

УДК 576.89 + 591.55

ПАРАЗИТАРНЫЕ СООБЩЕСТВА И НЕРЕСТ РЫБ

© О. Н. Пугачев

В статье приводятся данные о влиянии нереста рыб на структуру и разнообразие паразитарных сообществ с использованием материалов, полученных в результате полного паразитологического обследования.

Нерест в жизненном цикле рыб является одним из основных моментов, определяющим выживание вида и популяции. Это сложное явление, сопровождаемое значительными физиологическими перестройками в организме рыб в преднерестовый и постнерестовый периоды, связано с различными миграциями, которые приводят к значительным изменениям в структуре нерестовой части популяции. Часто это очень протяженные анадромные и катадромные миграции. Протяженность миграций находится в прямой зависимости от упитанности и жирности рыб (Никольский, 1961, 1974). Нерест оказывает существенное влияние на эти параметры. Так, у самок леща жирность после нереста снижается приблизительно в 3 раза. У одних видов происходящие в организме изменения необратимы, и производители после нереста погибают. Другие же виды после миграции и нереста затрачивают на восстановление организма иногда до нескольких лет, но совершают нерестовую миграцию несколько раз в жизни (Никольский, 1961, 1974). Таким образом, нерест и нерестовые миграции являются стрессовыми факторами для рыб, что не может не сказываться и на паразитарных сообществах. Вопросам изучения паразитофауны рыб в процессе миграций посвящена довольно значительная литература (Heitz, 1918; Догель, Марков, 1937; Полянский, 1955; Шульман, 1957; Догель, 1958, и др.). В этих работах внимание акцентировалось на обеднении паразитофауны в процессе миграций, на резкой смене «морской» и «пресноводной» паразитофауны, на зависимости паразитофауны от возраста, с которым связана и нерестовая миграция. В целом миграционный цикл у рыб содержит, помимо нерестовой, нагульную и зимовальную миграции. В данной работе уделяется внимание в первую очередь нересту, преднерестовому и постнерестовому периодам и в некоторой степени нерестовым миграциям с использованием методов анализа паразитарных сообществ (Пугачев, 2000).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собирался методом полного паразитологического вскрытия по Догелю. Паразиты всех систематических групп были определены, а многоклеточные — и подсчитаны. Речной голяк (*Phoxinus phoxinus*) изучался в бассейне р. Селенги в июле после нереста и в июне во время нереста. Алтайский осман (*Oreoleuciscus humilis*) исследовался в июне в оз. Бон-Цаган-Нур и в июле во время нереста в р. Байдраг-Гол, которая впадает в вышеупомянутое озеро (Западная Монголия). Данные о паразитофауне омуля (*Coregonus autumnalis*) взяты из работы Бауера (1948), исследовавшего пропускавших нерест рыб в июле—августе в дельте р. Лены. Данные по паразитофауне омуля в процессе миграции получены в июле в среднем течении Лены (Пугачев,

