

УДК 576.895.122 : 597.583.1

АНАЛИЗ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ -ПОПУЛЯЦИИ ТРЕМАТОДЫ *BUNODERA LUCIOPERCAE* ИЗ ОКУНЯ *PERCA FLUVIATILIS*

Е. П. Иешко, Н. Б. Голицина

Анализ экстенсивности, интенсивности заражения и частотного распределения численности трематоды *Bunodera luciopercae* позволил определить роль разновозрастных рыб в формировании экологической ниши гельминта. Показано, что в поддержании пространственной структуры популяции паразита окуни разных размерно-возрастных групп имеют сезонные и функциональные особенности.

При изучении популяционной биологии паразитов рыб необходимо учитывать экологическую неоднородность различных возрастных групп рыб-хозяев и их неодинаковую функциональную роль в поддержании численности и пространственной структуры популяций паразитов. Существование популяции возможно лишь в том случае, когда поддерживается определенная территориальная приуроченность, обеспечивающая эффективное протекание жизненного цикла паразита. Благодаря ряду особенностей экологии, поведения, питания и других причин хозяин (даже специфичный) в ходе онтогенетического развития имеет неодинаковые шансы заразиться, разные дозы заражения и создает неодинаковые условия для созревания паразитов. Поэтому при популяционных исследованиях нужно знать, какая размерно-возрастная группа хозяев обеспечивает наиболее благоприятные условия для поддержания численности паразита, а какая играет подчиненную роль, определяя структурное единство и устойчивость данной паразитарной системы.

Существующие в паразитологии понятия специфичности и встречаемости не отражают в полной мере таких важных свойств, как территориальная приуроченность и функциональная роль той или иной зараженной паразитом группировки хозяев. Неравноценность разновозрастных рыб-хозяев как среды обитания более наглядно демонстрируется с помощью понятия «экологическая ниша». Эта биологическая категория отражает способность паразита освоить свою среду и подразумевает пути ее фактического использования (Пианка, 1981). Последнее, как справедливо отмечалось (Лебедев, 1981), благодаря обитанию «живого в живом» в основном возлагается на хозяина, т. е. на рыбу. Таким образом, наблюдаемая на организменном уровне регуляция паразитом своих отношений с окружающей средой через хозяина (Шульман, Добровольский, 1977) прослеживается и при взаимодействии популяций паразита и хозяина.

В настоящей работе делается попытка определить структуру популяции трематоды *Bunodera luciopercae* (Müller, 1776), обитающей в окуне *Perca fluviatilis*.

B. luciopercae — типичный паразит окуня, хотя встречается и в других видах хищных рыб (судак, щука, ерш). Жизненный цикл трематоды хорошо изучен (Ройтман, Цейтлин, 1982). Кроме дефинитивного он включает двух промежуточных хозяев: в водоемах Карелии первый — это *Pisidium*, из вторых указываются веслоногие (*Cyclops oithonoides* и другие) и ветвистоусые (*Daphnia pulex*, *Bosmina coregoni gibbera*) (Шульман и др., 1974).

Существенной особенностью является то, что в окончательном хозяине бунодера одной генерации живет чуть меньше года, смешения гельминтов разных

поколений не происходит, а процесс заражения сжат во времени. По многолетним наблюдениям окунь в Сямозере заражается бунодерой с конца июля—до середины августа (Шульман и др., 1974). На этом поступление инвазионного начала в популяцию окончательных хозяев из планктонных рачков прекращается. Далее можно наблюдать как складываются взаимоотношения популяции хозяина и популяции бунодеры. Для изучения мы взяли одну из локальных популяций *B. luciopercae*, обитающую в окуне. Паразитирующая в судаке *Stizostedion luciopercae* трематода будет иметь свою, вероятно, несколько отличную популяционную структуру. Анализ межпопуляционных отношений составит предмет наших дальнейших исследований по структуре вида в водоеме.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили опытные неводные уловы окуня из Курмойльской губы Сямозера (южная Карелия). Отлов и анализ зараженности рыб трематодой проводился с июня 1981 по июль 1982 г. Методом неполного паразитологического вскрытия было исследовано 713 окуней с размерами от 3.0 до 17.0 см. Изученные рыбы с учетом размеров и преимущественного типа питания были разделены на

