

УДК 576.895.121:597.554

**СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ
BOTHRIOCEPHALUS OPSARIICHTHYDIS
(CESTODA, PSCUDOPHYLLIDEA)
И ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНАЯ ЗАРАЖЕННОСТЬ
СЕГОЛЕТОК КАРПА РАЗНЫХ ГЕНОТИПОВ**

С. В. Межжерин

Исследование, проведенное на сеголетках карпа в течение двух сезонов, показало, что распределение ботриоцефалюсов летом соответствует распределению Пуассона, а осенью число паразитов уменьшается и их распределение имеет перерасеянную форму. Поставленные скрещивания позволили определить вклад наследственного фактора в изменчивость рыб по зараженности ботриоцефалюсом. Летом при распределении паразита в соответствии с распределением Пуассона различий рыб по зараженности ботриоцефалюсом разного генотипа установить не удалось, а осенью при перерасеянной форме распределения такие различия имели место. Этот факт доказывает, что начальное заражение (в июле) носит неизбирательный характер, а осенью происходит переход к дифференциальному.

Характер распределения паразитов в популяции хозяина дает первичную информацию о характере паразито-хозяйинных отношений. В случаях распределения паразитов в соответствии с распределением Пуассона, можно предполагать равную вероятность заражения и устойчивость членов популяции хозяина к заражению (Бреев, 1972). Перерасеянное распределение — второй тип чаще встречается в популяциях; главной особенностью его является неодинаковая вероятность заражения хозяев и, следовательно, неодинаковая индивидуальная восприимчивость к заражению (Кеннеди, 1978). Исследования, проведенные на серебряном карасе, инвазированном цестодой *Digamma interrupta*, показали, что характер распределения паразитов у рыб разного возраста неодинаковый. У карасей в возрасте до двух лет цестоды распределяются в соответствии с рядом Пуассона, старше — наблюдается перерасеянное распределение (Бреев, 1972). Аналогичные результаты получены на ряпушке, зараженной цестодой *Proteocephalus exiguus* (Аникиева, Малахова, 1982). Следует подчеркнуть, что в этих двух случаях с возрастом хозяина экстенсивность заражения падает, а интенсивность, наоборот, возрастает. Возможно, что с возрастом имеет место переход от неизбирательного заражения к дифференциальному и это в какой-то степени может быть обусловлено и генетическими различиями членов популяции хозяина.

В настоящее время разработан метод оценки генетической конституции отдельных особей с помощью электрофореза белков по биохимическим генным маркерам (Алтухов, 1983). С помощью этого метода можно оценить влияние генетической конституции хозяина на заражение паразитом и показать, что переход от распределения Пуассона к перерасеянному связан именно с дифференциальным заражением.

Целью настоящей работы является, во-первых, изучение сезонных особенностей распределения цестоды *Bothriocephalus opsariichthydis* в популяции карпа на первом году жизни, во-вторых, определение доли наследственно обусловленной изменчивости рыб по зараженности этим паразитом и, в-третьих, выявление различия в зараженности указанным паразитом карпов с разными генотипами в зависимости от сезона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В конце мая 1985 г. 5000 личинок карпа, полученных при искусственном оплодотворении икры одной самки половыми продуктами двух самцов, были выпущены в пруд при Немешаевском совхозтехникуме Киевской обл., где их выращивали на естественных кормах до конца октября. За этот период взято три выборки карпа, в среднем по 200 рыб в каждой. В 1986 г. поставлено диаллельное скрещивание двух самок с двумя самцами. В результате было получено четыре потомства от индивидуальных скрещиваний. Личинки от скрещиваний выпустили в четыре одинаковых пруда по 10 000 особей в каждый. Пруды имели одинаковую площадь, общую систему водоснабжения, располагались в непосредственной близости друг от друга. В августе из каждого пруда была взята выборка по 100 рыб, а в конце октября еще по 200, за исключением скрещивания № 4. Вскрытие проводилось в соответствии с методиками, разработанными в ихтиопатологии (Быховская-Павловская, 1985).