1984). Американский валец (*Prosopium cylindraceum*) изучался в августе в дельте Лены (рыбы, пропускавшие нерест) и в августе—сентябре в среднем течении р. Колымы (Пугачев, 1984) в преднерестовый период. Данные о паразитофауне красной (*Oncorhynchus nerka*) заимствованы из работы Коновалова (1971), которые представлены двумя группами рыб: рыбы в возрасте 5+, совершающие нерестовую миграцию, и рыбы в возрасте 3+, не совершавшие миграции в море. С целью сравнения структуры паразитарных сообществ красной в разных возрастных группах используются данные Коновалова (1971) по рыбам возраста 1+—5+. Методы расчета индексов для изучения структуры и разнообразия паразитарных сообществ были опубликованы ранее (Пугачев, 2000).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для компонентных паразитарных сообществ лососевых и сиговых рыб в процессе нерестовой миграции (*Coregonus autumnalis*, *Oncorhynchus nerka*) и в преднерестовый период (*Prosopium cylindraceum*) характерны высокие значения индекса доминирования, слабая выравненность видов паразитов в сообществах по обилию, низкие значения индекса Шеннона по сравнению с периодом нагула (табл. 1). При этом паразитарные сообщества нерки и омуля в процессе нерестовой миграции достоверно ($p < 0.001$) менее разнообразны и сбалансированы по сравнению с таковыми в нагульный период. Подобные различия у валька оказались статистически недостоверными, что может свидетельствовать о том, что в начальные этапы преднерестового периода тенденция к дестабилизации компонентных паразитарных сообществ еще статистически не выражена, но уже отчетливо проявляется. И для компонентных сообществ паразитов валька, и для таковых омуля характерно резкое уменьшение количества видов и особей паразитов. Для нерки в процессе нерестовой миграции характерны богатые видами и особями паразитов сообщества, но не сбалансированные. Они «приговорены к смерти», так как нерка после нереста погибает. В процессе нерестовой миграции у омуля происходит не только обеднение паразитарных сообществ, но и замещение видов-доминантов: на смену автогенному генералисту приходит автогенный специалист, в то время как у нерки и валька такой смены не происходит. По-видимому, для компонентных сообществ паразитов нерки это вообще не имеет существенного значения, в то время как у валька этот процесс еще не начался. Тем не менее на уровне инфрасообществ паразитов валька обеднение, меньшая выравненность видов по обилию в преднерестовый период по сравнению с нагулом статистически достоверны ($p < 0.0001$). Это свидетельствует о том, что инфрасообщества раньше реагируют на происходящие изменения (рис. 1—3).

Для карповых (*Phoxinus phoxinus*, *Oreoleuciscus humilis*) в преднерестовый и нерестовый периоды характерны богатые и сбалансированные компонентные паразитарные сообщества (табл. 1). Об этом свидетельствуют низкие значения индекса доминирования, высокие значения индексов выравненности видов по обилию и Шеннона, в то время как эти сообщества во время нагула и в постнерестовый период менее разнообразны. Различия значений индексов Шеннона статистически достоверны ($p < 0.0001$). Для обоих видов характерна смена видов-доминантов. Как и у омуля в процессе нерестовой миграции, у карповых в преднерестовый и нерестовый периоды доминируют автогенные специалисты. Компонентные паразитарные сообщества голяна в постнерестовый период претерпевают обеднение, что еще сильнее выражено на уровне инфрасообществ (рис. 4, 5, 6). Различия в средних значениях основных параметров инфрасообществ статистически достоверны ($p < 0.0001$). У алтайского османа на уровне инфрасообществ эти тенденции не так ярко выражены. Статистически достоверны различия только между средними значениями индекса Бриллюена ($p < 0.05$).

Таким образом, паразитарные сообщества лососевых (в широком понимании) и карповых рыб по-разному реагируют на события, связанные с нерестом. У карповых в противоположность лососевым формируются более разнообразные и сбалансированные сообщества. Сходство заключается в доминировании в эти периоды видов-специ-

Таблица 1

Характеристики компонентных сообществ паразитов рыб во время нагула и нереста
 Table 1. Characteristics of component parasite communities during foraging and spawning

