	3.2 ± 0.3

* В тексте статьи и в таблице, фрагмент которой приведён нами, авторы указывают районирование региона в соответствии с принятым в Североатлантической организации рыболовства (NAFO) делением. Поскольку этим цитированием мы хотели только показать возможные вариации в заражении филе трески личинками псевдотеррановы, мы заменили их условными обозначениями I – VI.

Однако в литературе имеются и другие данные, свидетельствующие об обнаружении в филе трески большего количества нематод. Так, при обследовании трески, отловленной в октябре 1977 г. у побережья Норвегии на глубине 30 – 50 м, было установлено, что в её мускулатуре содержалось в среднем 53 личинки *P. decipiens* (Biørge, 1979). Замечу, что это – очень высокий показатель. Например, максимальное количество нематод, обнаруженных в треске (не в филе, а в целом в рыбе) в северной части зал. Святого Лаврентия в сентябре 1990 г. не превышало 22 экз., в мае 1992 г. – 3 экз., в южной части залива в сентябре 1990 г., в зависимости от точки взятия пробы, эти показатели составляли 10 и 28 экз., в сентябре 1992 г. – 15 экз. (Boily, Marcogliese, 1995).

Заражение мускулатуры *P. decipiens* негативно сказывается на возможностях реализации не только трески, но и других видов рыб. Так, в Приморье эти паразиты часто служат препятствием в использовании в пищу такой ценной промысловой рыбы как южный одноперый терпуг. Описан случай, когда в один из промысловых сезонов (июнь – август) 1964 г. только на одном рыбокомбинате 50 % всего улова было использовано на кормовую муку и продано зверосовхозам по причине наличия в мышечной ткани рыб хорошо заметных буровато-красных личинок паразита (Баева, 1968). Безусловно, данный пример несколько устарел в историческом аспекте, но всё же он имел место и имеет смысл его вспомнить.

С возрастом у терпуга обычно наблюдается увеличение количества нематод в мышечной ткани: более мелкие рыбы заражены слабее, чем крупные (табл. 5.13).

Таблица 5.13. Заражённость терпугов разных возрастов личинками террановы* (из: Баева, 1968)

Длина рыбы, в см	Приблизительный возраст	Экстенсивность, %	Среднее число личинок в одной рыбе
31 – 35	4 года	9.9	0.1
36 – 40	5 – 6 лет	17.5	0.2
41 – 45	старше 6 лет	44.1	1.1
46 – 53		68.9	2.6

* Речь идёт о личинках псевдотеррановы. Однако поскольку таблица заимствована из работы цитируемого автора, название рода паразита оставлено таким, каким его приводит О. М. Баева.

Кстати, цитированным автором была установлена относительно низкая заражённость обследованного терпуга нематодами рода *Anisakis*, имевшими, к тому же, очень мелкие размеры (2.5 мм).

Мы получили совершенно иные результаты при исследовании терпуга, выловленного в Охотском море в сентябре 1996 г. (Гаевская, 2004). Всего было вскрыто 25 экз. терпугов длиной 32 – 39 см. Личинки *Anisakis* были обнаружены в мышцах и печени всех рыб, по 12 – 300 экз. в одной рыбе, а личинки *P. decipiens* – в мышцах 45 % рыб, по 2 – 5 экз.

И, наконец, приведу пример, демонстрирующий ту скорость, с которой попавшие в рыбу личинки мигрируют из её пищеварительного тракта в полость тела и мускулатуру. При экспериментальном скармливании амфипод, заражённых личинками *P. decipiens*, рыбам 12 филогенетически различных видов, было установлено, что при температуре 15°C нематоды мигрировали в мускулатуру фундулюса в течение 6 ч, а у американской корюшки – в течение 12 ч. Что касается трески, то черви оставались среди пищевых комков в её желудке в течение 24 ч. В корюшке все черви, а в треске только 12 % нематод спустя 7 дней проникли в мускулатуру (McClelland, 1995).

5.7. Личинки нематод рода *Goezia*

Краткая характеристика личинок 3-й стадии. Тело плотное. Головной конец обычно усечён, задний – конический (рис. 2.6; 5.4). У более старых личинок кутикула с заметными кольцами шипов, наиболее компактными возле переднего и заднего концов тела. У молодых личинок эти шипы ещё не развиты. На головном конце имеется зубовидный отросток. Экскреторная пара примерно на уровне нервного кольца. Имеются довольно длинный желудочный и очень короткий кишечный выросты.

Роль рыб в жизненном цикле *Goezia*. Взрослые формы данного рода паразитируют у пресноводных, солоноватоводных и морских рыб, а также у водных рептилий. Помимо того, в жизненном цикле гезий рыбы выступают в роли паратенического хозяина.

Распространение и встречаемость личинок *Goezia* у рыб. Информация о регистрации у рыб личинок *Goezia* довольно ограничена. Известно, что их несколько раз отмечали у пресноводных рыб Австралии и у

полосатого окуня в США (см. Deardorff, Overstreet, 1980b). Более всего сведений о встречаемости личинок 3-й стадии *G. ascaroides* (Goeze, 1782) у карповых и сомовых рыб в пресноводных лиманах на побережье Азовского моря. Личинки располагались в сферических или овальных, серовато-беловатого цвета капсулах на серозе, покрывающей желудок и кишечник. Размеры капсул 0.49 – 0.84 x 0.45 – 0.62 мм. Извлечённые из капсул личинки достигали в длину 1.58 – 1.78 мм при максимальной ширине 0.07 – 0.08 мм (Определитель паразитов..., 1987) (рис. 5.4). Передний конец тела тупой, снабжён личиночным зубом. Тело постепенно сужается по направлению к заднему концу. Кутикула с поперечной исчерченностью, но всё ещё без шипов. Расстояние до нервного кольца 0.13 – 0.15 мм. Пищевод цилиндрический, 0.18 – 0.2 мм, желудочек маленький, сферический, 0.029 – 0.033 мм в диаметре. Длина желудочного отростка 0.46 – 0.70 мм, кишечного 0.02 – 0.04 мм. Хвост конический, с тупой вершиной.

Особенности локализации личинок *Goezia* в теле рыбы. В рыбах личинки располагаются в инкапсулированном состоянии в полости тела, на серозе, покрывающей желудок и кишечник.

5.8. Личинки нематод рода *Hysterothylacium*

Краткая характеристика личинок 3-й стадии. Тело коричневатое или желтоватое, полупрозрачное, тонкое, наибольшая ширина приходится на уровень примерно середины тела. Длина личинок 0.3 – 2 см. Антеровентрально выступает сверлильный зуб. Губы и интерлабии, характерные для взрослых форм, ещё не выражены. Желудочек почти сферический. Имеются желудочный и кишечный выросты (рис. 5.3Г). Кишечный вырост обычно короче желудочного. Экскреторная пора располагается на уровне нервного кольца, иногда чуть ниже. Хвост обычно конический, на хвостовом конце тела, как правило, имеется длинный шип (рис. 5.16). Внешне личинки очень похожи на личинок нематод рода *Contracaecum*. Их отличительные особенности – строение кончика хвоста и положение экскреторной поры.

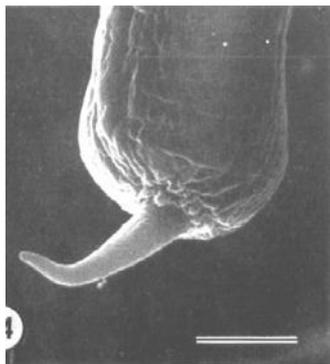


Рис. 5.16. *Hysterothylacium* sp., личинка 3-й стадии: задний конец тела с длинным шипом (из: Weerasooriya et al., 1986).

Краткая характеристика личинок 4-й стадии (рис. 5.1 В, Г, Н). В описанные выше морфологические особенности следует внести следующие изменения: тело более крупное; сверлильный зуб отсутствует; губы и репродуктивная система в состоянии формирования. На хвостовом конце имеются мелкие шипики в виде шишечки, так называемый «кактусовый хвост».

На родовом уровне личинки *Hysterothylacium* определяются очень легко, однако, видовую принадлежность установить довольно трудно. Для этого, как правило, требуется вырастить в экспериментальных условиях обнаруженных личинок до взрослой формы. Вместе с тем, в ряде случаев соотнести личинок 4-й стадии с взрослыми червями вполне возможно на основании сравнительного анализа их морфометрических особенностей.

Некоторые исследователи считают необходимым ввести условную номенклатуру для личинок, что значительно облегчает последующий анализ их встречаемости у рыб. Например, Норрис и Оверстрит (Norris, Overstreet, 1976) ввели следующие обозначения для личинок *Hysterothylacium*: *Hysterothylacium* type MA, *Hysterothylacium* type MB, *Hysterothylacium* type MC, *Hysterothylacium* type MD, причём *Hysterothylacium* type MC соответствует взрослой форме *H. fortalezae* Klein, 1973, а *Hysterothylacium* type MA – *H. reliquens* (Norris & Overstreet, 1975) (Deardorff, Overstreet, 1981b).

Остаётся только заметить, что определённое недоумение вызывает тот факт, что отдельные авторы продолжают описывать личинок, по своим морфологическим особенностям явно соответствующим представителям рода *Hysterothylacium*, под родовым названием *Thynnascaris* (см., напр., Martins et al., 2000).

Роль рыб в жизненном цикле *Hysterothylacium*. Выше уже отмечалось (см. главу 2, а также раздел 5.1), что нематоды данного рода в половозрелом состоянии паразитируют у хищных рыб. Мелкие рыбы-планктофаги играют роль дополнительного, а иногда резервуарного хозяина в жизненном цикле гистеротилиациумов.

Распространение и встречаемость личинок *Hysterothylacium* у рыб. Личинки этого рода встречаются главным образом у морских и мигрирующих рыб, и довольно часто заносятся в пресные воды (см. разделы 2.4, 5.1).

Чаще всего у рыб Мирового океана и его морей регистрируют личинок *H. aduncum*. Известны находки личинок этого вида и в пресных водах, куда их заносят мигрирующие рыбы. В литературе до начала – середины 80-х годов их обычно указывали под названиями *Contracaecum aduncum* или же *Thynnascaris adunca*. По мнению некоторых исследователей, к личинке этого вида иногда ошибочно относят, во всяком случае, ранее относили другую, также довольно широко распространённую личинку – *Contracaecum osculatum*. Внешне они очень похожи, но первый из этих видов, как уже отмечено выше, в половозрелом состоянии паразитирует у хищных рыб, а второй – у тюленей и относится к категории потенциально опасных для человека. Помимо того, под названием *H. aduncum* могут фигурировать ошибочно отнесённые к нему личинки других представителей рода, поскольку их видовое определение, основанное на морфологических особенностях, в настоящее время всё ещё затруднено, если не невозможно (Moravec, 1994).

Личинки *H. aduncum* паразитируют у рыб на 3-й и/или 4-й стадиях, как в инкапсулированном, так и в свободном состоянии, и локализуются в брыжейке, полости тела, на внутренних органах, а также в желудке,

кишечнике и пилорических придатках, иногда их находят в мускулатуре рыб. Длина личинок 3-й стадии 10 – 20 мм¹⁵ при ширине 0.3 – 0.6 мм, 4-й – до 30 мм¹⁶ при ширине до 0.9 мм. Кутикула с поперечной исчерченностью. Ротовое отверстие обычно Т-образное, два базальных выступа вентрального сверлильного зуба тянутся вдоль его краёв. В дополнение к дорсальной антеро-медианной папилле на передней оконечности имеются две субвентральных и две субдорсальных папиллы. У личинок 3-й стадии губы ещё не развиты, хвост конический, с заострённым кончиком. У личинок 4-й стадии уже сформированы три, относительно узких губы, кончик хвоста покрыт многочисленными мелкими выступами – «шипиками».

Заметим, что численность личинок *H. aduncum* в Мировом океане необычайно высока. Например, в паразитарном сообществе мавролика, выловленного к западу от Норвегии, доминировали личинки гельминтов (из 3720 экз. обнаруженных паразитов на их долю пришлось 99.89 %), а среди них 99.4 % были личинками *H. aduncum* (Hamre, Karlsbakk, 2002). При этом авторы исследования отметили, что личинки этого вида в мавролике не достигают зрелости. Заражённость черноморского шпрота у берегов Турции личинками *H. aduncum* в целом довольно высока и увеличивается с возрастом рыб: годовики инвазированы на 19 %, а пятилетки – уже на 94 % (Avşar, 1997). А. Б. Карасёв (1987) находил *H. aduncum* у путассу на обширной акватории – от Азорского архипелага до Шпицбергена; взрослые формы встречены им у 4.2 – 55.6 % рыб (по 1 – 14 экз. в рыбе), а личиночные – у 28.2 – 88 % рыб (1 – 133 экз.). Чёрный палтус в водах Лабрадора заражён личинками *H. aduncum*, находящимися на 3-й стадии развития, на 91 % с интенсивностью инвазии от 1 до 42 экз. (Wierzbicka, 1991a). Большинство нематод встречалось на стенках кишечника и между пилорическими придатками, на желудке и печени рыб.

Именно высокая численность личинок, вкуче с широкой экологической специфичностью паразита на этой стадии, обуславливает высокие показатели инвазии ими рыб. Во многом этому способствует и тот факт, что в одном и том же хозяине могут одновременно встречаться как личинки, так и взрослые особи этого паразита. Выше мы уже приводили примеры подобной совместной встречаемости половозрелых и личиночных форм *H. aduncum* у таких рыб, как треска или же путассу. Известны такие случаи и у других рыб. Например, многочисленные личинки 4-й стадии и взрослые самцы и самки отмечены в пищеварительном тракте чёрного палтуса в Беринговом море (Wierzbicka, 1991b).

И, наконец, выделяется небольшая группа рыб – случайных хозяев личинок *H. aduncum*. Речь идёт о хрящевых рыбах. Филогенетически и эволюционно они не связаны с нематодами данного рода. Однако случаев регистрации этих личинок у подобных хозяев довольно много. Например, в водах Новой Зеландии личинки *H. aduncum* 3 и 4-й стадии были найдены

¹⁵ Эти показатели у разных авторов существенно отличаются: 3.2 – 6.5 мм (Николаева, Найдёнова, 1964), 6.6 – 20.6 мм (Fagerholm, 1982), 6 – 7 мм (Romuk-Wodoracki, 1988).

¹⁶ По данным разных авторов, длина личинок 4-й стадии изменяется в пределах 3.6 – 7.2 мм (Николаева, Найдёнова, 1964), 12.0 – 31.0 мм (Fagerholm, 1982),

у 10.9 % особей обыкновенного катрана при интенсивности инвазии 1 – 6 экз. (в среднем 0.29) (Wierzbicka, Langowska, 1984). Авторы не отмечают, были ли среди обнаруженных ими нематод половозрелые особи паразита.

Высокая численность характерна не только для личинок *H. aduncum*. В. Д. Коротаева (1971), например, указывает, что снэг в Австрало-Новозеландских водах заражён личинками *H. cornutum* (автор описывает их под названием *Contracaecum legendrei*) на 27.2 – 37.5 % при интенсивности инвазии от нескольких экземпляров до нескольких тысяч. Заметим, что окончательными хозяевами этого паразита служат многочисленные скумбroidные рыбы, а его ареал охватывает обширную акваторию Мирового океана (см. стр. 83).

И всё же во многих случаях исследователи предпочитают определять обнаруженных ими личинок только на родовом уровне. Например, сообщается, что у 56.5 % скумбресцук в Юго-западной Атлантике встречаются личинки *Hysterothylacium* sp. (Reimer, 1982). Личинки очень мелкие, их длина 2.22 – 5.28 мм при ширине 0.04 – 0.08. Желудочный отросток (0.3 – 0.325 мм) намного крупнее кишечного (0.065 – 0.079 мм) (у личинок *H. aduncum* обратное соотношение).

Особенности локализации личинок *Hysterothylacium* в теле рыбы. В рыбах личинки располагаются в полости тела, на внутренних органах, а также в желудке, кишечнике и пилорических придатках, как в инкапсулированном, так и в свободном состоянии; иногда их находят в мускулатуре.

Особенности поведения личинок *Hysterothylacium* в теле рыбы. Болгарские исследователи утверждают, что локализация личинок *H. aduncum* в черноморском шпроте изменяется непосредственно после вылова рыб. Обычно они локализуются в брюшной полости, в печени, на поверхности гонад, в брыжейке и кишечнике и очень редко в мускулатуре. Через 1 – 2 сут после вылова рыб «личинки массово мигрируют в мышцы и под кожу» ((Kakatcheva-Avramova D. et al., 1982; стр. 43).

Однако все другие исследователи, изучавшие особенности поведения личинок *H. aduncum* в рыбах, в том числе и в шпроте, подобного явления не наблюдали (собств. данные; Николаева, 1970).

5.9. Личинки нематод рода *Raphidascaris*

Краткая характеристика личинок 3-й стадии. Тело тонкое, плотное, длиной от 1 до 5 мм. Экскреторное отверстие несколько ниже уровня нервного кольца. Небольшой желудочек со слепым выростом, направленным назад, кишечный вырост отсутствует (рис. 2.9 г – е; 5.3 Д; 5.17). Задний конец тела с шипиком. Перечисленные признаки отличают личинок рафидаскарисов от личинок псевдотеррановы.

Роль рыб в жизненном цикле *Raphidascaris*. На примере *R. acus* показано, что рыбы играют роль обязательного промежуточного хозяина в жизненном цикле этой нематоды (см. стр. 55 – 57). Попавшие в пищеварительный тракт рыб личинки проникают в их брюшную полость и печень, где развиваются в 3-я стадию, уже инвазионную для окончательного хозяина – щук, налима, кумжи, угря и некоторых других хищных рыб. В ор-

ганизме окончательного хозяина личинки претерпевают ещё 2 линьки и, пройдя через 4-ю стадию развития, превращаются во взрослых червей. В том случае, когда рыба – промежуточный хозяин *R. acus* становится добычей другой рыбы, но такой, которая не может стать окончательным хозяином для данного паразита, то дальнейшего развития личинок в них не происходит. Этот новый хозяин также становится паратеническим для паразита, но уже для личинки 3-й стадии.

Распространение и встречаемость личинок *Raphidascaris* у рыб.

Несмотря на то, что виды данного рода во взрослом состоянии паразитируют и у пресноводных, и у морских рыб, сведения о регистрации их личинок у рыб довольно скудны. Исключение составляет один вид – типично пресноводный *R. acus*. Его отмечают у рыб пресных, солоноватых и морских водоёмов по всей Европе, а также в Средней Азии, Сибири, на Дальнем Востоке, в Монголии и в Северной Америке.

Взрослые формы *R. acus* живут в многочисленных рыбах-ихтиофагах, принадлежащих к различным семействам, но основным хозяином всё же служит щука. Довольно обычны эти нематоды также у налима, европейского угря, окуня, судака. Личинки паразитируют у рыб в свободном (в кишечнике и брюшной полости) или, чаще, инцистированном состоянии, и тогда они локализуются на/в различных внутренних органах (печень, поджелудочная железа, стенка пищеварительного тракта, гонада, мезентерий и т.д.) (рис. 5.17).

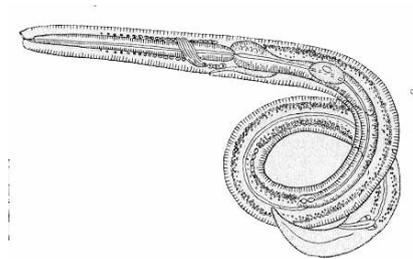
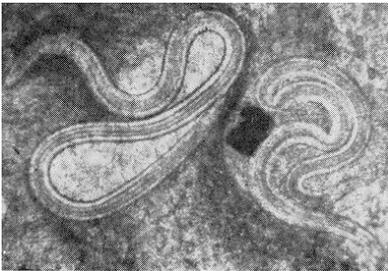


Рис. 5.17. Личинки *Raphidascaris acus* 3-й стадии развития (слева – в печени леща), справа – извлечённая из печени

Личинки *R. acus* очень мелкие (табл. 5.14), особенно в сравнении с размерами взрослых червей, беловатого цвета. Кутикула гладкая, но у более развитых личинок она приобретает поперечную исчерченность, характерную для взрослых форм.

Капсулы образованы соединительной тканью хозяина, имеют разную форму и размеры, почти всегда прозрачные или беловатые. Их образование представляет собой защитную реакцию хозяина. Многие капсулы часто содержат мёртвых дегенерирующих личинок. В плотве из озёр Финляндии, например, из общего числа обнаруженных в печени и поджелудочной железе нематод живыми были соответственно 37 и 21 % червей (Valtonen et al., 1994).

Таблица 5.14. Размеры личинок *Raphidascaris acus*, в мм (из: Fagerholm, 1982)

Признаки	Личинка 4-й стадии из кишечника щуки (5 экз.)	Личинка 3-й стадии из печени:		
		краснопёрки (5 экз.)	речной камбалы (6 экз.)	четырёхрогового бычка (1 экз.)
Длина тела	4.96 – 6.72	2.10 – 3.82	1.56 – 2.25	3.37
Ширина (макс.)	0.12 – 0.15	0.06 – 0.12	0.06 – 0.09	0.10
Расстояние от переднего конца тела до:				
- нервного кольца	0.31 – 0.35	0.21 – 0.25	0.12 – 0.23	0.25
- экскреторной поры	0.39 – 0.49	нет данных	0.16	нет данных
Длина пищевода	0.75 – 0.94	0.36 – 0.61	0.25 – 0.42	0.50
Длина желудочного отростка	0.50 – 0.75	0.50 – 0.62	0.41 – 0.62	0.73
Длина хвоста	0.12 – 0.16	0.10 – 0.14	0.08 – 0.10	0.13

Круг хозяев личиночных форм *R. acus* необычайно широк и насчитывает почти 70 видов рыб, в основном карповых. Например, в солоноватых и пресных водах Финляндии эти личинки отмечены в печени и стенке кишечника у 13 видов рыб (Fagerholm, 1982). Наиболее высока заражённость речной камбалы – 51.6 %, при интенсивности инвазии 1 – 200 экз. (в среднем 29.3). В Испании их нашли даже у лягушек, которые, таким образом, могут быть важным источником заражения щуки (Navarro et al., 1988). Известны их находки и у морских рыб. Так, в Белом море они зарегистрированы у сайки, корюшки, речной камбалы и полярной камбалы (Шульман, Шульман-Альбова, 1953). Наиболее высока заражённость последних двух видов рыб – камбал: соответственно 73.3 и 66.6 % при интенсивности инвазии 1 – 35 и 1 – 6 экз. Одновременно эти авторы отметили, что переход этого пресноводного паразита в опреснённые участки моря наблюдается и в Балтике. И действительно, в 1996 г. Подольска (Podolska, 1996) сообщает об обнаружении личинок *R. acus* у сельди в южной части Балтийского моря.

Заметим, что личинки *R. acus* играют серьёзную негативную роль при разведении рыб в прудовых хозяйствах (см. ниже).

Что касается морских видов *Raphidascaris*, то вся информация о регистрации их личинок в рыбах ограничивается несколькими сообщениями. Очень мелкая (1.21 мм) личинка *Raphidascaris* sp. найдена у ласкиря из Адриатического моря (Николаева, Найдёнова, 1964). Авторы отметили её сходство с личинками нематод, обнаруженными у шпрота и речной камбалы в Балтийском и Адриатическом морях (Janishewska, 1938, 1949 – цит. по: Николаева, Найдёнова, 1964). Личинки, отнесённые к этому же роду, были зарегистрированы у берикса альфонсина (3.44 %), японской ставриды (2 %) и японского псенопса (5.4 %) в заливе Сагами (Япония) (Ichihara, 1968) (описание личинок отсутствует). Единственная ли-

чинка *Raphidascaris* sp. была найдена у одного из 30 жёлтых горбылей, выловленных в Жёлтом море и поступивших на рынок в Сеуле (Chai et al., 1986). Длина личинки составляла 8.19 мм, ширина 0.23 мм, длина пищевода 0.77 мм, желудочка 0.06 мм, желудочного отростка 0.45 мм, хвоста 0.14 мм. Личинка обладала сверлильным зубом, экскреторная пора располагалась позади нервного кольца, а на хвосте имелся мукрон.

Особенности локализации личинок *Raphidascaris* в теле рыбы. В рыбах личинки располагаются в полости тела, на внутренних органах, в том числе в печени, а также в желудке, кишечнике и пилорических придатках, как в инкапсулированном, так и в свободном состоянии; иногда их находят в мускулатуре.

5.10. Влияние личинок анизакид на организм их хозяев - рыб

В предыдущих главах были описаны случаи патогенного воздействия взрослых форм анизакид на организм их хозяев – птиц и млекопитающих. Однако самое большое число публикаций, в которых сообщается о патогенном воздействии анизакид на организм хозяев, посвящено негативному последствию паразитирования взрослых форм и личинок этих нематод в рыбах. При этом наблюдения ведутся как в натуральных условиях, так и в эксперименте. Изложение результатов этих работ построим по такому же принципу, как и в предыдущих главах и разделах, т.е. начнём с рода *Anisakis*.

Известно, что у тихоокеанской сельди личинки анизакидных нематод (в статье, скорее всего, речь идёт об *Anisakis simplex*) располагаются внутри соединительно-тканной капсулы и локализуются на поверхности пилорических придатков, печени, поджелудочной железы и кишечника (Hauck, May, 1977). Иногда капсулы тесно прилегают к серозе тканей, но обычно отделены от неё слоем экссудата, выделяемого хозяином и состоящего из свободных макрофагов и лимфоцитов. Инкапсулированные личинки вызывают механическое сжатие тканей поджелудочной железы и печени, повреждение наружной мускулатуры пилорических придатков, образование на печени паренхиматозных гранулём.

Установлено, что у индийской гильзы (илиши), исследованной в водах Карачи (Аравийское море), паразитируют личинки двух типов нематод рода *Anisakis*. Паразиты локализуются в стенке желудка, мезентерии и печени и вызывают эрозию серозы и разрушение слоёв мышечной ткани, образование в ткани печени некротических зон с многочисленными вакуолями в цитоплазме. Большая печень приобрела тёмный цвет. В результате ответной реакции хозяина наблюдались инкапсуляция и дегенерация личинок (Mujib-Bilqees, Fatima, 1993a, 1993b).

У японского анчоуса, заражённого анизакидами, значительно увеличивается содержание свободных жирных кислот в висцере, что может быть причиной аллергических реакций у людей, употребляющих в пищу сырого анчоуса (Sajiki et al., 1992). Следует заметить, что в Японии анчоус – один из основных источников заражения людей анизакидами (Kino et al., 1993).

Безусловный интерес представляют результаты экспериментального заражения балтийской сельди личинками 3-й стадии *Anisakis simplex*. Удалось установить, что личинки стимулируют АТФ-ную активность митохондрий мышечной ткани даже при низкой интенсивности заражения, такой как 10 – 50 личинок/кг рыбного мяса (Boczon et al., 1989).

Польские исследователи (Mujak et al., 1994) утверждают, что заражение балтийской трески анизакидами не влияет на фактор упитанности этих рыб – у исследованных ими заражённых и незаражённых особей он был сходен. Не отмечено негативного влияния личинок *Anisakis* sp. на коэффициент упитанности и рост путассу, хотя количество этих паразитов на поверхности печени этих рыб и увеличивается с возрастом хозяина (Monstad, 1990).

Весьма любопытные данные были получены при изучении влияния цинка и бензола на полосатого окуня, заражённого личинками *Anisakis* (Sakanari et al., 1984). Для этого годовиков окуня подвергали воздействию сублетальных концентраций названных загрязнителей и заражали личинками нематод. Выяснилось, что поллютанты и нематоды существенно снижали гематокритное число. В то же время сами паразиты, без загрязнителей, увеличивали соматический индекс печени рыб, уменьшали гематокритный показатель, а в начальной фазе эксперимента понижали титры антител.

С. С. Шульман и Р. Е. Шульман-Альбова (1953) изучали влияние личинок *Pseudoterranova decipiens* на показатель жирности и вес печени беломорских бычков и на вес самой рыбы. Для этой цели они измеряли и взвешивали рыбу и её печень, а затем брали процентное отношение веса печени к весу рыбы, условно называя его показателем жирности печени. При исследовании 40 экз. бычков было установлено, что только у 7 рыб показатель жирности печени был равен 5 % и выше. У остальных 33 бычков он был значительно ниже, находясь в обратной зависимости от количества червей в печени. Сравнив эти показатели у трёх, равного размера рыб, исследователи выяснили, что у свободного от паразитов бычка процентное соотношение веса печени к весу рыбы равнялось 6,0, при заражении 12 экз. *Pseudoterranova* – 3,6, а у бычка, заражённого 100 экз. – только 1,9. Однако заметного влияния личинок на вес бычков авторы не подметили. Печень бычков в рыбной промышленности практически не используется. Однако большое количество личинок нематод в рыбе вызывает отвращение к ней и потому население обычно старается не употреблять в пищу такую рыбу. «В тех же районах, где бычки заражены слабо, они очень охотно употребляются в пищу местным населением» (стр. 183).

С. С. Шульман (1959) сообщил о снижении веса и жирности печени балтийской трески, а также веса и упитанности самих рыб в результате паразитирования личинок нематоды, как писал автор, *Contracaecum aduncum*. При этом степень влияния паразитов на печень зависела от физиологического состояния рыбы, от размеров самого паразита, а также от сезона. Несомненный интерес представляют приводимые автором показатели, подтверждающие этот факт (табл. 5.15).

Таблица 5.15. Влияние степени заражённости личинками “*Contraecaecum aduncum*” на вес трески и вес её печени (из: Шульман, 1959)

Длина рыбы (в см)	Вес рыбы (в г)	Вес печени (в г)	Отношение веса печени к общему весу рыбы (в %)	Количество паразитов в одной рыбе (экз.)
71	2300	107	4.6	0
71	2000	25	1.2	23
67	2000	175	8.75	1
67	1800	20	1.1	10
67	1900	18	0.9	62
67	1500	5	0.3	45

Единственный комментарий по поводу этой публикации касается только того факта, что большая часть личинок нематод из трески и некоторых других рыб в северной части Балтийского моря, описываемых как *Hysterothylacium aduncum* (= *Contraecaecum aduncum*), в действительности относится к *Contraecaecum osculatum* (Fagerholm, 1982).

Заслуживает внимания сообщение Розенталя (Rosenthal, 1967 – цит. по Kinne, 1984) о гибели личинок сельди, выращиваемых в танках, в результате инвазии несколькими видами паразитов, в том числе анизакидными личинками (автор определил их как *Contraecaecum*, но, вероятнее всего, это – *Hysterothylacium*). Личинки сельди перестали питаться примерно через 10 дн. после заражения нематодами; у них сократился просвет кишечника, уменьшилась интенсивность его перистальтики, прекратилась дефекация. Гибель наступила через 11 дн. после заражения, после того как перистальтика прекратилась полностью. Розенталь полагает, что основной причиной гибели стали нематоды, которые по мере роста своими резкими движениями повреждали стенку кишечника. Помимо того, возможно, что рыбы отравились продуктами выделения паразитов.

Спустя 35 лет после этой работы, появилась новая информация о возможном негативном воздействии паразитов, в том числе и личинок *Hysterothylacium aduncum*, на выращиваемых личинок сельдей (14.5 – 46.0 мм), которых кормили естественным зоопланктоном (Karlsbakk et al., 2003). После перевода рыбок на кормление сухим кормом и артемией, свободной от паразитов, все гельминты, за исключением локализирующихся в их мышцах дидимозоидных метацеркарий, исчезли.

Инвазия черноморской хамсы личинками *H. aduncum* оказывает существенное влияние на липидные характеристики её тканей (Щепкина, 1978), и более всего на концентрацию триглицеридов, составляющих около 70 % массы жировой ткани. Концентрация триглицеридов в белых мышцах сильно заражённой хамсы на 34 %, а в красных латеральных мышцах на 28 % меньше, чем у слабо заражённых рыб. Поскольку количество запасённых триглицеридов в теле хамсы в конце нагула является своеобразным показателем её готовности к зимовке, то более низкие их концентрации у сильно заражённых рыб свидетельствуют о слабой подготовке таких рыб к зимовке.

Личинки *Raphidascaris acus* вызывают у леща, у которого они поражают не только печень, но и другие внутренние органы, заболевание –

рафидаскариозис. В одной рыбе может насчитываться до 1000 личинок, а иногда и более. Установлено, что проникновение в рыбу одновременно большого количества личинок вызывает у рыбы шок и может привести её к гибели (Moravec, 1970). Характерно, что для проникновения в печень рыбы личинке требуется не более 1 – 2 ч. Особенно сильно заражены 4-летки и рыбы старших возрастов, т. к. с возрастом происходит накопление паразита в их организме. Больная рыба плавает на боку, истощена, сильно выражено пучеглазие, тело и глаза покрыты толстым слоем слизи. Масса поражённых рыб в 5 – 10 раз меньше таковой здоровых рыб того же возраста. Коэффициент упитанности снижается пропорционально интенсивности заражения с 1.9 – 2.16 до 1.3 – 1.4. Печень и жёлчный пузырь приобретают грязно-коричневый цвет, жёлчь изливается в полость тела, гонады дегенерируют. В полости тела много кровянистого экссудата, кишечник содержит слизь. Стенка брюшины и брыжейка отёчные, рыхлые, красноватого цвета. Пучеглазие и водянка полости тела свидетельствуют об остром токсикозе рыб (Бауер и др., 1977; Grabda, 1991).

Показано, что в результате заражения атерин рафидаскаридами у них уменьшалось содержание жира.

Не только личинки нематод, но и взрослые формы, в том числе представители рода *Hysterothylacium*, могут оказывать на своих хозяев определённое патогенное воздействие. Так, паразитирующий в пищеварительном тракте осетровых рыб *H. bidentatum* вызывает у молоди воспаление стенки кишечника и прободение стенки плавательного пузыря (Определитель паразитов..., 1987).

Goezia ascaroides, поселяющаяся во взрослом состоянии в стенках желудка сома, вызывает образование опухолей диаметром 5 – 10 мм, в полости которых иногда насчитывается до 70 червей. В просвет желудка опухоль открывается кратероподобным отверстием, а на её месте отмечается перфорация стенки желудка (Определитель паразитов..., 1987). В результате паразитирования гезий в желудке сома могут возникать новообразования (рис. 5.18).



Рис. 5.18. Новообразование в желудке сома на почве паразитирования *Goezia ascaroides* (из: Мозговой, 1953)

Известно, что *Goezia sinamura* Deardorff et Ovestreet, 1980 неоднократно вызывала гибель полосатого окуня, у которого она локализуется внутри фиброзных узлов размером до 7 x 10 мм (Deardorff, Ovestreet, 1980b). Цитируемые авторы приводят информацию других исследователей (Gaines, Rogers, 1972; Ware, 1971), свидетельствующую о том, что у заражённых рыб быстро ухудшается физическое состояние, оцениваемое коэффициентом, обозначаемым как К-фактор. У наиболее заражённых рыб

его значения находятся между 1.8 и 1.4; при этих показателях наступает гибель рыб. В тех случаях, когда коэффициент колеблется от 1.8 до 2.0, рыбы выживают. У здоровых рыб этот показатель выше 2.0. Сообщается также о наличии геморрагических язвopodobных углублений у полосатого окуня, которые, по-видимому, превращаются в ранки. Отдельные нематоды проникают через стенку желудка в полость тела рыб. Подобные эпизоды, вызываемые гезиями у столь важных в промысловом отношении рыб, как полосатый окунь, наносят серьёзный урон спортивному и промышленному рыболовству.

Заражённость рыб анизакидными личинками не только негативно влияет на физиологическое состояние отдельных органов и всего организма рыб, но и в определённой степени может сказываться на их поведении, в результате чего они становятся более доступными хищникам. Например, экспериментально установлено негативное влияние заражённости европейской корюшки двумя видами мышечных паразитов, в том числе личинками *Pseudoterranova decipiens*, на максимальную скорость их плавания (Sprengel, Luechtenberg, 1991). В случае сильной заражённости рыб максимальная скорость их плавания уменьшается на 32.2 %, что неизбежно влечёт за собой их бóльшую доступность основному врагу – обыкновенному тюленю. К тому же, наличие в рыбе даже одного экземпляра нематоды влияет на её резистентность и выносливость, и даже вызывает смертность рыб длиной 7 – 20 см (Rohlwing et al., 1998). Вспомним, что в устье Эльбы корюшка является основным промежуточным хозяином *Pseudoterranova*, а питающийся ею обыкновенный тюлень – окончательный хозяин данного паразита – ежедневно получает вместе с рыбой порцию из 18 нематод.

АНИЗАКИДЫ – ПАРАЗИТЫ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Беспозвоночные животные активно вовлекаются в жизненные циклы многих гельминтов, в том числе и нематод, для которых они служат промежуточными, дополнительными или резервуарными (паратеническими) хозяевами. Что касается анизакид, то анализ литературных данных и материалов собственных исследований показывает, что в подавляющем большинстве у беспозвоночных регистрируют представителей родов *Anisakis*, *Contracaecum*, *Hysterothylacium* и *Pseudoterranova*, реже – *Raphidascaris* и некоторых других. Однако, как мы уже отметили (см. раздел 2.2), часть видов рода *Contracaecum*, заканчивающих развитие в рыбах, была выведена в род *Hysterothylacium*. Поэтому в тех случаях, когда авторы находки указывали только родовое название нематод – *Contracaecum* sp., обнаруженных в том или ином виде беспозвоночных животных, не сопровождая его описанием, комментариями или же рисунком, бывает практически невозможно выяснить, о гельминтах какого же рода, – *Hysterothylacium* или *Contracaecum*, идёт речь. Например, Л. Раймер с соавторами (1971) ограничиваются только сообщением о регистрации личинок *Contracaecum* sp. у копепод, сагитт и полихеты в Северном море, а также о находке этих личинок в свободном состоянии в планктонных пробах. Основной упор в их статье сделан на показатели встречаемости паразитов в отдельных пробах беспозвоночных. Личинки какого рода нематод – *Contracaecum* или *Hysterothylacium* в действительности были найдены, понять трудно, так как те годы род *Hysterothylacium* применительно к паразитирующим в рыбах нематодам в литературе практически не фигурировал. Например, вместо *Hysterothylacium aduncum* многие авторы указывали *Contracaecum aduncum* (см., напр., Определитель паразитов...1975; Вальтер и др., 1979) или же *Thynnascaris adunca* (см. Определитель паразитов..., 1987).