Для электрофореза от каждой рыбы брали кровь и навеску печени и мышц. В сыворотке крови определяли типы трансферрина (Тф), в мышцах — эстеразы (Эст-2), в печени — лактатдегидрогеназы (ЛДГ-С₁, С₂). Разделение сывороточных белков и эстераз проводили методом дискэлектрофореза (Davis, 1964), а печеночной лактатдегидрогеназы в трис-эдта-боратной системе буферов (Реасоск е. а., 1965) в 7.5 %-ном акриламидном геле. Окрашивание гелей проводили по общепринятым методикам (Салменкова, Малинина, 1976).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характер распределения ботриоцефалюсов в исследованных популяциях карпа зависит от сезона. В 1985 г. максимальная экстенсивность и минимальная интенсивность наблюдались в июле. К октябрю ситуация изменилась: частота инвазированных рыб уменьшилась более чем в два раза, а интенсивность, наоборот, увеличилась (табл. 1). В июле и августе наряду с половозрелыми часто встречались и молодые формы, а в октябре только половозрелые. В июле распределение ботриоцефалюсов хорошо соответствовало ряду Пуассона, а в августе уже наблюдалась явная тенденция к перерасеянному распре-

Т а б л и ц а 1
Показатели зараженности сеголеток карпа ботриоцефалюсами в 1985 г.

Месяц	ЭИ, %	ИИ	М	σ^2	χ^2	d. f.	n
Июль	41	1.32	0.54	0.55	0.89	2	189
Август	28	1.67	0.54	1.12	33.09 *	2	232
Октябрь	14	2.87	0.43	12.89	54.49 *	2	220

Примечание. Здесь и в табл. 2: ЭИ — экстенсивность инвазии; ИИ — интенсивность инвазии; М — средняя зараженность; σ^2 — дисперсия рыб по зараженности; χ^2 — значения критерия сравнения теоретически ожидаемого и наблюдаемого распределений паразита; d. f. — число степеней свободы в распределениях.

Звездочкой отмечены данные, различия которых в распределениях достоверны с вероятностью $p < 0.001$.

Т а б л и ц а 2

Показатели зараженности сеголеток карпа ботрицефалюсом в 1986 г.

Скрещивание	Месяц	ЭИ, %	ИИ	М	σ^2	χ^2	d. f.	n
1×1	Август	59	1.87	0.78	1.39	16.43 **	3	110
	Октябрь	8	1.57	0.20	0.23	8.30 *	2	184
2×2	Август	20	1.40	0.28	0.50	1.74	2	102
	Октябрь	15	2.11	0.31	0.91	33.61 **	2	182
2×1	Август	70	1.88	1.32	1.80	4.66	5	105
	Октябрь	23	3.10	0.71	2.36	132.65 **	3	182
2×2	Август	62	5.48	3.40	17.96	143.52 **	7	101

П р и м е ч а н и е. Звездочкой отмечены данные, различия которых в распределениях достоверны с вероятностью $p < 0.05$, двумя звездочками — различия достоверны с вероятностью $p < 0.001$.

делению; в октябре перерасеянный тип распределения уже не вызывал никаких сомнений.

В августе 1986 г. в двух из четырех прудов распределение паразитов соответствовало распределению Пуассона, а в двух других было перерасеянное (табл. 2). Однако в октябре во всех трех исследованных выборках карпа было перерасеянное распределение паразитов. Таким образом, в течение первого года жизни в популяциях карпа происходит изменение численности паразитов и форм их распределения. В июле и августе паразиты распределяются неизбирательно по отношению к хозяину. В этот период их распределение соответствует распределению Пуассона, осенью распределение паразитов имеет перерасеянную форму.

По результатам, полученным в 1986 г., видно, что степень заражения рыб ботрицефалюсом в разных прудах при одинаковых условиях содержания отличается (табл. 2). Структура скрещиваний позволяет оценить влияние родителей на изменчивость потомков по средней зараженности с помощью двухфакторного дисперсионного анализа. Результаты такого анализа показывают долю наследственно обусловленной изменчивости рыб по зараженности ботрицефалюсом. Суммарная доля влияния родителей составляет 0.16 ± 0.006 ; материнская 0.10 ± 0.002 и отцовская 0.014 ± 0.002 . Следовательно, зараженность карпов ботрицефалюсом зависит в определенной степени от наследственных факторов. Однако их доля составляет только 16 % от всей изменчивости рыб по этому показателю.