	<i>Phoxinus phoxinus</i>		<i>Oreoleuciscus humilis</i>		<i>Coregonus autumnalis</i>		<i>Prosopium cylindraceum</i>		<i>Oncorhynchus nerka</i>	
	р. Селенга (1981)	р. Селенга (1988)	оз. Бон-Цаган-Нур	р. Байдраг-Гол	р. Лена (дельта)*	р. Лена (среднее течение)	р. Лена (дельта)	Колыма	оз. Дальнее (Камчатка)**	оз. Дальнее (Камчатка)**
	после нереста	нерест	нагул	нерест	нагул	нерестовая миграция	нагул	преднерестовый период	нагул	нерестовая миграция
Исследовано рыб	15	15	15	15	30	9	15	16	16	15
Общее число паразитов	6	16	13	14	14	3	8	4	7	15
То же особей паразитов	65	997	364	448	1271	42	248	44	300	13 374
Количество автогенных видов	4	13	10	7	13	3	7	3	5	11
То же аллогенных видов	2	3	3	7	1	0	1	1	2	4
Доля особей автогенных видов	0.55	0.79	0.33	0.48	0.98	1	0.98	0.25	0.64	0.92
То же аллогенных видов	0.45	0.21	0.67	0.52	0.02	0	0.02	0.75	0.36	0.08
Количество видов-специалистов	3	12	8	7	8	3	6	3	4	5
Доля особей видов-специалистов	0.52	0.99	0.31	0.48	0.08	1	0.25	0.25	0.64	0.4
Количество видов-генералистов	3	4	5	7	6	0	2	1	3	10
Доля особей видов-генералистов	0.48	0.01	0.69	0.52	0.92	0	0.75	0.75	0.36	0.6
Характеристика доминантного вида	Г/АВ	С/АВ	Г/АЛ	С/АВ	Г/АВ	С/АВ	Г/АВ	Г/АЛ	Г/АЛ	Г/АВ
Доминантный вид	Ih	Gm	Cs	Go	Ls	Dg	Ih	Ip	Ds	Pc
Индекс Бергера—Паркера	0.409	0.303	0.42	0.321	0.68	0.833	0.726	0.75	0.3	0.508
Выравненность	0.693	0.663	0.639	0.733	0.38	0.501	0.457	0.561	0.815	0.382
Индекс Шеннона	1.242	1.837	1.638	1.936	1.003	0.55	0.951	0.777	0.587	1.034

Примечание. Ls—*Lecithaster* sp.; Dg—*Destructihaptorgrumosus*; Cs—*Contracaecum* sp. (1); Go—*Gyrodactylus oreoleucisci*; Gm—*Gyrodactylus magnificus*; Ih—*Ichthyobronema hamulatum* (1); Ip—*Ichthyocotylurus pileatus* (mc); Ds—*Diplostomum spathaceum*; Pc—*Phyllobothrium caudatum*. *— данные Бауера (1948); **— данные Коновалова (1971).

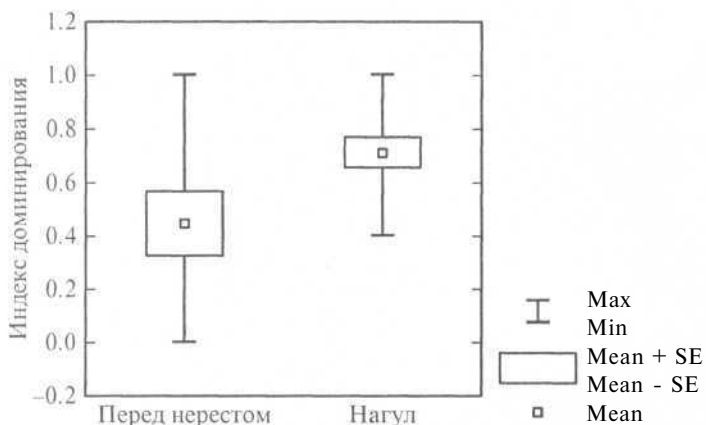


Рис. 1. Значения индекса доминирования в инфрасообществах паразитов валька.

Fig. 1. Values of dominance index of *Prosopium cylindraceum* parasite infracommunities.

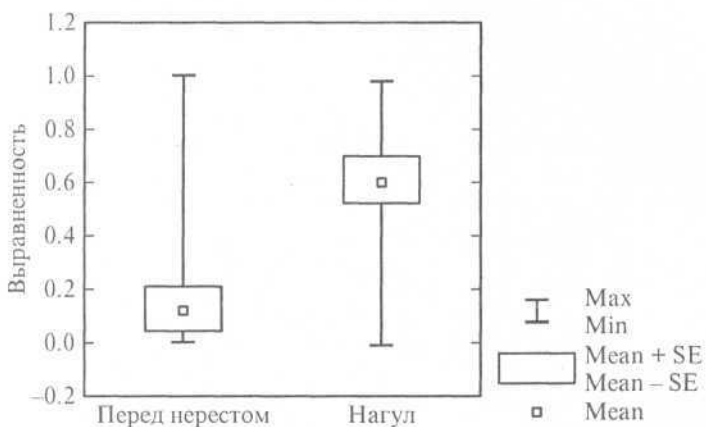


Рис. 2. Значения индекса выравненности видов по обилию в инфрасообществах паразитов валька.