Несколько по-иному можно рассматривать сообщение о необычайно высокой заражённости личинками *Contracaecum* sp. шести видов полихет Белого моря (Попова, Вальтер, 1967). Общая заражённость полихет составила 9.42 %, при этом *Lepidonotus squamatus* был заражён на 16.56 %. Три обследованных особи *Eunoë nodosa* содержали соответственно 54, 150 и 170 личинок нематод, а в 2 из 5 вскрытых *Gattyana cirrosa* было найдено по 150 личинок. Авторы не указали, на какой стадии развития были личинки, приведя только информацию о длине их тела – 0.338 – 23.3 мм и отметив, что в осеннее время в полихетах встречались личинки всех размеров, а летом – только крупнее 5 мм. Судя по приведённой информации, очевидно, что личинки в полихетах росли и проходили определённое развитие, хотя не известно, линяли или нет. Если же принять во внимание последующие публикации названных авторов на эту же тему (см., напр., Вальтер, 1986; Вальтер и др., 1982), то в только что процитированной статье речь шла о *Hysterothylacium aduncum*.

Для удобства изложения и восприятия материала проанализируем встречаемость личинок анизакид у беспозвоночных хозяев применительно

к каждому из перечисленных родов нематод отдельно, как и в предыдущих главах 2 – 5. Начнём с рода *Anisakis*.

Личинки нематод рода *Anisakis* в беспозвоночных хозяевах. Говоря о встречаемости этих личинок в беспозвоночных хозяевах, последних, прежде всего, следует разделить на две группы. В одну из них войдут те беспозвоночные, которые играют роль промежуточного хозяина в жизненных циклах *Anisakis*, а во вторую – все остальные, участвующие в них в качестве резервуарных (паратенических), или транспортных хозяев (см. раздел 2.4). Первая группа представлена планктонными ракообразными, особенно эвфаузидами, хотя, по мнению некоторых исследователей, отдельные виды копепод также могут быть промежуточными хозяевами *Anisakis*.

Одними из первых публикаций о находках личинок нематод этого рода в эвфаузидах, видимо, были статьи Кагеи (Kagei, 1968), Осимы с соавторами (Oshima et al., 1969) и Смита (Smith, 1971). Первая из них, написанная на японском языке, была нам не доступна. Однако из анализа этой работы, выполненной Гибсоном (Gibson, 1970), мы узнали, что Кагеи отметил *Thysanoessa inermis* в качестве первого промежуточного хозяина *Anisakis*. Прокомментируем две другие работы. Осима с соавторами сообщают об обнаружении 5 личинок *Anisakis* на более чем 3 тыс. (3247) особей *Thysanoessa raschii* и *T. longipes*, собранных в северной части Тихого океана и в Беринговом море. Смит, в свою очередь, нашёл личинок *Anisakis* sp. у *T. inermis* и *T. longicaudata* в северной части Северного моря, а также в водах к северу от Шотландии и у Фарерских о-вов.

Последующие публикации последнего из процитированных исследователей (Smith, 1983a, 1983b) содержат более подробную информацию о встречаемости личинок *Anisakis simplex* у четырёх видов эвфаузиид – *Thysanoessa raschii*, *T. longicaudata*, *T. inermis* и *Nyctiphanes couchii* из того же района. Автор наблюдал, что в живых рачках личинки двигались внутри их гемоцеля, сворачиваясь вокруг кишечника, а также в цефалотораксе и, иногда, в абдомене. У фиксированных эвфаузиид личинки оказывались свёрнутыми в цефалотораксе, протянувшимися головой или хвостом в гемоцель абдомена. Длина личинок колебалась от 7.7 до 23.6 мм, что в ряде случаев превышало длину самих хозяев. Так, в одном из рачков длиной 19 мм была обнаружена нематода длиной 22.4 мм. Из общего количества выявленных личинок три особи имели в длину 4.2 – 5.9 мм и находились между 2-й и 3-й стадиями (Smith, 1983b). Этой находкой подчёркивался тот факт, что поскольку в эвфаузидах происходят линька личинки 2-й стадии и её переход в следующую, 3-ю стадию, то они играют роль промежуточного хозяина в жизненном цикле *Anisakis*. Однако в настоящее время существует мнение, что попадающие в эвфаузиид личинки уже находятся на 3-й стадии развития, а потому линьки в рачках у них не происходит (см. стр. 37 – 39).

Общая заражённость эвфаузиид варьировала по годам и районам исследования. Например, в 1969 г. заражённость *T. raschii* колебалась от 0 до 1.3 %, *T. inermis* – от 0 до 4 %, в другие же годы она была очень высока: в одной из проб в северной части Северного моря заражено было 78 %

рачков. Наиболее высокое заражение отмечено у эвфаузиид на глубинах от 100 до 200 м в районах, удалённых от берега.

Учитывая наблюдаемые различия в частоте встречаемости личинок *Anisakis* у эвфаузиид, а также невысокую заражённость ими этих рачков, не удивительно, что Л. Раймер с соавторами (1971), просмотрев несколько тысяч североморских эвфаузиид, не обнаружили в них этих нематод, однако нашли их у сагитт, в частности у *Sagitta elegans*. Кстати, столь же безуспешными были попытки найти этих нематод у более чем 55 тыс. особей антарктического криля, исследованного в южном полушарии на акватории, ограниченной координатами 59° 34' – 65° 30' ю. ш. и 49° 54' – 83° 45' в.д. (Kagei et al., 1978). Оказались не заражёнными данным паразитом и почти 4 тыс. особей эвфаузид (*Euphausia* spp.), обследованных в водах Новой Зеландии (Hurst, 1984b). Однако их обнаружили у представителей другого рода эвфаузиид – австралийского никтифана (*Nyctiphanes australis*). Три из 11850 исследованных никтифанов содержали по одной личинке *A. simplex*. Автор приводит основные морфометрические признаки найденных нематод и сравнивает их с таковыми личинок, обнаруженных в костистых рыбах того же региона (табл. 6.1).

Таблица 6.1. Размеры личинок *Anisakis simplex* из эвфаузиид в сравнении с личинками из костистых рыб (в мм) (из: Hurst, 1984b)

Признаки	Хозяева – эвфаузииды	Хозяева – костистые рыбы
Длина тела	13.5; 15.5; 24.0	20.3 (14 – 26)
Ширина тела	0.34; 0.29; 0.41	0.43 (0.39 – 0.56)
Длина пищевода	1.48; 1.53; 1.82	1.99 (1.57 – 2.34)
Длина желудка	0.54; 0.57; 0.79	0.69 (0.47 – 0.85)
Длина хвоста	0.14; 0.11; 0.14	0.12 (0.09 – 0.015)

Встречают личинок *Anisakis* и в представителях других групп ракообразных, в частности в мизидах. Например, на западном побережье Шотландии в районе Мильпорта в одном из 198 мезоподопсисов (*Mesopodopsis slabberi*) была обнаружена свёрнутая кольцом личинка *A. simplex* (на 2-й или 3-й стадии), располагавшаяся внутри последнего, шестого, абдоминального сегмента (Makings, 1981).

Однако наиболее обычны находки личинок *Anisakis* spp., находящихся на 3-й стадии развития, у головоногих моллюсков, которые, таким образом, служат паратеническими (по терминологии Моравца), или же транспортными (по терминологии Кёй), хозяевами в жизненном цикле этих паразитов и являются, наряду с рыбами, основным источником заражения окончательных хозяев. Замечу, что именно нами, совместно с Ч. М. Нигматуллиным, в середине 70-х годов 20 в. были начаты планомерные гельминтологические исследования кальмаров сначала Атлантического океана, а затем, в начале 80-х годов, и юго-восточной части Тихого океана, к которым активно подключилась О. А. Шухгалтер. Результаты этих исследований нашли отражение в большом количестве публикаций (Гаевская, 1974, 1976, 1977; Гаевская, Нигматуллин, 1974, 1976, 1981; Гаевская и др., 1982, 1986; Гаевская, Шухгалтер, 1992 и др.).

Обычно нематоды локализуются в цистах на наружной стенке желудка, на мантии, в полости яичника, семенника, иногда встречаются на яичнике, но могут поражать также мускулатуру головоногих, что имеет первостепенное значение для их реализации в торговой сети. Чаше всего их отмечают у кальмаров, иногда у каракатиц.

Мы зарегистрировали личинок *Anisakis*, которых отнесли ко 2-му типу (сейчас это – *Anisakis physeteris* или же *A. brevispiculata*), у океанического кальмара Бартрама, выловленного на световых станциях в тропических водах северной и южной частях Атлантического океана (Гаевская, 1976; Гаевская, Нигматуллин, 1976). В пробах преобладали кальмары длиной 20 – 35 см. Личинки локализовались в полости яичника и семенника, реже в целомических плёнках, прилегающих к гонаде, у 19 % кальмаров, исследованных в Северной Атлантике, и у 6 % – в Южной. Интенсивность инвазии была невысокой – 1 – 2 экз., обычно 1. Розоватого цвета нематоды достигали в длину 20 – 22 мм при ширине 0.6 – 0.62 мм. Головной конец с крупным сверлильным зубом, у основания которого открывается экскреторная пора. Губы зачаточные. Кутикула с поперечной исчерченностью, расстояние между бороздками 0.014 мм. Пищевод длиной 1.75 – 1.86 мм. Желудочек зернистой структуры, шире пищевода, его размеры 0.5 – 0.56 x 0.29 – 0.31 мм. Длина конического хвоста 0.3 – 0.31 мм, хвостовой шип отсутствует.

У этого же вида кальмаров в юго-западной Атлантике были отмечены оба типа анизакисных личинок: первый из них (*A. simplex*) у 5.7 % особей, второй (*A. physeteris*) – у 11 % (Гаевская и др., 1986), а в юго-восточной части Тихого океана – только *A. physeteris* (у 17 % кальмаров, по 1 – 9 экз.) (Гаевская, Шухгалтер, 1992).

Судя по работам других исследователей, для кальмара Бартрама, по всей видимости, вообще характерны низкие показатели заражённости анизакисными личинками. Так, у тихоокеанских берегов Канады эти гельминты были обнаружены у 13.6 % обследованных особей данного вида, при очень низкой интенсивности инвазии – у 9 кальмаров было встречено всего 11 нематод, которые локализовались на их висцеральных тканях (Bower, Margolis, 1991; Bower et al., 1990). В северо-западной части Тихого океана у кальмара Бартрама известны личинки *Anisakis* sp. 1-го типа (сейчас это – *A. simplex*), которые поражают его, по данным одних авторов, на 7.6 % в количестве 1 – 2 экз. (Курочкин, Соловьёва, 1982), по данным других – на 4.4 % (Багров, 1985).

Личинки *Anisakis*, отнесённые ко 2-му типу, были обнаружены нами у другого представителя оммастрефид – крылорукого кальмара, обследованного в Атлантическом океане на большей части ареала (Гаевская, 1977; Гаевская, Нигматуллин, 1981). Экстенсивность инвазии составила 23 %, интенсивность 1 – 13 экз., обычно 1 – 3. Крупные, розового цвета нематоды достигали в длину 16 – 23 мм при ширине 0.5 – 0.62 мм. Размеры желудка 0.44 – 0.62 x 0.22 – 0.37 мм. Расстояние от ануса до заднего конца тела 0.16 – 0.23 мм. Мы установили, что заражение кальмаров этими личинками начиналось по достижении ими длины более 10 – 12 см, и увеличивалось по мере их роста.

Замечу, что, несмотря на интенсивные исследования гельминтофауны кальмаров Атлантического и Тихого океанов, выполненные нами в сотрудничестве с Ч. М. Нигматуллиным и О. А. Шухгалтер в 1975 – 1986 гг., мы ни разу не наблюдали большого количества личинок *Anisakis* в одной особи хозяина, за исключением кальмара-уаланиензиса в Аравийском море (см. ниже). Например, перуанско-чилийский гигантский кальмар в восточной части Тихого океана (0 – 17° ю. ш. и 85 – 86° з. д.) оказался заражён *Anisakis* в среднем на 5 % (по 1 – 5 нематод в одном кальмаре) (Гаевская и др., 1982). И хотя более крупные особи кальмаров размерами 36.0 – 43.1 см были заражены на 52 %, интенсивность инвазии оставалась невысокой – 1 – 10 экз. (Гаевская, Шухгалтер, 1992). У южного кальмара-стрелки в юго-западной Атлантике зарегистрированы оба типа личинок *Anisakis*, т. е. *A. simplex* и *A. physeteris*, но встречаемость каждого из них составляла всего 11 %, а в одном кальмаре отмечено по 1 личинке (Гаевская и др., 1986). Столь же незначительны показатели заражённости этими нематодами аргентинского короткопёрого кальмара – в среднем соответственно 1.4 и 7.4 %, при этом наблюдается рост их встречаемости с увеличением длины хозяев. Кальмар-уаланиензис в юго-восточной части Тихого океана заражён личинками *A. simplex* на 4.6 % (1 – 3 паразита в одном кальмаре), *A. physeteris* – на 19.8 % (1 – 7 экз.), а в тропической части Индийского океана и в Красном море – на 0.9 – 3.8 % с интенсивностью инвазии 1 – 2 экз.) (Гаевская, Шухгалтер, 1992; Найдёнова, Гаевская, 1990; Шухгалтер, 1988; Naidenova et al., 1985).

Низкие показатели встречаемости личинок *Anisakis* характерны и для каракатиц. Например, обыкновенная сепия у берегов северо-западной Испании заражена ими на 0.7 – 6 %, с интенсивностью инвазии 1 – 3 экз. (Abollo et al., 2001b).

В то же время имеются и противоположные данные, свидетельствующие о высокой численности этих паразитов у отдельных видов головоногих моллюсков. Так, у атлантических берегов Пиренейского п-ова заражённость североатлантического короткопёрого кальмара анизакисами в среднем составляет 10.6 %, но количество нематод в одном кальмаре может достигать 150 экз. (средняя интенсивность инвазии 3.8 экз.) (Pascual et al., 1995b). Нематоды достигали в длину 12.38 – 23.33 мм при ширине 0.1 – 0.5 мм; их морфологические особенности соответствовали таковым личинок 3-й стадии. Практически те же показатели встречаемости личинок *A. simplex* (s. l.) у этого же хозяина в водах северо-западной Испании приведены в другой работе (Abollo et al., 2001b): 9 – 13 % (в среднем 11.07), интенсивность инвазии 1 – 150 экз. (в среднем 5.56 ± 1.14). Кальмар-тодаропсис в этом же районе заражён на 20 – 27 % (23.5 %), 1 – 68 паразитов в кальмаре (в среднем 7.34 ± 12.28), северный кальмар-стрелка – на 23 – 45 % (34.28 %), по 1 – 22 экз. (7.55 ± 1.19). Несколькими годами раньше эти же авторы пришли к выводу, что среди цефалопод перечисленные три вида кальмаров являются наиболее важными паратеническими хозяевами в жизненном цикле этого паразита (Abollo et al., 1998).

В Аравийском море мы обнаружили личинок *Anisakis* sp. у 51 % кальмара-уаланиензиса, а количество паразитов в одном кальмаре колебалось от 19 до 54 экз. (Найдёнова, Гаевская, 1990). Возможно, столь высо-

кая интенсивность инвазии в данном случае была связана с достаточно крупными размерами обследованных кальмаров, длина которых достигала 47 см.

Суммируя всю доступную информацию о регистрации личинок рода *Anisakis* у головоногих моллюсков Атлантического океана, отметим, что они известны у аргентинского короткопёрого кальмара, гигантского крючьеносного кальмара, кальмара Бартрама, кальмара-мартии, кальмара-годаропсиса, кальмара-уаланиензиса, крылорукого кальмара, патагонского лолиго, северного кальмара-стрелки, североатлантического короткопёрого кальмара, южного кальмара-стрелки, обыкновенной сепии.

В Индийском океане эти паразиты обнаружены пока только у кальмара-уаланиензиса.

Особенно большое внимание уделяется изучению встречаемости личинок анизакид у кальмаров Тихого океана, и, прежде всего, у тех видов, которых население Юго-Восточной Азии, в том числе Японии, предпочитает употреблять в пищу в сыром виде. В частности, когда было высказано предположение, что тихоокеанский кальмар является чуть ли не главным источником заражения людей личинками *Anisakis*, для подтверждения этого Нагасава (Nagasawa, 1993) проанализировал всю имеющуюся к тому времени информацию о встречаемости у данного хозяина личинок анизакид. В результате выяснилось, что у него паразитируют личинки 3 видов анизакид, опасных для здоровья человека – *Anisakis simplex*, *A. physeteris* и *Pseudoterranova decipiens*. Параллельно выполненный анализ случаев регистрации у людей анизакид в Японии показал, что более 15 % случаев заражения личинками *A. simplex* и 11 % – *A. physeteris* связано с употреблением в пищу именно тихоокеанского кальмара. В то же время из 335 случаев заражения людей личинками *P. decipiens* этот кальмар был повинен только в 10 из них (3 %).

Экстенсивность и средняя интенсивность инвазии тихоокеанского кальмара личинками *A. simplex* уменьшаются зимой и весной, достигают самого низкого уровня в июне, а затем увеличиваются летом и осенью. Эти изменения связаны с продолжительностью жизни (1 год) и миграциями кальмара. Выклев личинок этого вида происходит ранней весной в водах южной Японии, а затем кальмары мигрируют на северо-запад к водам Хоккайдо, где остаются в течение лета и осени, заражаясь в это время личинками *A. simplex* 3-й стадии. Большинство личинок (90 %) локализируются на наружной стенке желудка кальмаров, однако часть их встречается в его мускулатуре. В то же время личинки *A. physeteris* локализируются как в мантии, так и на внутренних органах, обычно на стенке желудка. Сезонных колебаний уровня встречаемости личинок нематод этого вида у кальмаров не выявлено.

Подытожим опубликованную информацию о встречаемости *Anisakis* у кальмаров Тихого океана. Личинки *A. simplex* обнаружены здесь, помимо указанного выше тихоокеанского кальмара, у кальмара Бартрама, кальмара-гонатописса северного, кальмара-ликотеутиса, кальмара-уаланиензиса, командорского кальмара, курильского крючьеносного кальмара, лолиго Блекера, перуанско-чилийского гигантского кальмара, а также золотой каракатицы (Багров, 1985; Гаевская и др., 1982; Гаевская,

Шухгалтер, 1992; Шухгалтер, 1988; Ma et al., 1997; Nagasawa, 1993; Nagasawa, Moravec, 2002; Oshima, 1972). В качестве хозяев личинок *A. physeteris* в Тихом океане зарегистрированы кальмар Бартрама, кальмар-уаланиензис, короткорукий лолого, курильский крючконосный кальмар, перуанско-чилийский гигантский кальмар.

Степень заражённости кальмаров, обитающих в прибрежной зоне и ведущих придонный образ жизни, выше, чем кальмаров эпи- и мезопелагиали. Например, суммарная заражённость *Anisakis* командорского кальмара, обследованного вдоль восточных берегов Камчатки и всей гряды Курильских о-вов, составила 12.2 %, а океанического кальмара Бартрама – 4.4 % (Багров, 1985).

Анизакисы попадают к кальмарам с эвфаузидами, входящими в их спектр питания и являющимися промежуточным хозяином этого паразита, а также вместе с рыбой или же с кальмарами. Экология кальмаров, и в частности их положение в трофической структуре океана, претерпевают определённые изменения в процессе их онтогенеза. По этой причине онтогенетические изменения их пищевого спектра неизбежно влекут за собой и соответствующие изменения в показателях встречаемости у них тех или иных гельминтов, в том числе анизакид. Например, кальмар-уаланиензис, достигнув 10 – 15 см в длину и продолжая питаться ракообразными – промежуточными хозяевами анизакид, постепенно переходит на питание никтоэпипелагическими миктофидами, в которых также паразитируют личинки этих гельминтов (см. раздел 5.3). В результате встречаемость личинок *A. physeteris* (2-й тип нематод рода *Anisakis*) по мере увеличения размеров кальмаров растёт, но до определённого возраста (табл. 6.2).

Таблица 6.2. Возрастная динамика встречаемости личинок *Anisakis physeteris* у кальмара-уаланиензиса (из: Гаевская, Шухгалтер, 1992)

Длина кальмаров, в см	Экстенсивность инвазии, в %	Интенсивность инвазии, в экз.
11.0 – 13.9	9.1	по 1 личинке
14.0 – 16.9	10.7	1 – 3
17.0 – 19.9	20.8	1 – 3
20.0 – 22.9	39.1	1 – 4
23.0 – 25.9	31.3 %	1 – 2
26.0 – 28.9	25.0	1 – 7

Визуальные наблюдения (Гаевская, Нигматуллин, 1981) показали, что дельфины – окончательные хозяева нематод – способны питаться среднеразмерными и крупными кальмарами. Таким образом, единственный фактор, способствующий заражению кальмаров гельминтами и их передаче окончательным хозяевам, – пищевой.

Личинки нематод рода *Contracaecum* в беспозвоночных хозяевах. По поводу регистрации у беспозвоночных личинок нематод данного рода см. стр. 142. Известно, что эти нематоды встречаются, как правило, у пелагических беспозвоночных, и, прежде всего, у сагитт. Например, *Sagitta friederici*, *S. gazellae*, *S. tasmanica* и *Eukrohnia hamata*, собранные в во-

дах Аргентины с мая по ноябрь 1978 г., оказались заражены личинками *Contraeaesum* sp. (Mazzoni, 1986). Наиболее сильно заражённые особи были выловлены в прибрежной зоне.

Личинки нематод рода *Porrocaesum* в беспозвоночных хозяевах. Практически вся информация о регистрации личинок нематод этого рода у беспозвоночных хозяев содержится в публикациях, посвящённых экспериментальной расшифровке жизненных циклов нескольких видов *Porrocaesum* (см. стр. 44). Сведений о находках этих нематод у беспозвоночных в естественных популяциях мы не нашли, за исключением следующих данных.

Ещё в середине – конце 70-х годов мы отмечали у кальмаров, как Бартрама, так и крылорукого, личинок *Porrocaesum* sp. двух типов (Гаевская, 1976, 1977; Гаевская, Нигматуллин, 1976, 1981). Это были первые находки подобных личинок в головоногих моллюсках. Личинки первого типа (рис. 6.1) располагались на наружной стенке желудка кальмаров в соединительно-тканых капсулах размером 3.6 – 7.0 x 2.9 – 4.9 мм, число которых варьировало от 1 до 57. В капсуле находилось от 3 до 11 нематод. Кальмара Бартрама эти нематоды поражали на 96 % в северной части Атлантического океана и на 72 % – в южной, интенсивность инвазии колебалась от 1 до 35 экз. (однажды у кальмара длиной 76 см было обнаружено 1500 нематод). Крылорукий кальмар, обследованный в тропической Атлантике, был заражён этими нематодами на 64 %, при интенсивности инвазии 1 – 120 экз. Нематоды мелкие, нежные, прозрачные, их длина 3.14 – 5.0 мм, максимальная ширина 0.11 – 0.19 мм. Тонкая кутикула с очень слабой исчерченностью. На головном конце располагался сверлильный зуб. Длина пищевода 0.45 – 0.87 мм, размеры желудка 0.04 – 0.09 x 0.04 – 0.09 мм, длина кишечного отростка 0.37 – 0.55 мм. Желудочный отросток отсутствовал. Расстояние от ануса до заострённого хвостового конца тела 0.11 – 0.15 мм. Хвостовой шип 0.0043 – 0.0087 мм. Бэйлис (Baylis, 1944) отмечал, что кишечный отросток у представителей рода *Porrocaesum* обнаруживается лишь у нематод свыше 28 мм длины, а потому более мелких личинок невозможно отличить от представителей рода *Anisakis*. Все исследованные нами личинки имели хорошо развитый кишечный отросток.

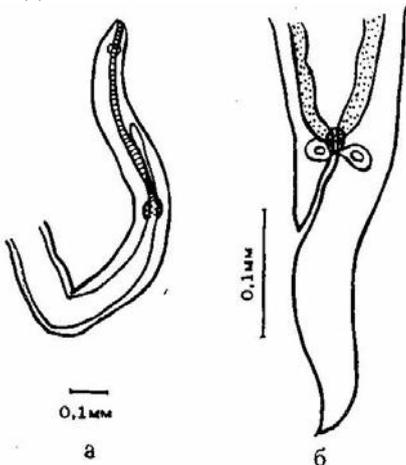
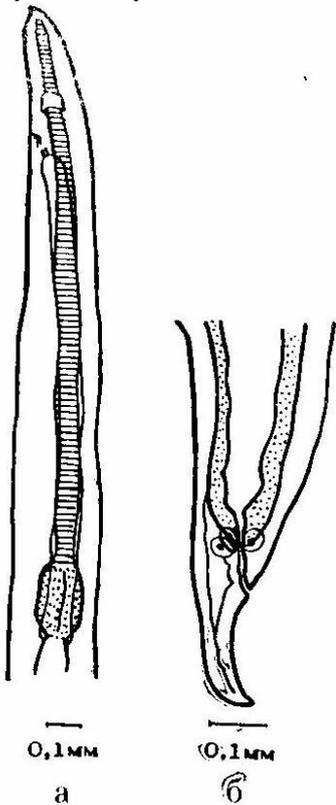


Рис. 6.1. Личинки *Porrocaesum* с поверхности желудка кальмаров: а – передний конец тела; б – задний конец тела (из: Гаевская, 1976)

На внутренней стороне стенки мантии кальмаров обнаружены цисты с личинками нематод, морфологически идентичными вышеописанным, но отличающимися от них значительно

большими размерами. Кальмар Бартрама оказался заражён ими на 50 % в северной части Атлантики и на 28 % – в южной, при интенсивности инвазии 1 – 27 экз. Крылорукий кальмар в тропической Атлантике был заражён на 14 %, при интенсивности инвазии 1 – 94 экз. Нематоды (рис. 6.2) очень крупные, длиной 20 – 28 мм при ширине 0.41 – 0.62 мм. На головном конце располагаются сверлильный зуб и зачатки трёх губ. Имеются межгубные выросты. Расстояние от переднего конца тела до нервного кольца 0.37 – 0.41 мм. Длина пищевода 2.12 – 2.85 мм, размеры желудка 0.31 – 0.41 x 0.15 – 0.25 мм, длина кишечного отростка 1.56 – 2.23 мм. Расстояние от ануса до заднего конца тела 0.13 – 0.25 мм. Длина хвостового шипа 0.0126 – 0.013 мм. Имеются анальные железы. Экскреторная пора лежит на уровне между нервным кольцом и окончанием кишечного выроста. Половые органы не развиты. Личинки находятся на 3 – 4-й стадии развития.



Тот факт, что обнаруженные два типа личинок представляют последовательные стадии развития одного вида нематод, не вызвало сомнения, ибо их морфология абсолютно схожа. Однако трудно определить, с какой целью происходит миграция личинок у кальмаров. Возможно, что здесь имеет место адаптация паразита к завершению своего жизненного цикла.

Рис. 6.2. Личинки *Porrocaecum* с внутренней стороны стенки мантии кальмаров: а – передний конец тела; б – задний конец тела (из: Гаевская, 1976)

Мы предположили, что окончательными хозяевами обнаруженных нематод являются морские млекопитающие. В частности, из врагов кальмара Бартрама в настоящее время достоверно известны кашалот, капский котик, а его потенциальными потребителями могут быть различные виды дельфинов (Гаевская, Нигматуллин, 1976). Кроме того, при массовой гибели, наступающей после нереста, мёртвые кальмары поедаются теми хищниками, которым они недоступны при жизни. Основными врагами крылорукого кальмара, в числе прочих крупных хищников, являются дельфины, которые охотятся не только на молодых кальмаров размерами до 15 – 20 см, но способны поймать и более крупных кальмаров длиной более 25 – 30 см (Гаевская, Нигматуллин, 1981).

Несмотря на то, что нематоды рода *Porrocaecum* в половозрелом состоянии являются паразитами птиц, мы предполагаем, что в данном случае возможна та же ситуация, что и с представителями рода *Contra-caecum*, большая часть видов которого во взрослом состоянии живут в

птицах, связанных с водоёмами, а меньшая часть видов – в морских млекопитающих. Нам неизвестны ни окончательные хозяева личинок из кальмаров, ни промежуточные, но по своим морфологическим особенностям они практически неотличимы от имеющихся в литературе описаний личинок рода *Porrocaecum* из рыб (см. Определитель паразитов..., 1987; Moravec, 1994).

Личинки нематод рода *Pseudoterranova* в беспозвоночных хозяевах. Что касается регистрации у беспозвоночных личинок *Pseudoterranova*, то во всех публикациях речь идёт об их нахождении у донных ракообразных, в том числе гарпактикоидных и циклопоидных копепод, гаммарид, капреллид и т. д., которых многие исследователи рассматривают первым промежуточным хозяином данного паразита.

Например, в желудочных комках трески, отловленной в октябре 1977 г. у побережья Норвегии на глубине 30 – 50 м, были обнаружены остатки рыб, амфипод и изопод (Biørge, 1979). При этом 84 из 87 изопод относились к одному виду – *Idothea neglecta*, и в одной из них нашли личинку *P. decipiens*. Автор заключает, что *I. neglecta* – регулярный объект питания прибрежной трески и одновременно – промежуточный хозяин *P. decipiens*. Этот же вид нематод был обнаружен у неомизиса американского (*Neomysis americana*) в солоноватоводных прудах на о. Сейбл (в 290 км к востоку от Галифакса, Нов. Шотландия). Заражённость была очень низкой – у 3950 обследованных мизид найдено всего 4 особи псевдотеррановы (Marcogliese, 1992). В 1989 г. в районе этого же острова исследовали возможность заражения трех видов камбаловых рыб личинками *P. decipiens* через донную макрофауну (Martell, McClelland, 1995). В желудке палтусовидной камбалы нашли двух мизид *Mysis mixta*, в цефалотораксе которых обнаружили 2 личинок *P. decipiens* 3-й стадии, длиной 3.2 и 7 мм. Одновременно в желудке другой камбалы – желтохвостой лиманды среди пищи – полихет, танаид, амфипод, кумацей встретили 5 личинок длиной от 2.8 до 8.7 мм, также находящихся на 3-й стадии.

Следует заметить, что встречаемость анизакид, в том числе личинок *P. decipiens*, у беспозвоночных хозяев характеризуется низкими величинами, о чём свидетельствуют и приведенные выше примеры, и следующие данные. Из 2500 амфипод *Gammarus lawrencianus* и *Unciola irrorata*, собранных в районе Галифакса, эти паразиты были обнаружены только в 4 (0.16 %) (McClelland, 1990). Размеры нематод колебались от 1.1 до 3.7 мм. Одновременное обследование изоподы *Edotea triloba* (вскрыто 100 экз.), полихеты *Phyllodoce* sp., морского слизня *Coryphilla* sp., мизиды *Mysis stenolepis*, кумацей *Diastylis polita*, песчаной креветки *Crangon septemspinus* и травяной креветки *Palaemonetes vulgaris* (от 50 до 500 экз. в пробах) на наличие данного паразита, дало отрицательный результат. При экспериментальном заражении амфипод – гаммарусов и унсиолы личинками *P. decipiens*, только что покинувшими яйцо, те, но уже сбросившие чехлик, были обнаружены в гемоцеле амфипод спустя 12 ч экспозиции при 10 – 15°C и через 48 ч при 5°C (рис. 6.3).

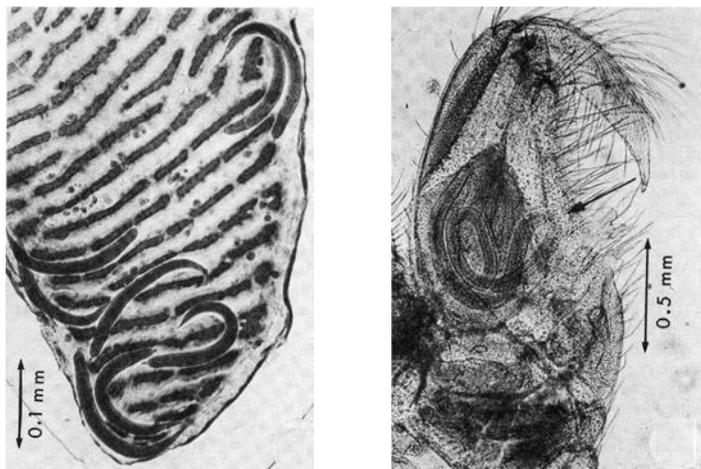


Рис. 6.3. Личинка *Pseudoterranova decipiens*: слева – личинка длиной 200 – 300 μm в коксальной жабре сильно заражённого (более 100 экз.) гаммаруса *Gammarus lawrencianus* через 7 дн экспозиции к заражённым copeподам при температуре 10°C; справа – личинка примерно 2.5 мм длины в гнатоподе сильно заражённой амфиподы (более 30 экз.) *Unciola irrorata* через 42 дня при температуре 15°C (из: McClelland, 1990)

Наиболее восприимчивыми к заражению были личинки амфипод длиной менее 5 мм. При экспозиции в течение 7 дней при температуре 10°C 20 тысячам личинок *P. decipiens* двух групп амфипод, в каждой из которых было по 20 экз. обоих, выше отмеченных видов, оказалось, что из общего количества нематод в амфиподах было найдено только 177 личинок, т. е. менее 1 % доступных нематод.

Если подытожить всю имеющуюся информацию о регистрации личинок *Pseudoterranova* у морских беспозвоночных, то прослеживается совершенно очевидная тенденция паразитирования этих нематод у представителей макробентоса, и, прежде всего, амфипод, изопод, мизид, декапод и других ракообразных.

Указание на обнаружение личинок *Pseudoterranova* на стенке желудка, на жабрах и мантии тихоокеанского кальмара некоторые исследователи подвергают сомнению, предполагая, что обнаруженные личинки принадлежат роду *Contracaecum* (см. Nagasawa, 1993).

Личинки нематод рода *Hysterothylacium* в беспозвоночных хозяевах. Пожалуй, более всего информации об обнаружении в беспозвоночных хозяевах личинок нематод рода *Hysterothylacium*, и, прежде всего, *H. aduncum*. Их находят в ракообразных, как планктонных, так и бентических, в гастроподах, головоногих моллюсках, полихетах, хетогнатах, медузах, ктенофорах и т. д., а самые первые сообщения о регистрации *H. aduncum* в беспозвоночных хозяевах появились ещё в начале 20-го столетия (Arstein, 1911; Lebour, 1917; Schultz, 1911; Wülker, 1929 и ряд других).

Чаще всего этих нематод регистрируют в сагиттах, практически по всему Мировому океану, а также в его морях. Обычно личинки локализу-

ются в полости тела сагитт и находятся на 3-й стадии развития. Приведу несколько подобных примеров по разным географическим регионам.

В Белом море личинки *H. aduncum* отмечены у *Sagitta elegans* (Вальтер и др., 1979). Нематоды кремового цвета, с нечёткой поперечной исчерченностью, довольно крупных размеров (табл. 6.3). На головном конце тела имеется сверлильный зуб, хвост заканчивается игловидным шипом.

Таблица 6.3. Мерные признаки личинок *Hysterothylacium aduncum* от *Sagitta elegans* из Белого моря (из: Вальтер и др., 1979)

Признаки	Размеры, в мм
Длина	12 – 15
Ширина	0.33 – 0.34
Расстояние от ануса до кончика хвоста	0.162 – 0.174
Расстояние от нервного кольца до переднего конца тела	0.346 – 0.360
Пищевод	1.238 – 1.266
Желудочный отросток	0.461 – 0.599
Кишечный отросток	0.403 – 0.605

В Ла-Манше (район Плимута) личинок *H. aduncum* 3-й стадии обнаружили в целоме *S. setosa* в свободном состоянии (Øresland, 1986). Характерно, что по численности нематоды составили 56 % от числа всех обнаруженных у сагитты гельминтов, а таковых было найдено 8 видов. Заражение наблюдалось главным образом осенью и зимой. Автор предполагает, что нематоды попадают к сагиттам с копеподами, уже инвазированных этими личинками.

В Юго-Западной Атлантике личинок *H. aduncum* зарегистрировали у сагитты *Sagitta friderici* (Jaring, Kapp, 1985). Находка примечательна тем, что только в одной из 47 проб общей численностью в 3000 сагитт, взятой в прибрежной зоне и состоящей исключительно из *S. friderici*, было найдено 5 заражённых особей. В их числе были четыре сагитты с личинками нематод типа *Contracaecum* (как пишут авторы, возможно, *H. aduncum*) и пятая – с метацеркарией трематоды рода *Ectenurus*.

В водах Новой Зеландии эти паразиты найдены у трёх видов сагитт – *S. tasmanica*, *S. minima* и *S. gazellae* (Hurst, 1984b). Как правило, в одной сагитте встречалось по одной личинке, и только в одном случае было обнаружено 2 особи. Никакой корреляции между длиной личинок и величиной или стадией развития хозяина не выявлено. Помимо сагитт, одну личинку обнаружили в карапаксе декаподы и 3 – в неопределённой до вида медузе.

И, наконец, у берегов Тайваня личинок *H. aduncum*, находящихся на 3-й стадии развития, нашли в целоме *Sagitta* sp. (Shin, Jeng, 2002).

Довольно обычны находки личинок *H. aduncum* и у копепод. Причём если в сагиттах встречаются, как правило, личинки 3-й стадии, вследствие чего их рассматривают резервуарными (паратеническими) хозяевами в жизненном цикле этого паразита, то в планктонных копеподах личинки проходят определённый этап развития, и потому они играют роль промежуточного хозяина в жизненном цикле паразита (см. стр. 52 – 54).

Первые успешные эксперименты по заражению планктонных копепод, в данном случае *Acartia bifilosa* и *Euritemora affinis* личинками *H. aduncum* выполнил Марковский (Markowski, 1937), пытавшийся выявить роль этих рачков в жизненном цикле паразита. Вслед за ним подобные, но неудачно закончившиеся эксперименты провёл Пунт (Punt, 1941), на основании чего он сделал вывод о невозможности участия морского планктона в цикле развития этого паразита.

В этой связи, на мой взгляд, имеет смысл более подробно остановиться на экспериментах Е. Д. Вальтер с коллегами (Вальтер и др., 1979), хотя и выполненных четверть века назад, но не потерявших своего научного значения и по сей день. В серии экспериментов цитируемые авторы доказали возможность участия 5 видов беломорских копепод (*Temora longicornis*, *Pseudocalanus elongatus*, *Acartia longiremis*, *Centropages hamatus*, *Microsetella norvegica*) в жизненном цикле *H. aduncum* в качестве промежуточного хозяина.

