

УДК 576.893.17 : 597.554.3

© 1992

**ИЗУЧЕНИЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И МЕХАНИЗМА РЕГУЛЯЦИИ  
ЧИСЛЕННОСТИ ИНФУЗОРИИ *ICHTHYOPHTHIRIUS MULTIFILIIS*  
В ПОПУЛЯЦИИ УКЛЕИ**

**И. А. Евланов**

Исследован характер распределения инфузории *I. multifiliis* в популяции уклей. Выявлено, что регуляция взаимоотношений в этой паразитарной системе в естественных условиях осуществляется преимущественно на организменном уровне. Показано влияние отбора, происходящего в популяции хозяина, на численность и характер распределения паразита.

Многочисленные работы в области популяционной паразитологии сосредоточены на выявлении характера распределения паразитов в популяции хозяина и выполнены главным образом на гельминтах (May, 1977; Anderson, 1978, 1982; Anderson, May, 1978, и др.).

Кеннеди (1978) считает, что протозойные заболевания лучше всего описываются распределением Пойа-Эппли. Однако Мак Каллум (Mc Callum, 1985) установил, что распределение инфузории *I. multifiliis* не входит в рамки существующих моделей.

Цель работы — исследовать особенности распределения и механизм регуляции численности *I. multifiliis* в популяции уклей в естественных условиях.

**МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА**

В летний период 1986 г. из Черемшанского залива Куйбышевского водохранилища исследовано 2247 экз. уклей на разных этапах онтогенеза. Лов личинок проводился на постоянных станциях, расположенных на мелководье ( $h=0.3$  — 1.2 м).

Для анализа взаимоотношений в системе паразит—хозяин использован популяционно-фенетический метод (Яблоков, 1980). У личинок как свободных, так и зараженных *I. multifiliis* нами в качестве фенотипов использовалось сочетание сегментов в туловищном и хвостовом отделах. При изучении динамики распространения фенотипов в популяции уклей часть материала фиксировалась в спирте с последующей обработкой в лаборатории.

Относительная численность личинок определялась прямым методом и пересчитывалась в экз. / м<sup>3</sup>.

**РЕЗУЛЬТАТЫ**

Данные, характеризующие встречаемость, численность и характер распределения инфузорий *I. multifiliis*, представлены в табл. 1. Они свидетельствуют о том, что паразиты в популяции хозяина начинают встречаться на этапе  $C_2$ . Нами не обнаружено какой-либо определенной закономерности в возрастной

Т а б л и ц а 1  
 Параметры распределения *I. multifiliis* в популяции уклеи  
 Distribution frequency of *I. multifiliis* in a bleak population

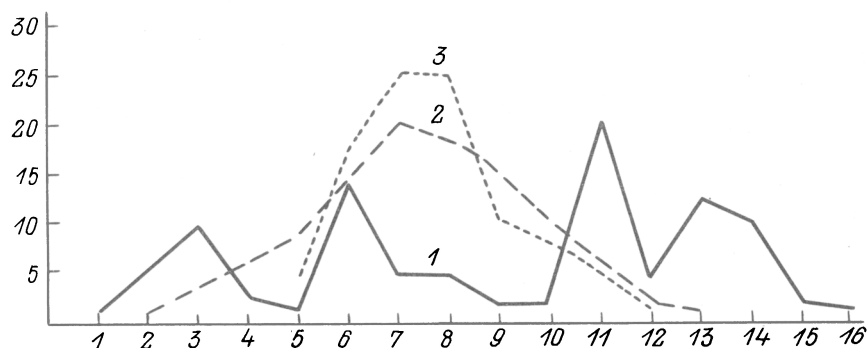
Этап развития, возраст	<i>N</i>	<i>E</i>	<i>I</i>	<i>M</i>	Тип распределения	$\chi^2$
<i>C</i> <sub>1</sub>	92	0	0	0	0	0
<i>C</i> <sub>2</sub>	342	4.3	1	0.04	?	0
<i>D</i> <sub>1</sub>	500	26.8	1—5	0.60	П/НБР	10/05—1
<i>D</i> <sub>2</sub>	474	17.7	1—3	0.36	П	10
<i>E</i>	500	6.4	1—2	0.10	?	0
<i>F</i>	312	16.6	1—3	0.23	П	10
2+—5+	45	4.4	1—2	0.07	?	0

Пр и м е ч а н и е. *N* — число исследованных рыб, в шт.; *E* — экстенсивность заражения, в %; *I* — интенсивность заражения, в шт.; *M* — индекс обилия паразитов, в шт.;  $\chi^2$  — значение хи-квадрата, в %; НБР — негативное биномиальное распределение; П — распределение Пуассона; ? — тип распределения не установлен.

динамике заражения уклеи инфузориями. Если показатель экстенсивности заражения как у личинок, так и взрослых рыб находится на относительно низком уровне, то величина индекса обилия претерпевает заметные колебания (табл. 1). Это свидетельствует о том, что действует определенный механизм регуляции численности паразита.

