

УДК 576.895.121 : 575.2

ПОПУЛЯЦИОННЫЙ АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ КРЮЧЬЕВ ЦЕСТОДЫ *TRIAENOPHORUS CRASSUS*

Е. П. Иешко, Н. В. Евсева

Изучен полиморфизм прикрепительного аппарата цестоды *Triaenophorus crassus* — паразита рыб. Предложенный анализ позволяет оценить участие вторых промежуточных хозяев в циркуляции инвазии в водоеме.

Из всех морфологических признаков, присущих червям рода *Triaenophorus*, наибольшей консервативностью обладают размеры прикрепительного аппарата. Исследованиями Купермана (1973) было показано, что размеры крючьев из одного вида рыб изменяются незначительно. Сопоставление средних значений анализируемых признаков у плероцеркоидов и взрослых червей, на наш взгляд, выявило ряд особенностей. По данным Купермана, ширина базальной пластинки у *T. nodulosus* несколько отличалась при паразитировании цестод в окуне и щуке, а также в печени и кишечнике щуки. Кроме того, отмечено увеличение ширины базальной пластинки в направлении от южных водоемов к северным. Достоверные различия в средних значениях признаков крючьев для различных регионов, видов хозяев и стадий развития наблюдается и у *T. crassus*.

Отмеченные особенности позволили предположить, что анализ изменчивости крючьев цестод должен базироваться на изучении популяционной структуры вида в водоеме. С этой целью нами исследован полиморфизм крючьев *T. crassus* из рыб оз. Отрадного (Ленинградская обл.). Вторыми промежуточными хозяевами паразита в этом водоеме являются ряпушка (*Coregonus albula*), сиг (*C. lavaretus pallasi*) и радужная форель (*Salmo gairdneri*), выращиваемая в рыбоводных садках.

ЗАРАЖЕННОСТЬ РЫБ оз. ОТРАДНОГО ЦЕСТОДАМИ *T. CRASSUS*

Исследования показали, что наибольшее количество червей сосредоточено в сигах старших возрастов, наименьшее — в младших.

Так, у сига в возрасте 1+—3+ преобладают особи с количеством паразитов от 1 до 3. Треть рыб вообще не заражена. Начиная с возраста 4+, уровень инвазированности значительно возрастает, отмечаются рыбы с очень большим числом паразитов (50, 100 и более). Максимальная интенсивность заражения наблюдается у сегов в возрасте 6+. Далее интенсивность инвазии падает, хотя встречаемость поддерживается на том же уровне (рис. 1).

Ряпушка оз. Отрадного характеризуется невысоким уровнем инвазии с незначительными его колебаниями у рыб разных возрастов. Экстенсивность заражения колебалась от 23 до 28 %, а индекс обилия — от 0.2 до 0.4 экз. Как известно, ряпушка обладает высоким темпом роста и коротким жизненным

Изменчивость признаков крючьев *Triaenophorus crassus* из различных хозяев оз. Отрадного (Ленинградская обл.)

Хозяин	Показатели	n	Мин.	Макс.	\bar{x}	σ^2	S_x	CV	A_s	E_x
Форель	a	155	280	370	316	310	1.41	5.58	0.22	2.56
	b	155	110	160	134	112	0.85	7.92	0.19	2.79
	c	153	180	270	227	403	1.62	8.84	0.26	2.60
	d	152	100	200	148	307	1.42	11.84	0.12	3.19
Ряпушка	a	141	250	350	307	365	1.61	6.23	-0.28	2.98
	b	141	110	170	140	155	1.05	8.88	-0.03	2.43
	c	141	180	280	235	442	1.77	8.93	-0.07	2.24
	d	141	120	200	161	246	1.32	9.75	-0.12	3.19
Сиг	a	150	250	440	317	108	2.69	10.38	1.37	5.95
	b	150	110	200	145	241	1.27	10.67	1.23	5.13
	c	150	190	320	243	692	2.15	10.84	0.85	3.72
Щука	d	150	120	250	162	490	1.81	13.65	1.03	4.17
	a	150	250	390	312	853	2.38	9.38	0.21	2.87
	b	150	110	170	137	155	0.88	7.83	0.42	3.46
	c	150	190	290	235	356	1.54	8.03	0.08	2.77
	d	150	110	200	155	220	1.21	9.62	-0.03	3.69

Примечание. a — ширина базальной пластинки, b — высота базальной пластинки, c — длина большего бокового зубца, d — длина меньшего бокового зубца (Куперман, 1973)

циклом, поэтому особи в возрасте 1+ по характеру питания и рациону уже приближаются к взрослым рыбам.