Fig. 2. Values of evenness of *Prosopium cylindraceum* parasite infracommunities.

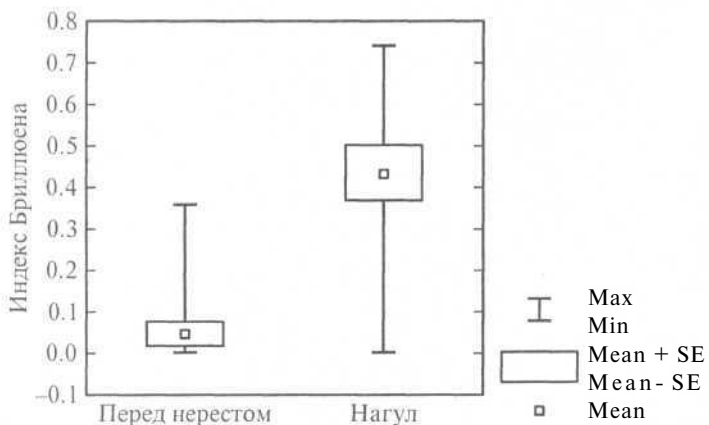


Рис. 3. Значения индекса Бриллюэна в инфрасообществах паразитов валька.

Fig. 3. Values of Brillouin index of the parasite infracommunities of *Prosopium cylindraceum*.

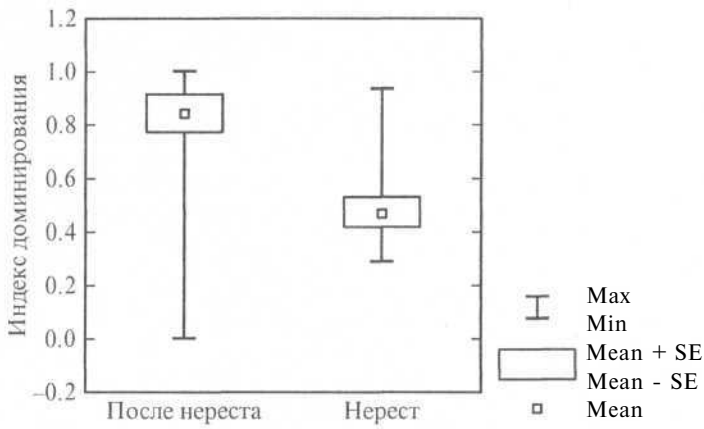


Рис. 4. Значения индекса доминирования в инфрасообществах паразитов речного голяяна.

Fig. 4. Values of dominance index of *Phoxinus phoxinus* parasite infracommunities.

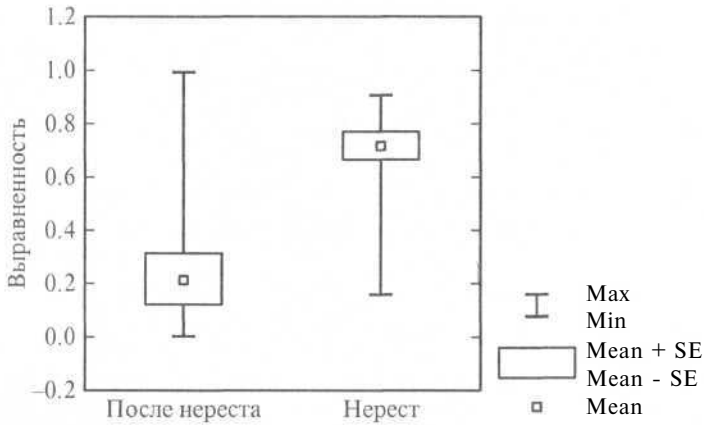


Рис. 5. Значения индекса выравненности видов по обилию в инфрасообществах паразитов речного голяяна.