На этапах развития личинок *C*<sub>2</sub> и *E* нам не удалось установить характер распределения паразита, а отмеченные для этапов *D*<sub>1</sub>, *D*<sub>2</sub>, *F* распределение Пуассона и негативное биномиальное характеризуются слабым соответствием эмпирических и теоретических частот, хотя аппроксимация распределением Пуассона несколько выше (табл. 1).

Изучение фенетической структуры личинок уклеи на отдельных этапах онтогенеза показало, что отмечается не только уменьшение числа фенотипов, но и перераспределение частот их встречаемости (см. рисунок). Это позволяет предположить, что существует разделение популяции личинок на оптимальные (20/20, 21/18, 21/19) и экстремальные (17/20, 18/20, 22/20, 23/21, 24/18) фенотипы. Если встречаемость оптимальных фенотипов на этапе развития *C*<sub>2</sub> была невысокой, то на более поздних — их встречаемость возрастает.



Изменение частотного распределения отдельных фенотипов уклеи на разных этапах онтогенеза. 1 — этап *C*<sub>2</sub>, 2 — этап *D*<sub>2</sub>, 3 — этап *F*; по оси ординат — встречаемость, в %, по оси абсцисс — фенотипы: 1 — 16/24, 2 — 17/20, 3 — 18/20, 4 — 18/21, 5 — 19/21, 6 — 20/20, 7 — 21/18, 8 — 21/19, 9 — 22/18, 10 — 22/19, 11 — 22/20, 12 — 23/20, 13 — 23/21, 14 — 24/18, 15 — 24/16, 16 — 24/15.

Distribution frequency of separate phenotypes of bleak at different stages of ontogenesis.

Т а б л и ц а 2

Зараженность различных фенотипов личинок уклей *I. multifiliis*  
 Infestation of different phenotypes of larval bleak with *I. multifiliis*

Этап развития	Фенотип	<i>E</i>	<i>I</i>	<i>M</i>	<i>N</i>
<i>D</i> <sub>2</sub>	Экстремальный	33.3	1—5	0.48±0.09	118
<i>F</i>	Оптимальный	24.4	1—2	0.18±0.03	92
	»	42.8	1—2	0.11±0.03	105

Это указывает на активный процесс отбора, который происходит в популяции уклей на ранних стадиях развития, в результате чего изменяется численность хозяина. Это подтверждается материалами по оценке относительной численности уклей: на этапе *C*<sub>1</sub> численность личинок равнялась 112.8 экз./м<sup>3</sup>, *C*<sub>2</sub> — 94.1 экз./м<sup>3</sup>; *D*<sub>2</sub> — 21.6 экз./м<sup>3</sup>, *F* — 6.1 экз./м<sup>3</sup>.

Популяционно-фенетические исследования позволили установить различия в зараженности уклей экстремальных и оптимальных фенотипов (табл. 2). Следует отметить, что если на ранних стадиях онтогенеза (этап *D*<sub>2</sub>) между показателями экстенсивности заражения личинок разных фенотипов достоверных отличий не обнаружено, то таковые имеются по величине индекса обилия паразитов. На более позднем этапе развития (*F*) зараженность личинок оптимальных фенотипов возрастает, но значение показателя индекса обилия (*M*) уменьшается, хотя показатель экстенсивности заражения увеличивается. Таким образом, можно говорить, что популяционный состав личинок оказывает влияние на распределение паразита.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные нами исследования позволили установить, что характер распределения *I. multifiliis* не описывается достаточно полно ни одним из типов распределений, отмеченных для паразитических организмов (Бреев, 1972, и др.).

На первый взгляд это трудно объяснить. Однако, если исходить из особенностей экологии и патогенности инфузорий *I. multifiliis*, изменению популяционной структуры хозяина в ходе онтогенеза и уровню устойчивости системы паразит—хозяин, это явление вполне закономерно.

В естественных водоемах *I. multifiliis* широко распространен, но, как правило, наиболее патогенен для молоди рыб. Экспериментальные работы (Моһан, 1986) показывают, что гибель личинок рыб происходит при наличии даже двух паразитов, а более 5 экз. на личинках не отмечалось.

Нами определена смертность личинок уклей от *I. multifiliis* на разных этапах онтогенеза. Мы предполагаем, что личинки, имеющие одного паразита, не погибают, так как на этапе *F* обнаруживалось до 2 экз. инфузорий.

Проведенные расчеты (табл. 3) показывают, что смертность уклей от действия паразитов заметно уступает показателю естественной элиминации. Это позволяет предположить, что характер распределения инфузории *I. multifiliis* во многом определяется численностью хозяина, которая изменяется под влиянием отбора, происходящего в критические периоды онтогенеза. Однако при этом нельзя отрицать, что наличие *I. multifiliis* усиливает элиминацию личинок, особенно сильно зараженных. Это вызывает постоянное перераспределение численности *I. multifiliis*, что затрудняет определение характера распределения паразита.