Достижение половой зрелости и завершение жизненного цикла гельминта происходит в щуке, при этом основную роль в поддержании численности *T. crassus* в популяции окончательного хозяина играют рыбы старших возрастов (8+—10+).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Вариабельность признаков крючьев *T. crassus* из оз. Отрадного представлена на таблице. Статистическая обработка данных показала наличие некоторых особенностей изменчивости анализируемых признаков, связанных с паразитированием червей в различных хозяевах. Частотное распределение признаков крючьев цестод из форели, ряпушки и щуки было близким к нормальному. При невысокой вариабельности (коэффициент вариации менее 11,8%), асимметричность кривых распределения для всех признаков была незначительной (-0,3, +0,4). Изменчивость признаков крючьев от цестод, найденных в сигах, имела выраженную положительную асимметрию (см. таблицу). Крючья этих гельминтов имели максимальный размах изменчивости и наибольшее значение средних размеров. Для всех исследованных групп хозяев и признаков крючьев показаны высокие показатели эксцесса, что связано с заметным преобладанием 2-модальных классов в изменчивости крючьев (рис. 2).

Выявлены достоверные различия средних значений для крючьев из ря-

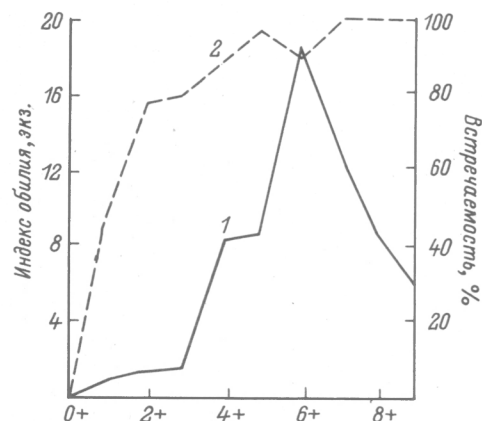


Рис. 1. Зараженность разновозрастных групп сига плероцеркоидами *Triaenophorus crassus*.

1 — индекс обилия, в экз.; 2 — встречаемость, в %; по оси абсцисс — возраст рыб.

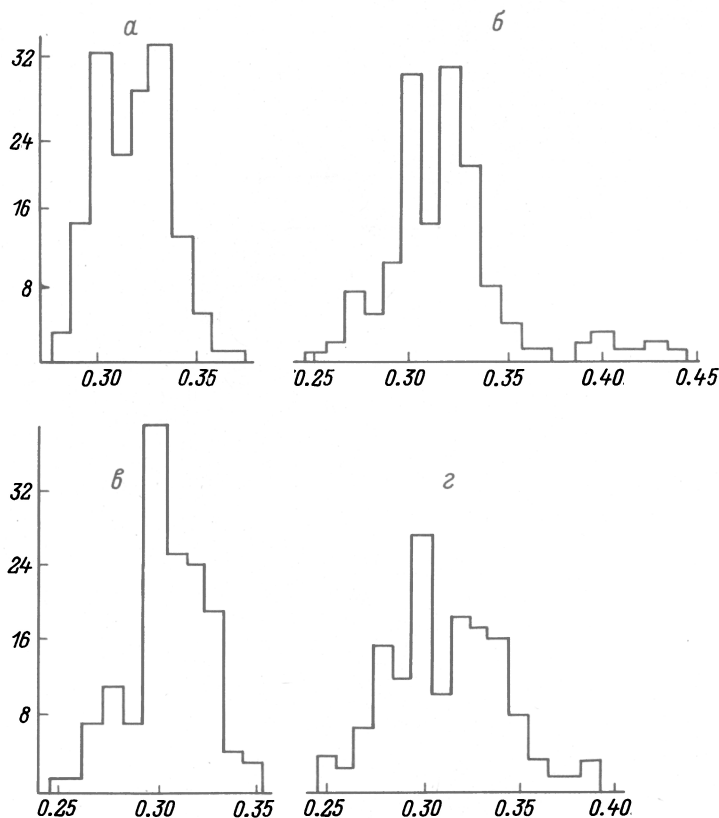


Рис. 2. Гистограммы изменчивости ширины базальной пластинки *Triaenophorus crassus* из различных хозяев.

а — форель, б — сиг, в — ряпушка, г — щука. По оси абсцисс — размеры в мм, по оси ординат — частоты.

пушки и сига, а также из сига и щуки. Крючья гельминтов из ряпушки и щуки достоверных различий не имели (исключением явилась ширина базальной пластинки, критерий Фишера $F=2.29$).

