

УДК 576.895.121 : 591.524

© 1993

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ РАЗНОРОДНОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ  
PROTEOSERNALUS PERCAE (PROTEOSERNALIDAE)  
В ВОДОЕМАХ КАРЕЛИИ**

**Л. В. Аникиева**

Изучены морфологические параметры паразита окуня — цестоды *Proteocephalus percae* из 4 водоемов Карелии. Установлена высокая внутрипопуляционная изменчивость, которая определяет сложный характер фенотипической разнородности отдельных популяций.

Признание сложной структуры вида, его политипичности обусловили новый этап изучения морфологии гельминтов. Суть его заключается в изучении адаптивного значения изменчивости и причин ее обуславливающих, а также характера проявления у разных внутривидовых групп (Ройтман, Казаков, 1977). На данном этапе популяция становится основной единицей исследования, а статистические методы — главным аналитическим инструментом.

Цестода *P. percae* — обычный паразит окуня, имеет годичный жизненный цикл, отдельные фазы и стадии развития которого отличаются численностью, продолжительностью жизни (Ieshko, Anikieva, 1992) и показателями изменчивости (Аникиева, 1992). Установлено, что наименее вариабельны преимагинальные фазы. Изменчивость взрослых гельминтов значительно выше. Размеры сколекса и присосок взаимосвязаны и не зависят от длины стробилы. Положительная корреляция выявлена между шириной членика, длиной бурсы цирруса и размахом крыльев яичника.

Целью настоящей работы явилось изучение морфологической изменчивости взрослых гельминтов *P. percae* из разных водоемов Карелии для оценки разнородности отдельных популяций.

**МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ**

Материал был собран на 4 водоемах: оз. Урос, Вендюрском, Риндозере и одной из ламб. По основным гидрологическим показателям они относятся к малым мезотрофным и входят в состав Вохтозерско-Вендюрской группы озер. Из них оз. Вендюрское — более крупное (площадь 10.1 км<sup>2</sup>) и глубокое (средняя глубина 6.2 м) с неустойчивой стратификацией в летнее время и сравнительно разнообразным составом гидробионтов. Оз. Риндозеро имеет меньшую площадь (1.86 км<sup>2</sup>) и глубину (средняя глубина 3.9 м). С оз. Вендюрским оно соединяется протокой. Оз. Урос (площадь 4.3 км<sup>2</sup>, средняя глубина 2.8 м) — эпитептермический водоем с ограниченным составом флоры и фауны и повышенными темпами продуцирования на всех трофических уровнях (Бушман, 1976). Четвертый водоем — небольшая (площадь менее 0.1 км<sup>2</sup>) гумифи-

цированная ламба вблизи оз. Риндозера. Водоемы различаются составом фауны паразитов и численностью отдельных их видов.

Половозрелые цестоды *P. percae* ( $n=30$  экз. от 25—30 экз. рыб из каждого водоема), собранные 1—20 июня 1987 были зафиксированы и окрашены стандартно. Методами вариационной статистики и популяционной морфологии (Ивантер, 1979; Яблоков, 1987) выполнен анализ изменчивости следующих признаков: размеры (длина и ширина) сколекса и присосок; форма и размеры половозрелых члеников и соотношение длины членика к его ширине; количество семенников и их размеры; размеры бursy цирруса и яичника (длина и ширина) и длина стробилы.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Обнаружено, что индивидуальные значения отдельных признаков половозрелых цестод в изучаемых водоемах в значительной степени перекрываются. Однако границы их варьирования в большинстве случаев не совпадают и имеют характерные особенности, которые определяют своеобразие морфологического облика отдельных популяций гельминта (рис. 1).

Разнородность изучаемых популяций была оценена с помощью двух основных показателей:  $\bar{X}$  и дисперсии. По этим величинам были рассчитаны остальные статистические характеристики. Анализ достоверности различий средних значений признаков выявил, что вендорская популяция представлена преимущественно цестодами с меньшими размерами сколекса, присосок и сегментами большей длины, чем три другие популяции. В оз. Урос преобладают крупные особи с короткими и широкими члениками, длинной бурсой цирруса, большим количеством семенников и крупным яичником. Гельминты из ламбы отличаются меньшей шириной члеников и короткой бурсой цирруса. Риндозерская популяция не выделяется своеобразием ни по одному признаку (рис. 2).