Т а б л и ц а 1
Характеристика обследованных рыб

Группа	Размеры АС (в см)	Возраст	Тип питания *	Обследовано (экз.)
I	До 7.1	0+, 1+	Планктофагия	267
II	7.2—11.3	1+, 2+	Смешанное (зоопланктон, бентос, редко хищничество)	243
III	Более 11.4	2+, 3+, 4+	Бентофагия, хищничество	203
Всего				713

* Здесь и далее ссылки на работу Н. П. Макаровой по биологии сямозерского окуня (Решетников и др., 1982).

3 основные группы (табл. 1). Это позволило оценить роль разновозрастных рыб в биологии *B. luciopercae*.

Для выяснения размерно-возрастной структуры стада хозяев и ее стабильности в пределах Курмойльской губы озера с 24 по 30 июня 1981 г. проводили мечение окуней. Подрезанием анального плавника было помечено 2047 экз., из них с размерами до 7 см — 383 экз., от 7—11 см — 1371, от 12 до 19 см — 293 экз. Метки возвращали в течение лета и осени, последняя была получена в феврале 1982 г. Максимальный возврат (13 меток из 15) отмечен для группы 7—11 см.

Мы определили тип распределения численности паразитов в каждой размерно-возрастной группе рыб из ежемесячных проб. Для этого эмпирические данные проверяли на соответствие негативному биномиальному распределению и распределению Пуассона методом χ^2 .

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика заражения окуней *B. luciopercae* в течение года. Полученные нами результаты позволили установить, что окунь с конца мая по 20 июля был свободен от трематод. Новый этап заражения начался в июле, в период самого высокого (19 °С) прогрева воды в водоеме (рис. 1). Максимальные значения интенсивности и экстенсивности наблюдались в августе (индекс обилия 21.8—86.8%). Далее с августа по май 1982 г. происходило постепенное снижение процента заражения окуней до 60%; интенсивность

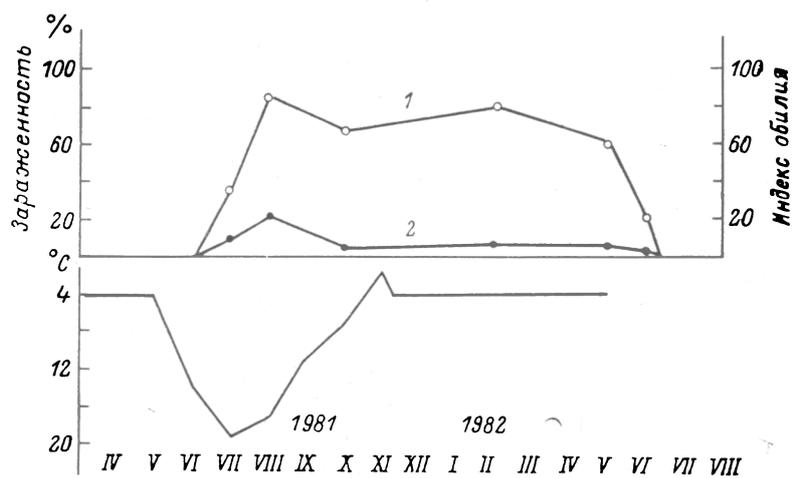


Рис. 1. Динамика заражения окуней *B. luciopercae* в Сямозере.
1 — экстенсивность, 2 — интенсивность.