Помимо этого следует учитывать, что выработка устойчивости любой системы паразит—хозяин происходит на двух уровнях; организменном и популяционном (Шульман, Добровольский, 1977). Организменный уровень взаимоотношений определяется степенью патогенности паразита и большей или меньшей

Т а б л и ц а 3

Показатели величины гибели личинок уклей от действия  
*I. multifiliis* и естественной элиминацииMortality rates of larval bleak due to the impact  
of *I. multifiliis* and natural elimination

Этап развития	Гибель от паразита, в %	Коэффициент естественной эли- минации, в %
$C_2$	0	16.4
$D_1$	11.4	51.3
$D_2$	36.8	52.2
$E$	8.2	30.9
$F$	2.5	5.8

Примечание. Коэффициент естественной элиминации  
рассчитывался по формуле  $\varphi_M = \frac{M}{Z} \varphi$  (Засосов, 1976).

резистентности хозяина. Благодаря этому паразит в популяции хозяина сохраняется как вид. Регуляция на популяционном уровне обуславливает тот или иной тип распределения паразитов в популяции хозяина, что в свою очередь способствует сохранению последнего как вида.

В настоящее время установлено, что высокое соответствие между эмпирическими и теоретическими частотами отрицательного биномиального распределения наблюдается при завершении процесса поступления паразита в популяцию хозяина (Иешко, 1988) и характеризует регуляцию взаимоотношений на популяционном уровне (Евланов, 1989).

В нашем случае поступление паразитов в популяцию хозяина, по всей видимости, продолжается на всех этапах онтогенеза хозяина и одновременно с этим отмечается элиминация молоди как по естественным причинам, так и от действия самого паразита. Это позволяет считать, что регуляция взаимоотношений в системе уклей—*I. multifiliis* в естественных условиях осуществляется на организменном уровне. По этой причине наблюдается слабое соответствие между значениями теоретических и эмпирических частот, широко используемых в паразитологии распределений.

Проведенные нами исследования показали, что численность популяции хозяина оказывает заметное влияние на характер распределения паразита, и наоборот, *I. multifiliis* оказал влияние на численность хозяина. Элиминация по естественным причинам в популяции уклей заметно выше, чем показатель гибели личинок от паразита. Выработка устойчивости в этой паразитарной системе осуществляется на организменном уровне. Обладая широкой специфичностью, этот паразит сохраняется как вид в экосистеме.

#### Список литературы

- Бреев К. А. Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов. Л.: Наука, 1972. 70 с.
- Евланов И. А. Изучение пространственной структуры и взаимоотношений между плероцеркоидами *Digamma interrupta* (Cestoda, Ligulidae) и лещом (*Abramis brama*) Куйбышевского водохранилища // Паразитология. 1989. Т. 23, вып. 4. С. 281—287.
- Засосов А. В. Динамика численности промысловых рыб. М.: Пищевая пром., 1976. 312 с.
- Иешко Е. П. Популяционная биология гельминтов рыб. Л.: Наука, 1988. 118 с.
- Кеннеди К. Экологическая паразитология. М., 1978. 228 с.
- Шульман С. С., Добровольский А. А. Паразитизм и смежные с ним явления // Паразитол. сб. 1977. Т. 27. С. 230—249.
- Яблоков А. В. Фенетика: Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 136 с.
- Anderson R. M. The regulation of host population growth by parasitic species // Parasitology. 1978. Vol. 76. P. 119—157.
- Anderson R. M. Epidemiology of infectious disease agents // Modern Parasitology. Oxford, 1982. P. 204—251.

- Anderson R. M., May R. M. Regulation and stability of host-parasite population interactions. I. Regulatory processes // J. Animal Ecology. 1978. Vol. 47. P. 219—248.
- McCallum H. I. Population effect of parasite survival of host death: experimental studies of the interaction of *Ichthyophthirius multifiliis* and fish host // Parasitology. 1985. Vol. 90. P. 529—547.
- May R. M. Dynamical aspects of host-parasite associations: Crofton's model revisited // Parasitology. 1977. Vol. 75. P. 259—276.
- Mohán C. V. *Ichthyophthirius multifiliis* in aquarium fishes // Curr. Sci. 1986. Vol. 55. N 1. P. 42—43.

Институт экологии Волжского бассейна АН СССР,  
Тольятти

Поступила 14.03.1990

---

STUDIES ON THE FREQUENCY OF DISTRIBUTION AND ABUNDANCE REGULATION  
OF *ICHTHYOPHTHIRIUS MULTIFILIIS* IN A BLEAK POPULATION

I. A. Evlanov

*Key words:* *Ichthyophthirius multifiliis*, distribution, relationships

S U M M A R Y

The results of studies on the frequency of distribution of the infusorian *Ichthyophthirius multifiliis* in a bleak population are discussed. In wild populations the relationships within the host-parasite system have been found to be regulated, in general, at the organismic level. Therefore, there is a poor correlation between the theoretical and empiric values of distribution frequencies broadly used in parasitology.

---