Fig. 5. Values of evenness of *Phoxinus phoxinus* parasite infracommunities.

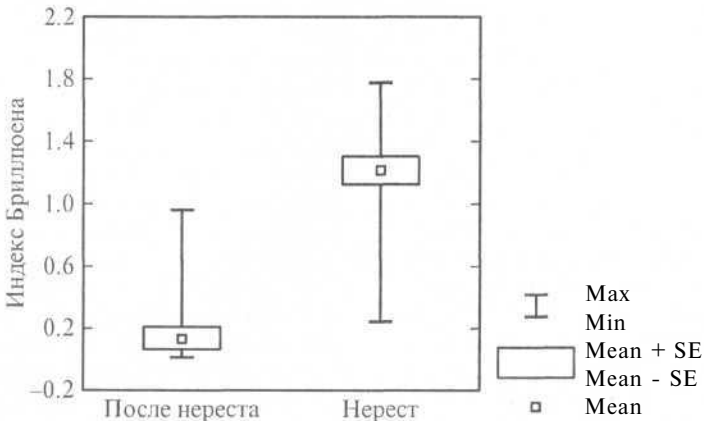


Рис. 6. Значения индекса Бриллюэна в инфрасообществах паразитов речного голяяна.

Fig. 6. Values of Brillouin index of the parasite infracommunities of *Phoxinus phoxinus*.

Таблица 2

Характеристики компонентных сообществ паразитов у возрастных групп нерки в озере Дальнее (Камчатка) (данные из Коновалова, 1971)

Table 2. Characteristics of component parasite communities of *Oncorhynchus nerka* age groups from DaPnee Lake (Kamchatka) (data from Konovalov, 1971)

Характеристика	Возрастная группа				
	1+	2+	3+	4+	5+
Исследовано рыб	33	50	16	24	15
Количество видов паразитов	5	7	7	8	15
Общее число особей паразитов	93	442	300	3886	13 374
Количество автогенных видов	3	5	5	6	11
То же аллогенных видов	2	2	2	2	4
Доля особей автогенных видов	0.26	0.47	0.64	0.81	0.92
То же аллогенных видов	0.74	0.53	0.36	0.19	0.08
Количество видов-специалистов	3	4	4	4	5
Доля особей видов-специалистов	0.26	0.47	0.64	0.79	0.4
Количество видов-генералистов	2	3	3	4	10
Доля особей видов-генералистов	0.74	0.53	0.36	0.21	0.6
Характеристика доминантного вида	G/AL	G/AL	G/AL	S/AU	G/AU
Доминантный вид	Ds	Ds	Ds	Cf	Pc
Индекс Бергера—Паркера	0.645	0.43	0.3	0.347	0.508
Выравненность	0.649	0.793	0.815	0.806	0.382
Индекс Шеннона	1.044	1.543	1.587	1.677	1.034

Примечание. Ds — *Diplostomum spathaceum*; Cf — *Crepidostomum farionis*; Pc — *Phyllobothrium caudatum*.

алистов. Исключение из правил составляет нерка со своим особым жизненным циклом. По-видимому, эти различия определяются особенностями формирования нерестовых стад у лососевых и карповых. Карповые сходятся на нерест и расходятся на нагул, в то время как лососевые расходятся на нерест и сходятся на нагул. Доминирование автогенных специалистов в преднерестовый период в ходе нерестовой миграции и в процессе нереста является важной адаптацией паразитарных сообществ к этим критическим периодам в жизни рыб, уменьшающей негативное влияние паразитов на организм хозяина. В целом характер изменений в структуре паразитарных сообществ в эти периоды у рыб, не погибающих после нереста, также имеют приспособительное значение — уменьшить нагрузку на организм хозяина (сиговые), с одной стороны, а с другой — обеспечить продолжение своего существования (карповые).