ОБСУЖДЕНИЕ

При сопоставлении наших данных с литературными (Дубинина, 1964; Куперман, 1973; Соорег, 1918; Scheuring, 1929; Miller, 1943) было установлено заметное увеличение средних размеров и пределов колебаний признаков крючьев в оз. Отрадном по сравнению с некоторыми водоемами СССР, Западной Европы и Северной Америки (рис. 3).

Анализ изменчивости признаков крючьев показал зависимость характера варьирования от сложности возрастной структуры популяции хозяина. Длительность пребывания плероцеркоидов в мускулатуре сигов сопровождается увеличением средних значений признаков крючьев, а наложение различных по времени «волн заражения» способствует росту размаха изменчивости. У ряпушки — рыбы с коротким жизненным циклом — колебания анализируемых признаков выражены в меньшей степени. Та же закономерность отмечена и для плероцеркоидов из двухлеток форели.

Обращает на себя внимание тот факт, что изменчивость крючьев взрослых червей из щуки в значительной мере отличается от характера варьирования признаков, полученных при изучении плероцеркоидов. Хотя можно было ожи-

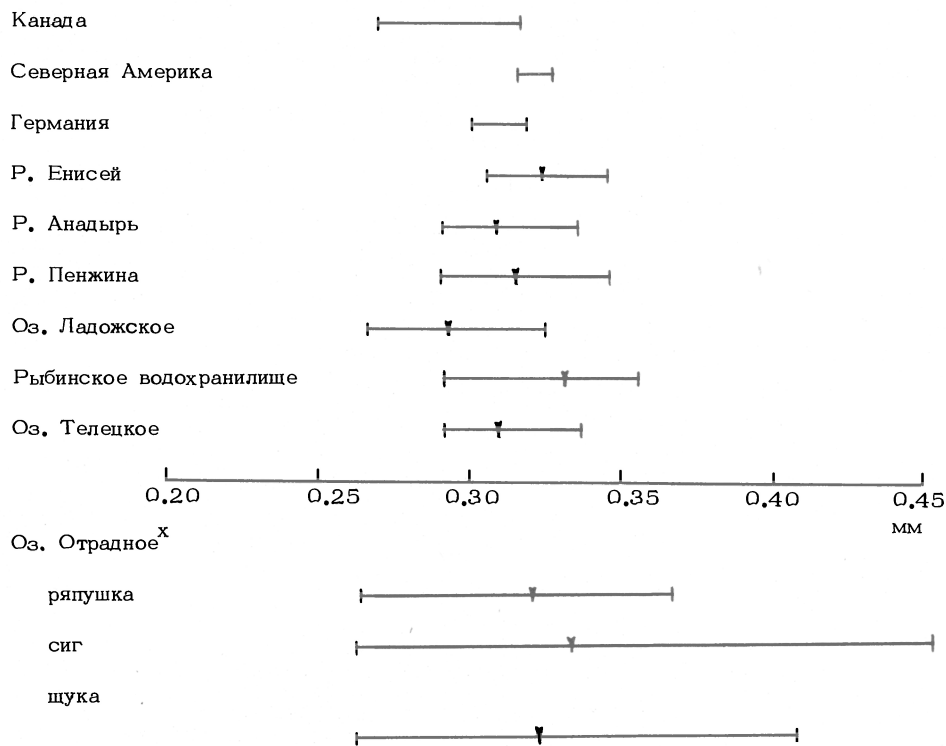


Рис. 3. Размах изменчивости и средние значения (\bar{x}) размеров ширины базальной пластинки *Triaenophorus crassus* (Куперман, 1973, наши данные — отмечены звездочкой).

дать, что в окончательном хозяине обнаружатся все особенности изменчивости, отмеченные для червей из вторых промежуточных хозяев. Данные по плероцеркоидам из сигов перекрывают изменчивость крючьев из щуки (рис. 2).