С целью получения культуры личинок *H. aduncum* живых половозрелых самок, извлечённых из желудочно-кишечного тракта рыб, помещали в чашки Петри с небольшим количеством морской воды, в которых они в течение суток откладывали яйца. На 5 – 6-е сутки в яйце формировались личинки 1-й стадии, на 8-е сутки здесь же они претерпевали первую линьку, а через 10 – 12 дней вылуплялись личинки 2-й стадии развития¹. Полученную культуру выливали в кристаллизаторы, наполненные морской водой, и помещали туда планктон. В ходе экспериментов было установлено, что первые личинки появляются в копеподах через 30 мин после начала опыта. Оказавшись в кишечнике рачка, личинки быстро сбрасывают чехлик и на некоторое время задерживаются здесь. Проникновение личинок в полость тела рачков происходит через 4 ч, причём для этой цели личинки используют сверлильный зуб, характерный для личинок 2-й стадии.

В Чёрном море в качестве промежуточного хозяина *H. aduncum* выявлена копепода *Pseudocalanus elongatus* (Солонченко, Ковалёва, 1985). Несмотря на круглогодичное обследование рачков, заражённые особи встречались только в ранневесенний период, с пиком в марте (38 %). Интенсивность инвазии колебалась от 1 до 3 экз. В остальные сезоны паразиты у копепод не обнаружены. В Юго-Западной Атлантике личинки *H. aduncum* были обнаружены у копеподы *Themisto gaudichaudii* (Navone et al., 1998).

В случае обнаружения личинок *H. aduncum* в планктонных ракообразных, речь идет, как правило, о тех копеподах, которых играют роль промежуточного хозяина в жизненном цикле паразита. Однако этих нематод находят и в донных ракообразных. Например, капрелла (*Caprella septentrionalis*) на Белом море заражена этими нематодами на 8.6 % (Вальтер, 1968). Примечательно обнаружение личинки *H. aduncum* 3-й стадии в пресноводном озере у *Neomysis intermedia* (Yoshinaga et al., 1987). Причем в данном случае речь не шла о случайной находке паразита: нематоды были обнаружены у 0,49 % обследованных мизид с интенсивностью 1 – 3 экз.

¹ По поводу жизненного цикла этой нематоды см. стр. 53 и рис. 2.18.

Д. Вальтер (1968б) экспериментально доказала возможность участия изоподы *Iaera albifrons ischiosetosa* в жизненном цикле *H. aduncum* в качестве промежуточного хозяина на Белом море, подтвердив это предположение полевыми наблюдениями. Нематоды из спонтанно заражённых рачков (в 1966 г. из 927 рачков личинка найдена в одном, а в 1967 г. из 1118 обследованных изопод – в двух) имели значительные размеры и по своему строению и размерам были идентичны таковым из экспериментально инвазированных рачков. Эти же нематоды были обнаружены у 6 видов беломорских полихет (Попова, Вальтер, 1967).

Довольно часто личинок *H. aduncum* регистрируют у кишечнорастворимых, в частности у гребневигов. Остановлюсь здесь на находках этих нематод только у черноморских гребневигов.

В 1999 – 2001 гг. мы обследовали 1180 экз. мнемииопсиса *Mnemiopsis leidyi* (с длиной тела 8 – 65 мм) и 512 экз. берое *Beroe ovata* (Гаевская и др., 2002). Берое был представлен двумя группировками – прибрежной (257 экз.), состоящей из особей размером 10 – 50 мм, и морской (255 экз.) – 50 – 120 мм. Помимо того, вдоль анатолийского побережья было обследовано 1297 экз. *Pleurobrachia pileus* (с длиной тела 2 – 22 мм), отловленного с глубины 155 – 200 м; общая глубина в районе взятия проб составляла 350 – 2000 м. У мнемииопсиса нематод мы не нашли, хотя ранее отмечали их у этого хозяина (Гаевская, Мордвинова, 1993). Не найдены они и у *B. ovata* из прибрежной группировки. У четырех особей берое (50 – 80 мм длины), из числа выловленных в открытом море, найдено по одной личинке *H. aduncum*, которые локализовались в глотке гребневигов. *P. pileus* был заражен *H. aduncum* на 1,8 – 13, 3% (в среднем 5,2 %).

Подавляющее большинство личинок находилось на 3-й стадии развития, наиболее крупные – на 4-й. Средняя длина тела составляла 9.72 мм при максимальной ширине 0.18 мм. На головном конце имеются зачатки 3 губ и сверлильный зуб. Средняя длина желудочного и кишечного выростов 0.41 и 0.60 мм соответственно. Нервное кольцо расположено на расстоянии 0.132 мм от переднего конца тела, чуть ниже открывается экскреторная пора (0.168 мм от головного конца). Ширина тела на уровне поры 0.144 мм. Овальный половой зачаток длиной 0.240 мм находится во второй половине тела. Хвостовой конец 0.12 мм длиной, имеет характерное для *Hysterothylacium* строение.

Наши исследования позволили сделать вывод о чрезвычайно слабой зараженности *H. aduncum* и мнемииопсиса, и берое у крымских берегов. Фактически *H. aduncum* найден у 0,8 % берое, а у мнемииопсиса в ходе настоящего исследования вообще не обнаружен. По всей видимости, оба вида гребневигов в настоящее время являются случайными хозяевами этого паразита. Однако, по данным турецких коллег, у берегов Турции зараженность *P. pileus* личинками *H. aduncum* в конце зимы достигала 32 %, ранней весной – 54, поздней весной – 6, а летом (в июле – августе) – 65 – 73 % (Mutlu, Bingel, 1999). Эти показатели свидетельствуют об обязательном участии *P. pileus* в жизненном цикле этого паразита в качестве дополнительного хозяина. Установлено, что до 90 % содержимого желудка *P. pileus* составляют копеподы, причем 39 % приходится на долю *Calanus euxinus*, а 30 % – на долю *Pseudocalanus elongatus* (Mutlu, Bingel,

1999). Последний из них, как мы отмечали выше, служит первым промежуточным хозяином *H. aduncum* в Чёрном море. Скопления этой копеподы обычно наблюдаются в открытых районах моря ниже термоклина, что в определённой степени объясняет высокую заражённость обитающего там и питающегося псевдокалянусами *P. pileus*. И хотя по нашим наблюдениям, встречаемость *H. aduncum* у *P. pileus* вдоль анатолийского побережья несколько ниже той, что приводят турецкие коллеги (1.8 – 13.3 %), в любом случае, для зоопланктона открытых районов моря это – высокие показатели заражённости гельминтами.

Известны находки этих нематод и у моллюсков, как брюхоногих, так и головоногих. При изучении гельминтофауны брюхоногих моллюсков, обитающих у черноморского побережья Крыма, в печени и гонаде двух видов – *Tritia reticulata* и *Cyclope neritea* мы обнаружили личинок *H. aduncum* (Долгих, 1966). Кстати, в те годы это было первое сообщение о паразитировании личинок *H. aduncum* у моллюсков. Первый из моллюсков был заражен на 0.3 % (вскрыто 3252 экз.), второй – на 5.4 % (исследовано 72 экз.). Длина личинок колебалась от 3.6 до 10 мм, максимальная ширина 0.143 – 0.229. На головном конце располагались сверлильный зуб и зачатки трех губ. Длина желудочного отростка 0.211 – 0.315, кишечного 0.233 – 0.367. Хвостовой конец тела длиной 0.093 – 0.174, снабжён шипом длиной 0.009 – 0.019 мм. У одной наиболее крупной личинки, находящейся между 3-й и 4-й стадиями развития, имелись зачатки женских половых органов. На расстоянии 3.432 мм от головного конца располагалась вульва, которая вела в вагину, переходящую в матку. Тело последней разделялось на две ветви, которые немного тянулись назад, а затем круто поворачивали к центральной оси тела. Другие органы половой системы не развиты.

Вероятно, попадание нематод в моллюсков связано с хищническим образом жизни последних (трития, к тому же, и трупоед). Вместе с тем, оба вида моллюсков входят в спектр питания различных губановых рыб, которым они и передают данного паразита. Таким образом, в цикл развития *H. aduncum* включаются и указанные выше брюхоногие моллюски, выступающие, скорее всего, в роли паратенических хозяев.

H. aduncum является чуть ли не единственным видом *Hysterothylacium*, чьих личинок, в случае их обнаружения в беспозвоночных хозяевах, определяют до вида. Чаще исследователи предпочитают оставлять определение нематод *Hysterothylacium* только на родовом уровне, что вполне объяснимо, учитывая трудности в идентификации этих личинок на 2 – 3-й стадии развития. И таких примеров можно привести множество, но ограничусь несколькими.

Личинок *Hysterothylacium* sp. отметили у эвфаузиид *Thysanoessa raschii*, *T. inermis* и *Nyctiphanes couchii*, обследованных вдоль восточных и западных берегов Шотландии (Smith, 1983a). Нематоды были обнаружены в двух прибрежных пробах, а общая заражённость эвфаузиид составила 0.03 %. Личинки находились на 3-й стадии, и имели в длину 3.8 – 12.3 мм. Столь редкая встречаемость *Hysterothylacium* у эвфаузиид свидетельствует о том, что эти рачки не являются основными хозяевами для данного паразита, хотя он и встречен у них вне данного района работ, например, у *N. couchii* у побережья Португалии на глубине 10 м.

Личинки 3-й стадии *Hysterothylacium* sp. были обнаружены в планктонных пробах за пределами Осло-фьорда, при этом 173 личинки были обнаружены свободноплавающими, а 72 личинки в 7 планктонных видах беспозвоночных – *Sagitta elegans*, *Pleurobrachia pileus*, *Thysanoessa raschii*, *Calanus finmarchicus*, *Aglantha digitale*, *Parathemisto abyssorum*, *Centropages typicus* (Svendsen, 1990).

Hysterothylacium sp. обнаружен и у омаров (*Homarus americanus*), собранных в пяти районах у побережья Новой Шотландии. В зависимости от района и времени наблюдений заражённость омаров варьировала от 1.1 до 5.6 % (Bratley, 1986). Найдены эти личинки у изоподы *Edotea triloba* и у амфипод *Gammarus lawrencianus* и *Unciola irrorata* в районе Галифакса, Канада (McClelland, 1990).

В прибрежных водах Мозамбика хозяевами личинок *Hysterothylacium* sp. оказались два вида пенэидных креветок. Один из них – *Penaeus indicus* был заражён на 1.3 %, другой, *P. japonicus*, – на 1.6 % (Reimer, 1984a) (табл. 6.3).

Таблица 6.3. Размеры личинок *Hysterothylacium* sp. от креветок из вод Мозамбика (из: Reimer, 1984a)

Признаки	<i>Penaeus indicus</i>	<i>Penaeus japonicus</i>
Длина тела	2.95	3.72
Ширина тела	0.051	0.086
Пищевод	0.534 x 0.035	0.603 x 0.033
Желудочек	0.032 x 0.031	0.063 x 0.03
Желудочный отросток	0.39 x 0.026	0.28 x 0.028
Кишечный отросток	0.152 x 0.018	0.141 x 0.032
Расстояние от ануса до кончика хвоста	0.071	0.11
Расстояние от нервного кольца до переднего конца тела	0.114	0.186
Расстояние от экскреторной поры до переднего конца тела	0.148	

Известны находки *Hysterothylacium* sp. у некоторых головоногих моллюсков. Кальмар Бартрама, исследованный у западных берегов Сев. Америки, оказался заражён этими нематодами (как пишут авторы находки – ювенильными особями) на 100 % при интенсивности инвазии 10 – 166 экз. (Bower et al., 1990). В этой связи замечу, что несмотря на большой материал по гельминтофауне этого вида кальмаров, мы ни разу не находили у него нематод данного рода.

В Тихом океане личинки *Hysterothylacium* sp. зарегистрированы, помимо отмеченного выше кальмара Бартрама, у командорского кальмара, гигантского северо-тихоокеанского крючьеносного кальмара и тихоокеанского кальмара (Nagasawa, 1993). Известна находка личинок *Hysterothylacium* sp. у обыкновенного короткого лоллиго в Мексиканском заливе (Norris, Overstreet, 1976). В Юго-западной Атлантике хозяином этих нематод оказался аргентинский кальмар (Шухгалтер, 1988). Экстенсивность инвазии составила 0.6 %, интенсивность – 1 экз. Отличительной особенностью личинок был исключительно короткий желудочный отросток в срав-

нении с кишечным (соответственно 0.08 – 0.09 и 0.8 – 0.94 мм). Нематоды локализовались в цистах в мышечной стенке желудка и его наружных покровах.

Личинки нематод рода *Raphidascaris* в беспозвоночных хозяевах. Информации о регистрации личинок этого рода у беспозвоночных животных в литературе очень мало, за исключением *R. acus*, обязанного этим тому пристальному вниманию, которое уделяют исследователи расшифровке его жизненного цикла (см. стр. 56).

Что касается находок этих нематод у беспозвоночных в природных популяциях, то за исключением сообщения о регистрации личинок 3-й стадии *Raphidascaris biwakoensis* в оз. Бива (Япония) у лептодоридной кладоцеры *Leptodora kindti* (Moravec et al., 1985), других данных мы не нашли. Длина тела личинок составляла 2.92 – 5.49 мм. Авторы предполагают, что данный вид кладоцер служит истинным промежуточным хозяином для этого паразита, возможно, в дополнение к более низшим водным беспозвоночным.

Таким образом, водные беспозвоночные по-разному участвуют в жизненных циклах анизакид. Так, большинство ракообразных обычно играют роль первого промежуточного хозяина. Помимо того, некоторые виды ракообразных, особенно среди бентосных форм, а также сагитты, полихеты, гребневики, медузы, моллюски, в том числе головоногие, личинки насекомых могут вовлекаться в жизненный цикл анизакид в качестве резервуарных (паратенических) или же случайных хозяев (см. раздел 2.4).

Влияние личинок анизакид на организм их хозяев – беспозвоночных животных. Информация о патогенном воздействии личинок анизакид на организм беспозвоночных хозяев, очень скудна. Тем больший интерес представляют данные, которые были получены при экспериментальном заражении двух видов амфипод личинками *Pseudoterranova decipiens* (McClelland, 1990). Удалось установить, что при сильном заражении амфипод, когда количество личинок в одном рачке превышало 20 экз., по истечении 30 дней эксперимента гемоцель таких рачков приобретала молочную непрозрачность (“milkness”). У незаражённых или слабо заражённых амфипод гемоцель прозрачная и бесцветная. Эта непрозрачность была вызвана наличием гроздьев гемоцитов и других клеточных и неклеточных остатков в гемолимфе. И хотя заражённые и незаражённые особи амфипод внешне не отличались, однако в поведении первых наблюдались определённые изменения: незаражённых амфипод обычно находили разыскивающими пищу среди детрита, а заражённые часто встречались на удалении от дна. При этом гаммарусы *Gammarus lawrencianus* летаргически плавали в средней толще воды в контейнере, а унциолы *Unciola irrorata* цеплялись к стенке контейнера у поверхности.

Более патогенными оказались эти нематоды для мизид *Mysis stenolepis*. 30 % мизид из 50 участвующих в эксперименте особей погибли в течение 5 – 10 дней. В них было обнаружено от 9 нематод и более. Гибели предшествовала быстрая меланизация интегумента хозяина, а в некоторых случаях у рачков наблюдались беспорядочные вращательные движения, вызванные присутствием нематод в их глазах.

И, наконец, несколько слов о влиянии анизакид на головоногих моллюсков. Известно, что у североатлантического короткопёрного кальмара личинки *Anisakis* чаще всего локализуются в наружной стенке желудка и гонад, будучи свёрнутыми внутри соединительно-тканной капсулы (Pascual et al., 1995a). На ранней стадии заражения наблюдается воспалительная реакция ткани хозяина, за которой быстро следует гематоцитный отклик. На более старой стадии инвазии большинство личинок находятся в зрелой капсуле, состоящей из концентрических слоёв элементов соединительной ткани (фибробластоподобные клетки). Все поражённые органы проявляли признаки механического сжатия и смещения желудка в местах близкого или непосредственного контакта личинок, с различной степенью клеточной инфильтрации, которая затрагивала значительные участки мускулатуры желудка. Кроме того, опубликована информация о паразитарной кастрации оммастремидных кальмаров, вызванной этими паразитами (Abollo et al., 1998).

АНИЗАКИДЫ – ПАРАЗИТЫ ЧЕЛОВЕКА

Как уже отмечалось, во взрослом состоянии анизакиды паразитируют у млекопитающих, птиц и рыб. С человеком, как с хозяином, они эволюционно не связаны, и по этой причине совершенно чужды его организму. Попадая в новую, фактически агрессивную для них среду, нематоды активно ищут выход из неё, глубоко внедряясь в стенки желудочно-кишечного тракта и травмируя их. В организме человека эти личинки не способны развиваться и достигать половой зрелости, но могут выживать достаточно долго, и даже проходить линьку до 4-й стадии, вызывая за это время определённые патологические изменения. В результате возникает бурная неспецифическая реакция аллергического типа, ведущая к формированию иммунного воспаления, характерного для инфекционной этиологии вообще и для некоторых гельминтозных заболеваний в частности.

Рассмотрим случаи, особенности и причины заражения людей личинками анизакид применительно к каждому роду этих паразитов отдельно. Начнём с рода *Anisakis*.

7.1. Заражение людей личинками рода *Anisakis*

Среди анизакид, патогенных для человека, прежде всего, следует выделить род *Anisakis* (анизакис). Этих нематод относят к числу наиболее опасных для человека анизакид. Как было отмечено выше, взрослые формы *Anisakis* паразитируют в пищеварительном тракте морских млекопитающих, прежде всего, китов (среди их хозяев 52 вида китов и ластоногих – см. стр. 69 – 70), по этой причине они получили название «китового червя» (“whaleworm”). Рыбы и головоногие моллюски в их жизненном цикле служат паратеническими хозяевами (первый промежуточный хозяин – эвфаузииды).

Первый официально зафиксированный случай заражения людей анизакисными личинками относится к 1954 г. Именно тогда голландский врач Страуб (Straub) (цит. по: Van Thiel et al., 1960) сообщил о пациенте, страдавшем сильными брюшными болями и кишечным расстройством после употребления им в пищу слегка подсоленной сельди. Спустя сутки после появления указанных симптомов была проведена лапаротомия (вскрытие брюшной полости). В подвздошной кишке пациента была обнаружена язва диаметром 1.5 см, из которой в просвет кишечника выступал червь длиной 1.3 см.

Первой научной публикацией, в которой содержалась информация о заражении людей анизакисами, является процитированная только что статья Ван Тила с соавторами (Van Thiel et al., 1960). В ней сообщалось о том, что в Голландии с 1955 по 1959 гг. было отмечено 11 случаев регистрации у людей острого желудочно-кишечного синдрома, включавшего сильные и внезапные брюшные колики и жар. При этом двое из пациентов скончались (предполагают, что от вторичной инфекции). Исследование

желудочно-кишечного тракта больных выявило личинок нематод, внедрённых в слизистую и окружённых флегмонной инфильтрацией всех слоёв желудочной и/или кишечной стенки с эозинофильными лейкоцитами. Возбудитель был определён как *Eustoma rotundatum*.

По мнению Ван Тила (Thiel van, 1962), до 1955 г. анизактиозис¹ в Голландии был неизвестен, видимо, по той причине, что до того года потрошение и маринование/солёние сельди проводилось непосредственно на борту судна, сразу после вылова рыбы. С 1955 г. с увеличением мощности рыболовных судов и развитием рефрижераторного флота эта практика была заменена потрошением и обработкой охлаждённой льдом (но не мороженой) рыбы уже после её доставки в порт. Промежуток времени между выловом рыбы и началом её обработки на рыбообрабатывающем комбинате позволял личинкам нематод проникнуть из висцеры в брюшную стенку тела рыбы, где они оставались до того момента, когда её внутренности удалялись. Черви попадали к человеку при употреблении им в пищу слегка маринованной или слегка солёной сельди («Dutch green herring»). Таким образом, чем больше был интервал времени, отделяющий вылов рыбы от её потребления, тем более вероятен был риск заражения людей анизактиозисом. В этой связи, Ван Тил с соавторами (Van Thiel et al., 1960) замечают, что эти наблюдения помогают объяснить, почему рыбаки меньше подвержены заражению анизактиозисом: они предпочитают употреблять в пищу свежевывловленную или приготовленную непосредственно на борту судна рыбу.

Однако подобное изменение технологии обработки рыбы – не единственное объяснение роста случаев заражения людей анизактиозисом. В частности, было отмечено, что между 1959 и 1965 гг. наблюдалось десятикратное увеличение заражённости североморской сельди личинками *Anisakis*, а в 1966 г. был отмечен второй пик (Roskam, 1966, 1967). Тогда же Ван Тил (1966) предположил, что поскольку в естественных условиях *Anisakis* паразитирует у морских млекопитающих, особенно у серого тюленя, то рост численности тюленей в водах вдоль шотландского побережья, которые также служат районом нагула взрослой сельди, может быть причиной роста численности паразитов у этих рыб.

В те же годы изучалась возможность заражения людей анизактиозисом от других североморских рыб. В результате было установлено, что в Северном море промежуточными хозяевами этих паразитов служат также скумбрия, лосось и мойва (Vik, 1966). Одновременно аналогичное мнение высказали японские исследователи (Yokogawa, Yoshimura, 1966, 1967), которые предположили, что сырая или плохо проваренная/прожаренная скумбрия может быть основным источником заражения людей на Востоке.

С 1955 по 1968 гг. в Нидерландах был зарегистрирован 161 клинический случай заражения людей анизактиозисом (Knapen van, 1988). В 1960 г. в стране была создана специальная комиссия по изучению данной проблемы, так называемый «Anisakis Committee» (Ruitenbergh, 1970). Именно ра-

¹ «Анизактиозис» – по терминологии цитируемого автора, который в этой работе пишет, что возбудителем заболевания являются личинки *Anisakis marina* (синоним вида *Anisakis simplex*).

бота данной комиссии способствовала выработке законодательных мер, направленных на обеззараживание сельди до её поступления к потребителю, что привело к полному предупреждению анизакиозиса людей в стране. Эти меры, как будет показано ниже (см. главу 8), включали глубокую предварительную заморозку рыбы при соответствующем температурном режиме и определённом временном интервале или же её термическую обработку при высоких температурах.

За период с 1955 г. и по настоящее время заражение людей анизакисными личинками зарегистрировано во многих странах мира, в том числе в Японии, США, Чили, Франции, Норвегии, Великобритании, Бельгии, Испании, ФРГ, США, Канаде, Южной Корее, России. Наибольшее количество пострадавших людей отмечено в странах Юго-восточной Азии, где традиционно используют в пищу блюда из сырой рыбы и/или головоногих моллюсков, креветок.

Первые документированные случаи регистрации эозинофильной гранулёмы у человека в Японии относятся к 1965 г. (Yokogawa, Yoshimura, 1965). Из-за трудностей определения анизакид по их личиночным формам, авторы отнесли червей к анизакисоподобным личинкам. Эти сообщения сразу же привлекли внимание паразитологов и хирургов и, по указанию правительства, в том же 1965 г. в Японии была организована научно-исследовательская группа по изучению паразитической гранулёмы. В эту группу входили паразитологи, патологи, хирурги, морские биологи, которые в течение трёх лет проводили исследования анизакиозиса в стране в широком общенациональном масштабе.

В последующие годы в Японии ежегодно отмечают несколько сотен подобных патологических нарушений (Kagei, Isogaki, 1992). Например, в феврале – марте 1988 г. только в одном г. Камогава выявили 62 случая анизакиозиса людей. Все они были вызваны употреблением в пищу в сыром виде японской сардины (видимо, речь идёт о японском анчоусе), заражённой личинками анизакиса (Kato et al., 1992). Ещё раньше было высказано предположение (Yokogawa, Yoshimura, 1966, 1967), что сырая или плохо проваренная/прожаренная скумбрия может быть основным источником заражения людей на Востоке. Замечу, что восточная скумбрия является одним из наиболее важных промысловых объектов в Японии: ежегодно здесь добываются сотни тысяч тонн этой деликатесной рыбы. Тогда же Осима (Oshima, 1972) проанализировал литературные данные о заражённости скумбрии анизакисами в водах Японии: рыба с рынка в Саппоро была инвазирована на 92.5 %, из прибрежных вод Хоккайдо – на 75.6 %, у Акита – на 78.9 % и т. д.

Однако столь же большое значение в качестве источника анизакиозиса человека в Японии имеют головоногие моллюски, о заражённости которых этими паразитами говорилось в главе 6. Дело в том, что во многих прибрежных странах, и, прежде всего, таких как Япония, Корея, Тайвань и ряд других, этих моллюсков предпочитают употреблять в пищу в сыром виде. В результате живые анизакисы попадают к человеку, вызывая тяжёлые патологические нарушения. По данным японских исследователей, тихоокеанский кальмар занимает второе, после восточной скумбрии, место в качестве источника заражения людей анизакисами (табл. 7.1).

Таблица 7.1. Тихоокеанский кальмар как источник анизакиозиса человека в Японии (из: Nagasawa, 1993)*

Количество исследованных случаев	Количество случаев, в которых кальмар явился источником заражения	Процент
46	11	23.9
78	14	17.9
448	77	17.2
54	3	5.6
47	6	12.8
273	33	12.1
12	2	16.6
Всего: 938	146	15.2

* Автор делает ссылку на семь проанализированных им статей японских исследователей, данные из которых он приводит в цитируемой таблице.

Первые документированные случаи регистрации анизакиозиса человека в Корее относятся к 1968 г. (Kim et al., 1971). В дальнейшем подобные случаи заметно участились. Так, только в одной из паразитологических лабораторий за 3 года было зарегистрировано более 100 случаев желудочного анизакидозиса, при этом в большинстве своём возбудителем оказались личинки *Anisakis simplex* (Im et al., 1995).

В США первый случай заражения людей анизакидами зарегистрирован в 1973 г. (цит. по: Jackson, 1975). Жительница Бостона шведского происхождения в течение 5 дней жаловалась на высокую температуру и боль в нижней части живота. Рентгеновское обследование показало, что у неё воспалена терминальная часть подвздошной кишки, а стенки прямой кишки утолщены. Поражённые участки были удалены хирургическим путём, а затем исследованы. Выяснилось, что воспалительный процесс затронул субмукозу, мышечную ткань и полостной жир, наблюдались некротизированная гранулёма, бросающиеся в глаза эозинофильческий и фибробластический инфильтраты, клапан подвздошной кишки был утолщён, стенки прямой и подвздошной кишки отёчные. И, наконец, была установлена систематическая принадлежность извлечённого паразита. Им оказалась личинка *Anisakis*-type. Анамнез показал, что пациентка употребляла в пищу слегка маринованную рыбу, приготовленную по старинным скандинавским рецептам.

В бывшем Советском Союзе заражение человека анизакидами впервые официально зарегистрировано в 1987 г. (Соловьева, Красных, 1989). В отделение эндоскопии клинической больницы г. Владивостока в октябре того года обратилась 47-летняя женщина с жалобой на боль в эпигастриальной области, непрекращающуюся в течение 3 – 4 недель и не зависящую от приема пищи, чувство горечи во рту, сухость слизистых оболочек, тошноту, рвоту. При эндоскопическом обследовании у пациентки была выявлена гиперемированная и слабо гипертрофированная слизистая желудка. В антральном отделе желудка был обнаружен червь, как потом выяснилось, личинка 4-й стадии *Anisakis simplex*, на месте прикрепления

которой располагалось красного цвета локальное возвышение до 2 мм. Длина тела личинки составила 21 мм. Незадолго до появления неприятных симптомов больная употребляла в пищу жареного терпуга свежего вылова. Несмотря на то, что в зал. Петра Великого заражённость мускулатуры терпугов личинками анизакиса невысока (1 – 2 экз.), рыба, видимо, была плохо обработана термически, что и обусловило попадание в организм пациентки живого паразита.

Второй случай анизактиозиса отмечен в 1988 г. также на Дальнем Востоке у женщины после употребления в пищу слабосоленой кеты, выловленной в Амурском заливе (Сердюков, 1993). Описание заболевания не приводится.

Возможно, аналогичные случаи на Дальнем Востоке имели место и раньше, но они, как будет показано ниже, могли быть неверно диагностированы. В частности, ещё в 1985 г. А. А. Багров отмечал, что проведённый во Владивостоке сотрудниками лаборатории паразитологии морских животных ТИНРО анализ 1645 историй болезней показал, что в 14 случаях, судя по симптомам, вероятно, имело место заболевание анизактиозисом. Но ещё раньше, в 1964 г. Осима (Oshima, 1964 – цит. по Oshima, 1972) проанализировал публикации в различных медицинских журналах Японии о случаях регистрации гастрокишечных эозинофильных гранулём с 1940 г. и отметил, что в 10 случаях из 29 в центре гранулём были выявлены маленькие личинки, похожие на *Ascaris*. В те же годы Эшби с соавторами (Ashby et al., 1965) писали, что сообщения об эозинофильной гранулёме в желудочно-кишечном тракте появились лет 25 назад, но до последнего времени (имелся в виду, безусловно, 1965 г.) этиология этих поражений оставалась неясной. Таким образом, многие исследователи полагают, что, в действительности, анизактиозис не новая болезнь человека, а, скорее, ранее ошибочно диагностированная или просмотренная.

Количество людей, пострадавших от анизактиозиса, в последние годы возросло. Например, в Японии оно увеличилось с 3-х в 1921 – 1971 гг. до 3000 в 1984 г. (цит. по: Соловьева, Красных, 1989), а всего, по состоянию на 1989 г., в этой стране было зарегистрировано 12196 случаев желудочно-кишечного анизактиозиса (Ishikura, 1990). Во Франции с января 1985 по сентябрь 1987 гг. по 32 паразитологическим лабораториям был отмечен 21 случай анизактиозиса, подтверждённого паразитологической идентификацией или серологией (Hubert et al., 1989). В Корее с июня 1989 по июнь 1992 гг. только в одной из паразитологических лабораторий было зарегистрировано 107 случаев анизактиозиса, вызванного в основном личинками *Anisakis simplex* (Im et al., 1995). Пострадали в основном люди 39 – 40-летнего возраста. В Испании к 1998 г. было отмечено 32 случая заражения людей анизакисами (Torre et al., 2000). Однако, их, скорее всего, было больше, поскольку в ряде случаев имел место неверный диагноз, когда у больного диагностировали, например, аппендицит.

Подобный рост числа регистраций анизактиозиса у человека обусловлен несколькими причинами. В их числе: рост потребления населением свежей рыбы и изменение технологии её приготовления, улучшение диагностики этого заболевания с помощью эндоскопов с миниатюрной камерой и специальными щипцами, благодаря которым хирурги легко

выявляют и удаляют личинок, а также разработка достаточно надёжных серологических, иммунологических, радиографических и некоторых других методов. Вместе с тем, японские исследователи считают, что факт увеличения количества пострадавших от анизакриоза больше связан с достижениями в области диагностики заболевания, чем с организацией поточного производства “sushi” (Oshima, 1987), модного ныне во многих странах мира, в том числе и в Украине.

Итак, достоверно установлено, что заражение человека происходит только в случае попадания в его организм живых личинок нематод, находящихся на 3-й стадии (рис. 7.1а).

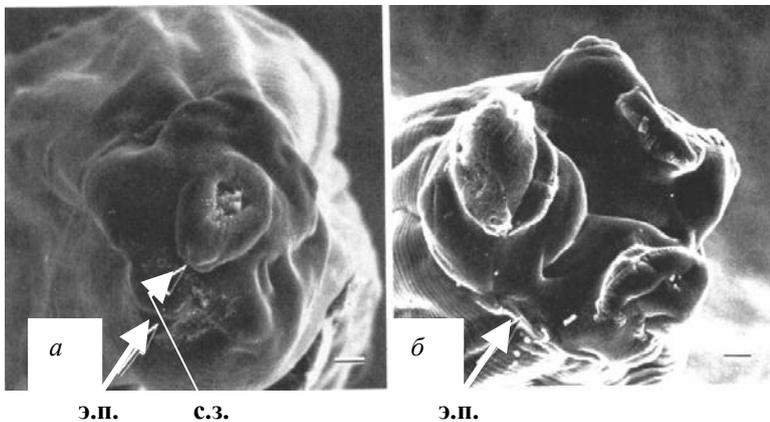


Рис. 7.1. Головной конец тела личинок *Anisakis simplex*, найденных в человеке: *а* – личинка 3-й стадии; *б* – личинка 4-й стадии (из: Weerasooriya et al., 1986). Стрелками отмечено положение экскреторной поры (э.п.) и сверлильного зуба (с.з.)

Попав в желудок и/или кишечник человека, личинки *Anisakis* не уничтожаются его пищеварительными соками и не перевариваются, а проникают в мукозу и субмукозу, в основном, кишечника или желудка и вызывают образование повреждений. Личинки не созревают в организме человека, который является для них случайным хозяином. Однако они могут проходить в нём линьку до 4-й личиночной стадии (рис. 7.1б), но спустя несколько недель нематоды всё-таки погибают и кальцифицируются (Grabda, 1991). Обычно линька личинки наступает в том случае, когда она остаётся в организме человека в течение 3 – 5 дней (Fujino et al., 1984). Это подтвердили и опыты по заражению крыс личинками *Anisakis*: если личинки оставались в желудке крыс более 3 – 4 дней, то они линяли до 4-й предвзрослой стадии (Gibson, 1970).

Факт гибели личинок в организме несвойственного им хозяина подтверждается экспериментами на лабораторных млекопитающих. В частности, Ван Гил (1962) отметил, что личинки *Anisakis* из сельди вызывают лёгкие реакции в тканях кишечника экспериментально заражённых кроликов, а затем быстро исчезают. Если же рядом с уже проникшей личинкой внедряется вторая, то картина воспаления напоминает таковую, наблюдаемую у человека. В эксперименте у морских свинок личинки про-

никали в стенку желудка и затем мигрировали по всему организму: их обнаружили в стенке кишечника и слепой кишки, в печени, поджелудочной и щитовидной железе, в полостном жире и даже в подкожной соединительной ткани. Однако эти переселившиеся нематоды выживали не более 6 суток, после чего у подопытных животных следов личинок более не обнаруживалось (Myers, 1963).

В опытах по заражению крыс, личинок *Anisakis* sp. извлекли из сельди и вводили крысам непосредственно в желудок (Gibson, 1970). Оказалось, что течение 4 ч личинки сбрасывали оболочку, а далее или оставались в желудке и после 3 – 4 дней линяли до 4-й предвзрослой формы, или же проникали через стенку желудка в полость тела. Спустя 17 дней в желудке не было найдено ни одной нематоды, тогда как в полости тела после 21 дня было обнаружено 10 и 20 % личинок. В конечном итоге, все черви, проникшие в полость тела, погибли и исчезли. Замечу, что в целях создания для паразитов условий, максимально приближенных к естественным, при которых у них происходит линька, крыс кормили рыбой, и во всех случаях при их вскрытии в желудках содержались остатки этой пищи.

Обычно в организм человека попадает одна особь нематоды. Возможно, это связано с тем, что уже первая же попавшая в организм человека личинка вызывает столь тяжёлые патологические отклонения, что пострадавший сразу же обращается за врачебной помощью. К тому же, как было показано на стр. 108 – 109, в природе довольно редко встречаются рыбы, чья мускулатура сильно заражена данными паразитами. Пациенты с множественным заражением анизакисами составляют, во всяком случае, в Японии, 5 – 10 % от общего числа всех случаев (Kagei, Isogaki, 1992). В одной из публикаций сообщается об обнаружении у 68-летней жительницы Бусана (Корея) пяти личинок *Anisakis simplex*, внедрившихся в слизистую желудка (4 личинки были удалены в первый день и ещё одна – на следующий) (Noh et al., 2003). И уж совсем невероятным представляется случай обнаружения в желудке одной пострадавшей 56 личинок *Anisakis* (Kagei, Isogaki, 1992) – см. ниже.

Как правило, личинки поражают у людей желудок и кишечник, однако в клинической практике известны случаи их локализации в глотке, поджелудочной железе, сальнике, лимфатических узлах и в брюшной полости. Примечателен случай обнаружения двух личинок *Anisakis* в языке жительницы Токио спустя несколько часов после употребления ею в пищу «sashimi» из сырого кальмара (Tanabe et al., 1990). Воспалительной реакции в месте прикрепления личинок отмечено не было, однако наблюдались лёгкая боль и отёк глотки. У 27-летней жительницы Кореи, поступившей в отделение отоларингологии с жалобой на трудности при глотании и ощущение наличия постороннего тела в горле, в углублении на нижней поверхности левой нёбной миндалины была обнаружена нематода, которую после удаления определили как *Anisakis* sp. (Kim et al., 1971). Серовато-белый червь достигал в длину 36 мм и в ширину 0.6 мм.

Попадание в организм человека живых анизакисов приводит к общему сепсису. Болезнь развивается на фоне гиперсенсibilизации организма экскреторно-секреторной субстанцией живых нематод и продуктами распада погибших личинок (Сердюков, 1993). При изучении *in vitro*

влияния экскреторных и секреторных продуктов личинок *A. simplex* на свёртывание крови человека были выявлены их антикоагулянтные свойства (Perteguer et al., 1996). На этом основании было высказано предположение, что подобное антикоагулянтное действие может играть важную роль во время инвазии личинками слизистой желудочно-кишечного тракта и должно иметь биологическое значение в заражённых пациентах

Заболевание сопровождается высокой температурой, лихорадкой, острой желудочно-кишечной болью, тошнотой, рвотой, коликами, диареей, иногда плевральным выпотом, астмой и стеснённым дыханием. У многих больных резко снижается кислотность, у двух третей заболевших желудочный сок содержит примесь крови, более чем у половины в крови наблюдается эозинофилия (при поражении желудка) или же выражен лейкоцитоз (при поражении кишечника). Вокруг внедрившейся личинки возникает гиперемия, пролиферативные и гнойно-экссудативные изменения приводят к формированию эозинофильной флегмоны, абсцесса и флегмоны типа Артюса. Гранулёма может проявляться в двух формах – рассеянной или локализованной. В ряде случаев наблюдается непроходимость кишечника или же прободение его стенки. В хирургически удалённых участках кишечника обнаруживают опухоли, содержащие личинок *Anisakis* или их остатки.

После извлечения личинок с помощью эндоскопов или их удаления хирургическим путём симптомы болезни через некоторое время исчезают. Полагают, что весьма эффективными могут оказаться применение антигельминтиков – альбендазола, ивермектина, мексидазола, а также медикаментозная обработка противовоспалительными средствами.