В 1985 г. у исследованных рыб обнаружен полиморфизм трех локусов: трансферринов, сывороточной эстеразы и печеночной лактатдегидрогеназы. Кроме того, в качестве генетического маркера использован и тип чешуйного покрова, находящийся под контролем локуса, определяющего разбросанный тип чешуи при гомозиготном сочетании рецессивных аллелей (Кирпичников, 1979). Сравнение экстенсивности заражения рыб с разными генотипами выявило различия между ними в октябре по двум локусам: Тф и Эст-2. Высокая зараженность у рыб с генотипами АА и ВС по локусу Тф достоверно ниже уровня заражения у гетерозигот АС и не обнаружены паразиты у карпов с генотипом АВ (табл. 3). Влияние фактора генотипического разнообразия по локусу Тф на зараженность карпов ботрицефалюсом в июле составило очень незначительную долю ($\eta^2 = 0.002$; $p > 0.05$), в августе его доля несколько увеличилась, но оставалась недостоверной ($\eta^2 = 0.01$; $p > 0.05$), и только в октябре была статистически значимой ($\eta^2 = 0.07$; $p < 0.01$). Различия между генотипами SS и SF локуса Эст-2 по зараженности ботрицефалюсами были статистически достоверными только в октябре ($F_{\phi} = 4.5$; $p < 0.05$), а между генотипами локусов ЛДГ-С₁ и типами чешуйного покрова их установить не удалось в течение всего сезона (табл. 3).

Таблица 3

Доля рыб, инвазированных ботриоцефалюсом ($q+m$) разных генотипов локусов трансферрина (Тф) и сывороточной эстеразы (Эст-2) летом и осенью 1985 г.

Месяц	Тф							
	AA		AB		BC		AC	
	$q+m$	n	$q+m$	n	$q+m$	n	$q+m$	n
Июль	0.43±0.04	140	0.40±0.13	15	0.40±0.22	5	0.36±0.11	19
Август	0.28±0.04	145	0.33±0.10	26	0.54±0.14	17	0.30±0.10	24
Октябрь	0.18±0.03	135	0.00	21	0.33±0.14	12	0.04±0.04	24

Месяц	Эст-2					
	SS		SF		FF	
	$q+m$	n	$q+m$	n	$q+m$	n
Июль	0.43±0.10	23	0.45±0.05	101	0.35±0.06	55
Август	0.20±0.13	10	0.29±0.04	109	0.28±0.06	83
Октябрь	0.33±0.11	18	0.12±0.03	111	0.16±0.04	89

Примечание. AA, AB, BC и AC — генотипы локуса Тф, SS, SF и FF — генотипы локуса Эст-2.

В 1986 г. у исследованных рыб полиморфными были три локуса: Тф, ЛДГ-С₁, С₂ и в двух скрещиваниях около половины рыб имели разбросанный тип чешуи. В августе достоверные различия между карпами с разными генотипами отсутствовали (табл. 4). Осенью достоверные различия наблюдались между генотипами локуса ЛДГ-С₁ в скрещивании № 3. Карпы с гетерозиготным генотипом СС₁ имели меньше зараженных рыб, чем гомозиготы СС ($t=2.03$; $p<0.05$). Доля влияния генотипов локусов ЛДГ-С₁ в этом скрещивании в августе была недостоверной ($\eta^2=0.005$; $p>0.05$), а в октябре возросла и достигла статистически значимых величин ($\eta^2=0.02$; $p<0.05$).

Таким образом, различия между рыбами с разными генотипами по зараженности ботриоцефалюсом имеют место только в конце октября при перераспределении, летом различий установить не удалось.

Таблица 4

Доля рыб, инвазированных ботриоцефалюсом разных генотипов локусов трансферрина (Тф), печеночной лактатдегидрогеназы (ЛДГ-С₁, С₂) и типов чешуйного покрова летом и осенью 1986 г.

Месяц	Тф		ЛДГ-С ₁ , С ₂			Тип чешуи	
	AA	AB	С ₁ С ₁	С ₁ С ₁	С ₁ С ₁ С ₂ С ₂	разбросанный	нормальный
Август				0.42±0.07	0.46±0.07	0.47±0.06	0.31±0.08
				53	46	75	36
Октябрь	0.11±0.03	0.04±0.02		0.08±0.03	0.07±0.03	0.06±0.02	0.12±0.05
	97	79		87	91	132	52
Август		0.20±0.04		0.21±0.06	0.21±0.06	0.15±0.05	0.26±0.07
		102		43	47	60	42
Октябрь		0.15±0.03		0.16±0.04	0.13±0.03	0.14±0.03	0.16±0.04
		182		74	104	102	80
Август	0.68±0.06	0.75±0.06	0.72±0.07	0.75±0.06			0.70±0.04
	53	51	47	55			105
Октябрь	0.21±0.04	0.21±0.04	0.30±0.05*	0.17±0.04*			0.23±0.03
	84	92	83	99			182
Август		0.68±0.05	0.71±0.06	0.61±0.08			0.68±0.05
		101	51	41			101

