

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  $\chi^2$ .

#### 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

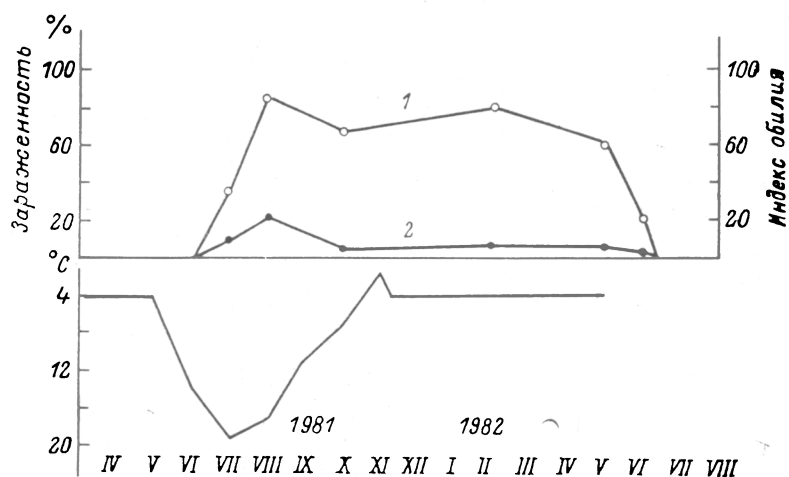


Рис. 1. Динамика заражения окуней *B. luciopercae* в Сямозере.  
1 — экстенсивность, 2 — интенсивность.

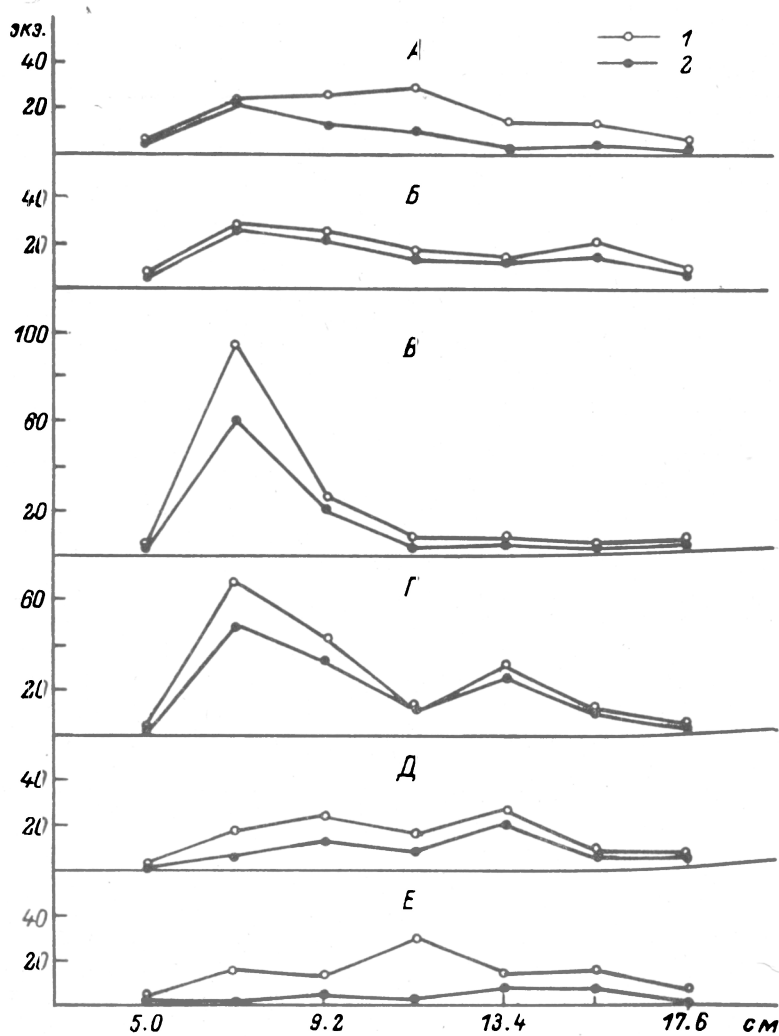


Рис. 2. Изменение пространственной структуры популяции *B. luciopercae*.  
1 — исследовано рыб, 2 — заражено. По оси абсцисс — размерные группы рыб (в см), по оси ординат — количество рыб.  
Объяснение в тексте.

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 окуня *B. lucipercae* в течение года.

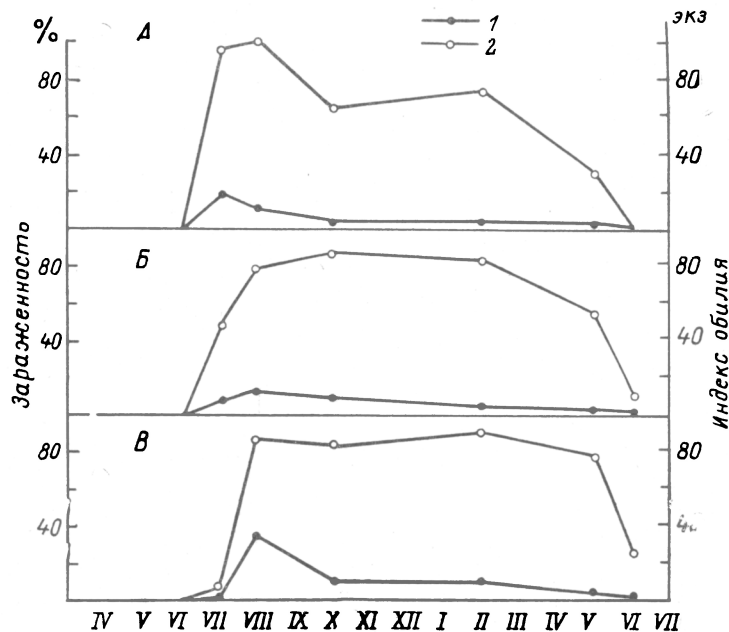


Рис. 3. Сезонная динамика заражения окуней групп: I — А, II — Б и III — В, *B. lucipercae*.  
1 — интенсивность, 2 — экстенсивность.