В связи с общей аллергической (неспецифической) симптоматикой клиническая диагностика анизакиозиса затруднена, и его часто принимают за язвенную болезнь, непроходимость кишечника, гастрит, энтерит, колит, острый холецистит, острый аппендицит, камни в жёлчном пузыре, опухоли различной этиологии и т. д. Особенно трудно диагностировать хронический желудочный анизакиозис. Диагноз на аллергическую реакцию на личинок *Anisakis* затруднён, в связи с перекрёстной реактивностью с другими аллергенами, в том числе и личинок других родов анизакид (Iglesias et al., 1996; Valls et al., 2003). К тому же, известно, что у многих людей возникает аллергическая реакция в виде крапивницы при употреблении в пищу морской рыбы, в частности восточной скумбрии, сардин, тунцов, трески. Особенно трудно поставить правильный диагноз у детей, т. к. большинство положительных проб с накалыванием (prick test) на *A. simplex* совпадает с положительными пробами на другие аллергены, в результате чего ставится неверный диагноз. К сожалению, неправильная диагностика может привести к применению ошибочных методов терапии. Самую лучшую специфичность показывает секреторно-экскреторный антиген, помогающий распознать действительно заражённого пациента, поэтому его можно использовать в качестве индикатора заражения.

Для этого заболевания используют разные названия: болезнь "сельдяного червя" ("herring-worm" disease) (впервые было установлено, что источником инвазии людей являются личинки нематод из сельди), анизакиазис, анизакиозис, анизакидозис, синдром мигрирующей («стран-

ствующей») личинки (syndrome «larva migrans»), «болезнь рыбаков» (“fishermen disease”), эозинофильный флегмонный энтерит, эозинофильная флегмона кишечника и т. д.

Во многих случаях поставить правильный диагноз помогает подробный анамнез, в результате которого выясняется, что симптомы заболевания появились у пострадавших вскоре после употребления ими в пищу свежих или недостаточно термически обработанных морепродуктов. Анализ многочисленных публикаций, посвящённых заражению людей анизакидами, показывает, что в большинстве случаев оно связано с приготовлением пищи в домашних условиях, и очень редко – в ресторанах. Абсолютно достоверно установлено, что во всех зарегистрированных случаях заражения анизакидами пациенты незадолго до заболевания употребляли блюда из свежельовленной рыбы или кальмаров, как правило, недостаточной термической обработки. Симптомы заболевания обычно проявляются в течение 4 – 5 ... 12 ч после приёма пищи. Описан случай (Kagei, Isogaki, 1992), когда женщина, живущая в одной из японских префектур, почувствовала сильные боли в желудке через 8 ч после употребления в пищу национального блюда "sashimi" (ломтики сырой рыбы), которое она сама приготовила из полосатого тунца. Исследование при помощи гастрокамеры показало, что задняя стенка её желудка была в мелких красных эрозийных выступающих повреждениях, в которые частично проникли беловатые, тонкие черви. Из желудка пациентки было извлечено 56 личинок нематод, определённых как *Anisakis simplex*. Их длина достигала 1 – 1.7 см, ширина 0.4 – 0.7 мм; они обладали тремя рудиментарными губами, характерными для личинок 4-й стадии; экскреторная пора открывалась возле сверлильного зуба или между двумя субвентральными губами.

Иногда симптомы заражения могут проявиться и раньше – через 1 – 2 ч. Так, в одну из клиник Бусана (Корея) поступила 68-летняя пациентка с жалобами на рвоту и эпигастральные боли, наступившие у неё спустя 1 ч после употребления в пищу сырого анчоуса в соевом соусе с красным перцем (Noh et al., 2003). При поступлении в больницу прошло уже 5 ч после еды, и у пострадавшей были выражены сильные эпигастральные боли, боль в грудной клетке и рвота, а затем она впала в состояние ступора. Общий анализ крови, химическое исследование крови и мочи, ЭКГ были в норме. Через 19 ч было выполнено гастроэндоскопическое обследование, в результате которого в желудке больной было обнаружено сначала 4 нематоды, а на следующий день ещё одна. Все нематоды были определены как личинки 3-й стадии *A. simplex*. Их длина колебалась от 16.5 до 28.1 мм, ширина – от 0.3 до 0.5 мм.

Однако к человеку попадают личинки не только *A. simplex*, хотя они и являются причиной около 97 % случаев анизакидоза (Karl, 2003). Известны случаи заражения людей другими видами анизакидов, в частности *A. physeteris*. Так, 14-летняя девочка, проживающая в центральной части о. Хонсю (Япония), почувствовала сильную боль в желудке и рвоту спустя 30 ч после употребления в пищу «sushi» из тихоокеанского кальмара и через 7 ч после употребления «sashimi» из полосатого тунца (Kagei et al., 1978). При исследовании гастрокамерой на задней стенке её желудка

было обнаружено несколько небольших красных выступающих повреждений и беловатый тонкий червь, частично проникший внутрь повреждений. Извлечённый червь оказался личинкой *Anisakis* type-2 (= *A. physeteris*) длиной 20.26 мм и шириной 0.69 мм. На Окинаве 47-летний мужчина съел за ужином блюдо из кальмара-уаланиензиса, а поздно ночью почувствовал брюшную боль. Удалённые из его желудка нематоды достигали в длину 22.1 – 22.8 мм, а в ширину 0.52 – 0.54 мм (цит. по: Nagasawa, 1993).

О мерах профилактики заражения людей личинками анизакисов см. подробно в главе 8.

Итак, достоверность того, что люди заражаются анизакисами при употреблении в пищу сырой или неадекватно приготовленной пищи из морепродуктов, содержащих этих гельминтов, не вызывает сомнения. Однако в последнее время всё чаще появляются публикации, в которых высказываются определённые сомнения в безопасности для здоровья людей даже погибших анизакисов (Audicana et al., 2002). Эти сообщения не подтверждаются фактическими данными, как это имеет место при попадании в организм человека нематод, которых извлекают из его желудка или кишечника. И всё же они есть, а потому для подтверждения или отрицания подобной гипотезы требуются дополнительные исследования.

7.2. Заражение людей личинками рода *Pseudoterranova*

Другой представитель анизакид, потенциально опасный для человека, – *Pseudoterranova decipiens* (псевдотерранова деципиенс). В природе окончательными хозяевами данного паразита служат ластоногие, поэтому паразит получил название "котикового червя" ("sealworm"). В настоящее время на основании мультилокусного энзимного электрофореза установлено, что данный вид представляет собой комплекс видов, каждый из которых встречается у морских котиков и львов в различных географических регионах (см. стр. 26, 68, 70, 71). По упомянутым выше причинам (см. стр. 93 – 94) при характеристике случаев заражения людей личинками не только *Anisakis*, но и данного рода мы оставляем в тексте то видовое название паразита, которое использовали в своих работах соответствующие авторы.

Наиболее широкое распространение личинки псевдотеррановы получили у тресковых рыб, особенно у трески, поэтому их называют также "тресковым червем" ("codworm").

Долгие годы личинок псевдотеррановы рассматривали неспособными развиваться или выживать в организме человека, а потому их не относили к гельминтам, представляющим опасность для здоровья людей. Однако после регистрации первых же случаев анизакиозиса у людей, обратили внимание и на псевдотерранову, тем более что этот паразит встречается в треске вместе с личинками анизакиса. Иными словами, если в организм человека вместе с сырой рыбой попадает личинка *Anisakis*, то почему бы не предположить, что одновременно к нему может попасть и личинка *Pseudoterranova*? Вместе с тем, и до этого поворотного момента псевдотерранова была объектом пристального внимания исследователей, прежде всего, из-за её негативного влияния на товарные качества филе трески. Известно, что встречаемость нематод в мясе важных в промысло-

вом отношении рыб увеличивает стоимость рыбопродукции в несколько раз (см. стр. 127).

К настоящему времени случаи заражения людей псевдотеррановой, безусловно, намного менее многочисленные, чем анизакидами, отмечены в Японии, Канаде, США, Гренландии, Великобритании, Корее. Например, в Японии по состоянию на 1989 г. было зарегистрировано 335 случаев заражения людей личинками псевдотеррановы 3-й стадии (Ishikura, 1990). В Корее к 1994 г. из 158 случаев заражения людей анизакидами 7 было вызвано личинками псевдотеррановы (Sohn, Seol, 1994); к 2001 г. количество подобных случаев в этой стране увеличилось до 12 (Yu et al., 2001). В США к 1986 г. из 24 случаев заражения людей анизакидами на долю псевдотеррановы пришлось 16 (Desowitz, 1986).

Как отмечают исследователи, все они были связаны с употреблением в пищу сырой или слегка маринованной рыбы, в основном тихоокеанской трески, минтая, морского окуня и белокорого палтуса, а также тихоокеанского кальмара.

Для этого заболевания предлагались разные названия – террановиазис (или террановазис), фоканемиазис, что, безусловно, зависело от того, какое родовое название паразита использовал исследователь (см. стр. 24), и даже анизакидозис и анизакиазис. Поскольку в настоящее время правильное родовое название паразита – *Pseudoterranova* (псевдотерранова), то заболевание, следуя правилам "Стандартизированной номенклатуры паразитарных болезней животных" (Standardized Nomenclature of Animal Parasitic Diseases (SNOAPAD). – 1988), должно называться псевдотеррановозис (оно состоит из корня латинского слова – названия рода возбудителя с добавлением суффикса "-озис"). Безусловно, можно использовать и такое название как «болезнь трескового червя», но оно не может рассматриваться как научное.

Как и в случае с личинками *Anisakis*, в организме человека личинки *Pseudoterranova* не созревают, но могут проходить одну линьку, превращаясь в личинку 4-й стадии. Так, описывая случай заражения 42-летней домохозяйки из Пусана (Корея) псевдотеррановой, авторы (Sohn, Seol, 1994) сообщают, что извлечённая из её желудка нематода имела в длину 29.73 мм при ширине 0.94 мм, у неё отсутствовали сверлильный зуб и мукрон на заднем конце, имелись хорошо развитые губы, кутикула приобрела правильную поперечную исчерченность. Всё это свидетельствовало о том, что личинка в желудке пациентки прошла линьку и превратилась в 4-ю стадию.

При попадании в организм человека личинки внедряются в основном в его гортань или же слизистую желудка. Однако, в отличие от личинок *Anisakis*, внедрение это обычно поверхностное: личинки *Pseudoterranova* внедряются только передним концом тела. Более чем в 80 % зарегистрированных случаев эти черви были найдены внедрившимися в слизистую желудка. Помимо того, их находили в глотке, куда они мигрировали из желудка, а также в фекалиях и рвоте. Известен случай, когда личинку обнаружили в области аневризмы правой подвздошной артерии после её удаления хирургическим путём. Поражения псевдотеррановой стенки кишечника, столь обычного для личинок анизакисы, не отмечено.

Случаи заражения людей "тресковым червем" намного менее многочисленны, чем анизакисами, возможно, по причине сходства клинических признаков. Однако само заболевание всё-таки протекает легче. Основной клинический симптом заражения псевдотеррановой проявляется сильной эпигастральной болью, иногда сопровождаемой тошнотой и рвотой. Неспецифичность симптомов иногда приводит к неверной диагностике. Так, приводится пример, когда больному, обратившемуся к врачам с жалобой на периодическую эпигастральную боль и тошноту, возникшие через 2 дня после употребления в пищу сырой морской рыбы, был поставлен диагноз гастроэнтерита, но последующей гастрофиброскопией в его желудке была обнаружена личинка нематоды, внедрившаяся в слизистую желудка (Yu et al., 2001). Извлечённый червь достигал в длину 34.5 мм и 0.84 мм в ширину и был определён как *Pseudoterranova decipiens*

В 50 % проанализированных случаев попадания к человеку псевдотеррановы, боль, иногда спазматическая и повторяющаяся примерно через каждые 3 – 10 мин, возникала через 2 – 10 ч после употребления в пищу сырой рыбы или кальмаров и продолжалась до тех пор, пока пациенты не обращались за помощью к медикам, от 6 ч до 10 дн. Через несколько часов или же несколько дней после удаления червя боль исчезает, и пациент возвращается к нормальной жизни. Замечу, что длина извлечённых из слизистой желудка пациентов личинок псевдотеррановы 3-й стадии достигает 22.0 – 42.6 мм при ширине 0.54 – 1.01 мм (Doi, 1973; Lee et al., 1998).

При гастроскопии стенки желудка отмечают её отёк, воспаление, утолщение слизистой и кровотечение в точке прикрепления червя, хотя в некоторых случаях заметного локального изменения в тканях почти нет.

В редких случаях болезнь протекает без симптомов; как мы уже отметили, есть данные о выходе личинок через рот, а также с рвотой или фекалиями. Вполне вероятно, что в подобных случаях попавший в просвет желудка червь не оказывает заметного патологического воздействия на его ткань.

В экспериментах на крысах (Young, Lowe, 1969) и свиньях (Jackson et al., 1976) установили, что личинки *P. decipiens* полностью исчезали из их организма после 7 дней у первых и между 10 и 14 днями у вторых. Возможно, что в организме человека эти черви имеют столь же короткую продолжительность жизни. В этой связи считаю необходимым привести работу Крэмптона с соавторами (Cramptom et al., 1960), которые скормили чистопородным щенкам гончей личинок *Pseudoterranova* («cod-worm»). Всего было проведено 4 эксперимента продолжительностью свыше 3 лет, в которых было использовано 94 щенка. Щенки ежедневно получали 20 (в одном эксперименте) и 20 или 80 (в трёх других экспериментах) предварительно замороженных личинок (0.5 или же 2 г). Негативного воздействия на прирост щенков, их аппетит и эффективность усвояемости пищи, также как и на общее состояние здоровья животных не было выявлено. Неизвестно, сыграл ли в этом определённую роль тот факт, что все личинки были предварительно заморожены.

Поскольку симптомы заражения человека псевдотеррановой не специфичны, то одних только клинических признаков явно недостаточно

для постановки правильного диагноза. Для этой цели прибегают к помощи рентгеноскопии или же гастроскопии. Даже если при этом невозможно установить, какие личинки попали к человеку – анизакиды или псевдотерранова, важно другое – наличие в желудочно-кишечном тракте пациента патогенных для него анизакид.

Как и в случае с анизакидами, во многих случаях поставить правильный диагноз помогает подробный анамнез, в результате которого выясняется, что симптомы заболевания появились у пострадавших вскоре после употребления ими в пищу свежих или недостаточно термически обработанных морепродуктов.

О мерах профилактики заражения людей личинками псевдотеррановы см. подробно в главе 8.

7.3. Заражение людей личинками рода *Contracaecum*

Известен только один случай заражения человека нематодами данного рода, имевший место в ФРГ (Schaum, Müller, 1967 – цит. по: Grabda, 1991). Однако многие исследователи продолжают рассматривать этих нематод потенциально опасными для здоровья человека. В качестве аргументов в пользу подобной точки зрения приводятся результаты экспериментальных работ по заражению различных представителей млекопитающих личинками этого рода, полученными от рыб. Для иллюстрации сказанного, приведу ссылку на несколько работ.

Личинки 3-й стадии *Contracaecum osculatum*, полученные из печени балтийской трески, были использованы в экспериментах по заражению крыс и хомячков. Спустя 2 – 5 дней после заражения личинки, обнаруженные в желудке подопытных животных, уже находились на 4-й стадии и были идентичны личинкам этой же стадии, паразитирующим у тюленей (Fagerholm, 1988). Взрослые же формы были получены из ювенильных особей 3-й стадии на 42-й день после того, как они были хирургическим путём введены в полость тела лабораторных крыс. Комментируя результаты опытов, автор замечает, что поскольку ювенильные особи личинок встречаются в основном во внутренних органах рыб, а не в мясе, то они не так часто попадают к человеку, как, например, личинки *Anisakis* spp., и потому исследователи уделяют им намного меньше внимания.

Столь же успешным был опыт по заражению двухмесячного котёнка ювенильными особями нематоды *Contracaecum multipapillatum*, находящимися на 4-й стадии (Vidal-Martinez et al., 1994). Окончательные хозяева паразита – баклан, пеликан и некоторые другие рыбоядные птицы, обитающие в прибрежных лагунах. Нематоды были получены из цихлазомы – эвригалинной рыбы, обычной в пищевом рационе жителей Мексики. Попытки заразить цыплят, крыс и утят этими гельминтами были безрезультатными: при вскрытии подопытных животных ни в одном из них нематод не нашли. Однако у котёнка, в основном в передней части кишечника, было обнаружено 4 взрослых самца (длиной 19.8 – 29.8 мм) и 5 самок (20.1 – 38.6 мм), в том числе 1 зрелая, 3 незрелых и 2 ювенильных. Три нематоды прикрепилась к стенке кишечника, вызвав геморрагии, связанные с небольшими язвами. Авторы полагают, что хотя ювенильные

особи *C. multipapillatum* обычно локализуются в печени, почках и мезентерии рыб, они могут встретиться в любом другом участке её тела или же остаться в непотрошённой рыбе, и в результате попадут к человеку. Если в пищу употребляют сырую рыбу, или плохо прожаренную или же копчёную без соблюдения соответствующего температурного режима, то скопления червей могут вызвать заражение.

7.4. О возможности заражения людей другими представителями анизакид

Среди прочих анизакид, о которых идёт речь в нашей книге, только представители рода *Hysterothylacium* время от времени привлекают внимание исследователей как возможные патогены для человека.

Вообще, этих личинок традиционно рассматривают не опасными для людей (напомню, что их окончательные хозяева – рыбы). И хотя как-то было высказано предположение, что *H. aduncum* из сардины был причиной нескольких случаев «анизакиозиса» у человека (Petter, 1969), последующими исследованиями названная гипотеза была поставлена под сомнение (Vermeil et al., 1975). При экспериментальном заражении кролика эта нематода не проникает в его желудок. Попытки заразить ими котят также не дали положительного результата. Безрезультатно закончились попытки экспериментального заражения мышей личинками *H. reliquens* (= *Hysterothylacium* type MA) (Deardorff, Overstreet, 1981).

Вместе с тем, не может не насторожить информация об успешном заражении обезьян-макак и белых мышей личинками *Hysterothylacium*, полученными из морской камбалы *Paralichthys lethostigma* (Overstreet, Meyer, 1981). Окончательными хозяевами нематод данного вида, по мнению авторов работы, являются рыбы. При скармливании камбалы, заражённой личинками *Hysterothylacium*, экспериментальным животным у тех развивались желудочные кровоизлияния и изъязвления.

В этой связи считаю необходимым прокомментировать появившееся несколько лет сообщение об обнаружении взрослой самки *Hysterothylacium aduncum* в фекалиях человека (Yagi et al., 1996). Напомню, что это – паразит холоднокровных животных, – рыб. По информации авторов статьи, нематода прошла через пищеварительный тракт человека, вызывая у больного диарею и сильные боли в брюшной части.

На фоне других сообщений, доказывающих безопасность личинок *Hysterothylacium* для человека, процитированные случаи требуют большей доказательной базы. Следует иметь в виду, что у некоторых людей может быть выражена аллергическая реакция, вплоть до анафилактического шока, на аллергены, присутствующие в пище как таковой (например, в рыбе, яйцах или молоке) или же в содержащихся в ней специях, консервантах, бактериях и грибах (Audicana et al., 1995).

Подводя итоги анализу встречаемости анизакид у человека и возможных путей его заражения этими паразитами, следует сказать, что в каждом конкретном регионе эпидемиологическая ситуация складывается по-разному, что зависит от множества объективных и субъективных факто-

ров. Однако важнейшими из них являются традиции местного населения в специфике употребления в пищу блюд из сырой морской рыбы и головоногих моллюсков. Например, в некоторых районах Приморья, в частности в низовьях Амура и на севере Сахалина, коренное население ест сырую рыбу, в том числе тихоокеанских лососей, приготовленную в виде национального блюда «тала». В Японии, Корее и на Тайване с древнейших времён употребляют в пищу сырую рыбу и кальмаров в виде традиционных национальных блюд «sashimi» и «sushi». В странах Латинской Америки большой популярностью пользуются блюдо «ceviche», приготовленное из сырой, не обжаренной рыбы, заправленной лимонным соком.

Именно по этой причине анизакиозис наиболее распространён в тех странах, где существует обычай употреблять в пищу сырую рыбу и головоногих моллюсков в виде национальных блюд. Замечено даже, что увеличение числа случаев анизакиозиса людей тесно связано с сезонами промысла морских рыб и кальмаров. На Хоккайдо, например, рост случаев регистрации заражения людей в зимний период связан с промыслом минтая, а в летне-осенний – с промыслом тихоокеанского кальмара (цит. по: Nagasawa, 1993).

В связи с расширением числа стран, где в ресторанах стали готовить рыбные блюда по восточным рецептам, возникает риск заражения людей, но только при отсутствии должного санитарно-ветеринарного контроля и нарушении технологии приготовления рыбных блюд. В том случае, если в рыбе обнаруживается хотя бы одна живая личинка нематоды, её следует обработать таким образом, чтобы исключить возможность заражения людей. К тому же, в ресторанах и барах при обработке рыбы и приготовлении из неё тех или иных блюд обнаруженные в её мясе нематоды, даже если они погибли, могут быть довольно легко извлечены.

О методах обнаружения нематод в рыбе и способах её обеззараживания см. главу 8.

Глава 8

МЕТОДЫ ОБЕЗЗАРАЖИВАНИЯ РЫБ И БЕСПОЗВОНОЧНЫХ, СОДЕРЖАЩИХ ЛИЧИНОК АНИЗАКИД

8.1. Методы обнаружения личинок анизакид в рыбах

Паразитологическое обследование живой рыбы направлено на выявление паразитов, которые:

- ухудшают товарный вид рыб и опасны для человека и теплокровных животных;
- не влияют на товарный вид рыб, но потенциально опасны для человека, полезных млекопитающих и домашней птицы;
- ухудшают качественные показатели рыб, но не опасны для человека и выращиваемых животных.

Личинки различных представителей анизакид могут быть отнесены к той или иной из перечисленных групп.

Как мы уже отметили, личинки анизакид в рыбе обычно локализируются в полости тела и практически на всех внутренних органах – брыжейке, печени, гонадах, пилорических придатках, в стенке желудка; отдельные виды встречаются также в желудке и кишечнике рыб, а также внутри гонад, в плавательном пузыре; представители некоторых видов анизакид поражают мускулатуру рыб.

Личинок нематод, паразитирующих в полости тела и на внутренних органах рыб, можно легко обнаружить при обычном паразитологическом вскрытии этих хозяев (Гаевская, 2003). Для этого достаточно вскрыть полость тела рыбы. С этой целью ножницами делают разрез по брюшку от анального отверстия к голове и вырезают одну часть брюшной стенки. Далее перерезают пищеварительный тракт впереди у пищевода и сзади, у анального отверстия, стараясь не повредить целостность внутренних органов. В противном случае выпавшие из них в полость тела нематоды могут оказаться в несвойственных им местах, создавая искажённую картину заражённости рыбы. Особенно тщательно следует препарировать кишечник, во избежание выпадения из него пищевых компонентов и обитающих в нём нематод. Полость вскрытой рыбы тщательно осматривают.

Внутренние органы, включая гонады и печень, следует положить в чашки Петри или другую подходящую ёмкость и отделить их друг от друга. Каждый орган отдельно просматривают сначала невооружённым глазом, а затем под бинокулярным микроскопом. Личинки *Anisakis* чаще всего свёрнуты в плоские спирали и заключены в тонкую прозрачную капсулу, личинки *Hysterothylacium*, *Contracaecum* и *Pseudoterranova* или одеты сравнительно толстой оболочкой или же находятся в свободном состоянии, личинки *Porrocaecum* находятся в тонких цистах, личинки *Raphidascaris* или заключены в капсулу или же располагаются в рыбе в свободном состоянии.

Что касается личинок анизакид, локализирующихся в мышечной ткани рыб, то для их обнаружения предлагается несколько методов. Однако при любом методе обследования мускулатуры с рыбы (рыбы-сырца, рыбы охлажденной, мороженой, солёной, маринованной, копчёной или вяленой) первоначально необходимо снять кожу и проверить подкожную клетчатку на наличие нематод.

Затем мышцы надрезают в виде поперечных ломтиков толщиной не более 1 см сначала с одной стороны тела, а затем с другой. Надрезы следует делать под косым углом к позвоночнику рыбы. Каждый ломтик просматривают **в ярком падающем свете** невооружённым глазом. При таком контроле в мышечных тканях достаточно хорошо видны как свободные нематоды, так и цисты с нематодами.

Некоторые исследователи считают, что такое обследование не даёт возможности обнаружить всех личинок *Anisakis*, поскольку они имеют небольшие размеры и беловатый цвет. Во всяком случае, подобный способ обследования позволяет выявить не более 20 % личинок, локализирующихся в мышечной ткани рыб.

Личинки *Anisakis* в мышцах обычно свёрнуты в спираль и заключены в полупрозрачные желтоватые капсулы, иногда они располагаются свободно. Красновато-коричневые, плотные личинки *Pseudoterranova* внешне напоминают тонкие кровеносные сосуды и, также как и желтоватые личинки *Hysterothylacium*, встречаются в мышцах в свободном состоянии, но иногда заключены в капсулы.

Довольно эффективным методом исследования мускулатуры, позволяющим быстро обследовать большие количества рыбы и рыбной продукции, является **просмотр** мышечной ткани **на просвет** (в ярком проходящем свете). Для этого рекомендуется иметь специальное приспособление в виде столика с прозрачной крышкой, лучше из молочного или матового стекла, и подсветкой снизу. Яркость подсветки устанавливается опытным путем. Толщина ломтиков просматриваемого на просвет мяса, с которого предварительно удалена кожа, зависит от степени его просвечиваемости и также устанавливается опытным путём. Как правило, она не должна превышать 3 см (Курочкин, 1987), поскольку располагающиеся в более глубоких слоях нематоды могут быть пропущены при подобном инспектировании. Однако, по мнению некоторых зарубежных коллег (Hafsteinsson, Rizvi, 1987), нематоды, погружённые более чем на 6¹ мм в толщу мяса, могут быть пропущены при просвечивании, особенно светлые личинки *Anisakis*. Экспериментально было установлено, что при просвечивании филе трески навеской 0.25, 0.35 и 0.52 кг было удалено соответственно 27, 24 и 22 % от общего числа личинок *Pseudoterranova*, содержащихся в них (цит. по Bowen, 1990). Обследование эффективности процесса удаления этих нематод из филе трески на 8 заводах восточного побережья Канады показало, что работники удалили около 50 % нематод. В филе трески в 16 пробах общей массой 907 кг содержалось в среднем 190 нематод на каждые 45.4 кг. Работники завода удалили 95 червей (50 %), ин-

¹ По другим данным, толщина обследуемых пластинок филе не должна превышать 13 мм (цит. по Bowen, 1990)

спекторы при вторичном просвечивании нашли дополнительно 22 % нематод. Оставшиеся 28 % личинок были установлены только после разделения филе на 3 мм пластинки, которые были вновь просвечены. К тому же, в производственных условиях этот процесс трудоёмок (составляет примерно 50 % стоимости продукции), снижает скорость приготовления филе и влияет на качество продукции (Choudhury, Bublitz, 1997). И всё же для предварительной паразитологической оценки качества поступившей партии филе он может быть с успехом использован при соблюдении всех, упомянутых выше условий.

По мнению некоторых исследователей (Bratney, 1988), очень эффективным методом исследования мускулатуры на наличие личинок анизакисов и псевдотеррановы является **просмотр** размельчённой мышечной ткани в **УФ-свете**. Для этого мясо рыб размельчается с помощью механического дезинтегратора из обычного кухонного комбайна и затем порциями просматривается в УФ-свете. Личинки в УФ-свете ярко светятся и легко обнаруживаются, особенно при обследовании замороженной и оттаявшей рыбы. По сравнению со стандартными методами, этим методом выявляется дополнительно до 30 – 50 % паразитов. Вместе с тем, мы установили, что при подобном измельчении мяса тело некоторых гельминтов, особенно имеющих крупные размеры, может быть разорвано, и тем самым картина заражённости рыбы будет до некоторой степени искажена. К тому же, подобный метод можно использовать только для предварительного паразитологического инспектирования рыбы, но не при её обработке в производственных условиях или подготовки рыбы к продаже.

Для выявления личинок анизакисов в мышечной ткани рыб предлагают также использовать проекционный **трихинелоскоп ПТ-80**, с помощью которого обследуются раздавленные кусочки мяса размерами 1,0 x 1,5–2,0 x 0,5 см (Джміль, 2002). И опять-таки рекомендовать подобный метод можно только для паразитологического инспектирования рыбы, поскольку качество её мяса после подобной процедуры позволяет направлять его только на рыбный фарш.

Еще один метод исследования мускулатуры – **компрессорный**, при котором кусочки мышечной ткани размерами 2 – 5 см³ сдавливаются между двумя стеклянными пластинками, обычно размерами 9 x 13 см, и просматриваются на просвет. Однако с помощью этого метода практически невозможно обследовать всю массу отобранной для инспектирования рыбы, поскольку он довольно трудоёмок и малопроизводителен. Компрессорный метод обычно рекомендуется при обследовании печени и гонад рыб.

Попытки использовать для обнаружения личинок анизакид в мышечной ткани рыб такие методы, как лазерное просвечивание, ультрафиолетовый свет, рентгеноскопия, ультразвуковые волны, сканирующая лазерная акустическая микроскопия и импульсная техника, были малоэффективными, поскольку при этом оказалось невозможным отличить паразитов от окружающей ткани (Choudhury, Bublitz, 1997). Вместе с тем, установить наличие паразита можно, используя колебания силы электромагнитного поля, вызываемые искажением в структуре потока вокруг паразита.

Следует заметить, что зарубежные исследователи, говоря о методах обнаружения личинок анизакид в рыбе, как правило, рекомендуют применять три из них. Например, для изучения таких рыб, как сельдь, скумбрия, ставрида, чья мускулатура очень слабо заражена анизакидами и псевдогеррановой, предлагается просматривать рыб невооружённым глазом. Для исследования филе рекомендуют применять метод просвечивания. Для обнаружения максимального количества личинок в мышечной ткани рыб при её предварительной паразитологической оценке рекомендуют метод «переваривания» (“digestive method”) (Huang, 1990).

И, наконец, для определения систематической принадлежности паразитов, заключённых в цисты/капсулы, содержимое обнаруженных цист/капсул необходимо исследовать под микроскопом. При разделке мышц крупные паразиты, размеры которых превышают 1 см, могут быть повреждены. Для их последующего систематического определения необходимо извлечь хотя бы 2 – 3 экз. таких паразитов целиком. Для этой цели используются пинцеты, препаровальные иглы и скальпели.

8.2. Методы фиксации анизакид

Для определения систематического положения личинок нематод, обнаруженных в рыбах или беспозвоночных животных, из них следует изготовить препараты. Для этого нематод, извлечённых из организма хозяина, помещают в небольшую ёмкость, лучше всего, чашку Петри, часовое стекло или солонку, заполненные небольшим количеством воды – морской (для морских нематод) или пресной (для пресноводных паразитов). Помещённых в ёмкость нематод отмывают от слизи и возможных остатков тканей хозяина. Затем, в зависимости от условий работы и возможностей исследователя, нематод или исследуют непосредственно после вскрытия рыбы и полученные данные сразу же заносят в журнал, или же их фиксируют в специальном растворе. В первом случае нематод помещают на предметное стекло, добавляют каплю глицерина, накрывают покровным стеклом и полученный временный препарат помещают на предметный столик микроскопа. Лёгким перемещением покровного стекла можно регулировать положение нематоды, наиболее удобное для её исследования.

Для фиксации нематод с целью их дальнейшего изучения используют различные фиксаторы, чаще всего 70 % спирт, 4 % формалин или же жидкость Барбагалло (см. Словарь). Фиксатор сначала подогревают до 70 – 80°C, а затем в пробирку помещают нематод, чьё тело выпрямляется в подобных условиях. Некоторые исследователи рекомендуют использовать жидкость АФА – 85 частей спирта, 10 частей формалина и 5 частей ледяной уксусной кислоты.

Для изучения зафиксированных нематод их первоначально следует просветлить, чтобы внутренние органы были хорошо видны на препарате. Самым лучшим реагентом для этого является глицерин. Извлечённых из фиксатора нематод помещают на предметное стекло в каплю глицерина и накрывают покровным стеклом. Процедура про-

светления занимает от нескольких часов до нескольких дней, в зависимости от размеров червей.

8.3. Методы определения жизнеспособности личинок анизакид

Многие исследователи считают, что основным критерием жизнеспособности личинок анизакид является их подвижность или отсутствие таковой (см., напр., Николаева, Шрамова, 1975). Так, характеризуя состояние личинок *Hysterothylacium aduncum* в черноморской ставриде, смариде и черноморском мерланге при температуре +50°C, цитированные авторы отмечают следующее состояние личинок: «подвижны» или «неподвижны». Этот же критерий подвижности был использован при изучении влияния низких температур в диапазоне -4°C...-6°C на выживаемость личинок *H. aduncum* в шпроте (Николаева, 1970).

Однако, как выяснилось, критерий «неподвижности» личинок, например, после выдержки рыбы в рассоле, недостаточен для гарантии безопасности рыбы (Grabda, 1982). Жизнеспособность личинок анизакиды определяли, выдерживая подвижных нематод в течение 2 – 4 ч при 37°C. Неподвижных личинок помещали в питательную среду (вытяжка из говяжьей печени с добавлением свежей бычьей крови) и инкубировали в течение суток при 37°C. Оказалось, что «оживление» нематод может произойти на 1-й, 2-й, 3-й и даже 4-й день, поэтому через сутки подвижных личинок удаляли, а оставшихся продолжали инкубировать ещё 1 сутки. Так повторяли до 4-го дня. Наблюдения продолжались до получения половозрелых нематод или их гибели.

Некоторые исследователи считают, что для определения жизнеспособности личинок анизакиды достаточно поместить их в 1 % раствор уксусной кислоты или же попытаться определить их способность проникать в агар. Другие же рассматривают подобные методы малоэффективными и предлагают использовать красители – малахитовый зелёный, фуксин НБ, феноловый красный, сафранин, тартрезин, метиленовый голубой и эозин (Lienemann, Karl, 1988). Все эти красители окрашивают только мёртвых личинок.

8.4. Методы обеззараживания рыб и беспозвоночных, содержащих личинок анизакид

Паразитирующие в рыбах нематоды всегда были хорошо известны, прежде всего, рыбакам, рыборотловцам, органам, контролирующим качество морепродуктов, административным структурам и т.д. Наличие нематод в рыбах отмечалось ещё в 13-м столетии (Myers, 1976), однако только в наше время оно стало эстетической проблемой, негативно влияющей на рынок морепродуктов. Удаление этих паразитов из рыбы ощутимо сказывается на стоимости расфасовки, уменьшает ценность продукта и ведёт к финансовым потерям на рынке. Значимость этой проблемы возросла с середины 1960-х годов, поскольку личинки анизакид получили широкое распространение у рыб Северной Атлантики (Smith, Wootten, 1979). Пола-

гаю, что определённую роль здесь сыграло расширение промысла и увеличение добычи рыбы.

Помимо своего хозяйственного значения, с середины 1950-х годов анизакиды приобрели медицинское значение, поскольку, как выяснилось, они оказались этиологическим агентом, вызывающим у людей, употребляющих в пищу заражённую рыбу в сыром или недостаточно термически обработанном виде, тяжёлое заболевание.

Существуют различные способы обеззараживания рыбы и других морепродуктов, содержащих анизакид, но самые надёжные среди них – замораживание рыбы или же её обработка при высоких температурах в течение определённого времени.

Заморозка. Прежде чем придти к выводу о возможности обеззараживания рыбы, заражённой личинками анизакид, глубокой заморозкой, были выполнены многочисленные экспериментальные исследования жизнеспособности различных представителей анизакид. Так, выяснилось, что температура замерзания тканей нематоды *Anisakis simplex* находится в пределах $-3,5 \dots -8,5^{\circ}\text{C}$ (Reimer, 1983), при -17°C нематоды гибнут за 24 ч, а при -30°C – через 5 мин (Davey, 1972; Grabda, 1983). Однако в приведённых примерах речь идёт о воздействии низкими температурами на личинок, выделенных из тела рыбы. Что касается замораживания и последующего хранения рыбы, содержащей анизакисов, то в этом случае температурный режим и продолжительность воздействия низких температур иные.

В большинстве из выполненных с этой целью исследований использовались домашние холодильники, однако они не адекватны тому технологическому процессу, который применяется в рыбной отрасли. В настоящее время воздушное охлаждение позволяет быстро заморозить рыбу до -40°C . Таким образом, процесс заморозки происходит намного быстрее, а достигаемая температура намного ниже, чем в домашнем холодильнике.

В этой связи приведу пример с экспериментальной заморозкой в промышленных условиях 32 экз. нерки (16 целых тушек и 16 экз. обезглавленной и потрошённой нерки) и 32 экз. непотрошённого канареечного морского окуня (Deardorff, Throm, 1988). Вес нерки колебался от 2.7 до 3.6 кг, окуней – 1.8 – 2.7 кг. Образцы замораживали воздушным охлаждением при -35°C в течение 15 ч, а затем хранили при -18°C . Через 1, 24, 48 и 72 ч исследовали по 8 нерок (по 4 из обеих проб) и по 8 окуней. Всего за весь период эксперимента в обследованных рыбах обнаружили 3539 мёртвых личинок *Anisakis simplex* и 6 живых нематод. Что касается живых червей, то они были найдены в мышцах нерки и окуней через 1 ч после заморозки, и хотя и были слегка подвижными, но с серьёзными внутренними повреждениями. Через 24 ч в пробах не было выявлено ни одной живой нематоды. Иными словами, режим воздушной заморозки в промышленных условиях служит надёжной гарантией безопасности рыбы, заражённой личинками анизакиса. Это подтвердили и результаты обследования предварительно подвергнутых подобной заморозке, готовых к поставке на рынок филе кижуча и кеты и стейков кеты: живые нематоды в них обнаружены не были.

Для изучения жизнеспособности личинок *Anisakis* sp., паразитирующих в атлантической сельди, целую рыбу и филе замораживали в течение 2 – 3 ч до температуры в глубине мяса -18°C и -20°C соответственно, используя горизонтальные поддоны морозильной установки и воздушное охлаждение (Karl, Leinemann, 1989). Образцы сохраняли при -18°C и -20°C в течение 24 ч. Оказалось, что в поддонах без дополнительного хранения при низких температурах нематоды сохраняли свою жизнеспособность, т. е. двух – трёх часов было явно недостаточно для обеззараживания рыбы. Оставались паразиты живыми и при медленном охлаждении до -20°C в 20-килограммовых контейнерах.