Буш и Кеннеди (Bush, Kennedy, 1994) образно представляют, что паразиты живут на небольших участках (in patches), т. е. в оскобах хозяина, и во фрагментах (fragments), т. е. в популяциях хозяина. Саму пространственную раздробленность (гетерогенность) вида хозяина (host fragmentation) они рассматривают как некую «страховку» против вымирания паразитов вследствие частого и многообразного антропогенного воздействия (hedging your bets against extinction), которое зачастую приводит к возрастанию пространственной гетерогенности хозяина, но при этом шансы паразитов выжить в какой-либо из группировок увеличиваются. Эти выводы, или прогнозы, были сделаны авторами на видовом уровне. Однако раздробленность (фрагментированность = гетерогенность), и не только пространственная, характерна и для отдельной популяции хозяина. Она выражается в популяционной структуре. Роль пространственной гетерогенности вполне очевидна на основании приведенных выше данных о структуре компонентных сообществ и инфрасообществ паразитов в периоды нереста. Пространственная гетерогенность уменьшается у карповых и увеличивается у лососевых и сиговых, что приводит к увеличению разнообразия компонентных сообществ у карповых и к его уменьшению у сиговых. Однако роль популяционной структуры

хозяина в формировании компонентных паразитарных сообществ не очевидна, так как паразиты могут «распознавать», а могут и «не распознавать» различные субпопуляционные группировки хозяина. Хорошо известно из работ по популяционной биологии паразитов, что различные субпопуляционные группировки хозяина играют разную роль в поддержании численности отдельных видов паразитов (Иешко, 1988). Именно такие «распознанные» паразитами субпопуляционные группировки хозяина могут быть «реальными фрагментами» для паразитарного сообщества.

Для определения роли этих группировок в структуре компонентных сообществ паразитов представляется целесообразным использовать возрастную структуру популяции нерки в оз. Дальнем (Камчатка) (табл. 2). Компонентные сообщества паразитов нерки в возрасте 5+ и 1+ сходны по своему разнообразию, хотя резко различаются по количеству видов паразитов и их численности. Значения индекса Шеннона не различаются статистически. Они также сходны и у рыб в возрастах 2+ и 3+. Рыбы этих двух возрастных групп и представляют собой реальный единый «фрагмент» или группу в структуре компонентного паразитарного сообщества. Несмотря на то что паразитарные сообщества рыб в возрасте 5+ и 1+ характеризуются одинаковым разнообразием, эти группы нерки не составляют единого «фрагмента» в структуре компонентного паразитарного сообщества. Сообщество паразитов у годовиков нерки еще не стабилизировалось и находится в процессе формирования, тогда как у нерки, идущей на нерест, оно уже «приговорено к смерти». Таким образом, структура компонентного паразитарного сообщества нерки в оз. Дальнем определяется тремя группировками: рыбы в возрасте 1+, рыбы в возрасте 2+ и 3+, рыбы в возрасте 4+. Следует отметить и тот факт, что с возрастом у рыб формируются все более разнообразные и сбалансированные паразитарные сообщества. Эта тенденция характерна только для рыб, не совершавших нагульную миграцию в море. Все приведенные данные свидетельствуют о перспективности использования индекса Шеннона для изучения структуры компонентных паразитарных сообществ.