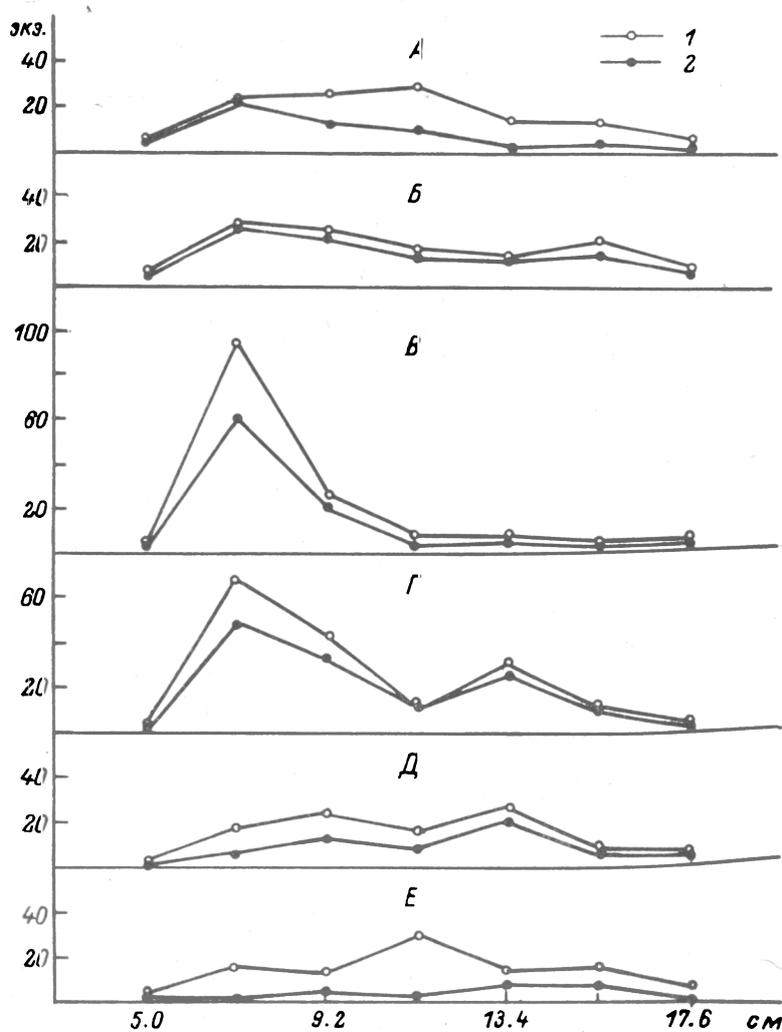


Рис. 2. Изменение пространственной структуры популяции *B. luciopercae*.
1 — исследовано рыб, 2 — заражено. По оси абсцисс — размерные группы рыб (в см), по оси ординат — количество рыб.
Объяснение в тексте.

с похолоданием воды в озере в октябре резко снизилась до 3.6 экз. на рыбу и затем поддерживалась на этом уровне (рис. 1). Окунь в 1982 г. оставался неинвазированным очень короткий период (не более 12 дней), что, видимо, связано с затяжной весной и низкими значениями температуры воды (9 °С) в этот период. При анализе зараженности разновозрастных рыб, т. е. при изучении пространственной структуры популяции *B. lucipercae*, выявлен ряд особенностей.

Изменение зараженности различных размерно-возрастных групп окуnea *B. lucipercae* в течение года.

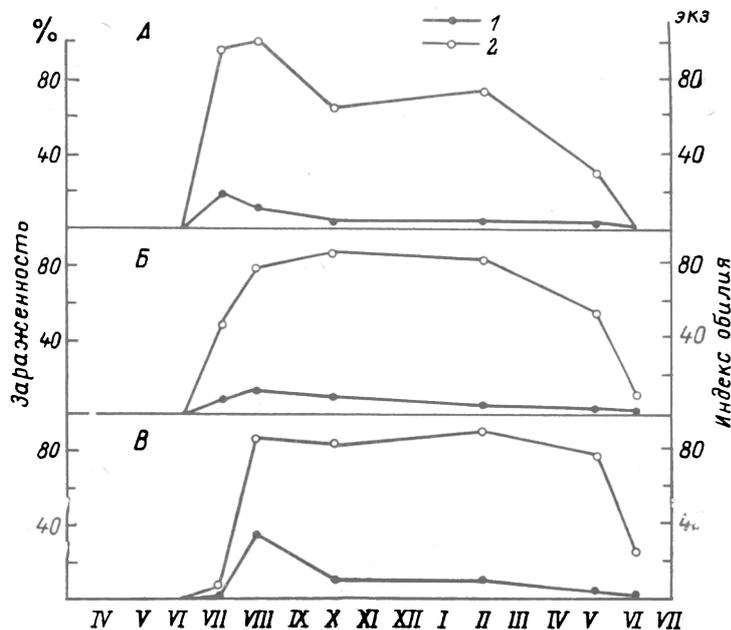


Рис. 3. Сезонная динамика заражения окуней групп: I — А, II — Б и III — В, *B. lucipercae*.
1 — интенсивность, 2 — экстенсивность.