Паразитологи ПИНРО (Бакай и др., 1998) экспериментально подтвердили, что рекомендуемая на рыбопромысловых судах продолжительность замораживания рыбы в стандартных блоках до -18°C при температуре воздуха в морозильной камере до $-30 \dots -40^{\circ}\text{C}$ составляет 3 – 5 ч. Соблюдение такого режима гарантирует полное обезвреживание личинок *A. simplex*, находящихся в рыбе. Эти же авторы показали, что хранение рыбы (ими были обследованы треска и скумбрия) в морозильном аппарате при -30°C в течение 2 ч недостаточно для гибели всех нематод (смертность личинок составила 54 %), но уже через 14 ч все личинки оказались нежизнеспособными. Выполненные исследования показали, что на судах типа БМРТ при соблюдении технологии заморозки рыбы и её последующего хранения находящиеся в ней личинки *A. simplex* обезвреживаются через сутки.

По мнению Г. Н. Родюк (2001), гарантированный срок отмирания этих паразитов зависит от температуры в теле рыбы после замораживания и температуры последующего хранения (табл. 8.1).

Таблица 8.1. Гарантированный срок отмирания личинок *Anisakis* в салаке (из: Родюк, 2001)

Температура в теле рыбы после замораживания, $^{\circ}\text{C}$	Температура хранения, $^{\circ}\text{C}$	Гарантированный срок отмирания личинок, сутки
минус 12	минус 12	35
минус 12	минус 18	14
минус 18	минус 18	10
минус 20	минус 20	7
минус 25	минус 25	1

А. А. Багров (1985) утверждает, что гибель анизакисных личинок в минтае и командорском кальмаре при температуре -20°C наступала через 11 – 12 ч.

Таким образом, практически все исследователи подтверждают факт гибели личинок анизакисов в течение 24 ч после заморозки при температуре -20°C .

Однако имеются и другие данные, свидетельствующие о том, что для обеззараживания рыбы, содержащей личинок анизакисов, время действия температуры -20°C должно быть увеличено до 72 ч (Bouree et al., 1997).

Таким образом, в предлагаемых различными исследователями режимах заморозки заражённой анизакидами рыбы всё ещё существуют разночтения. Подобные расхождения могут быть вызваны индивидуальными особенностями анизакидов, их различной локализацией в теле рыб (и кальмаров), размерами и массой хозяев и т.д.

В любом случае, рыбу, содержащую живых личинок анизакид, следует направлять на заморозку, независимо от количества нематод в ней. Так, исследования, проводимые в течение 19 месяцев в 32 ресторанах Сиэтла (США), где готовят «sushi» из морской рыбы, показали, что почти 10 % кусочков (порций) лосося, содержало максимум трёх анизакидных личинок, находившихся на 3-й стадии развития (Adams et al., 1994). По одной личинке было обнаружено в 5 % обследованных порциях скумбрии, но тунец и морской окунь были свободны от паразитов. При этом было обнаружено, что все личинки погибли, т. к. рыба была предварительно заморожена. Вместе с тем, среди погибших нематод встретились две погибающие особи, на основании чего был сделан вывод о недостаточно глубокой заморозке рыбы. Одновременно были обследованы специализированные магазины, обеспечивающие рестораны и покупателей рыбой для «sashimi», и в одной пробе морского окуня была обнаружена живая анизакидная личинка. Кстати, авторы замечают, что попытки найти анизакид в мясе рыбы, не нарушая его целостности, в целом, безуспешны. Проверка «sushi» из лосося на наличие в нём нематод с помощью просвечивания или ультрафиолетового света оказалась не эффективна.

Тот факт, что в продаваемой на рынке свежей, не мороженой рыбе могут встретиться живые анизакиды, подтверждает следующий пример. В 1994 г. при обследовании мускулатуры 10 видов рыб, продаваемых в свежем виде на рынках Вальдивии (Чили), в них были обнаружены личинки *Anisakis simplex* – у чилийско-перунской мерлузы (у 1 из 17 рыб), перуанской ставриды (у 2 из 16) и малоглазого паралихта (у 1 из 10), личинки *Pseudoterranova decipiens* – у мерлузы (у 4 рыб), американского макруронуса (у 1 из 4), красного конгрио (у 9 из 18) и ставриды (у 5 рыб) (Torres et al., 2000). И хотя количество обнаруженных нематод было незначительным, авторы считают, что их наличие в рыбе, продаваемой без предварительного замораживания или санитарной проверки и употребляемой затем в пищу в сыром виде, представляет потенциальный риск для здоровья людей.

Заморозку следует проводить таким образом, чтобы рыба была проморожена на всю глубину до температуры -20°C и этот тепловой режим сохранялся не менее 24 ч. Мороженная и копчёная рыба должна быть свободна от живых нематод (Ghittino, 1987). Санитарно-эпидемиологические требования к качеству и безопасности рыбного сырья, разработанные и применяемые во многих странах мира, не допускают наличия в рыбе и рыбной продукции живых личинок анизакид (см., например, Директиву Совета ЕЭС от 22 июля 1991 г. – 91/493/УЭС; СанПиН 2.3.2.1078-01 и СанПИН 3.2.1333-03 Российской Федерации).

Таким образом, самыми надёжными способами обеззараживания рыбы, содержащей личинок анизакидов, является заморозка при температуре -20°C на всю глубину продукта в течение не менее суток.

Однако известны и другие предложения по обработке низкими температурами рыбы, содержащей анизакисных личинок. Например, если сельдь, содержащую живых личинок *Anisakis* sp., подвергнуть воздействию двуокси углерода при -60°C , то все нематоды в ней погибают в течение 20 мин, а в филе сельди их гибель наступает в течение 10 мин (Karl, Priebe, 1991). При этом отпадает необходимость в последующем хранении рыбы при -20°C в течение 24 ч.

Что касается личинок псевдотеррановы, то, по мнению ряда исследователей, филе рыбы рекомендуется проморозить до -20°C в течение 60 ч (Myers, 1976).

Полагаю необходимым привести результаты изучения влияния низких температур на выживаемость личинок *Hysterothylacium aduncum* в черноморских рыбах (смарида, ставрида, мерланг, шпрот) (Николаева, Шрамова, 1975; Kakatcheva-Avramova D. et al., 1982). Первые из процитированных авторов установили, что хранение рыбы в камере бытового холодильника при температурах, не вызывающих ооченения рыбы ($+4^{\circ}\text{C}$, -0°C), способствует сохранению жизнеспособности личинок до 7 – 10 сут. При хранении рыбы в «испарителе» бытового холодильника (-2°C) гибель нематод отмечена через 4 – 5 сут, а в холодильной камере, применяемой в торговой сети, через 2 – 3 сут. Наблюдения болгарских исследователей (Kakatcheva-Avramova D. et al., 1982) проводились в производственных условиях. При помещении шпрота в количестве 10 кг тонким слоем в формы-противни в условиях быстрого замораживания при температуре $-18\dots -20^{\circ}\text{C}$ гибель всех нематод наступала через 5 ч. При помещении рыбы в холодильный зал при температуре $-18\dots -20^{\circ}\text{C}$ без предварительного замораживания и в количестве 12 кг, нематоды погибали через 72 ч, при этом отдельные личинки оставались живыми.

Копчение. Копчение при температуре $+28^{\circ}\text{C}$ (так называемая “kippered herring”) и $+40^{\circ}\text{C}$ (“gold herring») не обеззараживает рыбу, однако температура $+60^{\circ}\text{C}$ (“red herring”) оказывается губительной для нематод анизакиса (Davey, 1972a).

Жарка. В результате экспериментальных исследований установлено, что при жарке рыбы время, потребное для гибели всех нематод, зависит от начальной температуры, а также от массы рыбы. В любом случае, летальная для личинок анизакиса температура должна быть поднята до $+60^{\circ}\text{C}$, а куски рыбы толщиной полдюйма должна прожариваться не менее 5 мин (замечу, что здесь речь идёт о свежеевыловленной сельди). Филе толщиной 3 см рекомендуется прожаривать при 70°C в течение 7 мин, при 60°C – 10 мин, при 50°C – 50 мин. Этого времени вполне достаточно, чтобы убить всех личинок (Bouree et al., 1997; Margolis, 1977). Если же температура не превышает 45°C , то рыбу рекомендуют подвергать действию такой температуры почти 2 ч. Таким образом, процедура обычного приготовления рыбы в домашних условиях должна быть летальной для этих нематод.

Если же рыбу поместить в солёную среду, то при температуре 70°C личинки сразу же погибают, при 60°C их гибель наступает в течение 1.5 мин, при 50°C – 13 мин и при 45°C – 32 мин.

Поскольку токсины этих гельминтов разрушаются при -25°C и $+100^{\circ}\text{C}$, существует мнение, что погибшие нематоды уже не опасны для человека. Вместе с тем, появившаяся в последние годы информация (см., напр., Moreno-Ancillo et al., 1997) о возможности проявления у людей аллергической реакции на рыбу, содержащую уже погибших личинок *Anisakis simplex*, заставляет по-новому взглянуть на эту проблему, требующую дополнительных исследований.

Варка. Гибель личинок *Hysterothylacium aduncum* в черноморских рыбах (смариде, ставриде и мерланге), помещённых в воду, нагретую до 60°C , наступает через 5 мин, а при 100°C – мгновенно (Николаева, Шрамова, 1975). Следовательно, обычная процедура приготовления пищи в домашних условиях полностью обеззараживает рыбу.

Посол, маринование. Не меньшее число экспериментальных работ выполнено в отношении изучения выживаемости анизакисов при различных способах технологической обработки рыбы – посоле, мариновании и т.д. И в этом случае, как и при проведении экспериментов по замораживанию рыбы, содержащей анизакид, или же выделенных из рыбы анизакид, результаты разных экспериментаторов значительно отличаются друг от друга.

Установлено, что в насыщенном растворе соли личинки анизакиса погибают за 2 ч, а при концентрации 150 г/л этот период увеличивается до 3.5 ч. При концентрации соли 30 г/л нематоды остаются живыми, по меньшей мере, 2 суток (кстати, именно такая концентрация соли применяется при приготовлении слегка солёной сельди). В целой рыбе, однако, нематоды остаются живыми намного дольше, чем в течение 2 сут (Van Mameren, Houwing, 1968).

Существует мнение, что если посол рыбы производился правильно и с достаточным количеством соли, то это будет гарантией гибели паразитов. При солении в рассоле рекомендуют брать 28 % поваренной соли. Более действенным является сухой посол, т.к. он лучше пропитывает ткань рыбы и обеспечивает лучшую дегидратацию (25 кг на 100 кг рыбы). С этой целью слой рыбы покрывают слоем соли (предпочтительно крупной). Впрочем, можно начать сухим посолом, а затем добывать насыщенный рассол (33 %). Безусловно, органолептические качества продукта, приготовленного при меньшем содержании соли – при 16 %, лучше, однако такое приготовление менее эффективно для обеззараживания рыбы.

Я. Грабда (Grabda, 1982, 1983) изучала жизнеспособность и инвазионность личинок анизакиса в свежей, солёной и пряного посола балтийской сельди, вылавливаемой в Поморской бухте. Она установила, что после подобной технологической обработки в рыбе всё ещё могут встретиться живые личинки. По этой причине критерий «неподвижности» нематод после выдержки рыбы в рассоле недостаточен для гарантии безопасности. По польским стандартам, для сельди пряного посола полную гарантию безопасности можно получить, выдержав рыбу в рассоле в течение 4 нед.

В 4 % уксусной кислоте с добавлением 6 % соли нематоды *Anisakis simplex*, выделенные из сельди, выживают в течение 26 дней, даже 7 % уксусная кислота и 15 % соль не гарантируют гибели всех нематод (Davey, 1972). Карл (Karl, 1987), изучавший выживаемость личинок *A. simplex* в

свежем филе сельди, помещённым в рассолы различной крепости и рН, установил, что после подобной процедуры спустя 72 ч 50 % личинок всё ещё активно двигались. На этом основании он сделал вывод, что только глубокая предварительная заморозка может служить надёжной гарантией того, что все нематоды в солёном/маринованном филе погибли.

Однако процесс гибели личинок можно ускорить добавлением свежей, не высушенной, горчицы в 5 % концентрации в воде или уксусе. Эффективное действие этой приправы сказывается спустя 30 мин после её добавления.

В то же время показано, что вымачивание в уксусе (синтетической уксусной кислоте) или винном уксусе, полученном из риса или в процессе пивоваренного производства, оказывает на анизакисов губительное воздействие (Lida et al., 1987). При этом наблюдается прямая зависимость между гибелью личинок и концентрацией уксусной кислоты: концентрация выше 20 % быстро убивает всех личинок, слабые растворы (0.5 %) действуют медленно (48 – 72 ч).

Спецразделка рыбы. Многие исследователи рекомендуют направлять рыбу, содержащую в мышечной части анизакид, на специальную разделку, с целью удаления тех частей тела, где располагается наибольшее количество этих паразитов. К тому же, нематод, внедрившихся в мышечную ткань у поверхности, легко обнаружить при осмотре филе и удалить с помощью ножа.

Известно, что большинство личинок *Pseudoterranova* и почти все личинки *Anisakis* встречаются в мышцах брюшной стенки тела. Следовательно, отделив эту часть от филе, тем самым будет удалено большинство червей. Чем больше будет удалённая часть брюшной стенки, тем больше будет удалено нематод. Так, учитывая особенности локализации анизакидных личинок в теле горбуши, 73.6 % которых встречаются в мускулатуре брюшка, рыбу рекомендуется направлять на разделку на «балычок», при которой брюшко удаляется (Вялова, Стексова, 1994). Из особо заражённых частей тела этих рыб можно готовить фарш-сурими, где такие операции, как измельчение, сепарация, рафинирование, способствуют обеззараживанию рыбы.

Анго (Angot, 1993) исследовал филе 7 видов рыб (треска, сайда, морской окунь, атлантический лосось, пикша, мерланг, биркеланг), вылавливаемых в Северном море и в восточной части Ла-Манша и поставляемых в Булонь-сюр-Мер (Франция), на наличие в нём личинок анизакисы и псевдотеррановы. На основании выполненного исследования он заключил, что способы филетирования могут уменьшить заражённость филе рыб до менее 10 %, сократив при этом количество личинок в нём до менее чем одна личинка/кг. Метод филетирования должен быть приспособлен к определённому виду рыб и уровню заражённости. Поскольку основная часть личинок, находимых в филе, содержится в брюшной стенке (belly flap), то отделение этой части от остального филе, а также замораживание «готового к употреблению» (“ready to eat”) продукта и просветительская работа среди населения являются основными путями профилактики заболевания людей анизакидозисом.

Учитывая размерную динамику заражённости путассу анизакисами, паразитологи ПИНРО (Россия) рекомендуют: рыб длиной до 27 см направлять на пищевые цели без предварительной разделки; рыб длиной более 27 см разделять в виде "спинки" (75 % "спинок" в этом случае свободны от анизакисов, у 25 % отмечено по 1 – 5 личинок, чаще 1 – 2). При этом неперенным условием пищевой пригодности путассу является отсутствие в ней живых анизакисов.

Другие способы обеззараживания рыбы. Помимо заморозки и обработки при высоких температурах, ставших уже традиционными для обеззараживания рыбы, исследователи не перестают изучать и предлагать иные, иногда весьма оригинальные способы её обработки. Вот один из них.

Кусочки филе чавычи и американского стрелозубого палтуса массой по 100 г, содержащие от 13 до 118 личинок *Anisakis simplex*, были подвергнуты высокому гидростатическому давлению. В результате выяснилось, что 100 % личинок погибало в течение 30 – 60 с при давлении 414 кг/см², за 90 – 180 с – при 276 кг/см², и за 180 с – при 207 кг/см² (Dong et al., 2003). Однако одновременно значительно изменялись цвет и внешний вид филе, что ограничивает возможности использования этого способа для обработки рыбы на рынках свежей рыбной продукции.

Безопасность рыбы, выращенной в хозяйствах. Весьма эффективным методом предупреждения заражения людей анизакисами может быть предпочтительное употребление в пищу рыб, выращенных в хозяйствах. При исследовании методом просвечивания 3700 экз. филе атлантического лосося весом 2 – 3 и 3 – 4 кг, выращенного на норвежских и шотландских фермах, было установлено полное отсутствие в них анизакид (Angot, Brasseur, 1993). Сравнение заражённости личинками *Anisakis simplex* тихоокеанских лососей в природных и искусственных условиях показало, что все исследованные особи нерки, выловленные во время её весенней миграции, содержали этих гельминтов, тогда как в хозяйствах и атлантический лосось, и кижуч, и чавыча были свободны от них (Deardorff, Kent, 1989). Авторы делают вывод, что употребление в пищу выращенных в хозяйствах лососей увеличивает границы безопасности для любителей сырых морепродуктов. Напомню, что аналогичные результаты получили японские учёные при исследовании в 1992, 1998 и 1999 гг. мускулатуры лососёвых рыб – кижуча и пестряка (камчатского лосося), выращиваемых в хозяйствах Японии (Inoue et al., 2000). При исследовании содержимого пищеварительного тракта этих рыб в нём не нашли потенциальных промежуточных хозяев анизакисных нематод, что позволило сделать вывод об очень низкой вероятности заражения этими паразитами выращиваемых лососёвых.

Допустимое количество личинок анизакид в рыбе. Определённую обеспокоенность у работников рыбной отрасли и покупателей может вызвать наличие большого количества, пусть и мёртвых, личинок анизакид в рыбе. Известно, что иногда при общей низкой заражённости рыб – не более 5 – 10 %, в одной рыбе может встретиться несколько сот гельминтов. Например, у серебристой сайды на хребте Рейкьянес (центральная часть Северной Атлантики) количество личинок *Anisakis* в одной рыбе в

ряде случаев может превышать 300 экз., а у чёрной сабли оно колеблется от 9 до 265 экз. (Зубченко, 1984). Более подробно об этом см. на стр. 103 – 104.

У некоторых рыб, особенно тресковых и в частности у путассу, личинки анизакиды локализуются в основном на внутренних органах, особенно на/в печени (см. рис. 5.9). Печень таких рыб, из-за их высокой заражённости нематодами, не может идти на изготовление консервов.

Во многих случаях положительно решить вопрос реализации рыбы, содержащей большое количество погибших личинок нематод, помогают различные способы её разделки (см. выше).

В разных странах существуют различные нормативные документы, регламентирующие максимально допустимое количество мёртвых анизакид в рыбах. Любопытно, что по международному стандарту Codex Alimentarius допускается наличие 5 личинок на 1 кг рыб основных видов, но учитываются только личинки, диаметр капсул которых достигает 3 мм, или же они имеют 1 см в длину, иными словами, более мелкие личинки учёту не подлежат.

В заключение заметим, что правильное решение вопроса о пищевой пригодности рыб, поражённых личинками анизакиды, в первую очередь зависит от грамотного определения принадлежности самих личинок к определённому таксону. Надеюсь, что помочь в этом смогут содержание и иллюстрации главы 5.

СЛОВАРЬ НЕОБХОДИМЫХ ТЕРМИНОВ И ПОНЯТИЙ

Абиотические факторы – совокупность условий неорганической среды, влияющих на организмы.

Аллергия – форма иммунологического ответа организма, проявляющаяся в его повышенной чувствительности к разнообразным антигенам. Аллергию рассматривают как патологическое нарушение иммунитета.

Амплитуда интенсивности инвазии – величины минимальной и максимальной интенсивности инвазии конкретным видом паразита, встреченным в обследованной выборке (например, от 1 до 114 экз.; обычно записывается через тире: 1 – 114).

Антигены – чужеродные для организма органические вещества, вызывающие образование антител и изменяющие его иммунологическую активность.

Антитела – глобулярные белки, обладающие способностью специфически связываться с антигенами.

Ареал – часть территории или акватории, в пределах которой распространён и проходит полный цикл развития данный таксон (вид, род, семейство и т. д.).

Биотические факторы – совокупность факторов, относящихся к органическому миру и определяющих условия существования организмов в том или ином месте. Действие этих факторов может быть не только непосредственным, но и выражаться в изменении условий среды. Взаимодействие биотических и абиотических факторов обуславливает возникновение и характер течения различных болезней животных и в конечном итоге предопределяет исход болезни.

Болезнь – ненормальное состояние организма или его части, которое нарушает их нормальное физиологическое функционирование.

Вентральный – брюшной, относящийся к брюшной стороне тела животного организма.

Встречаемость паразита – характеристика естественного распределения какого-либо паразита в популяциях того или иного хозяина; встречаемость выражается цифровыми показателями экстенсивности и интенсивности инвазии, а также пространственным (или географическим) распределением.

Второй промежуточный хозяин – животное, в организме которого находится второе (бесполое) поколение паразита.

Выборка объекта для паразитологического обследования – часть от всего количества данного объекта, взятая для исследования с целью получения общей характеристики его заражённости.

Гельминтология – раздел паразитологии, изучающий паразитических червей – гельминтов и заболевания, вызываемые ими у человека, животных и растений.

Гельминты, или паразитические черви – паразитические турбеллярии, моногенеи, цестоды (ленточные черви), гирокотилиды, трематоды, нематоды, скребни и пиявки.

Гематокритное число – объёмное соотношение форменных элементов крови и плазмы. Является одним из показателей степени выраженности патологического процесса.

Гистолиз – разрушение тканей животного организма путем растворения их элементов (клеток и межклеточного вещества) при участии особых клеток (фагоцитов) и ферментов.

Глицерин – густая сиропообразная жидкость, сладкого вкуса, без запаха, растворимая в воде и спирте, не растворимая в эфире, хлороформе, бензоле. Используют, в частности, для просветления нематод, зафиксированных в формалине.

Дефинитивный хозяин – то же, что и *окончательный хозяин*.

Дополнительный хозяин – то же, что и *второй промежуточный хозяин*.

Дорсальный – спинной, относящийся к спинной стороне тела, находящийся на спине животного организма.

Жидкость Барбагалло – раствор, используемый для фиксации нематод; состав жидкости: 30 см³ 40%-ого формалина, 7 г поваренной соли и 1 л дистиллированной воды.

Жизненный цикл паразита – совокупность всех фаз развития, пройдя которые организм достигает зрелости и способен дать начало следующему поколению. Длительность отдельных фаз у разных паразитов различная, общая длительность всего жизненного цикла (от яйца до яйца следующего поколения) варьирует.

Жирность рыбы – отношение веса печени к весу всей рыбы; выражается в процентах. При высокой заражённости рыб личинками анизакид может снижаться.

Журнал паразитологического вскрытия – специальный журнал для записи результатов паразитологического обследования животных. Составляется по произвольной форме, но с обязательным указанием следующих данных: район и дата вылова (для рыб и других водных животных) или отлова (для наземных животных); вид, длина, пол, возраст и вес обследуемого животного; исследуемый орган и систематическая принадлежность (первоначально хотя бы до уровня класса или семейства) обнаруженных в нём паразитов, а также их количество; наличие тех или иных патологических отклонений и повреждений. В графу «Примечание» следует заносить все данные, которые в дальнейшем могут помочь определить систематическую принадлежность обнаруженных паразитов.

Заражённость – наличие в организме рыбы каких-либо патогенных микроорганизмов или паразитов; характеризуется экстенсивностью и интенсивностью инвазии.

Зоонозисы – болезни беспозвоночных и позвоночных (кроме человека), которые могут быть переданы человеку.

Инвазионные болезни – болезни, вызываемые паразитическими простейшими, гельминтами, в том числе нематодами семейства анизакидами, паразитическими ракообразными и другими паразитами животного происхождения.

Индекс обилия – среднее число паразитов конкретного вида, приходящееся на одну особь исследуемого вида рыб; определяется путем деления общего числа выявленных паразитов данного вида на количество всех обследованных рыб определённого вида.

Инкапсуляция – возникновение соединительно-тканной капсулы вокруг паразита или другого инородного включения в тканях рыбы.

Интенсивность инвазии (заражённости) – количество паразитов данного вида в одной особи исследуемого вида хозяина; по результатам исследования нескольких особей рыб интенсивность инвазии обычно указывается двумя цифрами – минимальной и максимальной.

Капсула – обычно толстостенное соединительно-тканное уплотнение, образуемое тканями хозяина вокруг паразита или другого инородного включения.

Критическая интенсивность инвазии – такое количество паразитов или поражений, при котором экземпляр (или кусок) рыбы определенной массы считается непригодным или ограниченно пригодным для пищевого использования. Эта величина устанавливается нормативными документами.

Круглые черви – то же, что и *нематоды*.

Латеральный – боковой; термин, указывающий на расположение какой-либо части тела организма в стороне от его срединной плоскости.

Лизис – разрушение клеток под влиянием различных агентов, например, ферментов.

Линька нематод – периодическая смена наружных покровов, препятствующих росту нематод. При линьке отслаивается старый покров и под ним формируется новый, а старый сбрасывается или остаётся некоторое время в виде чехлика на теле паразита. Линька является необходимым условием роста и развития организма и приурочена к определённым стадиям развития паразита. Во время линьки паразит выделяет много антигенов.

Личиночная стадия паразита – постэмбриональная стадия индивидуального развития паразитов, у которых запасы питательных веществ в яйце недостаточны для завершения морфогенеза. Превращение личинки во взрослую особь заключается в перестройке организации, тем более глубокой, чем больше личинка отличается от закончившего своё развитие организма.

Локализация – отнесение чего-либо к определённому месту, ограничение распространения какого-либо явления, процесса возможно более тесными границами, территориальными пределами.

Локализация паразитов – местонахождение паразита в теле хозяина. Каждый паразит имеет более или менее определённое место поселения в организме хозяина, к которому он приспособлен наилучшим образом. В некоторых случаях паразит попадает в несвойственное ему место, что обычно заканчивается его гибелью.

Максимальная интенсивность инвазии – наибольшее число паразитов данного вида, зарегистрированное в одной особи обследуемого вида хозяина из общего числа исследованных особей.

Максимальная экстенсивность инвазии – наибольший процент рыб, заражённых конкретным видом паразита в какой-либо из обследуемых выборок; определяется при обследовании нескольких выборок.

Микроскопия – применение микроскопа и способы приготовления микроскопических препаратов.

Минимальная интенсивность инвазии – наименьшее число паразитов данного вида, найденное в одной особи обследуемого вида хозяина из общего числа исследованных особей.

Минимальная экстенсивность инвазии – наименьший процент рыб, зараженных конкретным видом паразита в какой-либо из обследуемых выборок; определяется при обследовании нескольких выборок.

Нематоды, или *круглые черви* – класс паразитических и свободно-живущих червей.

Неполное паразитологическое вскрытие рыб – проводится дополнительно в случае обнаружения в рыбе паразитов, в том числе анизакид, потенциально опасных для здоровья человека или же влияющих на товарные качества рыбы и рыбной продукции для получения более достоверной картины зараженности рыбы только данным видом паразита. Техника такого вскрытия зависит от особенностей локализации выявленного паразита.

Облигатный – обязательный, постоянно встречающийся.

Облигатный паразит – определённый вид паразита, который абсолютно не способен жить и размножаться без своего хозяина.

Облигатный хозяин – животное, обязательное в жизненном цикле определённого вида паразита, без которого тот абсолютно не способен жить и размножаться.

Окончательный хозяин – животное, в организме которого развивается и живёт половозрелая стадия паразита.

Опасные для здоровья человека паразиты – гельминты, в том числе анизакиды, попадание которых в организм человека представляет угрозу его здоровью.

Паразит – организм, постоянно или временно живущий на поверхности или внутри тела другого, более крупного животного и питающийся за его счет.

Паразитарные болезни – болезни, вызываемые паразитами.

Паразитология – комплексная биологическая наука, изучающая явление паразитизма, т.е. взаимоотношения между паразитом и хозяином, их зависимость от факторов внешней среды, а также вызываемые паразитами заболевания и методы борьбы с ними.

Паразитофауна – совокупность видов паразитов, обитающих на определённой территории (акватории), в определённом хозяине (группе хозяев).

Паратенический хозяин – потенциальный промежуточный хозяин, не являющимся необходимым для онтогенетического развития гельминта, т.к. в нём не происходит его развития.

Патогенный – болезнетворный, способный вызвать нарушения в организме хозяина.

Патология – 1) комплексная наука, изучающая закономерности возникновения, течения и исхода заболеваний, а также отдельных патологических процессов в организме животных; 2) патологические отклонения от нормы.

Первый промежуточный хозяин – животное, в организме которого обитает поколение паразита, развивающееся из яйца.

Резервуарный хозяин – животное, в организме которого личинки паразита (гельминта) могут переживать длительное время, но не развиваются и соответственно не достигают половой зрелости. Резервуарному хозяину принадлежит значительная роль в сохранении, аккумуляции и распространению данного вида гельминта.

Резистентность (дословно – сопротивление, противодействие) – устойчивость организма к воздействию различных физических, химических или биологических повреждающих факторов.

Специфичный хозяин – хозяин, к которому данный паразит адаптирован наилучшим образом. В результате взаимной и всесторонней приспособленности паразита и специфичного хозяина отношения между ними принимают закономерный и даже облигатный характер.

Средняя интенсивность инвазии – общее количество особей паразитов данного вида, выявленное при исследовании партии рыб определенного вида, деленное на число заражённых особей хозяев (т. е. среднее число паразитов данного вида, приходящееся на одну заражённую особь хозяина в исследованной выборке).

Средняя экстенсивность инвазии – средний процент заражённости нескольких исследованных партий (выборок) данного вида рыб конкретным видом паразита.

Эндопаразиты – паразиты, живущие во внутренних полостях, тканях и клетках хозяина.

Физиологический раствор – раствор воды с поваренной солью, приготовляемый из расчета 9 г соли на 1 л дистиллированной воды.

Фиксатор, или *фиксирующая жидкость* – жидкость, используемая для фиксации паразитов или других животных, частей их тела или кусочков тканей; для фиксации паразитов чаще всего используют 70 – 75 % этиловый спирт, 3 – 10% формалин, жидкость Барбагалло.

Формалин – водный раствор формальдегида (обычно 37 – 40 %), содержащий 4 – 12 % метилового спирта в качестве стабилизатора; прозрачная бесцветная жидкость с резким запахом. Хорошо смешивается с водой и спиртом во всех соотношениях. Применяется в рыбоводстве как дезинфицирующее и профилактическое средство, а также для фиксации паразитов, образцов тканей и целых особей поражённых животных.

Хозяин – животное, на котором или в котором обитает паразит.

Циста – плотная оболочка, выделяемая паразитом и окружающая паразитических простейших или личинок некоторых гельминтов.

Экстенсивность инвазии – выраженное в процентах отношение количества рыб, заражённых конкретным видом паразита, к числу исследованных рыб данного вида (т. е. процент заражённости).

Эндопаразиты – живут во внутренних полостях, тканях и клетках хозяина. Некоторые авторы разделяют эндопаразитов на полостных, тканевых, внутриклеточных и т.д.

Эозинофильная гранулёма – локальное опухолевидное образование, состоящее из гистиоцитов, эозинофилов и других клеточных элементов.

Возникает у человека, например, в результате поражения кишечного тракта личинками анизакисных нематод.

Эозинофильный флегмонный энтерит – характеризуется гнойным воспалительным или воспалительно-дистрофичным поражением тонкой кишки, приводящим при хроническом течении к атрофии её слизистой оболочки.

Эозинофилы – одна из форм зернистых лейкоцитов (гранулоцитов) крови позвоночных. Цитоплазма эозинофилов содержит гранулы, окрашивающиеся кислыми красителями, в том числе эозином, в красный цвет. Количество эозинофилов возрастает при аллергических реакциях, инвазии гельминтами, болезнях кожи.

In situ – (лат.) в месте нахождения.

In vitro – в пробирке.

In vivo – на живом организме; в естественных условиях; в действительности.

Sensu lato – в широком значении, в широком понимании (какого-либо слова).

Sensu stricto – в узком значении, в широком понимании (какого-либо слова).

Species inquirenda – вид, систематическое положение которого неясно и нуждается в дальнейшем изучении.

**ПЕРЕЧЕНЬ
ХОЗЯЕВ АНИЗАКИД,
на которых сделаны ссылки
в тексте**

Млекопитающие

Австралийский морской котик – *Arcotocephalus pusillus doriferus*
Аляскинский морской котик – *Callophorus ursinus alascensis*
Американская норка – *Mustela vison*
Атлантический ремнезуб – *Mesoplodon bidens*
Афалина – *Tursiops truncatus*
Байкальская нерпа (байкальский тюлень) – *Phoca sibirica*
Балтийская кольчатая нерпа – *Phoca hispida botnica*
Байкальский тюлень – см. Байкальская нерпа
Белобокий дельфин – *Lagenorhynchus acutus*
Белобрюхий тюлень (средиземноморский тюлень-монах) – *Monachus monachus* (= *M. albiventer*)
Беломордый дельфин – *Lagenorhynchus albirostris*
Белокрылая морская свинья – *Phocaenoides doli*
Белуха – *Delphinapterus leucas*
Большая когия – см. Карликовый кашалот
Большеголовый кашалот – *Physeter macrocephalus*
Бурый дельфин – *Lagenorhynchus obscurus*
Высоколобый бутылконос – *Hyperodon ampullatus*
Гавайский тюлень-монах – *Monachus schauinslandi*
Горбач новоанглийский – *Megaptera novaeangliae*
Гребнезубый дельфин – *Steno bredaensis*
Гренландский тюлень (лысун) – *Phoca groenlandica*
Дельфин-белобочка (обыкновенный дельфин) – *Delphinus delphis*
Дельфин-францисканец – *Pontoporia blainvillei*

Дельфин Коммерсона – *Cephalorhynchus commersonii*
Длинномордый тюлень – см.: Серый тюлень
Калифорнийский морской лев – *Zalophus californianus*
Карликовый кашалот (большая когия) – *Kogia breviceps*
Касатка – *Orcinus orca*
Каспийский тюлень – *Phoca caspica*
Кашалот – *Physeter catodon*
Кергеленский котик – *Arctocephalus gazellae*
Клювоголовый дельфин – *Cephalorhynchus eutropia*
Кольчатая нерпа – *Phoca hispida*
Колочеплавниковая морская свинья – *Phocoena spinipinnis*
Кювьеров клюворыл – *Ziphius cavirostris*
Лапра – *Phoca largha*
Лахтак – см.: Морской заяц
Лысун – см.: Гренландский тюлень
Малая касатка (чёрная касатка) – *Pseudorca crassidens*
Малая когия – *Kogia sima*
Малый полосатик – см. Остромордый полосатик
Морж – *Odobenus rosmarus*
Морская свинья (обыкновенная) – *Phocoena phocoena*
Морской заяц (лахтак) – *Erignathus barbatus*
Морской лев Гукера – *Phocarctos hookeri*
Морской леопард – *Hydrurga leptonyx*
Нарвал – *Monodon monoceros*
Обыкновенная гридна – *Globiocephala melaena*
Обыкновенный дельфин – см. Дельфин-белобочка
Обыкновенный тюлень – *Phoca vitulina*
Остромордый полосатик (малый полосатик) – *Balaenoptera acutorostrata*
Полосатик Брайда – *Balaenoptera edeni*

Полосатый дельфин – *Stenella caeruleoalba*
Ремнезуб Лайарда – *Mesoplodon layardii*
Речная выдра – *Lutra lutra*
Речной дельфин – *Sotalia fluviatilis*
Сайдяной кит – см.: Сейвал
Северный морской котик – *Callorhinus ursinus*
Северный морской слон – *Mirounga angustirostris*
Северный плавун – *Berardius bairdii*
Сейвал (сайдяной кит) – *Balaenoptera borealis*
Сельдяной полосатик (финвал) – *Balaenoptera physalis*
Серый кит – *Eschrichtius robustus*
Серый тюлень (тювяк, длинномордый тюлень) – *Halichoerus grypus*
Сивуч – *Eumetopias jubatus*
Синий кит – *Balaenoptera musculus*
Средиземноморский тюлень-монах – см.: Белобрюхий тюлень
Сусук – *Platanista gangetica*
Тювяк – см.: Серый тюлень
Тюлень-крабоед – *Lobodon carcinophagus*
Тюлень Росси – *Ommatophoca rossi*
Тюлень Уэдделла – *Leptonychotes weddelli*
Тюлень хохлач – *Cystophora cristata*
Финвал – см.: Сельдяной полосатик
Чёрная гринда – *Globiocephala scamtoni*
Чёрная касатка – см.: Малая касатка
Южные морские котики – *Arctocephalus* spp.
Южный дельфин – *Lagenorhynchus australis*
Южный (южноамериканский) морской лев – *Otaria byronia*
Южный морской слон – *Mirounga leonina*

Водоплавающие птицы

Бакланы – *Phalacrocorax* spp.
Белый пеликан – *Pelecanus erythrorhynchos*
Болотный лунь – *Circus aeruginosus*
Большая выпь – *Botaurus stellaris*
Большая поганка – *Colymbus cristatus*
Домашняя утка – *Anas boschas dom*, *A. moschata*
Коричневый пеликан – *Pelecanus occidentalis*
Кряковая утка – *Anas platyrhynchos*
Пеликаны – *Pelecanus* spp.
Поганки – *Colymbus* spp., *Podiceps* spp.
Полярная крачка – *Sterna paradisea*
Связь – *Anas penelope*
Серошёркая поганка – *Colymbus griseigena*
Сизая чайка – *Larus canus*
Скопа – *Pandion haliaetus*
Сокол дербник – *Falco palumbarius*
Странствующий альбатрос – *Diomedea exulans*
Фламинго – *Phoenicopterus roseus*
Цапли – *Ardea* spp., *Egretta* spp.
Цесарка – *Numida meleagris*
Чайки – *Larus* spp.
Черноголовый ибис – *Threskiornis melanocephalus*
Черношейная поганка – *Colymbus caspicus*
Чёрная глупая крачка – *Anous minutus*
Чирок-свистунок – *Anas crecca*
Чирок-трескунок – *Anas querquedula*
Широконоска – *Anas clypeata*

Другие птицы

Большеклювая ворона – *Corvus levaileanti*
Мохноногий канюк – *Buteo lagopus*
Обыкновенный канюк – *Buteo buteo*
Сойка – *Garrulus glandarius*
Сокол-сапсан – *Falco peregrinnus*
Сорока – *Pica caudata*
Чёрный коршун – *Milvus korschun*