Показатели изменчивости параметров отдельных признаков *P. percae* ( $CV$ ) варьируют от 6 до 78 %. По шкале Мамаева (1975) они относятся ко всем 6 уровням изменчивости: от очень низкого — до 7, и до очень высокого — более 40 %. В разных водоемах коэффициент изменчивости отдельных признаков варьирует достаточно широко и может относиться к разным уровням: низкому (8—12 %), среднему (13—20 %) и повышенному (21—30 %) (рис. 3). Устойчивы были только два признака: длина сколекса,  $CV$  которой входил в 3-ю группу (среднеизменчивый признак) у гельминтов во всех водоемах и длина стробилы — высоко изменчивый признак (6-я группа).

Характер изменчивости отдельных признаков *P. percae* из разных водоемов, определенный по критерию Фишера, достоверно не различался. Исключение составили два признака: диаметр боковой присоски *P. percae* в ламбе, степень варьирования размеров которой была достоверно ниже, и длина стробилы из оз. Урос, которая варьировала сильнее.

Анализ сравнительной (сопряженной) изменчивости признаков цестод из разных водоемов не выявил какой-либо определенной закономерности в сохранении положения величины коэффициента вариации определенного признака на определенном месте в ряду других признаков (см. таблицу).

Сложная картина изменчивости отдельных признаков *P. percae* побудила нас использовать усредненные показатели коэффициентов вариации и стандартного отклонения. Средние величины  $CV$  и  $\sigma$  были введены Никольским (1973) и Каневской (1975) (цит. по: Ройтман, Казаков, 1977) при изучении изменчивости рыб. В паразитологии эти показатели были применены Ройтманом и Казаковым (1977) для характеристики морфологической изменчивости трематод рода *Azygia*. При сопоставлении значений средних показателей  $CV$  признаков *P. percae* из 4 водоемов было обнаружено, что по мере уменьше-