Рыбы младших возрастных групп (сеголетки и годовики) заражались трематодами в первую очередь. В июле большая часть *B. lucipercae* обитала в рыбах с размерами до 11 см (рис. 2, А). В августе—сентябре гельминтами были поражены практически все исследованные окуни (рис. 2, Б, В). В октябре (перед ледоставом) численность трематод стабилизируется и остается, как было показано ранее, неизменной весь подледный период. Уже в сентябре намечается снижение роли рыб группы I в поддержании численности популяций *B. lucipercae* за счет элиминации неполовозрелых гельминтов (рис. 2, В). Эта тенденция сохраняется в феврале и становится очевидной в мае (рис. 2, Г, Д). Заметное снижение зараженности, наблюдаемое в мае, происходит преимущественно за счет рыб группы I и частично II. К концу июня черви сохраняются только у окуней группы III (рис. 2, Е).

Таким образом, в течение года в разновозрастных группах хозяев наблюдается различная скорость элиминации червей. Наиболее динамична та часть популяции *B. lucipercae*, которая обитает в рыбах группы I. Крупные рыбы заражаются позже, но более длительный период сохраняют инвазированность. Окунь группы II отличается стабильностью в поддержании структуры популяции трематод. Сезонные изменения в пространственной организации популяции с учетом созревания паразита позволяют оценить роль каждой группы окуnea в поддержании численности популяции.

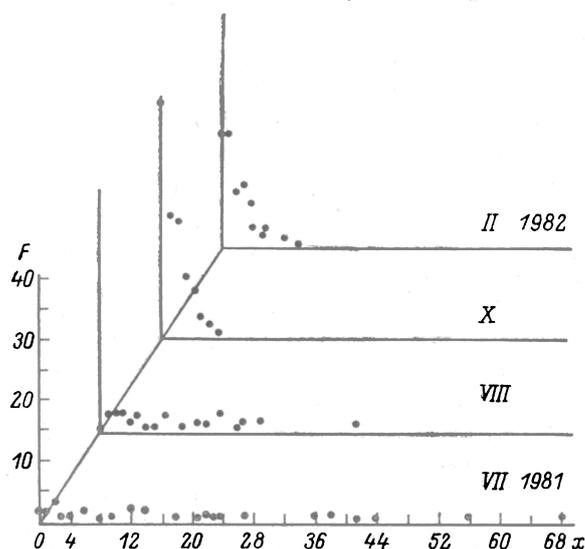
Процесс взаимодействия популяций паразита и хозяина можно условно разбить на 4 этапа. Первый — развитие очага заражения, достижение максимального значения индекса обилия; второй — перераспределение инвазионного материала и окончательная стабилизация численности гельминтов; третий — период созревания трематод; четвертый — естественная дегельминтизация,

Т а б л и ц а 2

Изменение параметров негативно-биномиального распределения численности трематод в разноразмерных окунях в течение года

Параметры	Размерная группа рыб				Параметры	Размерная группа рыб			
	3.0—7.1	7.2—11.3	11.4 и более	Дата		3.0—7.1	7.2—11.3	11.4 и более	Дата
x	18.0	6.7	—	22—30 июля 1981	χ^2	6.3	1.2	6 февраля 1982	
S	312.4	178.3	—		P (%)	5	75		
K	0.86	0.16	—		x	1.97	4.64		10.3
χ^2	1.7	3.8	—		S	4.7	22.6		98.7
P (%)	50	25	—	27 августа	K	1.5	0.95	0.72	
x	9.5	11.9	—		χ^2	2.6	1.6	4.3	
S	60.8	207.7	—		P (%)	50	50	50	
K	1.6	0.5	—		x	—	1.39	4.02	31 мая
χ^2	4.7	2.4	—	S	—	4.4	24.9		
P (%)	10	50	—	K	—	0.67	0.77		
x	1.29	8.5	—	χ^2	—	0.28	1.4		
S	2.8	125	—	8 октября	P (%)	—	75	50	
K	0.76	0.68	—						