Рыбы

Алозы – *Alosa* spp.
Альбакор – см.: Длиннопёрый тунец
Антарктические плоскоголовы –
Bathyracidae
Американская корюшка – *Osmerus mordax*
Американский голец – *Salvelinus fontinalis*
Американский макруронус –
Macrouronus magellanicus
Американский стрелозубый палтус –
Atherestes stomias
Анчоусовые – *Engraulidae*
Аргентинский анчоус – *Engraulis anchoita*
Атлантическая полосатка – *Hemitripterus americanus*
Атлантическая сельдь (сельдь) – *Clupea harengus*
Атлантическая треска (треска) –
Gadus morhua
Атлантическая носатая химера – *Rhinochimaera atlantica*
Атлантическая скумбрия (скумбрия) –
Scomber scombrus
Атлантический лосось (лосось, сёмга) –
Salmo salar
Ауксида (макрелевый тунец) – *Auxis thazard*
Белокорый палтус – *Hippoglossus stenolepis*
Белокровные рыбы – *Chaenichthyidae*
Белый осётр – *Acipenser transmontanus*
Бельдюга – *Zoarces viviparus*
Берикс альфонсин – *Beryx splendens*
Биркеланг – *Molva dipterygia*
Большая голомянка – *Comephorus baicalensis*
Большеглазый помолоб – *Alosa (Pomolobus) pseudoharengus*
Волосохвостые – *Trichiuridae*
Восточная пелагида – *Sarda orientalis*
Восточная скумбрия – *Scomber japonicus*
Восточноатлантическая мерлуза (мерлуза, хек) – *Merluccius merluccius*
Восточноатлантическая ставрида –
Trachurus picturatus
Восточно-балтийская сельдь (салака) –
Clupea harengus membras
Гонец – *Salvelinus alpinus*

Горбуша – *Oncorhynchus gorbuscha*
Густера – *Blicca bjoerkna*
Диафус – *Diaphus perspicilatus*
Диафус Холта – *Diaphus holti*
Длиннопёрый тунец (альбакор) –
Thunnus alalunga
Европейская корюшка – *Osmerus eperlanus*
Европейская кошачья акула – *Scyliorhinus canicula*
Европейская сардина (пильчард) –
Sardina pilchardus
Европейская ставрида (ставрида) –
Trachurus trachurus
Европейский угорь – *Anguilla anguilla*
Желтокрылка (желтокрылый бычок) –
Cottocomephorus drewingki
Желтокрылый бычок – см. Желтокрылка
Желтопёрый тунец – *Thunnus albacares*
Желтохвостая лиманда – *Limanda ferruginea*
Жёлтая тригла (морской петух) –
Trigla lucerna
Жёлтый горбыль – *Pseudosciaena manchurica*
Западноатлантическая палтусовидная камбала – *Hippoglossoides platessoides platessoides*
Зимняя камбала – *Pseudopleuronectes americanus*
Золотистый морской окунь – *Sebastes marinus*
Зубатка – *Anarhichas lupus*
Индийская гильза – *Hilsa ilisha*
Каменные окуни – *Serranidae*
Камчатский лосось – *Oncorhynchus mykiss*
Канареечный морской окунь – *Sebastes pinniger*
Кантар – *Spondilosoma cantharus*
Карповые – *Cyprinidae*
Керчак – *Myoxocephalus scorpius*
Кета – *Oncorhynchus keta*
Кижуч – *Oncorhynchus kisutch*
Клювач – см.: Клюворылый морской окунь
Клюворылый морской окунь (клювач) –
Sebastes mentella
Кобия – *Rachycentron canadum*
Корифена – *Coryphaena hippurus*

- Королевская макрель – *Scomberomorus commersoni*
 Краснопёрка – *Scardinius erythrophthalmus*
 Краснопёрый пагель – *Pagellus bogaraveo*
 Красный конгрио – *Genypterus chilensis*
 Кумжа – *Salmo trutta*
 Кунджа – *Salvelinus leucomaenis*
 Лаврак – *Dicentrarchus labrax*
 Ледовая белокровка – *Chaenocephalus aceratus*
 Лепидоп – *Lepidopus caudatus*
 Летний помолоб – *Alosa (Pomolobus) aestivalis*
 Лещ (обыкновенный) – *Abramis brama*
 Лобан – *Mugil cephalus*
 Лососёвые – Salmonidae
 Лосось – см.: Атлантический лосось
 Люска – *Trisopterus luscus*
 Мавролик – *Maurolicus mülleri*
 Макрелевый тунец – см. Ауксида
 Макрелешука – см.: Скумбрешука
 Малоглазый паралихт – *Paralichthys microps*
 Малые тунцы – *Euthynnus* spp.
 Малый восточный тунец – *Euthynnus affinis*
 Мальма – *Salvelinus malma*
 Мерланг – *Merlangius merlangus*
 Мерлуза – см.: Восточно-атлантическая мерлуза
 Мерлузовые – Merluccidae
 Мечерьлые – Xiphiidae
 Меч-рыба – *Xiphias gladius*
 Миктофовые – Myctophidae
 Минтай – *Theragra chalcogramma*
 Мойва – *Mallotus villosus*
 Мольва – *Molva molva*
 Морская камбала – *Pleuronectes platessa*
 Морские языки – *Solea* spp.
 Морской петух – см.: Жёлтая тригла
 Морской чёрт (удильщик) – *Lophius piscatorius*
 Навага – *Eleginus navaga*
 Налим – *Lota lota*
 Нерка – *Oncorhynchus nerka*
 Норвежский паут (паут, тресочка Эс-марка) – *Trisopterus esmarkii*
 Нототениевые – Nototheniidae
 Обыкновенный катран (пятнистая колючая акула) – *Squalus acanthias*
 Окунёвые – Percidae
 Окунь – *Perca fluviatilis*
 Оранжевый пилобрюх – *Hoplostethus atlanticus*
 Осетровые – Acipenseridae
 Палтусовидная камбала – *Hippoglossoides platessoides*
 Паут – см.: Норвежский паут
 Перуанская ставрида – *Trachurus murphyi*
 Перуанский анчоус – *Engraulis ringens*
 Перуанский паралихт – *Paralichthys adspersus*
 Пестряк – см.: Камчатский лосось
 Песчанки – *Ammodytes* spp.
 Пикша – *Melanogrammus aeglefinus*
 Пильчард – см.: Европейская сардина
 Пинагор – *Cyclopterus lumpus*
 Плотва – *Rutilus rutilus*
 Полосатый окунь – *Roccus saxatilis*
 Полосатый тунец – *Katsuwonus pelamis*
 Полярная камбала – *Liopsetta glacialis*
 Путассу – *Micromesistius poutassou*
 Пятнистая галаксия – *Galaxias maculatus*
 Пятнистая колючая акула – см. Обыкновенный катран
 Радужная форель – *Salmo iridens*
 Рексия – *Rexea solandri*
 Речная камбала – *Platichthys flesus*
 Рыба-сабля – *Trichiurus lepturus*
 Сайда – *Pollachius virens*
 Сайка – *Boreogarus saida*
 Салака – см.: Восточно-балтийская сельдь
 Сарган – *Belone belone*
 Сардинеллы – *Sardinella* spp.
 Сахалинский таймень (чевица) – *Hucho perryi*
 Североатлантический макрурус – *Macrourus berglax*
 Сельдёвые – Clupeidae
 Сельдь – см.: Атлантическая сельдь
 Серебристая сайда – *Pollachius pollachius*
 Сёмга – см.: Атлантический лосось
 Сибирский хариус – *Thymallus arcticus*
 Сиг – *Coregonus lavaretus*

Сиган – *Siganus fuscescens*
Сима – *Oncorhynchus masu*
Синий тунец (тунец) – *Thunnus thynnus*
Синяя акула – *Prionace glauca*
Скумбresseчка (макрелешука) – *Scomberesox saurus*
Скумбриевые – Scombridae
Скумбрия – см. Атлантическая скумбрия
Смарида – *Spicara smaris*
Снэк – *Thyrsites atun*
Сом – *Silurus glanis*
Сомовые – Siluridae
Средиземноморский трёхусый налим – *Gaidropsarus mediterraneus*
Ставридовые – Carangidae
Ставрида – см. Европейская ставрида
Trachurus trachurus
Стрелозубый палтус – *Atherestes evermanni*
Строматеевые – Stromateidae
Тихоокеанская мерлуза – *Merluccius productus*
Тихоокеанская сельдь – *Clupea harengus pallasi*
Тихоокеанская треска – *Gadus macrocephalus*
Тихоокеанский клювач – *Sebastes alutus*
Трахиноты – *Trachynotus* spp.
Треска – см. Атлантическая треска
Тресковые – Gadidae
Тресочка Эсмарка – см.: Норвежский паут
Тунец – см. Синий тунец
Тюрбо – *Scophthalmus maximus*
Угрёвые – Anguillidae
Удильщик – см.: Морской чёрт
Уклея – *Alburnus alburnus*
Фундулюс – *Fundulus heteroclitus*
Хек – см. Восточноатлантическая мерлуза
Цихлиды – *Cichlasoma urophthalmus*
Чавыча – *Oncorhynchus tshawytscha*
Чевица – см.: Сахалинский таймень
Черноморская сельдь – *Alosa kessleri pontica*
Черноморская ставрида – *Trachurus mediterraneus ponticus*
Черноморский мерланг – *Merlangius merlangus euxinus*

Черноморский шпрот – *Sprattus sprattus phalericus*
Четырёхрогий бычок – *Myoxocephalus quadricornis*
Чёрная сабля – *Aphanopus carbo*
Чёрный палтус – *Reinhardtius hippoglossoides*
Чилийско-перуанская мерлуза – *Merluccius gayi*
Шэд – *Alosa sapidissima*
Шпрот – *Sprattus sprattus*
Щука – *Esox lucius*
Щуковые – Esocidae
Южноатлантический макрур – *Macrourus carinatus*
Южный однопёрый терпуг – *Pleurogramma azonus*
Японская ставрида – *Trachurus japonicus*
Японский анчоус – *Engraulis japonica*
Японский конгер – *Conger (= Astroconger) myriaster*
Японский морской судак – *Lateolabrax japonicus*
Японский псенопс – *Psenopsis anomala*
Японский солнечник – *Zeus japonicus*
Японский чернорот – *Gephyroberyx japonicus*

Головоногие моллюски

Аргентинский короткопёрый кальмар – *Illex argentinus*
Гигантский северотихоокеанский крючконосный кальмар – *Moroteuthis robusta*
Золотая каракатица – *Sepia esculenta*
Кальмар Бартрама – *Ommastrephes bartrami*
Кальмар-гонатопис северный – *Gonatospis borealis*
Кальмар-гонатопис японский – *Gonatospis japonicus*
Кальмар-ликотеутис – *Lycoteuthis diadema*
Кальмар-ромб – *Thysanoteuthis rhombus*
Кальмар-годаропсис – *Todaropsis eblanae*
Кальмар-уаланиензис – *Sthenoteuthis oualaniensis*

Командорский кальмар – *Berryteuthis magister*
Короткорукий лолиго – *Heterololigo bleekeri*
Красный кальмар – см. Южный кальмар-стрелка
Крылорукий кальмар – *Sthenoteuthis pteropus*
Курильский крючьеносный кальмар – *Onychoteuthis boreal japonica*
Лоллиго Блекера – *Doryteuthis blekeri*
Обыкновенная сепия – *Sepia officinalis*
Обыкновенный короткий лолиго –

Перуанско-чилийский гигантский кальмар – *Dosidicus gigas*
Северный кальмар-стрелка – *Todarodes sagittatus*
Североатлантический короткопёрый кальмар – *Illex coindetti*
Тихоокеанский кальмар – *Todarodes pacificus*
Южный кальмар-стрелка (красный кальмар) – *Todarodes angolensis*
Lolliguncula brevis

ЛИТЕРАТУРА

Багров А. А. О хозяйинно-паразитных отношениях личинок нематод рода *Anisakis* (Nematoda: Anisakidae) / 2-й Всесоюзн. Съезд паразитологов: Тез. докл. – Киев: Наук. думка, 1983. – С. 35 – 36.

Багров А. А. Анизакидные личинки (род *Anisakis*) рыб Тихого океана: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – М., 1985. – 24 с.

Баева О. М. О зараженности мускулатуры южного одноперого терпуга личинками нематоды *Terranova decipiens* (Krabbe, 1878) Baylis, 1916 // Сообщ. Дальневост. филиала им. В. Л. Комарова АН СССР. – 1968. – Вып. 26. – С. 8 – 9.

Бакай Ю. И., Карасев А. Б., Зуйков Г. В. Некоторые данные по выживанию личинок *Anisakis simplex* в рыбе при промышленном производстве мороженой продукции на судах типа БМРТ/ Паразиты и болезни морских и пресноводных рыб Северного бассейна: Сб. научн. тр. ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1998. – С. 122 – 126.

Бауер О.Н., Мусселиус В.А., Николаева В.М., Стрелков Ю. А. Ихтиопатология. – М.: Пищ. пром-сть, 1977. – 431 с.

Вальтер Е. Д. *Caprella septentrionalis* Kröyer – промежуточный хозяин нематод рода *Contracaecum* Railliet et Henry, 1912 // Зоол. журн. – 1968а. – 47, 1. – С. 127 – 131.

Вальтер Е. Д. Об участии изопод в цикле развития *Contracaecum aduncum* (Ascaridata, Anisakoidea) // Паразитология. – 1968б. – 2, 6. – С. 521 – 526.

Вальтер Е. Д. Роль полихет в жизненном цикле *Hysterothylacium aduncum* – паразита рыб и беспозвоночных Белого моря / Тез. докл. 4 Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным. – М., 1986. – Ч. 2. – С. 335 – 336.

Вальтер Е. Д., Валовая М. А., Попова Т. Н. К изучению инвазии гельминтами планктонных беспозвоночных Белого моря // Вестн. Моск. Унив-та. – Сер. 16. – 1979. – № 3. – С. 31 – 38.

Вальтер Е. Д., Попова Т. Н., Валовая М. А., Кондрашкова А. Н. Роль некоторых беспозвоночных Кандалакшского залива в циклах развития гельминтов / Повышение продуктивности и рационального использования биол. ресурсов Белого моря: мат. 1 координац. совещ. Ленинград, май 1982. – Л., 1982. – С. 33 – 34.

Вялова Г. П., Стексова В. В. Паразиты мускулатуры горбуши // Рыбное хоз-во. – 1994. – № 2. – С. 42 – 43.

Гаевская А. В. О зараженности атлантических кальмаров (Cephalopoda, Ommastrephidae) личинками нематод рода *Anisakis* // Промысловая ихтиология: Реф. информ. – М., 1974. – Сер.1, вып. 6. – С. 5.

Гаевская А. В. О гельминтофауне атлантических кальмаров *Ommastrephes bartrami* Lesueur // Биологические рыбохозяйственные исследования в Атлантическом океане: Тр. АтлантНИРО. – 1976. – Вып. 69. – С. 89 – 96.

Гаевская А. В. Гельминтофауна атлантических кальмаров *Sthenoteutis pteropus* (Steenstrup) // Биол. науки: Научн. докл. высш. школы. – 1977. – N. 8 (164). – С. 47 – 52.

Гаевская А. В. Паразиты рыб Северо-восточной Атлантики: фауна, экология, особенности формирования: Дисс... докт. биол. наук. – Л., 1984. – 1245 с.

Гаевская А. В. Еще раз о значении данных по паразитам рыб для смежных дисциплин // Журн. общей биологии. – 1989. – 50, вып. 1. – С. 123 – 127.

Гаевская А. В. Справочник болезней и паразитов морских и океанических промысловых рыб. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2001. – 262 с.

Гаевская А. В. Паразитология и патология рыб: Энциклопедический словарь-справочник. – М.: Изд-во ВНИРО, 2003. – 231 с.

Гаевская А. В. Паразиты и болезни морских и океанических рыб в природных и искусственных условиях. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2004. – 237 с.

Гаевская А. В., Ковалева А. А. Эколого-географические особенности паразитофауны обыкновенной ставриды Атлантического океана / Исследования биологических ресурсов Атлантического океана. – Калининград, 1980. – С. 18 – 24.

Гаевская А. В., Ковалева А. А. Личинки анизакидных нематод – паразиты морских и океанических рыб // Экспресс-информация ЦНИИТЭИРХ (Сер. Обработка рыбы и морепродуктов). – М., 1990. – Вып. 9. – С. 17 – 36.

Гаевская А. В., Ковалева А. А. Справочник основных болезней и паразитов промысловых рыб Атлантического океана. – АтлантНИРО. Калининград: Кн. изд-во, 1991. – 208 с.

Гаевская А. В., Корнийчук Ю. М. Паразитические организмы как составляющая экосистем черноморского побережья Крыма / Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / Под ред. В. Н. Еремеева, А. В. Гаевской; НАН Украины, Институт биологии южных морей. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 425 – 490.

Гаевская А. В., Мордвинова Т. Н. О паразитировании личинок нематод у гребневика *Mnemiopsis mscradyi* в Черном море // Гидробиол. журн. – 1993. – 29, №5. – С. 104 – 105.

Гаевская А. В., Нигматуллин Ч. М. Экологические связи кальмара *Ommastrephes bartrami* в Южной Атлантике // Промысловая ихтиология: Реф. информ. – М., 1974. – Сер.1, вып. 6. – С. 9.

Гаевская А. В., Нигматуллин Ч. М. Биотические связи *Ommastrephes bartrami* (Cephalopoda: Ommastrephidae) в северной и южной частях Атлантического океана // Зоол. журн. – 1976. – 55, вып. 12. – С. 1800 – 1810.

Гаевская А. В., Нигматуллин Ч. М. Некоторые экологические аспекты паразитарных связей крылорукого кальмара (*Sthenoteuthis pteropus* (Steenstrup, 1855) в тропической Атлантике // Биол. науки: Научн. докл. высш. школы. – 1981. – N. 1. – С. 52 – 57

Гаевская А. В., Нигматуллин Ч. М., Шухгалтер О. А. Материалы к изучению гельминтофауны кальмара *Dosidicus gigas* восточной части Тихого океана / Проблемы рационального использования промысловых беспозвоночных: Тез. докл. III Всесоюз. конф. – Калининград, 1982. – С. 218 – 220.

Гаевская А. В., Нигматуллин Ч. М., Шухгалтер О. А. Сравнительно-экологическая характеристика паразитофауны фоновых видов кальмаров сем. Ommastrephidae в юго-западной Атлантике / Тез. докл. 4 Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным. – М., 1986. – Ч. 2. – С. 337 – 338.

Гаевская А. В., Родюк Г. Н. Экологическая характеристика паразитофауны южноатлантического макруруса (*Macrourus carinatus* Günther) // Биол. науки: Научн. докл. высш. школы. – 1988. – N.2. – С. 21 – 25.

Гаевская А. В., Ткачук Л.П., Романова З. А. Паразиты гребневиков – вселенцев в Чёрное море // Экология моря. – 2002. – Вып. 61. – С. 18 – 20.

Гаевская А. В., Умнова Б. А. О паразитофауне основных промысловых рыб Северо-западной Атлантики // Биология моря. – 1977. – № 4. – С. 40 – 47.

Гаевская А. В., Шухгалтер О. А. Онтогенетические особенности формирования гельминтофауны кальмаров семейства Ommastrephidae // Экология моря. – 1992. – Вып. 40. – С. 65 – 71.

Готов Ы., Коларова В., Недева И. Наличие на *Anisakis schupakovi* в заморозена океанска риба // Вет. Сб. – 1989. – 89, № 4. – С. 8 – 10.

Гроздилова Т. А. Личинки анизакид некоторых прибрежных рыб Белого моря / Краткие тез. докл. 2 Всесоюзн. Симп. по паразитам и болезням морских животных. – Калининград: АтлантНИРО, 1976. – С. 19.

- Джміль В. І. Ветеринарно-санітарна експертиза риби, інвазованої нематодами родини Anisakidae: Автореф. дис. ... канд. вет. наук. – Київ, 2002. – 19 с.
- Догель В. А. Зоология беспозвоночных: Учебник для ун-тов / Под ред проф. Полянского Ю. И. – 7-е изд., перераб. и доп. – М.: Высш. школа, 1981. – 606 с.
- Долгих А. В. Черноморские моллюски в жизненном цикле нематоды *Contra-caecum aduncum* (Rud., 1802) // Зоол. журн. – 1966. – 45, вып. 3. – С. 454 – 455.
- Зубченко А. В. Экологический анализ паразитофауны промысловых рыб из открытых вод Северной Атлантики: Дисс. ...канд. биол. наук. – Мурманск, 1984. – 409 с.
- Зуев Г. В., Гаевская А. В., Корнийчук Ю. М., Болмачев А. П. О внутривидовой дифференциации черноморского шпрота (*Spattus spratus phalericus*) у побережья Крыма (предварительное сообщение) // Экология моря. – 1999. – Вып. 49. – С. 10 – 16.
- Ивашкин В. М. Биологические особенности спипурат // Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР. – 1961. – 11. – С. 59 – 91.
- Карасев А. В. Экологическая характеристика паразитофауны путассу *Micromesistius poutassou* (Risso) // Эколого-паразитологические исследования северных морей. – Апатиты, 1984. – С. 82 – 88.
- Карасев А. В. Паразиты путассу *Micromesistius poutassou* (Risso) Северо-Восточной Атлантики (фауна, экология, хозяйственное значение): Дисс. ... канд. биол. наук. – Мурманск, 1987. – 215 с.
- Коротаева В. Д. К гельминтофауне морских промысловых рыб подотряда Trichiuroidei Австрало-Новозеландского района // Тр. ТИНРО. – 1971. – 75. – С. 69 – 84.
- Кулачкова В. Г. Заражённость беломорской сельди (*Clupea harengus pallasii maris-albi* Berg) личинками *Anisakis* sp. / Краткие тез. докл. 2 Всесоюзн. Симп. по паразитам и болезням морских животных. – Калининград: АтлантНИРО, 1976. – С. 36 – 37.
- Курочкин Ю. В. Методы паразитологического инспектирования морской рыбы и рыбной продукции (морская рыба-сырец, рыба охлажденная и мороженая). – М., 1989. – 43 с.
- Курочкин Ю. В., Соловьёва Г. Ф. Данные по заражённости гельминтами кальмара Бартрама *Ommastrephes bartrami* в северо-западной части Тихого океана / Проблемы рационального использования промысловых беспозвоночных: Тез. докл. III Всесоюз. конф. – Калининград, 1982. – С. 224 – 225.
- Мальшиева З. Б. Паразитофауна чёрного палтуса в Тихом океане / 3-я Всесоюзн. конф. по морск. биол.: тез. докл. (Севастополь, октябрь 1988) – Киев, 1988. – ч. 2. – С. 71.
- Мамаев Ю. Н., Парухин А. М., Баева О. М. Паразитические черви камбаловых рыб дальневосточных морей / Паразитические черви животных Приморья и Тихого океана: Сборник работ. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 82 – 113.
- Митенёв В. К. Экологические особенности паразитофауны гольца *Salvelinus alpinus* (L.) Европейского Севера / Планктон прибрежных вод Восточного Мурмана. – Апатиты: Кольский филиал АН СССР, 1982. – С. 105 – 119.
- Мозговой А. А. Аскариды животных и человека и вызываемые ими заболевания. – М.: Изд-во АН СССР, 1953. – 615 с. (Основы нематодологии. – 2, книга 2).
- Мозговой А. А., Семёнова М. К., Шахматова В. И. Жизненный цикл *Contra-caecum microcephalum* (Ascaridata: Anisakidae) – паразита рыбоядных птиц / Гельминты человека, животных и растений и меры борьбы с ними. – М.: Наука, 1968а. – С. 262 – 272.
- Мозговой А. А., Шахматова В. И. Аскариды животных и человека и вызываемые ими заболевания. – М.: Наука, 1973. – 248 с. (Основы нематодологии. – 23, книга 3).

Мозговой А. А., Шахматова В. И., Семёнова М. К. Жизненный цикл *Contra-caecum spiculigerum* (Ascaridata: Anisakidae) – паразита доманших и диких птиц // Тр. ГЕЛАН – 1968б. – 19. – С. 262 – 272.

Мозговой А. А., Шахматова В. И., Семёнова М. К. О жизненном цикле *Goezia ascaroides* (Ascaridata: Goeziidae) – нематоды пресноводных рыб / Работы по гельминтологии: Сб., посвящ. 90-летию акад. К. И. Скрябина. – М., 1971. – С. 259 – 265.

Мордвинова Т. Н. Место и роль миктофовых рыб (Mystophidae) в паразитарной системе Мирового океана // Экология. – 2001. – Вып. 59. – С. 9 – 12.

Найденова Н. Н., Гаевская А. В. Гельминтофауна кальмара-уаланиензиса в Аравийском море / V Всесоюзн. конф. по промысловым беспозвоночным: Тез. докл. – Минск (Нарочь), 9 – 13 октября 1990 г. – Минск, 1990. – С. 181 – 182.

(Найденова Н. Н., Нигматуллин Ч. М., Гаевская А. В.) Naidenova N. N., Nigmatullin Ch., Gaevskaya A. V. The helminth fauna and host-parasite relations of squids *Sthenoteuthis oualaniensis* (Lesson) (Cephalopoda, Ommastrephidae) in the Indian Ocean and the Red Sea / Parasitology and Pathology of Marine Organisms of the World Ocean (Ed. W. Hargis). NOAA Tech. Rep. NMFS 25. – 1985. – P. 113 – 116.

Николаева В. М. К гельминтофауне рыб Средиземного моря / Экспедиционные исследования в Средиземном море в августе – сентябре 1969 г. (64-й рейс нис «Академик А. Ковалевский»). – Киев: Наук. думка, 1970. – С. 38 – 48.

Николаева В. М., Найдёнова Н. Н. Нематоды пелагических и придонно-пелагических рыб морей Средиземноморского бассейна // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1964. – 17. – С. 125 – 158.

Николаева В. М., Шрамова Г. Ф. Выживание личинок нематод в разных температурных условиях // Биология моря. – 1975. – Вып. 34. – С. 110 – 118. (Биодинамические процессы в пелагиали моря: Республ. межведомств. сборн.).

Определитель паразитов позвоночных животных Чёрного и Азовского морей. – Киев: Наук. думка, 1975. – 552 с.

Определитель паразитов пресноводных рыб. Т. 3. Паразитические многоклеточные. – Л.: Наука, 1987. – 583 с. – (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР; Вып. 149).

Попова Т. Н., Вальтер Е. Д. К расшифровке цикла развития нематоды рыб *Contra-caecum aduncum* (Rudolphi, 1802) Baylis, 1920 / Матер. к научн. конф. Всесоюзн. общ. гельминтол. – 1965. – ч. 1. – С. 175 – 178.

Попова Т. Н., Вальтер Е. Д. Инвазия беломорских полихет личинками аскаридат / Проблемы паразитологии. – Киев: Наук. думка, 1967. – С. 181 – 182.

Пронина С. В., Пронин Н. М. Микроратоморфология желудка байкальского тюленя при паразитировании нематоды *Contra-caecum osculatum* / Зоопаразитология Забайкалья. – Улан-Удэ, 1982. – С. 89 – 96.

Раймер Л. В., Бергер Х., Хеуер Б. и др. О распространении личинок гельминтов в планктонных животных Северного моря // Паразитология. – 1971. – 5, № 6. – С. 542 – 550.

Родюк Г. Н. Проблема анизакиоза салаки и пути её решения в Калининградской области // Морская индустрия. – 2001. – 2. – С. 22 – 23.

Савинов В. А. Некоторые общие закономерности стадийного развития гельминтов и их возникновения в филогенезе // Уч. зап. Калининск. пед. ин-та. – 1964. – 31. – С. 143 – 180.

Савинов В. А. Классификация резервуарного (паратенического) паразитизма в зависимости от его положения в онтогенезе и последовательной смены хозяев гельминтов // Уч. зап. Калининск. пед. ин-та. – 1969. – 67. – С. 83 – 113.

Сердюков А. М. Проблема анизакидоза // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 1993. – № 2. – С. 50 – 54.

- Смогоржевская Л. А. Гельминты водоплавающих и болотных птиц фауны Украины. – Киев: Наук. думка, 1976. – 416 с.
- Соловьева Г. Ф., Красных А. М. Обнаружение личинки *Anisakis simplex* (Ascaridata, Anisakidae) в желудке у человека / Паразиты животных и растений: Сборн. научн. трудов. – Владивосток, 1989. – С. 131 – 133.
- Солонченко А. И., Ковалёва Т. М. Личинки нематод *Hysterothylacium aduncum* в рачках *Pseudocalanus elongatus* // Экология моря. – 1985. – Вып. 20. – С. 65 – 66.
- Шульман С. С. Паразиты рыб восточной части Балтийского моря // Тр. совещ. Икhtiол. комиссии Академии наук СССР. – 1959. – Вып. 9.: Совещ. по болезням рыб, 1957 г. – С. 184 – 187.
- Шульман С. С., Шульман-Альбова Р. Е. Паразиты рыб Белого моря. – М.-Л.: Изд. АН СССР, 1953. – 169 с.
- Шульц Р. С., Давтян Э. А. Резервуарный паразитизм, его биологическое и практическое значение // Тр. Инт-та вет. Казах. Фил. ВАСХНИЛ. – 1955. – 7. – С. 154 – 166.
- Шухгалтер О. А. Гельминтофауна кальмаров открытых вод Южной Америки: Дисс. ... канд. биол. наук. – Калининград, 1988. – 230 с.
- Щепкина А. М. Влияние личинок нематод *Contracaecum aduncum* на липидный состав тканей черноморской хамсы // Биология моря. – Киев: Наук. думка, 1978. – Вып. 45. – С. 109 – 112.
- Abollo E., D'Amelio S., Pascual S. Fitness of the marine nematode *Anisakis simplex* s.str. in temperate waters of the NE Atlantic // Dis. Aquat. Org. – 2001a. – 45, no. 2. – P. 131 – 139.
- Abollo E., Gestal C., Lopez A., Gonzalez A. F. et al. Squids as trophic bridges for parasite flow within marine ecosystems: The case of *Anisakis simplex* (Nematoda: Anisakidae), or when the wrong way can be right / S. Afr. J. Mar. Sci. – 1998. – 20. – P. 223 – 232. (Spec. Issue: Cephalopod Biodiversity, Ecology and Evolution).
- Abollo E., Gestal C., Pascual S. *Anisakis* infestation in marine fish and cephalopods from Galician waters: an updated perspective // Parasitol. Res. – 2001b. – 87. – P. 492 – 499.
- Adams A. M., Leja L. L., Jinneman K., Beeh J., Yuen G. A. Anisakid parasites, *Staphylococcus aureus* and *Bacillus cereus* in sushi and sashimi from Seattle area restaurants // J. Food Prot. – 1994. – 57, 4. – P. 311 – 317.
- Adroher F. J., Valero A., Ruiz-Valero J., Iglesias L. Larval anisakids (Nematoda: Ascaridoidea) in horse mackerel (*Trachurus trachurus*) from the fish market in Granada (Spain) // Parasitol. Res. – 1996. – 82, no. 3. – P. 253 – 256.
- Agatsuta T. Electrophoretic studies on glucosephosphate isomerase and phosphoglucosyltransferase in two types of *Anisakis* larvae // Intern. J. Parasitol. – 1982. – 12, no. 1. – P. 35 – 39.
- Andrade A., Pinedo M. C., Pereira J., Jr. The gastrointestinal helminths of the Franciscana, *Pontoporia blainvillei*, in southern Brazil // Annual Report International Whaling Commission. – 1997. – 47. – P. 669 – 673.
- Angot V. Infestation de 7 poissons de consommation courante par des larves de nématodes anisakides; efficacité des méthodes de filetage. Conséquences sanitaires et prophylactiques. – Thesis (Biologie, Parasitologie). – 1993. – 285 p.
- Angot V., Brasseur P. European farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) are safe from anisakid larvae // Aquaculture. – 1993. – 118, no. 3 – 4. – P. 339 – 344.
- Apsholm P. E., Uglund K. I., Joedestoel K. A., Berland B. Sealworm (*Pseudoterranova decipiens*) infection in common seals (*Phoca vitulina*) and potential intermediate fish hosts from the outer Oslofjord // Intern. J. Parasitol. – 1995. – 25, no. 2. – P. 367 – 373.
- Arai H. P. Preliminary report on the parasites of certain marine fishes of British Columbia // J. Fish. Res. Bd. Canada. – 1969. – 26. – P. 2319 – 2337.

- Araki J., Kuramochi T., Machida M., Nagasawa K., Uchida A. A note on the parasite fauna of the western North Pacific minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*) // Annual Report International Whaling Commission. – 1997. – 47. – P. 565 – 567.
- Arthur J. R., Albert E. Use of parasites for separating stocks of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Canadian Northwest Atlantic // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1993. – 50, no. 10. – P. 2175 – 2181.
- Ashby B. S., Appleton P. J., Dawson J. Eosinophilic granuloma of gastro-intestinal tract caused by herring parasitic *Eustoma rotundatum* // Brit. Med. J. – 1965. – 1. – P. 1141 – 1145.
- Avşar D. Parasitic fauna of sprat (*Sprattus sprattus phalericus* Risso, 1826) from the Turkish Black Sea coast // Acta Adriat. – 1997. – 38, no. 1. – P. 71 – 76.
- Audicana M. T., Ansoategui I. J., de Corres L. F., Kennedy M. W. *Anisakis simplex*: dangerous – dead and alive? // Trends Parasitol. – 2002. – 18, no. 1. – P. 20 – 25.
- Baer J. G. Ecology of animal parasites. – Urbana, Univ. Illinois Press, 1951. – 224 p.
- Balbuena J. A., Karlbakk E., Saksvik M., Kvenseth A. M., Nylund A. New data on the early development of *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Aisakidae) // J. Parasitol. – 1998. – 84, no. 3. – P. 615 – 617.
- Baylis H. A. “*Capsularia marina*” and the Ascaridae of marine fish // Parasitology. – 1944. – 36, no. 1. – P. 119 – 121.
- Berland B. *Phocascaris cystophorae* sp. nov. (Nematoda) from the hooked seal, with an emendation of the genus // Årbok. Univ. Bergen. – 1963. – 17, no. 1. – P. 1 – 21.
- Berland B. Massenbefall von *Anisakis simplex*-Larven am Magen des Kabeljaus (*Gadus morhua* L.) // IV Wissenschaft. Konfer. Physiol., Biol., Parasit. Nutzfischen (3 – 5 Sept. 1980, Rostock). – Rostock, 1981. – P. 125 – 128.
- Berón-Vera B., Pedraza S. N., Raga J. A., Pertierra A. G. de et al. Gastrointestinal helminths of Commerson’s dolphins *Cephalorhynchus commersonii* from central Patagonia and Tierra del Fuego // Dis. Aquat. Org. – 2001. – 47, no. 2. – P. 201 – 208.
- Biørge A. J. An isopod as intermediate host of cod-worm // Fiskeridir. Scr. Ser. Havunders. – 1979. – 16, no. 14. – P. 561 – 565.
- Blaylock R. B., Margolis L., Holmes J. C. The use of parasites in discriminating stocks of Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*) in the Northeast Pacific // Fish. Bull. – 2003. – 101, no. 1. – P. 1 – 9.
- Boczon K., Gustowska L., Wandurska E. Biochemical and histochemical studies on Baltic herring infected with the larvae of *Anisakis simplex* // Acta parasitol. – 1989. – 34, no.3. – P. 293 – 305.
- Boily F., Marcogliese D.J. Geographical variations in abundance of larval anisakine nematodes in Atlantic cod (*Gadus morhua*) and American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) from the Gulf of St. Lawrence // Can. J. Aquat. Sci. – 1995. – 52 (Suppl. 1). – P. 105 – 115.
- Boje J. Parasites as natural tags on cod in Greenland waters // ICES CM 1987/G:64. – 1987. – 10 p.
- Bouree P., Paugam A., Petithory J. C. Anisakidosis: Report of 25 cases and review of the literature / A collection of publications on nematodes occurring in cod fish 1997. – 1997.
- Bowen W. D. Sealworm (*Pseudoterranova decipiens*), grey seals and fisheries: A review // ICES C. M. 1988/ N:6. Session O. – 1988. – 16 p.
- Bowen W. D. [Ed.] Population biology of sealworm (*Pseudoterranova decipiens*) in relation to its intermediate and seal hosts. – Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. – 1990. – 222. – 306 p.
- Bower S. M., Margolis L. Potential use of helminth parasites in stock identification of flying squid, *Ommastrephes bartrami*, in North Pacific waters // Can. J. Zool. – 1991. – 69, no. 9. – P. 1124 – 1126.

Bower S. M., Margolis L., Yang D. T. C. A preliminary investigation of the helminth parasites of flying squid *Ommastrephes bartrami*, in northeastern Pacific waters and comparison with other parasite survey of Ommastrephidae // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. – 1990. – no. 1750. – 23 p.

Bratley J. A simple technique for recovering larval ascaridoid nematodes from the flesh of marine fish // J. Parasitol. – 1988. – **74**, no.4. – P. 735 – 737.

Bratley J. Identification of larval *Contracaecum osculatum* s. l. and *Phocascaris* sp. (Nematoda: Ascaridoidea) from marine fish by allozyme electrophoresis and discriminant function analysis of morphometric data // Can. J. Fish Aquat. Sci. – 1995. – **52** (Suppl. 1). – P. 116 – 128.

Bratley J., Bishop C. A. Larval *Anisakis simplex* (Nematoda: Ascaridoidea) infection in the musculature of Atlantic cod, *Gadus morhus*, from Newfoundland and Labrador // Can. J. Fish Aquat. Sci. – 1992. – **49**, no. 12. – P. 2635 – 2647.

Bratley J., Bishop C. A., Myers R. A. Geographic distribution and abundance of *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda: Ascaridoidea) in the musculature of Atlantic cod, *Gadus morhua*, from Newfoundland and Labrador / Bowen W. D. [Ed.] Population biology of sealworm (*Pseudoterranova decipiens*) in relation to its intermediate and seal hosts. – Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. – 1990. – **222**. – P. 67 – 82.

Bratley J., Campbell A. A survey of parasites of the American lobster *Homarus americanus* (Crustacea: Decapoda) from the Canadian Maritimes // Can. J. Zool. – 1986. – **44**, no. 9. – P. 1198 – 2003.

Bratley J., Davidson W. S. Genetic variation within *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda: Ascaridoidea) from Canadian Atlantic marine fishes and seals: characterization by RFLP analysis of genomic DNA // Can. J. Fish Aquat. Sci. – 1996. – **53**, no. 2. – P. 333 – 341.

Bratley J., Stenson G. B. Host specificity and abundance of parasitic nematodes (Ascaridoidea) from the stomachs of five phocid species from Newfoundland and Labrador // Can. J. Zool. – 1993. – **71**, no. 11. – P. 2156 – 2166.

Bratley J., Stobo W. T. Infection of definitive hosts / Bowen W. D. [Ed.] Population biology of sealworm (*Pseudoterranova decipiens*) in relation to its intermediate and seal hosts. – Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. – 1990. – **222**. – P. 139 – 145.