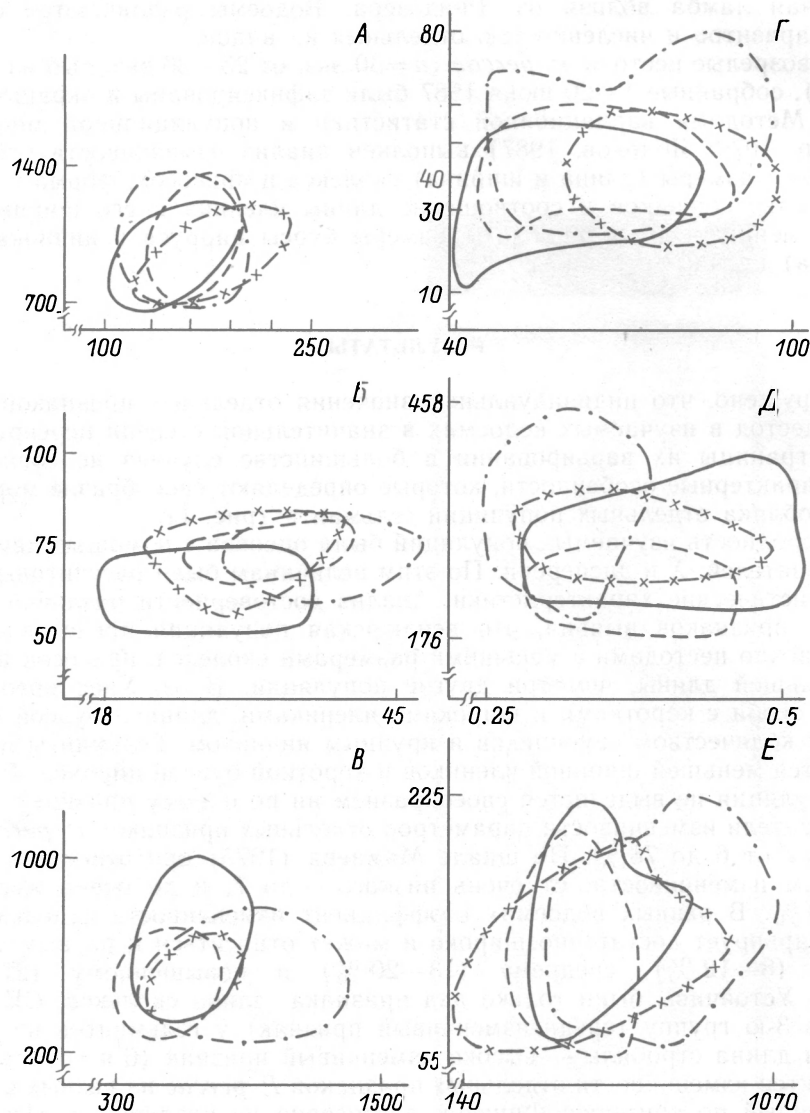


Рис. 1. Пределы значений отдельных признаков *P. percae* в разных водоемах (мкм).

Озера: 1 — Вендюрское, 2 — Урос, 3 — Риндозеро, 4 — ламба; А — сколекс: по оси ординат — длина; по оси абсцисс — ширина; Б — присоски: по оси ординат — диаметр боковых присосок, по оси абсцисс — диаметр апикальной присоски; Г — половозрелый членик: по оси ординат — длина, по оси абсцисс — ширина; Д — семенники: по оси ординат — длина, по оси абсцисс — количество; Е — бурса цирруса: по оси ординат — длина, по оси абсцисс — отношение длины бursы цирруса к ширине членика; Е — яичник: по оси ординат — размах крыльев яичника, по оси абсцисс — высота.

Fig. 1. Limits of values of some characters of *Proteocephalus percae* from different water bodies (μm).

ния CV изучаемые нами популяции расположились следующим образом: вендюрская—уросозерская—риндозерская—ламбинская.

Аналогичный ряд был образован при сравнении средних значений стандартного отклонения ( $\sigma$ ): вендюрская—уросозерская—риндозерская—ламбинская.

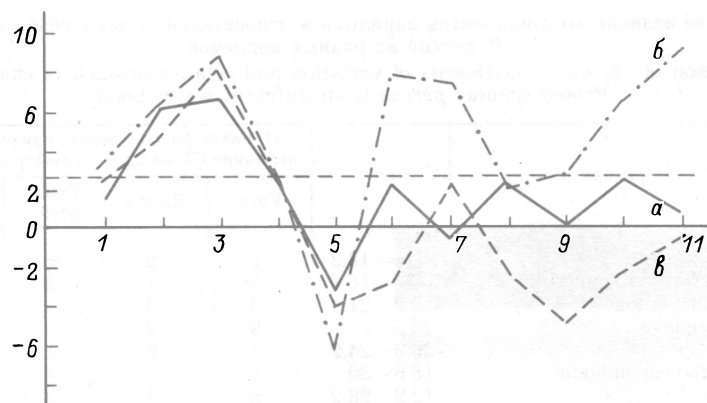


Рис. 2. Показатели морфологических различий *P. percae* из разных водоемов (по критерию Стьюдента).

Озера: а — Вендюрское—Риндозеро, б — Вендюрское—Урос, в — Вендюрское—ламба; по оси абсцисс — признаки: 1 — длина сколекса, 2 — ширина сколекса, 3 — диаметр боковых присосок, 4 — диаметр апикальной присоски, 5 — длина членика, 6 — ширина членика, 7 — количество семенников, 8 — диаметр семенников, 9 — размах крыльев яичника, 10 — длина бursy цирруса, 11 — длина стробилы; по оси ординат — критерий Стьюдента.

Fig. 2. Indices of morphological differences of *Proteocephalus percae* from different water bodies (Student t-test).

Графики морфологических профилей дают наглядное представление о вкладе отдельных признаков в формировании морфологической разнородности отдельных популяций. Вендюрская популяция имеет максимальные показатели изменчивости: 9 признаков из 16. Она более разнородна в размерах присосок, длине члеников, количестве и размерах семенников, ширине бursy цирруса. В оз. Урос более изменчивы 4 морфологических признака: ширина