поступление яиц трематод в водоем. Длительность каждого этапа у рыб разных возрастных групп неодинакова. Достижение максимального значения индекса обилия (этап I) у окуней младших возрастов проходит очень динамично, в течение 10 дней (рис. 3, А), тогда как у более крупных особей предельные значения отмечены лишь в августе. Второй этап у сеголетков и годовиков длится



приблизительно 3 мес (август—октябрь), а в других группах только сентябрь—октябрь (рисунки 3, Б, В). Третий этап (период созревания) наиболее продолжительный (5—6 мес) и характеризуется появлением зрелых гельминтов в различных группах хозяев: в феврале они отмечены у более крупных рыб, в марте — у годовиков.

Рис. 4. Распределение эмпирических частот численности *B. luciopercae* на окунях группы I в зависимости от сезона.

По оси ординат — частота (F), по оси абсцисс — численность (x).

Длительность последнего (четвертого) этапа, кроме возраста хозяина, зависит от температуры воды и, чем она будет выше, тем динамичней проходит дегельминтизация, но в целом младшие группы рыб освобождаются быстрее. Период полного отсутствия трематод *B. luciopercae* может изменяться по нашим наблюдениям от 2—3 недель до 2 мес.

Изменение параметров распределения численности *B. luciopercae* в размерно-возрастных группах окуней в течение года. Усредненные показатели численности гельминтов недостаточно полно характеризуют поток паразитов через популяцию хозяев. Поэтому определялось частотное распределение трематод в рыбах.

Каждая исследуемая выборка представляет собой совокупность значений числа паразитов в особи хозяина определенной размерно-возрастной группы в данный момент времени. Проверка соответствия эмпирических данных рас-

пределению Пуассона, биномиальному, негативному биномиальному обнаружила достоверное соответствие ряда выборок лишь с негативным биномиальным типом. Значения параметров распределения представлены в табл. 2, где x — среднее арифметическое, S — дисперсия, K — коэффициент агрегированности, χ^2 — критерий, P — вероятность соответствия теоретической кривой. Степень соответствия реальных частот теоретическому ряду неодинакова в течение года и в разных размерно-возрастных группах (рис. 4—6; табл. 2). Для рыб группы I согласование с вероятностью до 50% наблюдалось лишь в июле 1981 и феврале 1982 г. (табл. 2). У окуня группы III соответствие кривой негативного биномиального распределения зарегистрировано в феврале и мае. У рыб средних размеров начиная

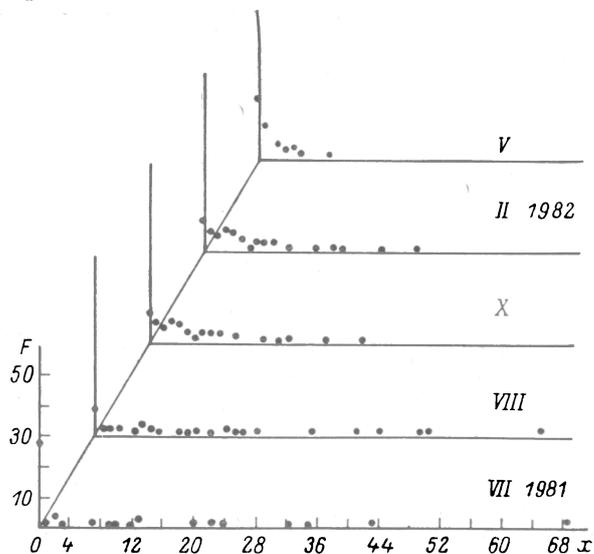


Рис. 5. Распределение эмпирических частот численности *B. luciopercae* на окунях группы II в зависимости от сезона.