Bristow G. A., Berland B. On the ecology and distribution of *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda: Anisakidae) in an intermediate host, *Hippoglossoides platessoides*, in northern Norwegian waters // Int. J. Parasitol. – 1992. – **22**, no.2. – P. 203 – 208.

Burt M. D. B., Campbell J. D., Likely C. G., Smith J. W. Serial passage of larval *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda: Ascaridoidea) in fish // Can. J. Fish Aquat. Sci. – 1990. – **47**, no. 4. – P. 693 – 695.

Carvajal J., Cattán P. E., Castillo C., Schatte P. Larval anisakids and other helminths in the hake, *Merluccius gayi* (Guichenot) from Chile // J. Fish Biol. – 1979. – **15**, no. 6. – P. 671 – 677.

Castro-Pampillon J. A., Soto-Bua M., Rodriguez-Dominguez R. et al. Selecting parasites for use in biological tagging of the Atlantic swordfish (*Xiphias gladius*) // Fish. Res. – 2002. – **59**, no. 1 – 2. – P. 259 – 262.

Cattán P. E., Carvajal J. A study of the migration of larval *Anisakis simplex* (Nematoda: Ascaridida) in the Chilean hake, *Merluccius gayi* (Guichenot) // J. Fish Biol. – 1984. – **24**. – P. 649 – 654.

Chai J. Y., Chu Y. M., Sohn W. M., Lee S. H. Larval anisakids collected from the yellow corvine in Korea // Korean J. Parasitol. – 1986. – **24**, no. 1. – P. 1 – 11.

Chai J. Y., Guk S. M., Sung J. J., Kim H. C., Park Y. M. Recovery of *Pseudoterranova decipiens* (Anisakidae) larvae from codfish of the Antarctic Ocean // Korean J. Parasitol. – 1995. – **33**, no. 3. – P. 231 – 234.

- Chandra C. V., Khan R. A. Nematode infestation of fillets from Atlantic cod, *Gadus morhus*, off eastern Canada // J. Parasitol. – 1988. – **74**, no. 6. – P. 1038 – 1040.
- Chord-Auger S., Miegerville M., Le Pape P. L'Anisakiase dans la région Nantaise. De l'état du poissonnier au Cabinet du Médecin // Parasite. – 1995. – **2**. – P. 395 – 400.
- Choudhury G. S., Bublitz C. G. Fish parasite detection: Potential of biomagnetism / Seafood safety, processing and biotechnology / Shahidi F., Jones Y., Kitts D.D. eds. – Lancaster, PA USA: Techn. Publ. Comp. Inc., 1997. – P. 41 – 51.
- Costa G., Madeira A., Pontes T., Amelio S.D. Anisakid nematodes of the blackspot seabream, *Pagellus bogaraveo*, from Madeiran waters, Portugal // Acta Parasitol. – 2004. – **49**, no. 2. – P. 156 – 161.
- Crampton E. W., Donefer E., Schad D. J. Effect of the ingestion of *Porrocaecum* (Codworm) on growth, voluntary intake and feed efficiency of beagle pups // J. Fish Res. Bd. Canada – 1960. – **17**, no. 4. – P. 501 – 505.
- Dailey M. D., Santangelo R. V., Gilmartin W. G. A coprological survey of helminth parasites of the Hawaiian monk seal from the northwestern Hawaiian Islands // Mar. Mamm. Sci. – 1988. – **4**, no. 2. – P. 125 – 131.
- D'Amelio S., Mattiucci S., Paggi L., Orecchia P. et al. Genetic variation of the pin-niped parasite *Contraecaecum ogmorhini* (Ascaridida, Anisakidae) // Parasitologia. – 1994. – **36**, no suppl. – P. 40.
- Davey J. T. A revision of the genus *Anisakis* Dujardin, 1845 (Nematoda: Ascaridida) // J. Helminthol. – 1971. – **45**, no. 1. – P. 51 – 72.
- Davey J. T. The public health aspects of a larval roundworm from the herring // Community Health. – 1972a. – **4**. – P. 104 – 106.
- Davey J. T. The incidence of *Anisakis* sp. larvae (Nematoda: Ascaridida) in the commercially exploited stocks of herring *Clupea harengus* L., 1758 (Pisces: Clupeidae) in British and adjacent waters // J. Fish Biol. – 1972b. – **4**. – P. 535 – 554.
- Deardorff T. L., Kent M. L. Prevalence of *Anisakis simplex* in pen-reared and wild-caught salmon (Salmonidae) from Puget Sound, Washington // J. Wildl. Dis. – 1989. – **25**, no. 3. – P. 416 – 419.
- Deardorff T. L., Overstreet R. M. *Contraecaecum multipapillatum* (= *C. robustum*) from fishes and birds in the Northern Gulf of Mexico // J. Parasit. – 1980a. – **66**, No. 5. – P. 853 – 856.
- Deardorff T. L., Overstreet R. M. Taxonomy and biology of North American species of *Goezia* (Nematoda: Anisakidae) from fishes, including three new species // Proc. Helminthol. Soc. Wash. – 1980b. – **47**, No. 2. – P. 192 – 217.
- Deardorff T. L., Overstreet R. M. Review of *Hysterothylacium* and *Iheringascaris* (both previously = *Thynnascaris*) (Nematoda: Anisakidae) from the northern Gulf of Mexico // Proc. Biol. Soc. Wash. – 1981a. – **93** (1980). - P. 1035 – 1079.
- Deardorff T. L., Overstreet R. M. Larval *Hysterothylacium* (= *Thynnascaris*) (Nematoda: Anisakidae) from fishes and invertebrates in the Gulf of Mexico // Proc. Helminthol. Soc. Wash. – 1981b. – **48**, No. 2. – P. 113– 126.
- Deardorff T. L., Overstreet R. M. *Hysterothylacium pelagicum* sp. n. and *H. cornutum* (Stossich, 1904) (Nematoda: Anisakidae) from marine fishes // Proc. Helminthol. Soc. Wash. – 1982. – **49**, No. 2. – P. 246 – 251.
- Deardorff T. L., Throm R. Commercial blast-freezing of third-stage *Anisakis simplex* larvae encapsulated in salmon and rockfish // J. Parasit. – 1988. – **74**, No. 4. – P. 600 – 603.
- Desowitz R. S. Human and experimental anisakiasis in the United States // Hokkaido J. Med. Sci. – 1986. – **61**. – P. 358 – 371.
- Des Clers S., Andersen K. Sealworm (*Pseudoterranova decipiens*) transmission to fish trawled from Hvaler, Oslofjord, Norway // J. Fish Biol. – 1995. – **46**, no. 1. – P. 8 – 17.
- Diseases of marine animals / Ed. O. Kinne. – Hamburg, 1984. – **4**, pt. 1. – Introduction, Pisces. – 541 p.

- Dixon B., Kimmins W., Pohajdak B. Variation in color of *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda: Anisakidae) larvae correlates with haemoglobin concentration in the pseudocoelomic fluid // Can. J. Fish Aquat. Sci. – 1993. – **50**, no. 4. – P. 767 – 771.
- Doi K. Clinical aspects of acute heterocheilidiasis of the stomach (due to larvae of *Anisakis* and *Terranova decipiens*) – especially on its differential diagnosis by X-ray and endoscopy. // Stomach and intestine. – 1973. – **8**. – P. 1513 – 1518. (In Japanese with English title and abstract).
- Dong F. M., Cook A. R., Herwig R. P. High hydrostatic pressure treatment of finfish to inactivate *Anisakis simplex* // J. Food Prot. – 2003. – **66**, no. 10. – P. 1924 – 1926.
- Due T. T., Curtis M. A. Parasites of freshwater resident and anadromous Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Greenland // J. Fish Biol. – 1995. – **46**, no. 4. – P. 578 – 592.
- Dujardin F. Histoire naterelle des Helminthes on vers intestinaux. – Paris, 1845. – 155 p. (цит. по Мозговой, 1953).
- Dumke A. Investigations on the occurrence of *Anisakis* spec. larvae within the muscle flesh from blue whiting (*Micromesistius poutassou* Risso) of the Northeast Atlantic // ICES CM. – 1988. – H67. – 22 p.
- Dyer W. C., Williams E. H. Jr, Mignuoci-Giannoni A. A., Jimenez-Marrero N. M. et al. Helminth and arthropod parasites of the brown pelican, *Pelicanus occidentalis*, in Puerto Rico, with a compilation of all metazoan parasites reported from this host in the Western Hemisphere // Avian Pathol. – 2002. – **31**, no. 5. – P. 441 – 448.
- Eltink A. *Anisakis* larvae (Nematoda: Ascaridida) in mackerel (*Scomber scombrus* L.) in ICES sub-areas IV, VI and VIII in 1970 – 1971 and 1982 – 1984 // ICES CM. – 1988 / H: 23. – 27 p.
- Eydal M., Kristmundsson Á., Bambir S. H., Magnúsdóttir R., Hekgason S. Endoparasites of juvenile (age 0+, 1+) cod, *Gadus morhua*, in Icelandic waters – Preliminary results / Ecological Parasitology on the Turn of Millennium: Abstr. Intern. Symp. (S.-Petersburg, Russia, 17 July, 2000). – St.-Petersburg, 2000. – P. 76.
- Eydal M., Olafsdóttir D. Intestinal macroparasites in Angelfish (*Lophius piscatorius* L.) in Icelandic waters / Bull. Scand. Soc. Parasitol.: 21 Symp. of the Scandinavian Society for Parasitology, Bergen (Norway), 12 – 15 Jun 2003. – 2002 – 2003. – **12 – 13**. – P. 60 – 68.
- Fagerholm H.-P. Parasites of fish in Finland. VI. Nematodes. – Abo: Abo Akademi, 1982. – 128 p.
- Fagerholm H.-P. Incubation in rats of a nematode larva from cod to establish its specific identity: *Contracaecum osculatatum* (Rudolphi) // Parasit. Res. – 1988. – **75**, no. 1 – P. 57 – 63.
- Fagerholm H.-P., Overstreet R. M., Humphrey-Smith I. *Contracaecum magnipapillatum* (Nematoda: Ascaridoidea): resurrection and pathogenic effect of a common parasite from proventriculus of *Anous minutus* from the Great Barrier Reef, with a note on *C. variegatum* // Helminthologia. – 1996. – **33**, no. 4. – P. 195 – 207.
- Feiler K., Winkler H. Erstfunde von *Anisakis*-larven in Zander, *Stizostedion luciopercae* aus Küstengewässern der Ostsee // Anfew. Parasitol. – 1981. – **22**, no. 3. – P. 124 – 130.
- Fish diseases and disorders. I. Protozoan and metazoan infections / Ed. Woo K. / Wallingford, Oxon, UK: CAB Intern., 1995. – 808 p.
- Fujino T., Ooiwa T., Ishii Y. Clinical, epidemiological and morphological studies on 150 cases of acute gastric anisakiasis in Fukuoka Prefecture // Japan. J. Parasitol. – 1984. – **33**, no. 1. – P. 73 – 92. (In Japanese with English title and abstract).
- Ghittino P. Come mi sembra che sia nato in Europa il “terremoto Anisakiasi” nei prodotti ittici // Il Pesce. – 1987. – no. 4. – P. 57 – 69.
- Gibson D. I. Aspects of the development of “Herringworm” (*Anisakis* sp. larva) in experimentally infected rats // Nytt. Mag. Zool. – 1970. – **18**, no. 2. – P. 175 – 187.

- Gibson D. I. Ascaroid nematodes – a current assessment / Stone R. A., Platt H. M. and Khalil L. F. (eds.). Concepts in Nematode Systematics. – Acad. Press, London and New York. – 1981. – P. 321 – 338.
- Gibson D. I., Colin J. The *Terranova* enigma // Parasitology. – 1982. – 85, no. 2. – P. 36 – 37.
- Grabda J. From *Anisakis simplex* invasiology. – Ann. Acad. Med. Stetinensis. – 1973. – Supp. 10. – P. 39 – 45.
- Grabda J. The dynamics of the nematode larvae, *Anisakis simplex* (Rud.) invasion in the south-western Baltic herring (*Clupea harengus* L.) // Acta Ichthyol. Piscator. – 1974. – 4, no. 1. – P. 3 – 21.
- Grabda J. The occurrence of anisakid nematode larvae in Baltic cod (*Gadus morhua callarias* L.) and the dynamics of their invasion // Acta Ichthyol. Piscator. – 1976a. – 6, no. 1. – P. 3 – 22.
- Grabda J. Studies on the life cycle and morphogenesis of *Anisakis simplex* (Rud., 1809) (Nematoda, Anisakidae) cultured in vitro // Acta Ichthyol. Piscator. – 1976. – 6, no. 1. – P. 119 – 140.
- Grabda J. The *Anisakis simplex* (Rud.) in the Pomeranian Bay garfish *Belone belone* (L.) and the invasion paths / IV Wissensch. Konfer. Frag. Physiol., Biol. u. Parasitol. v. Nutzfischen.-Rostock. – 1980. – P. 22.
- Grabda J. Studies on survival and development in vitro of *Anisakis simplex* stage III larvae in time // Acta Ichthyol. Piscat. – 1982. – 12, No. 1. – P. 69 – 77.
- Grabda J. Studies on viability and infectivity of *Anisakis simplex* stage III larvae in fresh salted and spiced Baltic herring // Acta Ichthyol. Piscat. – 1983. – 12, No. 2. – P. 117 – 129.
- Grabda J. Marine fish parasitology. An outline. – Warszawa: PWN – Polish Sci. Publ., 1991. – 306 p.
- Gras-Wawrzyniak B., Grawinski E., Wawrzyniak W. Parasitic fauna of *Zoarces viparous* L. in the Puck Gulf // Med. Weter. – 1979. – 35, no. 9. – P. 557 – 561.
- Greve J. H., Albers H. F., Suto B., Grimes J. Pathology of gastrointestinal helminthiasis in the brown pelican (*Pelicanus occidentalis*) // Avian Dis. – 1986. – 30, no. 3. – P. 482 – 487.
- Hafsteinsson H., Rizvi S. S. H. A review of the sealworm problem: Biology, implications and solutions // J. Food Prot. – 1987. – 50, no. 1. – P. 70 – 84.
- Hamre L. A., Karlsbakk E. Metazoan parasites of *Maurolicus mülleri* (Gmelin) (Sternoptychidae) in Herdlefjorden, western Norway // Sarsia. – 2002. – 87, no. 1. – P. 47 – 54.
- Hartwich G. Schlauchwürmer, Nematelminthes, Rund- oder Fadenwürmer, Nematoda, parasitische Rundwürmer von Wirbeltieren. I. Rhabditida und Ascaridida. – Die Tierwelt Deutschlands. – 1975. – Part 62.
- Hauck A. K., May E. B. Histopathological alterations associated with *Anisakis* larvae in Pacific herring from Oregon // J. Wildlife Diseases. – 1977. – 18, 3. – P. 290 – 293.
- Hauksson E. Abundance and prevalence of sealworm (*Pseudoterranova* (=Phocanema) *decipiens* Krabbe) and whaleworm (*Anisakis simplex* Dujardin) larvae in Iceland cod. Comparison between in 1980 – 81 and 1985 – 88 // Hafrannsóknir. – 1992a. – no. 43. – P. 71 – 106.
- Hauksson E. Larval anisakine nematodes in various fish species from the coast of Iceland // Hafrannsóknir. – 1992b. – no. 43. – P. 107 – 123.
- Hauksson E., Olafsdóttir D. Grey seal (*Halicoerus grypus* Fabr.), population biology, food and feeding habits, and importance as a final host for the life-cycle of sealworm (*Pseudoterranova decipiens* Krabbe) in Icelandic waters / Whales, seals, fish and man: Proc. Intern. Symp. on the Biology of Marine Mammals in the North-East Atlantic

- (Tromsø, Norway, 29 Nov – Dec 1, 1994) / Blix A. S., Walloe L., Wltang O. eds. – Amsterdam, Elsevier Sci., 1994. – 4. – P. 565.
- Henderson A. C., Flannery K., Dunne J. An investigation into the metazoan parasites of the spiny dogfish (*Squalus acanthias* L.) off the west coast of Ireland // J. Nat. Hist. – 2002 – 36, no. 14. – P. 1747 – 1760.
- Hennig H.F.K.O. The effect of a larval *Anisakis* (Nematoda: Ascaroidea) on the South West African anchovy, *Engraulis capensis* // J. Cons. int. Explor. Mer. – 1974. – 35, no. 2. – P. 185 – 188.
- Herrerias M. V., Aznar F. J., Balbuena J. A., Raga J. A. Anisakid larvae in the musculature of the Argentinean hake, *Merluccius hubbsi* // J. Food Protection. – 2000. – 63, no. 8. – P. 1141 – 1143.
- Herrerias M. V., Kaarstad S. E., Balbuena J. A., Kinze C. C., Raga J. A. Helminth parasites of the digestive tract of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* in Danish waters: A comparative geographical analysis // Dis. Aquat. Org. – 1997. – 28, no. 3. – P. 163 – 167.
- Hojgaard D. P. Impact of temperature, salinity and light on hatching of eggs of *Anisakis simplex* (Nematoda, Anisakidae), isolated by a new method, and some remarks on survival of larvae // Sarsia. – 1998. – 83, no. 1. – P. 21 – 28.
- Hogans W. E., Hurlbut Th. R. Parasites of the knifefish chimaera, *Rhinochimaera atlantica*, from the Northwest Atlantic Ocean // Canad. Field Naturalist. – 1984. – 98, no. 3. – P. 365.
- Huang W. Anisakidés et anisakidoses humaines // Ann. Parasit. Hum. Comp. – 1988. – 36, no.3. – P. 197 – 208.
- Huang W. Methodes de recherché des larves d'anisakidés dans les poisons marins. Possibilites d'application a l'inspection des poisons commercialises en region parisienne // Recl. Med. Vet. Ec. Alfort, Paris. – 1990. – 166, no. 10. – P. 895 – 900.
- Hubert B., Bacou J., Belveze H. Epidemiology of human anisakiasis: Incidence and sources in France // Am. J. Trop. Med. Hyg. – 1989. – 40, no. 3. – P. 301 – 303.
- Hurst R. J. Identification and description of larval *Anisakis simplex* and *Pseudoterranova decipiens* (Anisakidae: Nematoda) from New Zealand waters // N. Z. J. Mar. Freshwat. Res. – 1984a. – 18. – P. 177 – 186.
- Hurst R. J. Marine invertebrate hosts of New Zealand Anisakidae (Nematoda) // N. Z. J. Mar. Freshwat. Res. – 1984b. – 18. – P. 187 – 196.
- Ichihara A. On the parasitic nematodes of marine fish in Sagami Bay – I. On Horse mackerel, Flasher, Butter fish, Hashikinme, Frigate mackerel, Barracuda and Alfoncin // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. – 1968. – 34, no. 5. – P. 365 – 377.
- Ichihara A., Kato K., Kamegai Sh., Machida M. On the parasites of fishes and shellfishes in Sagami Bay. (No.4) Parasitic helminths of mackerel, *Pneumatophorus japonicus* (Houttuyn) // Res. Bull. Meguro Parasitol. Mus. – 1968. – No. 2. – P. 45 – 60.
- Iglesias R., Leiro J., Ibeira F. M., Santamarina M. T. et al. Antigenic cross-reactivity in mice between third-stage larvae of *Anisakis simplex* and other nematodes // Parasit. Res. – 1996. – 83. – P. 378 – 381.
- Iglesias R., Valero A., Galvez L., Benitez R., Adroher F. J. In vitro cultivation of *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Anisakidae) from 3rd-stage larvae to egg-laying adults // Parasitology. – 2002. – 125, no. 5. – P. 467 – 475.
- Im K. I., Shin H. J., Kim B. H., Moon S. I. Gastric anisakiasis cases in Cheju-do, Korea // Korean J. Parasitol. – 1995. – 33, no. 3. – P. 179 – 186 (in Korean; English summary).
- Inoue K., Oshima S. I., Hirata T., Kimura I. Possibility of anisakid larvae infection in farmed salmon // Fish. Sci. – 2000. – 66, no.6. – P. 1049 – 1052.

- Ishikura H. Epidemiological aspects of intestinal anisakiasis and its pathogenesis / Ishikura N. and Kikuchi K. (eds.). Intestinal anisakiasis in Japan: Infected fish, sero-immunological diagnosis, and prevention. – Springer-Verlag, Tokyo. – 1990.
- Jackson G. L. The “New disease” status of human anisakiasis and North American cases: a review // J. Milk Food Techn. – 1975. – **31**, no. 12. – P. 769 – 773.
- Jackson G. L., Bier J. W., Payne W. L. Experimental anisakiasis in pigs: course of infection with larval *Anisakis* sp. and *Phocanema* sp. nematodes from fishes // Trans. Amer. Microsc. Soc. – 1976. – **95**, no 2. – P. 264.
- Jarling C., Kapp H. Infestation of Atlantic chaetognaths with helminths and ciliates // Dis. Aquat. Org. – 1985. – **1**, no. 1. – P. 23 – 28.
- Jefferies D. J., Hanson H. M., Harris E. A. The prevalence of *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda) and *Corynosoma strumosum* (Acanthocephala) in otters *Lutra lutra* from coastal sites in Britain // J. Zool. – 1990. – **221**, no. 2. – P. 316 – 321.
- Jensen T., Andersen K., Des Clers S. Sealworm (*Pseudoterranova decipiens*) infections in demersal fish from two areas in Norway // Can. J. Zoo. – 1994. – **72**, no. 4. – P. 598 – 608.
- Jensen T., Idaas K. Infection with *Pseudoterranova decipiens* (Krabbe, 1878) larvae in cod (*Gadus mohrua*) relative to proximity of seal colonies // Sarsia. – 1992. – **76**, no. 4. – P. 227 – 230.
- Johnston T. H., Mawson P. M. Some Ascarid nematodes from Australian marine fish // Trans. Roy. Soc. S. Austr. – 1943. – **67**.
- Johnston T. H., Mawson P. M. Report on some parasitic nematodes from the Australian Museum // Rec. Austral. Mus. – 1951. – **22**. – P. 289 – 297.
- Jones D. H. Food, parasites and reproductive cycle of pelagic redfish (*Sebastes mentella* Travin) from weather station Alfa in the North Atlantic // Bull. Marine Ecol. – 1970. – **6**. – P. 347 – 370.
- Jones J. B. Movements of albacore tuna (*Thunnus alalunga*) in the South Pacific: Evidence from parasites // Mar. Biol. – 1991. – **111**, no. 1. – P. 1 – 9.
- Juarez-Arroyo J., Salgado-Maldonado G. Helminthos de la “lisa” *Mugil cephalus* Linn. at Topolobampo, Finaloa, Mexico // An. Inst. Biol. Nac. Auton. Mex. Zool. – 1989. – **60**, no. 3. – P. 279 – 298.
- Kagei N., Asano K., Kihata M. On the examination against the parasites of Antarctic krill, *Euphausia superba* // Sci. Rep. Whales Res Inst. – 1978. – No. 30. – P. 311 – 313.
- Kagei N., Isogaki H. A case of abdominal syndrome caused by the presence of a large number of *Anisakis* larvae // Intern. J. Parasit. – 1992. – **22**, No. 2. – P. 251 – 253.
- Kagei N., Sano M., Takahashi Y. et al. A case of acute abdominal syndrome caused by *Anisakis* type-II larva // Jap. J. Parasit. - 1978. - **27**, No. 5. - P. 427 - 431.
- Kakatcheva-Avramova D., Todorov I., Menkova I. The influence of low temperature on *Contracaecum aduncum* Rudolphi, 1802 larvae in *Sprattus sprattus sultinus* // Helminthology. - Sofia: Bulg. Acad. Sci., 1982. - **13**. - P. 35 - 43.
- Karl H. Ueberlebensfaehigkeit von Nematodenlarven (*Anisakis simplex*) bei der Herstellung von Heringsfilets nach Matjesart unter Verwendung frischer Rohware // Inf. Fischwirtsch. – 1987. – **34**, 3. – P. 137 – 138.
- Karl H. The *Anisakis* problem in Germany / Northern Europe // Bull. Scand. Soc. Parasitol. – 2003. – **12** – **13**. - P. 2002 – 2003.
- Karl H., Keinemann M. Ueberlebensfaehigkeit von Nematodenlarven (*Anisakis* sp.) in gefrostenen Heringen // Arch. Lebensmittelhyg. – 1989. – **40**, no. 1. – P. 14 – 16.
- Karl H., Priebe K. Abtoetung von juvenilen Nematoden (*Anisakis* sp.) in Seefischen durch Kohlendioxid-Frostung bei -60 degree C // Arch. Lebensmittelhyg. – 1991. – **42**, no. 2. – P. 46 – 47.
- Karlsbakk E., Skajaa K., Nyund A. Parasites of cultured herring (*Clupea harengus*) larvae fed natural zooplankton // Bull. Eur. Ass. Fish Pathol. – 2003. – **23**, no. 1. – P. 25– 34.

Kato K., Kagei N., Hayashi Y., Ando Y. Parasitological and epidemiological survey of anisakid larvae from sardines, *Engraulis japonica*, caught in the sea near Kamogawa city, Chiba Prefecture, Japan, where humane anisakiasis prevailed // Jap. J. Parasitol. – 1992. – 41, no. 5. – P. 425 – 430.

Kazich M. Nematodes in Pollack – migratory behavior of nematode larvae: Dipl. Arbeit (oekotrophol.). – Fachhochschule, Hamburg 1991. – 70 p.

Kerstan S. N. The infestation of fish from the Wadden Sea 1888 – 1990 with larval nematodes. – Diss. (Dr. rer. nat.), 1991. – 148 p.

Khalil L. F. Larval nematodes in the herring (*Clupea harengus*) from British coastal waters and adjacent territories // J. mar. biol. Ass. U. K. – 1969. – 49. – P. 641 – 659.

Khan R. A., Tuck C. Parasites as biological indicators of stocks of Atlantic cod (*Gadus morhua*) off Newfoundland, Canada // Can. J. Fish Aquat. Sci. – 1995. – 52, no. (Suppl. 1). – P. 195 – 201.

Kijewska A., Rokicki J., Sitko J., Węgrzyn G. Ascaridoidea: a simple DNA assay for identification of 11 species infecting marine and freshwater fish, mammals, and fish-eating birds // Exp. Parasitol. – 2002. – 101, no. 1. – P. 35 – 39.

Kim C. H., Chung B. S., Moon Y. I., Chun S. H. A case report on human infection with *Anisakis* sp. in Korea // Korean J. Parasitol. – 1971. – 9, no. 1. – P. 39 – 43 (in Korean; English summary).

Kinne O. (ed.). Diseases of marine animals. – Hamburg, 1984. – 4, pt. 1. – Introduction, Pisces. – 541 p.

Kino H., Watanabe K., Matsumoto K. et al. Occurrence of anisakiasis in the western part of Shizuoka Prefecture, with special reference to the prevalence of anisakid infections in sardine, *Engraulis japonica* // Jap. J. Parasitol. – 1993. – 42, 4. – P. 308 – 312.

Klöser H., Ploetz J., Palm H. et al. Adjustment of anisakid nematode life-cycles to the high Antarctic food web as shown by *Contracaecum radiatum* and *C. osculatum* in the Weddell Sea // Antarct. Sci. – 1992. – 4, no. 2. – P. 171 – 178.

Knapen F. van. *Anisakis*-Infectionen in den Niederlanden / Proceedings of the food science advisory board for the German fisheries: 31 Ann. Meet. / Noelle H. ed. – 1988. – 13. – P. 65 – 76.

Kóie M. Nematode parasites in teleosts from 0 to 1540 m depth off the Faroe Islands (the North Atlantic) // Ophelia. – 1993a. – 38, No. 3. – P. 217 – 243.

Kóie M. Aspects of the life cycle and morphology of *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae) // Can. J. Zool. – 1993b. – 71. – P. 1289 – 1296.

Kóie M. Experimental infections of copepods and sticklebacks *Gasterosteus aculeatus* with small ensheathed and large third-stage of *Anisakis simplex* (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae) // Parasitol. Res. – 2001. – 87, no. 1. – P. 32 – 36.

Kóie M., Berland B., Burt M. D. B. Development to third-stage larvae occurs in the eggs of *Anisakis simplex* and *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1995. – 52 (Suppl. 1). – P. 134 – 139.

Kóie M., Fagerholm H.-P. Third-stage larvae emerge from eggs of *Contracaecum osculatum* sensu stricto (Nematoda, Anisakidae) // J. Parasitol. – 1993. – 79, 5. – P. 777 – 780.

Kóie M., Fagerholm H.-P. The life cycle of *Contracaecum osculatum* (Rudolphi, 1802) sensu stricto (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae) in view of experimental infections // Parasitol. Res. – 1995. – 81. – P. 481 – 489.

Konishi K., Sakurai Y. Geographical variations in infection by larval *Anisakis simplex* and *Contracaecum osculatum* (Nematoda, Anisakidae) in walleye pollock *Theragra chalcogramma* stocks off Hokkaido, Japan // Fish. Sci. – 2002. – 68. – P. 534 – 542.

Landry T., Boghen A. D., Hare G. M. Parasites of blueback herring (*Alosa aestivalis*) and of alewife (*Alosa pseudoharengus*) in the Miramichi River, New Brunswick // Can. J. Zool. – 1992. – **70**, no. 8. – P. 1622 – 1624.

Lang T., Damm U., Weber W. et al. Infection of herring (*Clupea harengus* L.) with *Anisakis* sp. larvae in the western Baltic // Arch. Fischereiwiss. – 1990. – **40**, no. 1 – 2. – P. 101 – 117.

Larsen A. H., Bresciani J., Buchmann K. Interactions between ecto- and endoparasites in trout *Salmo trutta* // Vet. Parasitol. – 2002. – **103**, no. 1. – P. 167 – 173.

Lebour M. V. Parasites of *Sagitta bipunctata* // J. Mar. Biol. Ass. U. K. – 1917. – **11**, no. 2. – P. 201 – 206.

Lee E.V., Khan R.A. Length-weight-age relationships, food, and parasites of Atlantic cod (*Gadus mohrua*) off coastal Labrador within NAFO Divisions 2H and 2J – 3K // Fish. Res. – 2000. – **45**. – P. 65 – 72.

Lee I. H., Jamg S., Lee C. Y. et al. A case of human infection of the larvae from *Pseudoterranova decipiens* // Korean J. Gastrointest. Endoscopy. – 1988. – **18**. – P. 732 – 736.

Leinemann M., Karl H. Untersuchungen zur Differenzierung lebender und toter Nematodenlarven (*Anisakis* sp.) in Heringen und Heringserzeugnissen // Arch. Lebensmittelhyg. – 1988. – **39**, no. 6. – P. 147 – 150.

Lester R. J. G., Sewell K. B., Barnes A., Evans K. Stock discrimination of orange roughy, *Hoplostethus atlanticus* by parasite analysis // Mar. Biol. – 1988. – **99**, no. 1. – P. 137 – 143.

Lick R. R. Stomach nematodes of harbour seal (*Phoca vitulina*) from the German and Danish Wadden Sea // ICES CM 1989. – N;7. – 22 p.

Lick R. R. Stomach nematodes of harbour seal *Phoca vitulina* and harbour porpoise *Phocoena phocoena* from the German part of the North Sea and Baltic Sea / European Research on Cetaceans: Proc. 4th Annual Conf. Europ. Cet. Soc.: Palma de Mallorca, Spain, 2 – 4 March 1990 / Evans P. G. H., Aguilar A., Smeenk C., eds. – 1990a. – P. 128.

Lick R. R. First record of fish intermediate hosts of *Contracaecum* spp. Larvae, probably *C. osculatum* Rudolphi, 1802, an anisakine nematode maturing in pinnipeds, in the German Wadden Sea // ICES CM. – 1990b. – N:17. – 18 p.

Lida At., Oka Sh., Daikoku T., Oishi J. // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. – 1987. – **38**, no. 3. – P. 301 – 310 (Engl. summary).

Likely C. Q., Burt M. D. B. Cultivation of *Pseudoterranova decipiens* (sealworm) from third-stage larvae to egg-laying adults in vitro // Can. J. Fish Aquat. Sci. – 1989. – **46**, no. 7. – P. 1095 – 1096.

Lunneryd S. G. Anisakid nematodes in the harbour seal *Phoca vitulina* from the Kattegat-Skagerrak and Baltic // Ophelia. – 1991. – **34**, no. 2. – P. 105 – 115.

Ma H. W., Jiang T. J., Quan F. S., Chen X. G. et al. The infection status of anisakid larvae in marine fish and cephalopods from the Bohai Sea, China and their taxonomical consideration // Korean J. Parasitol. – 1997. – **35**, no. 1. – P. 19 – 24.

MacKenzie K. Some parasites and diseases of blue whiting, *Micromesistius poutasou* (Risso), to the north and west of Scotland and at the Faroe Islands // Scott. Fish. Res. Rep. – 1979. – No. 17. – 17 p.

MacKenzie K. Relationships between the herring, *Clupea harengus* L., and its parasites // Advances in Marine Biology. – 1987. – **24**. – P. 263 – 319.

Makings P. *Mesopodopsis slabberi* (Mysidacea) at Millport, W. Scotland, with the parasitic nematode *Anisakis simplex* // Crustaceana. – 1981. – **41**, no. 3. – P. 310 – 312.

Manfredi M. T., Ganduglia S., Dini V. Et al. Preliminary results on Anisakidae larvae in fishes caught in the Ligurian Sea // Boll. Soc. Ital. Pathol. Ittica. – 1993. – **5**, no. 12. – P. 19 – 27.

Marcogliese D. J. *Nemesys americana* (Crustacea: Mysidacea) as an intermediate host for sealworm, *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda: Ascaridoidea), and spirurid nematodes (Acuarioidea) // Can. J. Fish Aquat. Sci. – 1992. – 49, no. 3. – P. 513 – 515.

Marcogliese D. J. Geographic and temporal variations in levels of anisakid nematode larvae among fishes in the Gulf of St. Lawrence. Eastern Canada Lawrence // Can. Tech. Rep.. Fish. Aquat. Sci. – 1995. – no. 2029 – 24 p.

Marcogliese D. J. Fecundity of sealworm (*Pseudoterranova decipiens*) infecting grey seals (*Halichoerus grypus*) in the Gulf of St. Lawrence, Canada: lack of density-dependent effects // Int. J. Parasitol. – 1997. – 27, no. 11. – P. 1401 – 1409.

Marcogliese D. J., Boily F., Hammill M. O. Distribution and abundance of stomach nematodes (Anisakidae) among grey seals (*Halichoerus grypus*) and harp seals (*Phoca groenlandica*) in the Gulf of St. Lawrence // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1996. – 53, 12. – P. 2829 – 2836.

Marcogliese D. J., McClelland G. *Corynosoma wagneri* (Acanthocephala: Polymorphida) and *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda: Ascaridoidea) larvae in Scottish shelf groundfish // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1992. – 49, no. 10. – P. 2062 – 2069.

Margolis L. Public health aspects of “codworm” disease // J. Fish. Res. Bd. Can. – 1977. – 34, no. 7. – P. 887 – 898.

Margolis L., Beverley-Burton M. Response of mink (*Mustela vison*) to larval *Anisakis simplex* (Nematoda: Ascaridida) // Int. J. Parasitol. – 1977. – 7. – P. 269 – 273.

Margolis L., Boyce N. P. Helminths parasites from North Pacific anadromous Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*, established in New Zealand // J. Parasitol. – 1990. – 76, no. 1. – P. 133 – 135.

Margolis L., McDonald T. E. Parasites of White Sturgeon, *Acipenser transmontanus*, from the Fraser River, British Columbia // J. Parasitol. – 1986. – 77, no 5. – P. 794 – 796.

Markowski S. Über die Entwicklungsgeschichte und Biologie des Nematoden *Contraecum aduncum* (Rudolphi 1801) // Bull. Acad. Polon. Sci. et des Lettres. cl. Sci. math. et Natur. – 1941 – Ser. B (2). – P. 227 – 247.

Martell D. J., McClelland G. Transmission of *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda: Ascaridoidea) via benthic macrofauna to sympatric flatfishes (*Hippoglossoides platessoides*, *Pleuronectes ferrugineus*, *P. americanus*) on Sable Island Bank, Canada // Mar. Biol. – 1995. – 122, no. 1. – P. 129 – 135.

Martins M. L., Fujimoto R. Y., Moraes F. R., Andrade P. M., Nascimento A. A., Malheiros E. B. Description and prevalence of *Thynnascaris* sp. larvae Dollfus, 1933 (Nematoda, Anisakidae) in *Plagioscion squamosissimus* Heckel, 1840 from Volta Grande Reservoir, State of Minas Gerais, Brasil // Rev. Bras. Biol. – 2000. – 60, no. 3.

Mattiucci S., Cianchi R., Nascetti G., Paggi L. et al. Natural hybridization between seal anisakids *Phocascaris phocae* and *P. cystophorae* species (Nematoda, Ascaridoidea) // Bull. Ca. Soc. Zool. – 1996. – 27. – P. 79.

Mattiucci S., Cianchi R., Nascetti G., Paggi L. et al. Genetic evidence for two sibling species within *Contraecum ogmorhini* Johnston & Mawson, 1941 (Nematoda, Anisakidae) from otariid seals of boreal and austral regions // Syst. Parasitol. – 2003. – 54, no. 1. – P. 13 – 23.

Mattiucci S., Nascetti G., Cianchi R., Paggi L. et al. Genetic and ecological data on the *Anisakis simplex* complex, with evidence for a new species (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae) // J. Parasitol. – 1997. – 83, no. 3. – P. 401 – 416.

Mattiucci S., Paggi L., Nascetti G., Abollo E. et al. Genetic divergences and reproductive isolation between *Anisakis brevispicula* and *Anisakis physeteris* (Nematoda, Anisakidae) // Int. J. Parasitol. – 2001. – 31, no. 1. – P. 9 – 14.