Примечание. AA, AB — генотипы локуса Тф; С₁С₁, С₁С₁, С₁С₁С₂С₂ — генотипы локуса ЛДГ-С₁, С₂. Звездочкой отмечены данные, различия которых статистически достоверны с вероятностью $p < 0.05$.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В течение первого года жизни в популяциях карпа наблюдаются изменения характера распределения ботриоцефалюсов. Если летом имеет место высокая экстенсивность заражения и относительно низкая интенсивность, то осенью доля зараженных рыб резко падает и, наоборот, возрастает среднее число паразитов у зараженных особей. Эти изменения находят свое отражение в форме распределения паразитов. Летом распределение близко к распределению Пуассона, осенью имеет перерасеянную форму. Очевидно, что рыб, слагающих популяцию хозяина, можно разделить на две группы. Одни избавляются от паразитов, а другие, наоборот, дополнительно заражаются. Есть все основания считать, что эта тенденция обусловлена биологической разнокачественностью популяции хозяина, индивидуальной устойчивостью к инвазии, которая, как показали проведенные скрещивания, в определенной степени контролируется генетически. И действительно, доля наследственного фактора в общей изменчивости рыб по зараженности ботриоцефалюсом составляет 16 % от всей изменчивости рыб, что вполне сопоставимо с данными других авторов по наследуемости таких показателей, как устойчивость к инвазионным или инфекционным заболеваниям (Кирпичников, 1979). В случаях, когда паразиты распределяются в соответствии с распределением Пуассона, различия между рыбами разных генотипов по зараженности несущественны, а в октябре при перерасеянной форме распределения такие различия статистически достоверны. Следует подчеркнуть также и нарастание доли влияния генотипических различий на изменчивость рыб по зараженности ботриоцефалюсом к концу сезона.

В 1985 г. различия в зараженности были получены для двух локусов из четырех исследованных, а в 1986 г. — только в одном случае из семи возможных. Это объясняется тем, что в первом случае было поставлено групповое скрещивание, а во втором — индивидуальное. Поэтому в первый раз генетические различия между рыбами в восприимчивости к цестодам проявляются внутри популяции, а во втором — в основном между отдельными скрещиваниями.¹

Л и т е р а т у р а

- А л т у х о в Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1983. 279 с.
- А н и к и е в а Л. В., М а л а х о в а Р. П. Распределение цестоды *Proteocephalus exiguus* в зависимости от возраста и пола хозяина // Гельминты пресноводных биоценозов. М.: Наука, 1982. С. 73—86.
- Б р е е в К. А. Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов. Л.: Наука, 1972. 70 с.
- Б ы х о в с к а я - П а в л о в с к а я И. Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.
- К и р п и ч н и к о в В. С. Генетические основы селекции рыб. Л.: Наука, 1979. 391 с.
- С а л м е н к о в а Е. А., М а л и н и н а Т. В. Применение электрофоретических методов в популяционно-генетических исследованиях рыб // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Ч. 2. Вильнюс, 1976. С. 82—92.
- D a v i s B. J. Disc-electrophoresis. II. Method and application to human serum proteins // Ann. N. Y. Acad. Sci. 1964. Vol. 121. P. 404—427.
- P e a c o c k A. C., B u n t i n g S. L., Q u e e n K. G. Serum proteins electrophoresis in acrylamide gel; patterns from normal human subject // Science. 1965. Vol. 147. P. 1451—1455.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР, Киев

Поступила 12. 08. 1987

¹ Выражаю глубокую признательность Г. А. Стрилько за помощь в выполнении работы.

SEASONAL DYNAMICS OF THE ABUNDANCE
OF BOTHRIOCEPHALUS OPSARIICHTHYDIS (CESTODA, PSEUDOPHYLLIDEA)
AND DIFFERENTIAL INFECTION OF CARP YEARLINGS
OF DIFFERENT GENOTYPES

S. V. Mezhzherin

S U M M A R Y

Investigations conducted during two seasons on one summer old carps have shown that the summer distribution of bothriocephalids corresponds to Poisson distribution while in autumn the parasites decrease in number and their distribution acquires an overdispersed form. The conducted crossings have made possible the determination of the role of hereditary factor in the variability of fishes on the infection with bothriocephalids. In summer when the distribution of parasites corresponded to Poisson distribution no differences in the infection of fishes with bothriocephalids of different genotypes were observed. In autumn, with an overdispersed form of distribution such differences took place. This fact proves that the initial infection, in July, is of non-selective character and in autumn changes for differential one.