Обозначение такие же, как на рис. 4.

с августа наблюдалось совпадение кривых распределения с вероятностью от 50 до 75%.

Анализ характера распределения наглядно показывает закономерность формирования численности популяции *B. luciopercae* и роль различных возрастных групп хозяев. На рисунках 4—6 и в табл. 2 прослеживается общая тенденция к постепенному снижению дисперсии (S) и формированию агрегированности паразитов в ограниченном числе хозяев. Для бунодеры говорить о летальном уровне заражения, наверное, нельзя; сильно инвазированные особи, видимо, способны избавляться от части гельминтов и «перемещаются» в другой частотный класс.

Показатели численности для трематод, обитающих в рыбах групп I и III, нестабильны. Причиной может служить не только естественная элиминация, но и трофическая связь хозяев типа хищник—жертва, которая особенно ярко выражена с августа по октябрь.

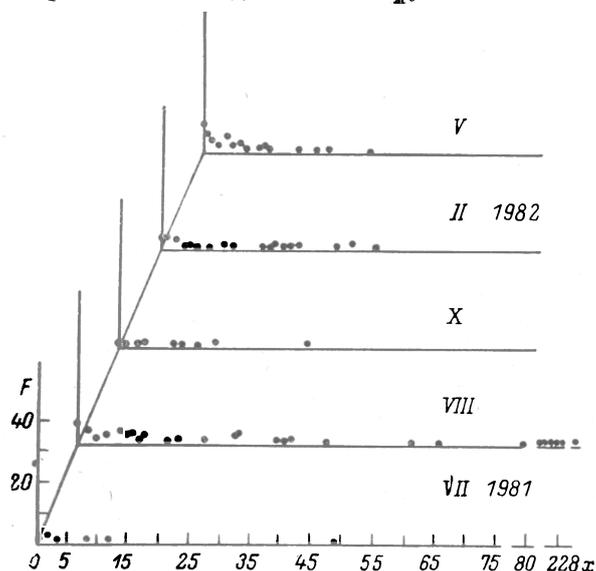
Экологическая приуроченность окуней группы II и стабильность во времени позволяют характеризовать трематод, обитающих в ней, как «ядро» популяции. Это подтверждается и анализом параметров распределения (табл. 2; рис. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования позволили установить сезонные различия в участии отдельных возрастных групп окуня при поддержании структуры и динамики численности популяции *Bunodera luciopercae*. Теоретически окунь любого возраста может стать хозяином этого паразита, однако в природе происходит преимущественное заражение определенной группы рыб. На первых этапах заражения (в июле) наиболее высокая экстенсивность и интенсивность (92.4%, индекс обилия 18.0) отмечается у окуней младшего возраста. Они (как облигатные планктофаги) первыми вступают в процесс формирования популяционной структуры трематоды. В августе размеры популяции увеличиваются за счет включения рыб более старших возрастов. Участие этих окуней объясняется, видимо, как значительной долей планктона в их рационе, так и каннибализмом (Решетников и др., 1982; Федорова, Дрозжина, 1982). Хищный тип питания старших групп рыб следует учесть особо, так как каннибализм не определяет увеличения численности гельминтов, а свидетельствует о перераспределении инва-

зионного материала в пределах популяции хозяина. Годовики и двухлетки заражаются первыми и за короткий срок набирают обилие трематод, в дальнейшем они так же быстро освобождаются от «лишнего бремени», и значение индекса обилия снижается. Поедание зараженной молоди крупными окунями в осенний период является дополнительным механизмом, обеспечивающим сохранение и поддержание численности *B. luciopercae*. Возможность трематод приживаться при каннибализме показана в ряде работ (Малахова, 1963; Cannon, 1973).