- Mattiucci S., Paggi L., Nascetti G., Ishikura H. et al. Genetic and morphological identification of *Anisakis*, *Contracaecum* and *Pseudoterranova* from Japanese waters (Nematoda, Ascaridoidea) // Syst. Parasitol. – 1998. – **40**, no. 2. – P. 81 – 92.
- Mattiucci S., Paggi L., Nascetti G., Santos C. P. et al. Genetic markers in the study of *Anisakis typica* (Diesing, 1860): larval identification and genetic relationships with other species of *Anisakis* Dujardin, 1845 (Nematoda, Anisakidae) // Syst. Parasitol. – 2002. – **51**, no. 3. – P. 159 – 170.
- Mazzoni H. E. Chaetognaths infested with larvae of *Contracaecum* sp. (Nematoda, Anisakidae) in the Argentine sea // Physys A. – 1986. – **44**, no. 106. – P. 8 – 20.
- McCladdery S. The parasites of northwestern Atlantic herring (*Clupea harengus* L.) // NAFO SCR Doc. 82/IX/97. – 1982. – Ser. N. 606. – 9 p.
- McClelland G. *Phocanema decipiens*: molting in seals // Exp. Parasitol. – 1980. – **49**, no. 1. – P. 128 – 136.
- McClelland G. *Phocanema decipiens* (Nematoda, Anisakinae): experimental infections in marine copepods // Can. J. Zool. – 1982. – **60**. – P. 502 – 509.
- McClelland G. Larval sealworm *Pseudoterranova decipiens* infections in benthic macrofauna / Bowen W. D. [Ed.] Population biology of sealworm (*Pseudoterranova decipiens*) in relation to its intermediate and seal hosts. – Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. – 1990. – **222**. – P. 47 – 65.
- McClelland G. Experimental infection of fish with larval sealworm, *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda, Anisakinae) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1995. – **52**, no. suppl. 1. – P. 140 – 156.
- McClelland G., Misra R. K., Martell D. J. Larval anisakine nematodes in various fish species from Sable Island Bank and vicinity / Bowen W. D. [Ed.] Population biology of sealworm (*Pseudoterranova decipiens*) in relation to its intermediate and seal hosts. – Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. – 1990. – **222**. – P. 83 – 118.
- McConnell C. J., Marcogliese D. J., Stacey M. W. Settling rate and dispersal of sealworm eggs (Nematoda) determined using a revised protocol for myxozoan spores // J. Parasitol. – 1997. – **83**, no. 2. – P. 203 – 206.
- Measures L. N. Effect of temperature and salinity on development and survival of eggs and free-living larvae of sealworm (*Pseudoterranova decipiens*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1996. – **53**, no. 12. – P. 2804 – 2807.
- Measures L. N., Hong H. The number of moults in the egg of sealworm, *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda, Ascaridoidea): an ultrastructural study // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1995. – **52**, no. (Suppl. 1). – P. 156 – 160.
- Möller H., Holst S., Lüchtenberg H., Petersen F. Infection of ell *Anguilla anguilla* from the River Elbe estuary with two nematodes, *Anguillicola crassus* and *Pseudoterranova decipiens* // Dis. Aquat. Org. – 1991. – **11**, no. 3. – P. 193 – 199.
- Möller H., Klatt S. The role of smelt as transmitter of sealworm *Pseudoterranova decipiens* in the Elbe estuary // ICES CM 1988/13. – 14 p.
- Monstad T. Some aspects of mortality, condition factors and liver state with *Anisakis* infection in blue whiting in the North-east Atlantic / Biology and fisheries of the Norwegian spring herring and blue whiting in the Northeast Atlantic: Proc. 4th Soniet-Norwegian Symp., Bergen, 12 – 16 June 1989 / Monstad T., ed. – 1990. – P. 319 – 339.
- Moore A. B. M. Metazoan parasites of the lesser-spotted dogfish *Scyliorhinus canicula* and their potential as stock discrimination tools // J. Mar. Biol. Ass. U. K. – 2001. – **81**, no.6. – P. 1009 – 1013.
- Moravec F. Studies on the development of *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779) (Nematoda, Heterocheilidae) // Věst. Čs. Společ. zool. – 1970. – **34**. – P. 33 – 49.
- Moravec F. Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe. – Dordrecht / Boston / London: Kluwer Acad. Publ., 1994. – 473 p.

- Moravec F., Baruš V. Studies on parasitic worms from Cuban fishes // Věstn. Českoslov. Společn. Zool. – 1971. – **35**, no. 1. – P. 56 – 74.
- Moravec F., Nagasawa K. *Hysterothylacium japonicum* sp. n. (Nematoda, Anisakidae) from the arctic marine fish *Trachipterus ishikawai* in Japan // Acta Parasitol. – 1998. – **43**, no. 1. – P. 39 – 42.
- Moravec F., Nagasawa K. Redescription of *Raphidascaris gigi* Fujita, 1928 (Nematoda, Anisakidae), a parasite of freshwater fishes in Japan // Syst. Parasitol. – 2002. – **52**, no. 3. – P. 193 – 198.
- Moravec F., Nagasawa K., Urawa S. Some fish nematodes from fresh waters in Hokkaido, Japan // Folia Parasitol. – 1985. – **32**, no. 4. – P. 305 – 316.
- Moravec F., Thatcher V. E. *Raphidascaroides brasiliensis* n. sp. (Nematoda, Anisakidae), an intestinal parasite of the thorny catfish *Pterodoros granulosus* from Amazonia, Brazil // Syst. Parasitol. – 1997. – **38**, no. 1. – P. 65 – 71.
- Moreno-Ancillo A., Caballero M. T., Cabañas R., Contreras R. et al. Allergic reactions to *Anisakis simplex* parasitizing seafood // Ann. Allergy, Asthma & Immunol. – 1997. – **79**. – P. 246 – 250.
- Moser M., Hsieh J. Biological tags for stock separation in Pacific herring, *Clupea harengus pallasi* in California // J. Parasitol. – 1992. – **78**, no. 1. – P. 54 – 60.
- Mujib-Bilqees F., Fatima H. Atrophy of liver of *Hilsa ilisha* (Ham.) infected with *Anisakis* sp. larvae // Pak. J. Zool. – 1993a. – **25**, 1. – P. 87 – 88.
- Mujib-Bilqees F., Fatima H. Histopathology of stomach of *Hilsa ilisha* (Ham.) infected with *Anisakis* sp. larvae (Nematoda: Anisakidae) // Pak. J. Zool. – 1993b. – **25**, 2. – P. 103 – 107.
- Mutlu E., Bingel F. Distribution and abundance of ctenophores and their zooplankton food in the Black Sea. I. *Pleurobrachia pileus* // Marine Biology. – 1999. – **135**. – P. 589 – 601.
- Myers B. J. The migration of *Anisakis*-type larvae in experimental animals // Can. J. Zool. – 1963. – **41**, no. 1. – P. 147 – 148.
- Myers B. J. Research then and now on the Anisakidae nematode // Trans. Amer. Microsc. Soc. – 1976. – **95**, no. 1. – P. 137 – 142.
- Myjak P., Szostakowska B., Wojciechowski L. et al. Anisakid larvae in cod from the southern Baltic Sea // Arch. Fish. Mar. Res. – 1994. – **42**, no. 2. – P. 149 – 161.
- Nagasawa K. Review of human pathogenic parasites in Japanese common squid (*Todarodes pacificus*) / Okurani T., O'Dor R. K., Kubodera T. (eds.) Recent Advances in Fisheries Biology. – Tokai Univ. Press, Tokyo. – 1993. – P. 293 – 312.
- Nagasawa K., Moravec F. Larval anisakid nematodes from four species of squid (Cephalopoda: Teuthoidea) from the central and western North Pacific Ocean // J. Nat. Hist. – 2002. – **36**, no. 8. – P. 883 – 891.
- Nascetti G., Cianchi R., Mattiucci S., D'Amelio S. et al. Three sibling species within *Contracaecum osculatatum* (Nematoda, Ascaridida, Ascaridoidea) from the Atlantic Arctic-Boreal region: Reproductive isolation and host preferences // Int. J. Parasitol. – 1993. – **23**, no. 1. – P. 105 – 120.
- Nascetti G., Mattiucci S., Paggi L., Bullini L. Genetic and ecological studies on *Contracaecum* larvae (Nematoda, Anisakidae), parasitic on fish from the Ross Sea, Antarctica // Biol. Mar. Mediterr. – 1997. – **4**, no. 1. – P. 664 – 665.
- Nascetti G., Paggi L., Orecchia P., Smith J. W. et al. Electrophoretic studies on the *Anisakis simplex* complex (Ascaridida, Anisakidae) from the Mediterranean and North-East Atlantic // Int. J. Parasitol. – 1986. – **16**, no. 6. – P. 633 – 640.
- Navarro P., Izquierdo S., Pérez-Soler P., Hornero M. I., Lluch J. Contribucion al conocimiento de la helmintofauna de los herpetos ibéricos. VIII. Nematoda Ascaridida Skrijabin et Schultz, 1940 de *Rana* spp. // Rev. Ibér. Parasitol. – 1988. – **2**. – P. 167 – 173.

- Navone G. T., Sardella N. H., Timi J. T. Larvae and adults of *Hysterothylacium aduncum* (Rud., 1802) (Nematoda: Anisakidae) in fishes and crustaceans in the South West Atlantic // Parasite. – 1998. – **5**, no. 2. – P. 127 – 136.
- Noh J. H., Kim S. M., Ock M. S., Park M. I., Goo J. Y. A case of acute gastric anisakiasis provoking severe clinical problems by multiple infection // Korean J. Parasitol. – 2003. – **41**, no. 2. – P. 97 – 100.
- Norris D. E., Overstreet R. M. The public health implications of larval *Thynnascaris* nematodes from shellfish // J. Milk Food Technol. – 1976. – **39**, no. 1. – P. 47 – 54.
- Odening K. Conception and terminology of hosts in Parasitology // Advances in Parasitology (ed. B. Dawes). – Lnd – NY – SF, 1976. – **14**. – P. 1 – 93.
- Olafsdottir D., Hauksson E. Anisakid nematodes in the common seal (*Phoca vitulina* L.) in Icelandic waters // Sarsia. – 1998. – **83**, no. 4. – P. 309 – 316.
- Oliva M. E., Castro R. E., Burgos R. Parasites of the flatfish *Paralichthys adspersus* (Steindachner, 1867) (Pleuronectiformes) from northern Chile // Mem. Inst. Oswaldo Cruz. – 1996. – **91**, no. 3. – P. 301 – 306.
- Orecchia P., Mattiucci S., Amelio S., Paggi L. et al. Two new members in the *Contracaecum osculatum* complex (Nematoda, Ascaridoidea) from the Antarctic // Int. J. Parasitol. – 1994. – **24**, no. 3. – P. 367 – 377.
- Øresband V. Parasites of the chaetognath *Sagitta setosa* in the western English Channel // Mar. Biol. – 1986. – **92**, no. 1. – P. 87 – 91.
- Oshima T. *Anisakis* and anisakiasis in Japan and adjacent area / Progress in medical Parasitology in Japan. – **4**. – Meguro Parsitological Museum, Tokyo, Japan, 1972. – P. 301 – 393.
- Oshima T. Anisakiasis – Is the sushi bar guilty? // Parasitol. Today. – 1987. – **3**, no. 2. – P. 44 – 48.
- Oshima T., Shimazu T., Koyama H., Akahane H. // Jap. J. Parasitol. – 1968. – **18**. – P. 241.
- Overstreet R. M. Marine maladies? Worms, germs, and other symbionts from the Northern Gulf of Mexico. – Mississippi, Ocean Springs: Blossman Printing, Inc., 1978. – 140 p.
- Overstreet R. M., Meyer G. W. Hemorrhagic lesions in stomach of rhesus monkey caused by a piscine ascaridoid nematode // J. Parasitol. – 1981. – **67**, No. 2. – P. 226 – 235.
- Paggi L., Mattiucci S., Gibson D. I., Berland B., Nascetti G., Cianchi R., Bullini L. *Pseudoterranova decipiens* species A and B (Nematoda, Ascaridoidea): nomenclatural designation, morphological diagnostic characters and genetic markers // Syst. Parasitol. – 2000. – **45**, no. 3. – P. 185 – 197.
- Paggi L., Nascetti G., Cianchi R., Orecchia P. et al. Genetic evidence for three species within *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda, Ascaridida, Ascaridoidea) in the North Atlantic and Norwegian and Barents Seas // Int. J. Parasitol. – 1991. – **21**, no. 2. – P. 195 – 212.
- Palm H., Andersen K., Kloeser H., Ploetz J. Occurrence of *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda) in fish from the southeastern Weddell Sea (Antarctic) // Polar Biol. – 1994. – **14**, no. 8. – P. 539 – 544.
- Pascual S., Gonzales A., Arias C., Guerra A. Histopathology of larval *Anisakis simplex* B (Nematoda, Anisakidae), parasites of short-finned squid in the S. E. North Atlantic // Bull. Eur. Ass. Fish Pathol. – 1995a. – **15**, no. 5. – P. 160 – 161.
- Pascual S., Gonzales A., Arias C., Guerra A. Helminth infection in the short-finned squid *Illex coindetti* (Cephalopoda, Ommastrephidae) off NW Spain // Dis. Aquat. Org. – 1995b. – **23**. – P. 71 – 75.
- Perteguer M. J., Raposo R., Cuellar C. In vitro study on the effect of larval excretory/secretory products and crude extracts from *Anisakis simplex* on blood coagulation // Int. J. Parasitol. – 1996. – **26**, no. 1. – P. 105 – 108.

- Petter A. J.* Enquête sur les Nématodes des sardines pêchées dans la région nantaise. Rapport possible avec les granulomes éosinophiles observés chez l'homme dans la région // *Ann. Parasitol. Hum. Comp.* – 1969. – **44**, no. 1. – P. 25 – 36.
- Petter A. J., Cabaret J.* Ascaridoid nematodes of teleostean fishes from the Eastern North Atlantic and seas of the north of Europe // *Parasite.* – 1995. – **2**. – P. 217 – 230.
- Petter A. J., Radujković B. M.* Parasites des poissons marins du Monténégro: Nématodes // *Acta Adriat.* – 1989. – **30**, No. 1 – 2. – P. 195 – 236.
- Platt N. E.* Codworm – a possible biological indicator of the degree of mixing of Greenland and Iceland cod stocks // *J. Cons. intern. Explor. Mer.* – 1967. – **37**, no.1. – P. 41 – 45.
- Podolska M.* The role of cod (*Gadus morhus* L.) in the life-cycle of *Anisakis simplex* (Rudolphi, 1802) (Nematoda, Anisakidae) in the southern Baltic Sea – an overview // *Medd. Havsfiskelab. Lysekikl.* – 1995a. – No. 327. – P. 115 – 122.
- Podolska M.* The role of cod *Gadus morhus* L. in the life-cycle of *Contracaecum osculatum* (Rudolphi, 1802) (Nematoda, Anisakidae) – an overview // *Medd. Havsfiskelab. Lysekikl.* – 1995b. – No. 327. – P. 123 – 130.
- Podolska M.* Anisakid larvae in herring from the southern Baltic Sea in 1992/1993 / *Proc. Polish-Sweden Symp. on Baltic Coastal Fisheries. Resources and Management.* – 1996. – P. 185 – 195.
- Podolska M., Horbowy J.* Infection of Baltic herring (*Clupea harengus membras*) with *Anisakis simplex* larvae, 1992 – 1999: a statistical analysis using generalized linear models // *J. Mar. Sci.* – 2003. – **60**, no. 1. – P. 85 – 93.
- Punt A.* Recherches sur quelques nematodes parasites de poisson de la mer du Nord // *Mem. Mus. Hist. nat. Bel.* – 1941. – **98**. – P. 1 – 110.
- Raga J. A., Balbuena J. A., Aznar J.* Preliminary data on the parasite fauna of the franciscana in Argentinian waters / *European Research on Cetaceans: Proc. 4 Ann. Conf. Europ. Cet. Soc., Palma de Mallorca, Spain, 2 – 4 March 1990* / *Evans P. G.H., Aquilar F., Smeenk C, eds.* – 1990. – P. 119 – 120.
- Ramakrishna N. R., Burt M. D.* Tissue response of fish to invasion by larval *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda; Ascarioidea) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1991. – **48**, no. 9. – P. 1623 – 1628.
- Raman M., Jayathangaraj M. G., John L., John M. C.* Anisakiasis in a captive chameleon / *IVCVM-2000. – 3rd Intern. Conf. Vet. Med: Diseases of reptiles and Amphibians.* – 2000. – P. 1.
- Reimer L.W.* Parasiten des Makrelenbechts *Scorpaenopsis scorpaenoides* (W.) aus dem Südatlantik // *Wiss. Zeitsch. Pädag. Hochschule "Liselotte Hermann" Güstrow, Math.-Naturw. Fak.* – 1982. – H. 1. – P. 13 – 23.
- Reimer L.W.* Die Heringswürmer (*Anisakis simplex*) und verwandte Arten // *Angew. Parasitol.* – 1983. – **24**, H. 4. – P. 1 – 16.
- Reimer L.W.* Investigations of shallow and deepwater prawns and fishes on parasites and a short note on biomass of plankton of the coast of the P. R. of Mozambique // *Fischerei-Forschung. Wiss. Schrift.* – 1984a. – **22**, 2. – P. 27 – 35.
- Reimer L.W.* Larven der Gattung *Anisakis* Dujardin, 1845 (Nematoda; Anisakidae) in Fischen der Küstengewässer von Mocambique // *Wiss. Zeitsch. Pädag. Hochschule "Liselotte Hermann" Güstrow, Math.-Naturw. Fak.* – 1984b. – H. 1. – P. 77 – 86.
- Revenga J., Scheinert P.* Infections by helminth parasites in "puyen", *Galaxias maculatus* (Galaxiidae, Salmoniformes), from Southern Argentina with special reference to *Tylodelphys barilochensis* (Digenea, Platyhelminthes) // *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* – 1999. – **94**, no. 5. – P. 605 – 609.
- Riffo L. L.* Primer registro parasitologico en *Strangomera bentincki* (Norman, 1936) y *Engraulis ringens* Jenyns, 1842 (Pisces: Clupeiformes) para la costa de Chile // *Medio Ambiente.* – 1990. – 11, no. 1. – P. 59 – 64.

Roepstorff A., Karl H., Bloemsma B., Huss H. H. Catch handling and the possible migration of *Anisakis* larvae in herring, *Clupea harengus* // J/ Food Prot. – 1993. – **56**, no. 9. – P. 783 – 787.

Rohlwing T., Palm H.W., Rosenthal H. Parasitisation with *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda) influences the survival rate of the European smelt *Osmerus eperlanus* retained by a screen wall of a nuclear power plant // Dis. aquat. Org. – 1998. – **32**, No.3. – P. 233 – 236.

Rokicki J. Helminth fauna of fishes of the Gdansk Bay (Baltic Sea) // Acta parasitol. Polonica. – 1975. – **23**, no 2. – P. 37 – 84.

Rokicki J., Otte B., Berland B. Sme helminth and copepod parasites of three rajid species from the continental slope of the north-eastern Norwegian Sea // Acta Parasitol. – 2001. – **46**, no 1. – P. 12 – 17.

Rolbiecki L. Diversity of the parasite fauna of cyprinid (Cyprinidae) and percid (Percidae) fishes in the Vistula Lagoon, Poland // Wiad. Parazytol. – 2003. – **49**, no. 2. – P. 127 – 164.

Rolbiecki L., Janc A., Rokicki J. Stickleback as a potential paratenic host in the *Anisakis simplex* life cycle in the Baltic Sea: results of experimental infection // Wiad. Parazytol. – 2001. – **47**, no. 3. – P. 257 – 262.

Rolbiecki L., Rokicki J. III-stage *Anisakis simplex* (Rudolphi, 1809) (Nematoda; Anisakidae) larvae in herring caught in autumn from the Polish part of the Vistula Lagoon // Piscaria. – 2002. – **2**, no. 1. – P. 105 – 110.

Rolbiecki L., Rokicki J., Szugaj K. Variability of perch, *Perca fluviatilis* L., helminth fauna in the Gulf of Gdansk, Baltic Sea // Oceanolog. Stud. – 2002. – **31**, no. 1–2. – P. 43– 50

Romuk-Wodoracki D. Parasitic fauna of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus* L.) from the fishing grounds of Cape Hatteras // Acta Ichthyol. Pisc. – 1988. – **18**, no. 1. – P. 49 – 59.

Roskam R. T. *Anisakis* larvae in North Sea herring // Cons. Intern. Explor. Mer., C. M. Herring Comm. – 1965. – Paper No. 13.

Roskam R. T. *Anisakis* and *Contracaecum* larvae in North Sea herring // Cons. Intern. Explor. Mer., Pelagic Fish (N.) Comm. – 1967. – Paper No. 19.

Rosset J. S., McClatchey K. D., Higashi G. I., Knisely A. S. *Anisakis* larval Type I in fresh salmon // Amer. J. Clin. Pathol. – 1982. – **78**, no. 1. – P. 54 – 57.

Ruitenbergh E. J. Anisakiasis. Pathogenesis, serodiagnosis and prevention: Published doctoral dissertation. – Rijksuniversiteit, Utrecht, 1970. – 138 p.

Sajiki J., Takahashi K., Hayashi Y., Ando Y., Kaneda M., Hamazaki T. Fatty acid composition in anchovy (*Engraulis japonicus*) infected with *Anisakis simplex* // Jap. J. Toxicol. Environ. Health. – 1992. – **38**, 4. – P. 361 – 365.

Sakanari J. A., Moser M., Reilly C. A., Yoshino T. P. Effects of sublethal concentrations of zine and benzene on striped bass, *Morone saxatilis* (Walbaum), infected with larval *Anisakis* nematodes // J/ Fish Biol. – 1984. – **24**. – P. 553 – 563.

Sanmartin Durán M. L., Quinteiro P., Ubeira F. M. Nematode parasites of commercially important fish in NW Spain // Dis. aquat. Org. – 1989. – **7**, no. 1. – P. 75 – 77.

Schultz G. Untersuchungen über Nahrung und Parasiten von Ostseefischen // Wiss. Meeresuntersuch. – 1911. – **13**. – P. 285 – 312.

Scott D. M. Experimental infection of Atlantic cod with a larval marine nematode from smelt // J. Fish. Res. Bd. Canada. – 1954. – **11**, no. 7. – P. 894 – 900.

Sekerak A. D., Arai H. P. Helminths of *Sebastes alutus* (Pisces: Teleostei) from the northeastern Pacific // Canad. J. Zool. – 1973. – **51**. – P. 475 – 477.

Sey O., Petter A. J. Prevalence of ascaridoid larvae in Kuwaiti food fishes // Kuwait J. Sci. – 1998. – **25**. – P. 435 – 441.

Shields B. A., Bird P., Liss M. J., Groves K. L. et al. The nematode *Anisakis simplex* in American shad (*Alosa sapidissima*) in two Oregon rivers // J. Parasitol. – 2002. – **88**, no. 5. – P. 1033 – 1035.

Shin H.-H., Jeng M.-S. *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Anisakidae) infecting a herbivorous fish, *Siganus fuscescens*, off the Taiwanese coast of the Northwest Pacific // Zool. Stud. – 2002. – **41**, no. 2. – P. 208 – 215.

Silva M. E. R., Eiras J. C. Occurrence of *Anisakis* sp. in fish off the Portuguese West coast and evaluation of its zoonotic potential // Bull. Eur. Ass. Fish Pathol. – 2003. – **23**, no. 1. – P. 13 – 17.

Sjöblom V., Kuittinen E. *Phocascaris* sp. (Nematoda) larvae in Baltic herring, a new parasite for the Baltic Sea // Finnish Fish. Res. – 1976. – No. 2. – P. 1 – 3.

Sjöblom V., Kuittinen E. Further finds of larvae of *Phocascaris* sp. (Nematoda) in Baltic herring off the coast of Finland // Finnish Fish. Res. – 1978. – No. 2. – P. 19 – 21.

Smith J. W. *Thysanoessa inermis* and *T. longicaudata* (Euphausiidae) as first intermediate hosts of *Anisakis* sp. (Nematoda: Ascaridata) in the northern North Sea, to the north of Scotland and at Faroe // Nature, London. – 1971. – **234**, No. 5330. – P. 478.

Smith J. W. Experimental transfer of *Anisakis* sp. larvae (Nematoda: Ascaridata) from one fish host to another // J. Helminthol. – 1974. – **48**, no. 3. – P. 229 – 177.

Smith J. W. Larval *Anisakis simplex* (Rudolphi, 1809, det. Krabbe, 1878) and larval *Hysterothylacium* sp. (Nematoda: Ascaridoidea) in euphausiids (Crustacea: Malacostraca) in the North-East Atlantic and northern North Sea // J. Helminthol. – 1983a. – **57**, no. 2. – P. 167 – 177.

Smith J. W. *Anisakis simplex* (Rudolphi, 1809, det. Krabbe, 1878) (Nematoda: Ascaridoidea). Morphology and morphometry of larvae from euphausiids and fish, and a review of the life-history and ecology // J. Helminthol. – 1983b. – **57**, no. 3. – P. 205 – 224.

Smith J. W. The abundance of *Anisakis simplex* L3 in the body-cavity and flesh of marine teleosts // Int. J. Parasitol. – 1984. – **14**, no. 3. – P. 491 – 495.

Smith J. W. Ulcers associated with larval *Anisakis simplex* B (Nematoda: Ascaridoidea) in the forestomach of harbour porpoises *Phocoena phocoena* (L.) // Can. J. Zool. – 1989. – **67**, no. 9. – P. 2270 – 2276.

Smith J. W., Elarifi A. E., Wootten R., Pike A. W., Burt M. D. B. Experimental infection of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, with *Contracaecum osculatatum* (Rudolphi, 1802) and *Pseudoterranova decipiens* (Krabbe, 1878) (Nematoda: Ascaridoidea) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1990. – **47**, no. 12. – P. 2293 – 2296.

Smith J. W., Wootten R. Experimental study on the migration of *Anisakis* sp. larvae (Nematoda: Ascaridida) into flesh of herring, *Clupea harengus* L. // Int. J. Parasitol. – 1975. – **5**, no. 1. – P. 133 – 136.

Smith J. W., Wootten R. Recent surveys of larval anisakine nematodes in gadoids from Scottish waters // Int. Counc. Explor. Sea. – 1979. – CM/G:46.

Sohn W. M., Seol S. Y. A human case of gastric anisakiasis by *Pseudoterranova decipiens* larva // Korean J. Parasitol. – 1994. – **32**, no. 1. – P. 53 – 56.

Song S. B., Hwang E. G. Infection status of larval anisakids in *Astroconger myriaster* collected from the Southern Sea near Pusan // Korean J. Parasitol. – 1992. – **30**, no. 4. – P. 263 – 267 (in Korean; Tables and Summary in English).

Song S. B., Lee S. R., Chung H. H., Han N. S. Infection status of anisakid larvae in anchovies purchased from local fishery market near southern and eastern sea in Korea // Korean J. Parasitol. – 1995. – **33**, no. 2. – P. 95 – 99 (in Korean; Tables and Summary in English).

Sprengel G., Lüchtenberg H. Infection by endoparasites reduces maximum swimming speed of European smelt *Osmerus eperlanus* and European eel *Anguilla anguilla* // Dis. aquat. Org. – 1991. – **11**, 1. – P. 31 – 35.

Stobo W. T., Beck B., Fanning L. P. Seasonal sealworm (*Pseudoterranova decipiens*) abundance in grey seals (*Halichoerus grypus*) / Bowen W. D. [Ed.] Population biology of sealworm (*Pseudoterranova decipiens*) in relation to its intermediate and seal hosts. – Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. – 1990. – **222**. – P. 147 – 162.

Stobo W. T., Fanning L. P., Beck B., Fowler G. M. Abundance and maturity of three species of parasitic anisakine nematodes (*Pseudoterranova decipiens*, *Contracaecum osculatum*, *Anisakis simplex*) occurring in Sable Island harbour seal (*Phoca vitulina*) // Can. J. Zool. (Rev. Can. Zool.). – 2002. – **80**, no. 3. – P. 442 – 449.

Sun S., Koyama T., Kagei N. Anisakidae larvae found in marine fishes and squids from the Gulf of Tonking, the East China Sea and the Yellow Sea // Japan. J. Med. Sci. Biol. – 1991. – **44**. – P. 99 – 108.

Sun S., Koyama T., Kagei N. Morphological and taxonomical studies of Anisakidae larvae found in marine fishes and squids of China. 1. Yellow Sea and East China Sea // Acta Zool. – 1993. – **39**, no. 2. – P. 130 – 138.

Szostakowska B., Myjak P., Kur J., Sywula T. Molecular evaluation of *Hysterothylacium auctum* (Nematoda, Ascaridida, Raphidascarididae) taxonomy from fish of the southern Baltic // Acta Parasitol. – 2001. – **46**, no. 3. – P. 194 – 201.

Szuks H., Lorenz H., Steding D. Zur Parasitierung des Elauen Wittling *Micromesistius poutassou* (Risso) // Wiss. Zeitsch. Pädagog. Hochschule "Liselotte Hermann" Güstrow, Math.-Naturw. Fak. – 1984. – H. 1. – P. 143 – 151.

Tanabe M., Miyahira Y., Okuzawa E., Segawa M., Takeuchi T., Shinbo T. A case report of ectopic anisakiasis // Jap. J. Parasitol. – 1990. – **39**, 4. – P. 397 – 399.

Templeman W. Historical background to the sealworm problem in Eastern Canadian waters / Bowen W. D. [ed.]. Population biology of sealworm (*Pseudoterranova decipiens*) in relation to its intermediate and seal hosts. – Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. – 1990. – **222**. – P. 1 – 16.

Templeman W., Squires H. J., Fleming A. M. Nematodes in the fillets of cod and other fishes in Newfoundland and neighbouring areas // J. Fish. Res. Bd. Canada. – 1957. – **14**, no. 6. – P. 831 – 897.

Thiel P. H. van. Anisakiasis // Parasitology. – 1962. – **32**, Suppl. – P. 145 – 153.

Thiel P. H. van. The final host of the herringworm *Anisakis marina* // Trop. Geograph. Med. – 1966. – **18**. – P. 310 – 328.

Thiel P. H. van, Kuipers F. C., Roskam R. T. A nematode parasitic to herring, causing acute abdominal syndromes in man // Trop. Geogr. Med. – 1960. – **2**. – P. 97 – 115.

Threlfall W. Some parasites of elasmobranchs in Newfoundland // J. Fish. Res. Bd. Canada. – 1969. – **26**, no. 4. – P. 805 – 811.

Threlfall W. In vitro culture of *Anisakis* spp. larvae from fish and squid in Newfoundland // Proc. Helminthol. Soc. Wash. – 1982. – **49**, No. 1. – P. 65 – 70.

Timi J. T. Parasites of Argentine anchovy in the southwest Atlantic: latitudinal patterns and their use for discrimination of host populations // J. Fish Biol. – 2003. – **53**, no. 1. – P. 90 – 107.

Timi J. T., Sardella N. H., Navone G. T. Parasitic nematodes of *Engraulis anchoita* Hubbs et Marini, 1935 (Pisces, Engraulidae) off the Argentina and Uruguayan coasts, South West Atlantic // Acta Parasitol. – 2001. – **46**, no. 3. – P. 186 – 193.

Tolonen A., Karlsbakk E. The parasite fauna of the Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus* L.) // ICES J. Mar. Sci. – 2003. – **60**, no. 1. – P. 77 – 84.

Torre R. M., Pérez J. A., Hernández M. B. et al. Anisakiasis en pescados frescos comercializados en el Norte de Córdoba // Rev. Esp. Salud Pública. – 2000. – **74**, no. 5 – 6. – P. 517 – 526.

Torres P., Andrade P., Silva R. On a new species of *Hysterothylacium* (Nematoda: Anisakidae) from *Cauque mauleanum* (Pisces: Atherinidae) by brightfield and scanning electron // Mem. Inst. Oswaldo Cruz. – 1998. – **93**, no. 6. – P. 745 – 752.

- Torres P., Cubillos V. Infeccion por larvas de *Contraecum* (Nematoda: Anisakidae) en salmonidos introducidos en Chile // Zentralbl. Veterinaermed., Reiche B. – 1987. – **34**, no. 3. – P. 177 – 182.
- Torres P., Mya R., Lamilla J. Nematodos anisakidos de interes en salud publica en peces comercializados en Valdivia, Chile // Arch. Med. Vet. – 2000. – **32**, no. 1. – P. 107 – 113.
- Tschervontsev V., Fetter M., Vismanis K. The eastern Baltic herring invaded by *Anisakis simplex* (Rudolphi, 1809) larvae // ICES CM 1994 / J: 11. – 5 p.
- Valero A., Martín-Sánchez J., Reyes-Muelas E., Adroher E. J. Larval anisakids parasitizing the blue whiting, *Micromesistius poutassou*, from Motril Bay in the Mediterranean region of southern Spain // J. Helminthol. – 2000. – **74**, No. 3. – P. 361 – 364.
- Valls A., Pascual C., Martín Esteban M. *Anisakis* and anisakiosis // Allergol Immunopathol. (Madr.). – 2003. – **31**, no. 6. – P. 348 – 355.
- Valtonen E.T., Fagerholm H.-P., Helle E. *Contraecum osculatum* (Nematoda: Anisakidae) in fish and seals in Bothnian Bay (Northeastern Baltic Sea) // Intern. J. Parasitol. – 1988. – **16**, No. 3. – P. 365 – 370.
- Valtonen E.T., Haaparanta A., Hoffmann R. W. Occurrence and histological response of *Raphidascaris acus* (Nematoda: Ascaridoidea) in roach from four lakes differing in water quality // Intern. J. Parasitol. – 1994. – **24**, No. 2. – P. 197 – 206.
- Van Mameren J., Houwing H. Effect of irradiation on *Anisakis* larvae in salted herring // IAEA. – 1968. – P. 73 – 80.
- Vermeil C., Petter A., Morin O. et al. Les granulomes éosinophiles signalés en Bretagne représentent-ils une forme d'anisakiase? Les larves de *Thynnascaris aduncum* ne permettent pas d'obtenir expérimentalement ces granulomes // Bull. Soc. Pathol. Exot. – 1975. – **68**, no. 1. – P. 79 – 83.
- Vidal-Martinez V.M., Osorio-Sarabia D., Overstreet R.M. Experimental infection of *Contraecum multipapillatum* (Nematoda: Anisakinae) from Mexico in the domestic cat // J. Parasitol. – 1994. – **80**, No. 4. – P. 576 – 579.
- Vik R. *Anisakis* larvae in Norwegian food fishes / Proc. 1st intern. Congr. Parasitol., Rome. – Pergamon, Oxford, 1961. – **1**. – P. 568 – 569.
- Ward J. W. Helminth parasites of some marine animals, with special reference to those from the yellow-fin tuna, *Thunnus albacores* (Bonnaterre) // J. Parasitol. – 1962. – **48**, no. 1. – P. 155.
- Wierzbicka J. Parasite fauna of the Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum, 1792) from Labrador area // Acta Ichthyol. Pisc. – 1991a. – **21**, Fasc. 1 – 2. – P. 21 – 29.
- Wierzbicka J. An analysis of parasitic fauna of Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum, 1792) in different age groups // Acta Ichthyol. Pisc. – 1991b. – **21**, Fasc. 1 – 2. – P. 31 – 41.
- Wierzbicka J., Gaida M. Parasitic fauna of the barracouta, *Thyrstites atun* (Euphrasen, 1791) from off New Zealand // Acta Ichthyol. Pisc. – 1984. – **14**, Fasc. 1 – 2. – P. 149 – 156.
- Wierzbicka J., Langowska D. Parasitic fauna of spiny dogfish *Squalus acanthias* L. off New Zealand // Acta Ichthyol. Pisc. – 1984. – **14**, Fasc. 1 – 2. – P. 157 – 166.
- Wierzbicka J., Sobecka E. *Hysterothylacium incurvum* (Rudolphi, 1819) (Nematoda: Anisakidae) – a parasite of swordfish (*Xiphias gladius* L.) // Bull. Sea Fish. Inst. Gdynia, - 2003. – no. 158. – P. 41 – 47.
- Williamson H. C. Nematodes in the muscle of cod (*Gadus callarias*) / 28th Ann. Rep. Fish. Board Scotl. – 1911. – Part III. Sc. Invest. – P. 61 – 62.
- Wootton R., Smith J. W. Observational and experimental studies on the acquisition of *Anisakis* sp. larvae (Nematoda: Ascaridida) by trout in fresh water // Intern. J. Parasitol. – 1975. – **5**, no. 3. – P. 373 – 378.

Wootton R., Smith J. W. Observational and experimental studies on larval nematodes in blue whiting from waters to the west of Scotland // ICES, Pelagic Fish (Northern) Committee. – 1976. – CM 1976/H35.

Wülker G. Der Wirtwechsel der parasitischen Nematoden von Meeresfishen // Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. – 1929. – **33**, no. 1. – P. 35 – 44.

Yagi K., Nagasawa K., Ishikura H., Nakagawa A., Sato N., Kikuchi K., Ishikura H. Female worm *Hysterothylacium aduncum* excreted from human: a case report // Jap. J. Parasit. – 1996. – **45**. – P. 12 – 23.

Yokogawa M., Yoshimura H. Anisakis-like larvae causing eosinophile granulomata in the stomach of man // Amer. J. Trop. Med. Hyg. – 1965. – **14**. – P. 770 – 773.

Yokogawa M., Yoshimura H. Human larval anisakiasis in Japan / Proc. 11th Pacific Sci. Congr., Tokyo. – 1966. – **8**, Symp. No. 43. – P. 4.

Yokogawa M., Yoshimura H. Clinicopathologic studies on larval anisakiasis in Japan // Amer. J. Trop. Med. Hyg. – 1967. – **16**. – P. 723 – 728.

Yoshinaga T., Ogawa K., Wakabayashi H. New record of third-stage larvae of *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Anisakidae) in a freshwater lake in Hokkaido, Japan // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. – 1987. – **53**, no. 1. – P. 63 – 65.

Young P. C., Lowe D. Larval nematodes from fish of the subfamily Anisakinae and gastro-intestinal lesions in mammals // J. Comp. Pathol. – 1969. – **79**. – P. 301 – 313.

Yu J. R., Seo M., Kim Y. W., Oh M. H., Sohn W. M. A human case of gastric infection by *Pseudoterranova decipiens* larva // Korean J. Parasitol. – 2001. – **39**, no. 2. – P. 193 – 196.

Наукове видання

Гаєвська А. В. Анизакідні нематоди і захворювання, викликуванні ними у тварин і людини. – Севастополь: ЕКОСІ-Гідрофізика, 2005. – 223 с.

Монографія

(російською мовою)

Рецензенти - Г. В. Зуєв, докт. біол. наук, професор
М. В. Юрахно, докт. біол. наук, професор

Друкується за постановою вченої ради
Інституту біології південних морів НАН України
(протокол № 3 від 23 березня 2005 р.)

Видання здійснене за підтримкою Української Асоціації Рибпромисловців і Міжнародної групи морепродуктів

Підп. до друку 20.04.2005 Формат 70x108^{1/16} Бум. офсетна № 1 Друк офсетний
Тираж 250 прим. Зак. № 27 Ціна договірна

НВЦ "ЕКОСІ-Гідрофізика", 99011 Севастополь, вул. Леніна, 28
Свідоцтво про державну реєстрацію № 914 Серія ДК від 16.02.02 р.