Список литературы

- Бауер О. Н. Паразиты рыб реки Лены // Известия ВНИОРХ. 1948. Т. 27. С. 157—175.
- Догель В. А. Паразитофауна и окружающая среда // Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб. 1958. Изд-во ЛГУ. С. 9—54.
- Догель В. А., Марков Г. С. Возрастные изменения паразитофауны новоземельского гольца // Тр. Лен. общ. естествоиспыт. 1937. Т. 66, вып. 3. С. 434—455.
- Иешко Е. П. Популяционная биология гельминтов рыб. Л.: Наука, 1988. 118 с.
- Коновалов С. М. Дифференциация локальных стад нерки. Л.: Наука, 1971. 228 с.
- Никольский Г. В. Экология рыб. М.: Высшая школа, 1961. 335 с.
- Никольский Г. В. Экология рыб. М.: Высшая школа, 1974. 367 с.
- Полянский Ю. И. Материалы по паразитологии рыб северных морей СССР. Паразиты рыб Баренцева моря // Тр. ЗИН АН СССР. 1955. Т. 19. С. 5—170.
- Пугачев О. Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. Л., 1984. 155 с.
- Пугачев О. Н. Паразитарные сообщества речного гольца // Паразитология. 2000. Т. 34, вып. 3. С. 196—209.
- Шульман С. С. Материалы по паразитофауне миног бассейнов Балтийского и Белого морей // Изв. всес. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз. 1957. Т. 42. С. 287—304.
- Bush A. O., Kennedy C. R. Host fragmentation and helminth parasites: hedging your bets against extinction // Intern. Journ. Parasitol. 1994. Vol. 24, N 8. P. 1333—1343.
- Heitz A. Salmo salar, seine Parasitenfauna und seine Ernährung im Meer und im Süßwasser // Arch. Hydrobiol. 1918. Bd 12. S. 2—3.

Key words: parasite community, structure, spawn, migration, Salmonidae, Cyprinidae.

SUMMARY

High values of dominance index, low values of evenness and Shannon index are characteristic of component parasite communities of prespawning (*Prosopium cylindraceum*) and spawn migratory fishes (*Coregonus autumnalis*, *Oncorhynchus nerka*). Autogenic specialists are dominant in the component parasite communities of *C. autumnalis*. The Component parasite communities of *P. cylindraceum* and *O. nerka* are dominant in a content of generalist species. The *O. nerka* parasite communities are communities «sentenced to death».

Low values of dominance index, high values of evenness and Shannon index are peculiar to component parasite communities of prespawning and spawning cyprinid fishes (*Phoxinus phoxinus*, *Oreoleuciscus humilis*). Autogenic specialists are dominant. Increase of dominance index and decrease of two other indexes characterize the postspawning period. The same tendency characterises infracommunities.

Thus, the component parasite communities respond differently to the fish spawn of the cyprinid and coregonid / salmonid fishes. Similarity is in the dominance of autogenic specialists in one case only (*C. autumnalis*). These differences are defined by the mode of fish stock formation for spawn. The cyprinids congregate for spawning and move apart for foraging and vice versa is observed in the coregonids and salmonids. Autogenic specialists dominance seems to be the important adaptation to reduce a negative effect to host during spawning.

Bush and Kennedy in 1994 established that «parasites live in patches (host individuals) and fragments (host populations)». They consider the host fragmentation as «hedging your bets against extinction» due to frequency and magnitude anthropogenic factors, which increase fragmenting of host populations. This conclusion was made for a species level. From the other hand the fragmentation is a natural feature for a single host population too. Such fragmentation is a host population structure. The role of fragmentation is obvious from the data on component parasite communities during fish spawn. The fragmentation decreases in the cyprinids and increases in the salmonids that leads to the growing of the cyprinid component parasite communities diversity and to declining the salmonid component parasite communities diversity.

Nevertheless the role of host population structure in a component parasite community structure is not obvious, because parasites are able or not able to «recognise» different host subpopulation groups. It is well known from data on parasite species population biology. Such recognizable subpopulation groups or groups can be a «real fragment» for the parasite community. The question is what parameters could be used for this purpose on a component community level. Host population age structure can be used as an example, because the age groups are one of the invariable population characters. Value of Shannon index for component parasite communities of spawn migratory *O. nerka* (5+) is similar to that of fishes of 1+ age. Difference is statistically insignificant. It is insignificant between the parasite communities of 2+ and 3+ age groups too. Fishes of these two groups could be defined as a real united fragment. In spite of similarity between the fishes of 5+ age group and fish of 1+ age group they are not united fragment. The parasite community of 1+ age fishes is not stabilized yet and one of 5+ age is a community «sentenced to death». Thus the structuring of *O. nerka* freshwater parasite communities are defined by 3 real host age fragments: 1+ age group, 2 and 3+ age group, 4+ age group. It looks as that Shannon index is suitable parameter to study a parasite communities structure.