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 окуня в поддержании численности популяции.

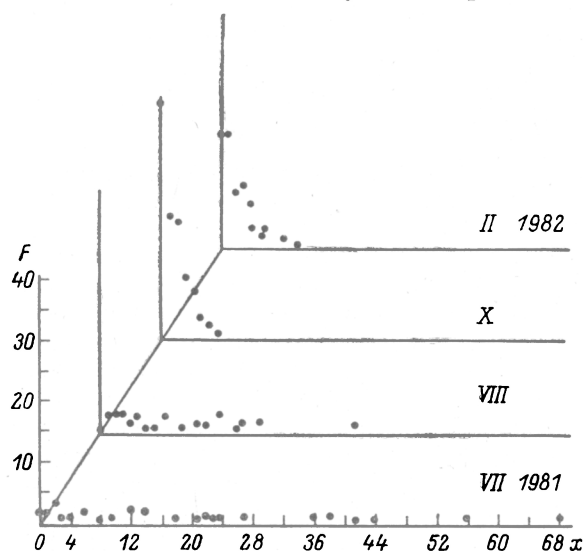
Процесс взаимодействия популяций паразита и хозяина можно условно разбить на 4 этапа. Первый — развитие очага заражения, достижение максимального значения индекса обилия; второй — перераспределение инвазионного материала и окончательная стабилизация численности гельминтов; третий — период созревания 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	$\chi^2$	6.3	1.2	—	6 февраля 1982
$S$	312.4	178.3	—	27 августа	$P$ (%)	5	75	10.3	
$K$	0.86	0.16	—		$x$	1.97	4.64	—	
$\chi^2$	1.7	3.8	—		$S$	4.7	22.6	98.7	
$P$ (%)	50	25	—		$K$	1.5	0.95	0.72	
$x$	9.5	11.9	—	8 октября	$\chi^2$	2.6	1.6	4.3	31 мая
$S$	60.8	207.7	—	8 октября	$P$ (%)	50	50	50	
$K$	1.6	0.5	—		$x$	—	1.39	4.02	
$\chi^2$	4.7	2.4	—		$S$	—	4.4	24.9	
$P$ (%)	10	50	—		$K$	—	0.67	0.77	
$x$	1.29	8.5	—	8 октября	$\chi^2$	—	0.28	1.4	
$S$	2.8	125	—		$P$ (%)	—	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,  $\chi^2$  — 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

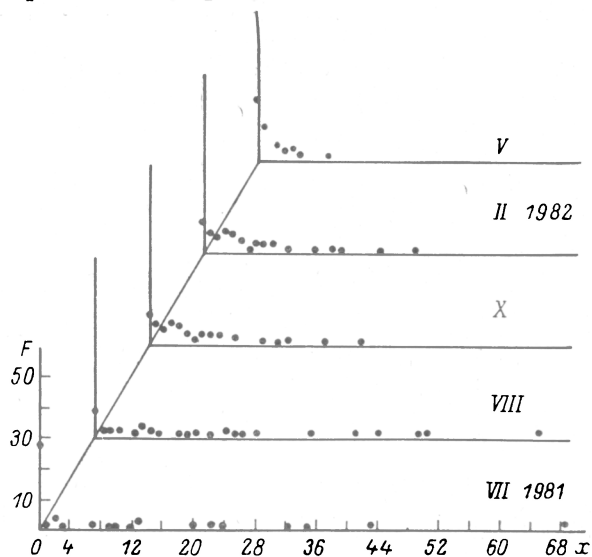


Рис. 5. Распределение эмпирических частот численности *B. luciopercae* на окунях группы II в зависимости от сезона.

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.

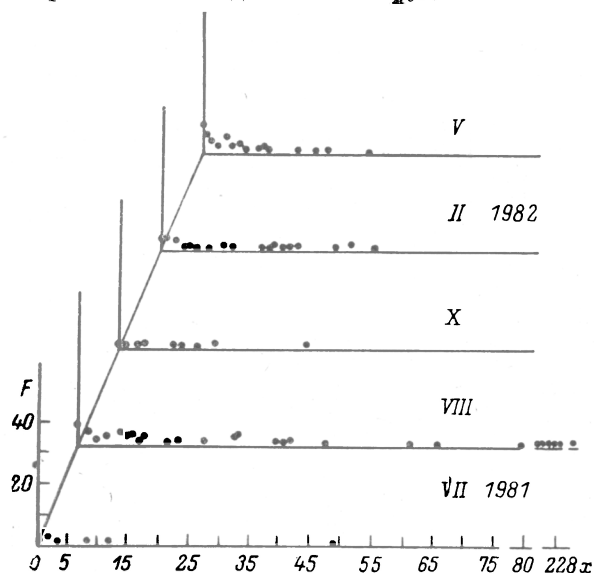
Экологическая приуроченность окуней группы II и стабильность во времени позволяют характеризовать трематод, обитающих в ней, как «ядро» популяции. Это подтверждается и анализом параметров распределения (табл. 2; рис. 5).

#### 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).<sup>†</sup> 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.

---