Предложенный подход с использованием анализа изменчивости крючьев позволяет оценить участие ряпушки и сига в питании щуки. Встречаемость личинок цестод в мускулатуре вторых промежуточных хозяев определяется участием зараженного планктона в питании этих рыб. Различия в зараженности связаны главным образом с интенсивностью использования этого пищевого ресурса. Невысокий уровень потребления планктона молодью сига и ряпушки обеспечивает низкую интенсивность и экстенсивность заражения плероцеркоидами. При этом обитание и преимущественный нагул в разных по гидробиологическим показателям биотопах сопровождается различиями в уровне и характере заражения. Инвазированность ряпушки носит случайный характер, а для молоди сигов отмечен негативно-биномиальный тип распределения (рис. 4). Эти особенности распределения позволяют предположить, что ряпушка в исследованном озере однородна по восприимчивости и относительно устойчива к заражению плероцеркоидами. Молодь сига при выявленном типе распределения неоднородна и ее отдельные группы отличаются по восприимчивости (Anderson, Gordon, 1982). Эта гетерогенность популяции обеспечивает неравновероятность процесса заражения. Видимо, рыбы с преимущественным планктонным питанием инвазируются в большей степени, что приводит к недорасеянному распределению паразитов в рыбах старших возрастов (рис. 4).

В олиготрофных озерах сиги старших возрастных групп постепенно переходят на бентосный тип питания. Это сопровождается уменьшением численности паразитов, развивающихся через планктон (*Proteocephalus exiguus*), и воз-

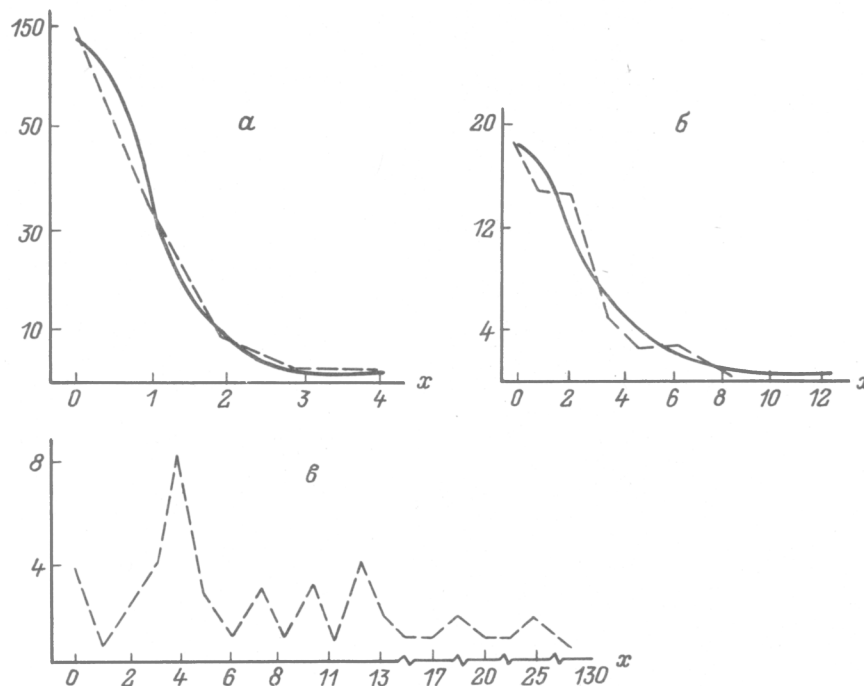


Рис. 4. Распределение численности плероцеркоидов *Triaenophorus crassus* в популяциях хозяев. а — ряпушка, б — сиг, (3+ и <), в — сиг (4+ и >). а: $\bar{x} - 0.3$, $\sigma^2 - 0.38$, $10 > P > 20$; б: $\bar{x} - 1.9$, $\sigma^2 - 4.4$, $60 > P > 70$; в: $\bar{x} - 11.3$, $\sigma^2 - 366.1$. По оси ординат — частоты.

растением инвазированности гельминтами, связанными с питанием бентосом (*Cyathocephalus truncatus*, *Cystidicola farionis*) (Иешко и др., 1982). В мезо- и эвтрофных экосистемах высокая продуктивность зоопланктона закрепляет данный тип питания и у сегов старших возрастных групп и поэтому отмеченного перехода не наблюдается. В связи с этим у рыб, начиная с 4-летнего возраста (со времени наступления половой зрелости), возрастает интенсивность заражения плероцеркоидами. По-видимому, это является одной из причин, способствующих росту размаха изменчивости размеров крючьев. Высокая вариабельность анализируемых признаков, а также увеличение средних значений признаков свидетельствует о низкой устойчивости сегов к заражению плероцеркоидами. Высокая зараженность гельминтами сказывается на плодовитости, упитанности и выживаемости рыб. Вклад гельминтов, паразитирующих в этих рыбах, в поддержании численности вида в водоеме незначителен, так как щукой выедается преимущественно молодь сига, а основу рациона составляют окунь, корюшка и ряпушка.