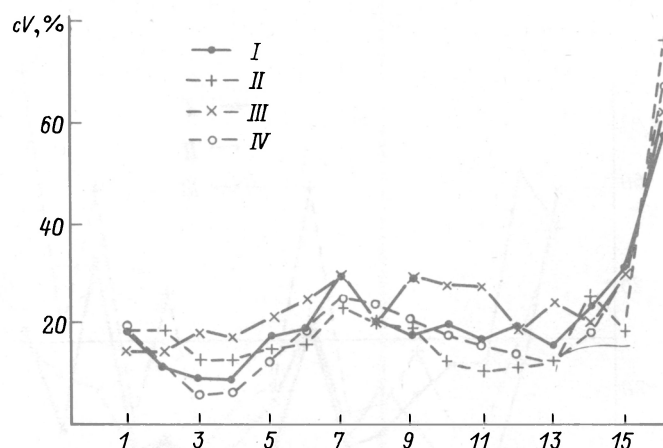


Рис. 3. Изменчивость морфометрических показателей *P. percae* из разных водоемов.

I — оз. Урос; II — оз. Риндозеро; III — оз. Вендюрское; IV — ламба; по оси абсцисс — признаки: 1 — длина сколекса, 2 — ширина сколекса, 3 — длина боковой присоски, 4 — ширина боковой присоски, 5 — длина апикальной присоски, 6 — ширина апикальной присоски, 7 — длина члеников, 8 — ширина члеников, 9 — количество семенников, 10 — длина семенников, 11 — ширина семенников, 12 — длина бursy цирруса, 13 — ширина бursy цирруса, 14 — размах крыльев яичника, 15 — высота крыльев яичника, 16 — длина стробилы.

Fig. 3. Variability of morphological indices of *Proteocephalus percae* from different water bodies.

Сравнение величин коэффициентов вариации и относительного положения признаков *P. percae* из разных водоемов  
Comparison of values of coefficients of variation and relative position of characters of *Proteocephalus percae* from different water bodies

| Признак                  | CV        | Порядок расположения признаков по величине CV каждой из выборок из озер: |       |            |            |
|--------------------------|-----------|--------------------------------------------------------------------------|-------|------------|------------|
|                          |           | Урос                                                                     | Ламба | Ринд-озеро | Вендюрское |
| Ширина сколекса          | 11—18.3   | 2                                                                        | 2     | 6          | 1          |
| Диаметр боковой присоски | 6.4—18.6  | 1                                                                        | 1     | 2          | 2          |
| » апикальной »           | 12.2—21.4 | 3                                                                        | 3     | 4          | 6          |
| Длина членика            | 23.5—31   | 9                                                                        | 9     | 9          | 10         |
| Ширина »                 | 20.3—24.2 | 7                                                                        | 8     | 8          | 4          |
| Количество семенников    | 18.6—30   | 4                                                                        | 7     | 7          | 8          |
| Диаметр »                | 12.9—28.2 | 5                                                                        | 5     | 3          | 7          |
| Длина бурсы цирруса      | 11.5—20.7 | 6                                                                        | 4     | 1          | 3          |
| Высота крыльев яичника   | 19.6—26.2 | 8                                                                        | 6     | 10         | 5          |
| Размах » »               | 18.9—32.7 | 10                                                                       | 10    | 5          | 9          |
| Длина стробилы           | 35—78     | 11                                                                       | 11    | 11         | 11         |

членика, длина бурсы цирруса, яичника и стробилы. Риндозерская популяция цестод более гетерогенна по ширине сколекса и длине яичника. В ламбе изменчивость всех признаков *P. percae*, за исключением длины сколекса, минимальна (рис. 4).

Коэффициент различия

$$(CD = \frac{\bar{X}_1 - \bar{X}_2}{\sigma_1 + \sigma_2}, \text{ Майр, 1971})$$

между отдельными популяциями был невысокий (рис. 5). Значимый уровень различий (общее неперекрывание 90 %) был установлен между популяциями из оз. Вендюрского и ламбы по диаметру боковых присосок. Определенные межпопуляционные отличия обнаружены по ширине сколекса, длине и ширине