Динамика пространственной структуры популяции паразита связана со сходными изменениями ее численности на рыбах разного возраста. Характеризуя интенсивность заражения, пользуются обычно понятиями специфичность и встречаемость. Однако более удобным является использование применяемых



в общепаразитологической литературе понятий фундаментальной и реализованной ниши. Специфичность, понимаемая как потенциальная возможность гельминта инвазировать определенный вид хозяина, аналогична фундаментальной нише. Встречаемость совпадает с понятием реализованной ниши (Лебедев, 1981). Дело, разумеется, не сводится только к предпочтению тех или иных терминов.

Рис. 6. Распределение эмпирических частот численности *B. luciopercae* на окунях группы III в зависимости от сезона.

Обозначения такие же, как на рис. 4.

Согласившись, что термины «специфичность» и «встречаемость» в общем плане соответствуют экологической нише, мы можем опираться на значения, полученные при разработке концепции ниши, в первую очередь для понимания роли той или иной группы хозяев в популяционной биологии паразита. Максимальные значения интенсивности заражения окуня *B. luciopercae* (т. е. предельная емкость среды) заметно различались на первом этапе инвазии (рис. 3). Высокий уровень численности трематод, видимо, поддерживался активным питанием рыб в этот период. Снижение температуры воды в октябре и падение интенсивности питания рыб привели к сокращению численности трематод. Элиминация неполовозрелых червей была максимальной у крупных рыб, высокой у самых мелких и менее всего выражена у рыб со средними размерами (рис. 3).

Удалось проследить, что численность и характер частотного распределения закономерно меняются при изменении пространственной структуры популяции гельминтов.

Четкая последовательность этапов жизненного цикла выбранного объекта позволила зафиксировать моменты начала заражения и определить тип распределения в это время. Оказалось, что уже на первом этапе формирования пространственной структуры паразитарной системы частотное распределение трематод в рыбах соответствует модели негативного биномиального типа. Этот факт позволяет исключить, во всяком случае для рассматриваемой системы, один из предполагаемых путей формирования негативного биномиального распределения — из «наложения волн заражения», в каждой из которых распределение паразитов подчиняется закону Пуассона (Crofton, 1971; Pappas, 1971) и заставляет искать другие причины, обуславливающие появление перераспределенного негативного биномиального типа.

Негативно-биномиальный тип распределения, который наблюдается чаще всего при изучении паразитарных систем, как было показано экспериментально

(Anderson e. a., 1977), возникает в связи с разной восприимчивостью хозяев к заражению. Отличия в толерантности, как было им показано, наблюдается даже в пределах групп хозяев, отбираемых по возрасту, полу, размерам. Хорошее согласование с теоретической кривой негативного биномиального распределения отмечено для бунодер, обитающих в рыбах группы I в начальный период заражения. В этот период численность личинок трематод, находящихся в планктонных рачках, неизмеримо больше числа рыб, способных заразиться. В последующие месяцы тип распределения паразитов в рыбах этой группы сохранился, однако вероятность согласования была очень низкой (табл. 2).[†] Это, видимо, связано с тем, что численность молоди окуней нестабильна в силу высокой смертности и выедаемости хищниками. Перенос инвазионного начала в результате каннибализма крупного окуня отражается на характере распределения бунодер, обитающих как в молоди, так и в крупных окунях. Для последних с июля по октябрь не удалось выявить тип распределения (табл. 2). Только в пререстовый и нерестовый периоды показано хорошее соответствие с кривой негативного биномиального распределения (табл. 2). Распределение бунодер в рыбах группы II формируется в течение месяца (с июля по август). В июле согласование низкое (табл. 2), так как эта группа рыб является необлигатным планктофагом; поэтому максимальная численность и хорошее согласование теоретических и эмпирических значений интенсивности заражения наблюдаются с августа.

Представленные результаты позволяют дать характеристику пространственной структуры популяции *B. luciopercae*, обитающей в окуне Сямозера. Локальная популяция сложна организована и поддерживается благодаря взаимодействию субпопуляционных группировок трематоды, паразитирующих в разновозрастных группировках хозяина. Приуроченность окуней группы II к литорали (обеспечивающая контакт с промежуточными хозяевами), показанная результатами мечения «оседлость», относительная устойчивость параметров заражения и высокая численность позволяют определить обитающих в них трематод как «ядро» популяции трематоды. Молодь окуня способствует сохранению очага заражения на начальном этапе, а затем служит источником заражения рыб групп II и III. Роль трематод, паразитирующих в крупном окуне, в поддержании численности локальной популяции *B. luciopercae*, видимо, невелика. Эта группа рыб, благодаря обширным кормовым и нерестовым миграциям, а также длительности сохранения половозрелых трематод, может обеспечивать распространение заражения и межпопуляционный обмен с другими локальными популяциями.