Анализ изменчивости крючьев цестод в целом согласуется с этими данными и позволяет уточнить, что в циркуляции паразита в водоеме ведущая роль принадлежит паразитам из ряпушки и сегов в возрасте 2+—3+.

Каковы закономерности формирования триенофороза сегов в водоеме? Основной причиной, как уже отмечалось выше, является резкое возрастание продуктивности зоопланктона в эвтрофируемых озерах. Улучшение условий нагула сопровождается при этом ухудшением условий воспроизводства, низкой выживаемостью икры и падением численности популяции сегов (Решетников и др., 1982). При этом возрастает доля старших возрастных групп, т. е. наблюдается «старение» популяции. Как было показано (Пронин, Шиверская, 1982), резкое сокращение численности младших возрастных групп окуня обуслови-

вает значительное возрастание интенсивности заражения паразитами, развивающимися через планктон.

Представленный материал позволяет предположить, что распространение триенофороза может быть ограничено рациональным ведением рыбного промысла и воспроизводства. Экологические мероприятия по ограничению численности паразита должны касаться главного звена этой паразитарной системы «щука—ряпушка». Увеличение численности ряпушки как активного планктофага и усиление ее промысла должно привести к значительному сокращению инвазионного начала в водоеме. Этому будет способствовать и интенсивный отлов сегов старших возрастов и выпуск подрощенной молодежи. По данным Миллера (Miller, 1948), увеличение промыслового изъятия ряпушки (*C. artedii*) — основного промежуточного хозяина *T. crassus* сопровождалось значительным падением уровня зараженности сегов *C. clupeaformis*.

Полученные данные показали, что анализ изменчивости гельминтов рыб и характера их заражения позволяет дать представление не только о сложившейся ситуации, но и использовать их как надежные показатели мониторинга пресноводных экосистем.

Л и т е р а т у р а

- Дубинина М. Н. О географических формах ленточных червей рода *Triaenophorus* Rud. (Cestoda: Pseudophyllidae) // Зоол. журн. 1964. Т. 43, № 3. С. 412—417.
- Иешко Е. П., Малахова Р. П., Голицина Н. Б. Экологические особенности формирования фауны паразитов рыб озер системы р. Каменной // Экология паразитических организмов в биогеоценозах Севера. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1982. С. 5—25.
- Куперман Б. И. Ленточные черви рода *Triaenophorus* — паразиты рыб. Л.: Наука, 1973. 298 с.
- Пронин Н. М., Шиверская О. Т. О стабильности возрастной динамики зараженности окуня специфичными паразитами при разной его численности // Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982. С. 135—146.
- Решетников Ю. С., Попова О. А., Стерлигова О. П., Титова В. Ф., Бушман Л. Г., Иешко Е. П., Малахова Р. П., Макарова Н. П., Помазовская И. В., Смирнов Ю. А. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.
- Anderson R. M., Gordon D. M. Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced host mortalities // Parasitology. 1982. Vol. 85. P. 373—398.
- Cooper A. R. North American pseudophylliden cestodes from fishes // Illinois Biol. Monogr. 1918. Vol. 4. P. 7—243.
- Miller R. B. Introduction and life of *Triaenophorus crassus* Forel and *T. nodulosus* (Pallas) in the definitive host, *Esox lucius* // Canad. J. Res., Sect. D. 1943. Vol. 21. P. 160—170.
- Miller R. B. Reduction of *Triaenophorus* infestation whitefish by depletion of the cisco population // Canad. J. Res., Sect. D. 1948. Vol. 24. P. 67—72.
- Scheuring L. Beobachtungen zur Biologie des Genus *Triaenophorus* und Betrachtungen über das jahreszeitliche Auftreten von Bandwürmern // Ztschr. Parasitenk. 1929. Bd 2. S. 157—177.
- Институт биологии КФ АН СССР, Петрозаводск
- Поступила 6.01.1988

POPULATIONAL ANALYSIS OF HOOKS VARIABILITY IN THE CESTODE *TRIAENOPHORUS CRASSUS*

E. P. Ieshko, N. V. Evseyeva

S U M M A R Y

The paper presents data on the variability of attachment organs in the cestode *Triaenophorus crassus*, a parasite of freshwater fishes. The greatest range of variability of all the characters is typical of whitefish, a fish with a long life cycle, while the shortest one is characteristic of vendace and young of trout. It is suggested that the stay of the parasite in fishes, associated with host age, is accompanied by the increase in average sizes of hooks and variability range. Such an approach together with the analysis of hooks variability gives the possibility to estimate the participation of secondary intermediate hosts in the circulation of the parasite in the water body.