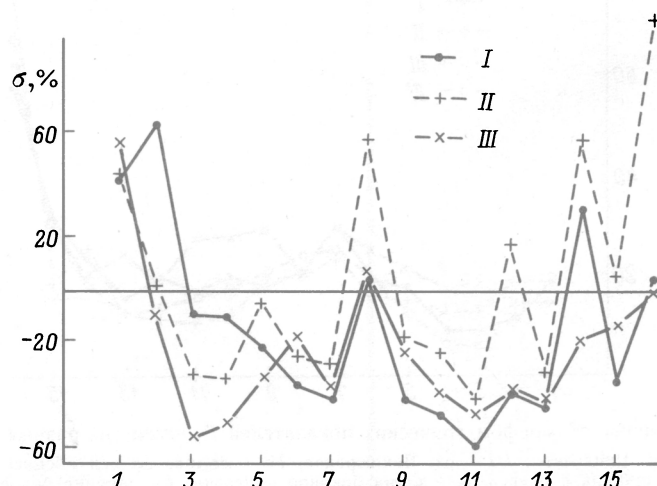


Рис. 4. Морфологический профиль отдельных популяций *P. percae*.  
I — из ламбы; II — из оз. Урос; III — из оз. Риндозеро.  
Остальные обозначения такие же, как на рис. 3.

Fig. 4. Morphological profile of some populations of *Proteocephalus percae*.

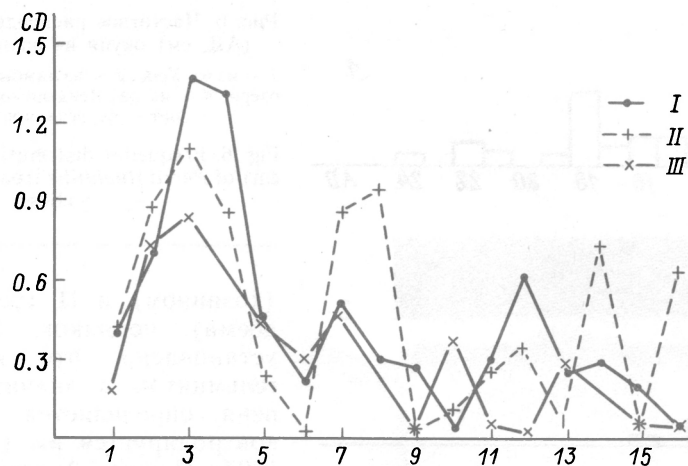


Рис. 5. Межпопуляционные различия *P. percae*.

Обозначения такие же, как на рис. 3, 4.

Fig. 5. Interspecific differences in *Proteocephalus percae*.

половозрелых члеников и длине стробилы. По 4 признакам (диаметру апикальной присоски, количеству и размеру семенников и высоте крыльев яичника) популяции имеют высокую степень сходства.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Выполненные нами исследования показали, что в основе фенотипического разнообразия отдельных популяций паразита окуня *P. percae* лежит высокая внутривидовая изменчивость. Это качество свойственно всем трем основным комплексам признаков гельминта: прикрепления, трофики и репродукции. Первый комплекс имеет меньший диапазон изменчивости и более узкую норму реакции, но в разных популяциях последняя достигает крайних значений. Границы вариабельности признаков 2-го и 3-го комплексов более широкие. Они обладают большей свободой в реализации наследственных потенций организма. Изменение признаков приводит к изменению функциональной активности, перестройке организмов на индивидуальном уровне и реализуется на уровне популяций.

Известно, что внутривидовая изменчивость является важнейшим приспособительным механизмом вида к конкретным условиям среды. Благодаря изменчивости в популяции всегда присутствуют особи, сохраняющие свою приспособленность к флуктуирующим внешним условиям. По сравнению с другими видами рода *Proteocephalus* (Аникиева и др., 1983; Anikieva, 1989) *P. percae* имеет более высокий уровень внутривидовой изменчивости. Коэффициент вариации сходных признаков у *P. percae* выше, чем у *P. exiguus* из ряпушки (*Coregonus albula*) и *P. torulosus* из уклей (*Alburnus alburnus*) этих же водоемов. Полученные нами данные позволяют считать, что высокая внутривидовая изменчивость определяет широкое географическое распространение *P. percae* и существование в широком диапазоне условий от крупнейших озер (Байкал, Ладожское, Онежское) до малых гумифицированных ламб.