Полученные результаты показали, что применение понятия «ниша» позволяет несколько по-иному оценить характер отношений в системе паразит—хозяин. Встречаемость гельминтов в окончательном хозяине, как реализованный аспект ниши, будет зависеть от сложившейся пространственной структуры популяции паразита. В пределах ее каждый элемент будет определять свои параметры заражения и обеспечивать ту или иную функциональную роль, направленную на поддержание оптимальной численности популяции в целом. Эти особенности нужно учитывать при моделировании и составлении экологического прогноза.

Л и т е р а т у р а

- Л е б е д е в Б. И. Понятие ниши в паразитологии. — В кн.: Биология и систематика гельминтов животных Дальнего Востока. Владивосток, 1981, с. 101—106.
- М а л а х о в а Р. П. Сезонная изменчивость *Bunodera luciopercae* (O. F. Müller, 1776) и *Sphaerostoma bramae* (O. F. Müller, 1776) (Trematodes) в условиях Карелии. — Зоол. журн., 1963, т. 42, № 10, с. 1453—1461.
- П и а н к а Э. Эволюционная экология. М., Мир, 1981. 399 с.
- Р е ш е т н и к о в Ю. С. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М., Наука, 1982. 248 с.
- Р о й т м а н В. А., Ц е й т л и н Д. Г. Очерк биологии некоторых гельминтов, ассоциированных с окунем в озерных биоценозах. — В кн.: Гельминты в пресноводных биоценозах. М., Наука, 1982, с. 146—193.
- Ф е д о р о в а Г. В., Д р о з ж и н а К. С. Суточный ритм питания судака *Stizostedion luciopercae* (L) и окуня *Perca fluviatilis* L. (Percidae) Ладожского озера. — Вopr. ихтиол., 1982, т. 22, вып. 2, с. 224—232.
- Ш у л ь м а н С. С., Д о б р о в о л ь с к и й А. А. Паразитизм и смежные с ним явления. — Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1977, т. 27, с. 230—263.

- Ш у л ь м а н С. С., М а л а х о в а Р. П., Р ы б а к В. Ф. Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озер Карелии. Л., Наука, 1974. 107 с.
- A n d e r s o n R. M., W h i t t i e l d P. J., M i l l s C. A. An experimental study of the population dynamics of an ectoparasitic digenean *Transversotrema patialense* (Soparker); the cercarial and adult stages. — *J. of Animal Ecology*, 1977, vol. 46, p. 555—580.
- C a n n o n L. R. G. Diet and intestinal helminths in a population of perch *Perca flavescens*. — *J. Fish Biol.*, 1973, vol. 5, p. 447—457.
- C r o f t o n H. D. A model of host-parasite relationships. — *Parasitology*, 1971, vol. 63, p. 343—364.
- P e n n i c u i k L. Frequency distributions of threespined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L., with particular reference to the negative binomial distribution. — *Parasitology*, 1971, vol. 63, p. 389—406.

Институт биологии
Карельского филиала АН СССР,
Петрозаводск

Поступило 23 VII 1983

ANALYSIS OF THE SPATIAL STRUCTURE OF THE TREMATODE BUNODERA
LUCIOPERCAE POPULATION PARASITIZING IN PERCH

E. P. Ieshko, N. B. Golitsina

S U M M A R Y

A role played by different age fishes in the formation of the helminth's ecological niche was assessed by analysing the infection prevalence and intensity and frequency distribution of the trematode (*Bunodera luciopercae*) number. Perch individuals of different size-age groups were shown to have seasonal and functional characteristics in maintaining spatial structure of the parasite population.