Морфологическая разнородность отдельных популяций *P. percae* неодинакова. Ее сложный характер определяется взаимодействием факторов среды I

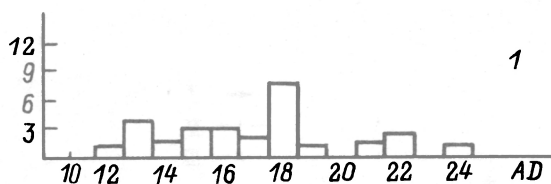
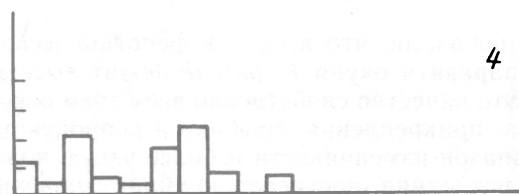
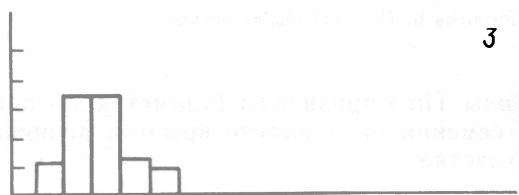


Рис. 6. Частотное распределение размеров (АД, см) окуня из разных водоемов.

1 — из оз. Урос, 2 — из ламбы, 3 — из оз. Ринд-озеро, 4 — из оз. Вендюрского. По оси ординат — встречаемость, экз.

Fig. 6. Frequency distribution of sizes (AD, cm) of *Perca fluviatilis* from different water bodies.



шую реализацию приоритетной функции паразита — воспроизводства. Напротив, в мелком тугорослом окуне из ламбы (рис. 6) морфологические параметры *P. percae* имеют минимальные значения. Сдвиг средних значений, которые биологически детерминированы, большинства признаков в сторону их уменьшения может рассматриваться как снижение активности трофической и репродуктивной функций особей в ламбе. Вендюрская и риндозерская популяции фенотипически наиболее близки. Их основу составляют особи с близкими размерами стробил, количеством и размерами семенников, бурсы цирруса и яичника, что связано с наличием сходных локальных группировок хозяина в этих озерах и возможностью миграции окуней из одного озера в другое через протоку.

Сведения о географической изменчивости количественных признаков гельминтов ограничены в основном констатацией отличий в морфометрических показателях паразитов из разных водоемов (Ройтман, Казаков, 1977; Бочарова, 1990; Гребенникова, Попов, 1990, и др.). Изучаемые нами популяции *P. percae* расположены в одной физико-географической зоне. Более того, они находятся на расстоянии 2 км друг от друга. Поэтому географическая изменчивость *P. percae*, как наличие различий между пространственно разобщенными популяциями, в данном случае по существу является экологической изменчи-



востью и представляет интерес как изучение связи морфологической изменчивости вида с шириной его экологической ниши. Многомерное пространство отдельных популяций *P. percae* в изучаемых водоемах неодинаково. Оно определяется разнообразием факторов среды второго порядка, которые находятся в прямой зависимости от размеров водоемов. Данные о степени морфологического разнообразия *P. percae* показывают, что увеличение размеров водоема способствует усилению изменчивости его отдельных популяций.

В оз. Вендюрском — наиболее крупном и глубоком из изучаемых нами водоемов, популяция *P. percae* наиболее разнокачественна, о чем свидетельствуют показатели стандартного отклонения, коэффициентов вариации и графики морфологических профилей. Минимальный разброс значений параметров у популяции *P. percae* и, следовательно, ее меньшая гетерогенность в ламбе. Усиление морфологической изменчивости позволяет разным фенотипам эксплуатировать разные ресурсы, способствует ослаблению конкуренции между ними и в целом направлено на увеличение суммы жизни на данной территории (Пианка, 1981; Северцов, 1990). Поэтому можно предполагать, что более изменчивая вендюрская популяция более стабильна и экологически более устойчива по сравнению с популяцией *P. percae* из ламбы.

Неравенство водоемов по площади, численности и составу гидробионтов формирует разные взаимоотношения популяций *P. percae* с внешней средой и нивелирует сильно различающуюся в разных водоемах индивидуальную стратегию паразита. Наиболее четко это прослеживается на примере популяций из оз. Урос и ламбы. Уникальные условия оз. Урос (Бушман, 1976) вызывают ранний переход окуня на преимущественно бентосное питание, обеспечивают быстрый рост хозяина и благоприятные условия для развития гельминтов. Однако ранняя специализация окуня на бентосных организмах затрудняет прохождение паразитом цикла развития и сдерживает рост его численности в оз. Урос. Следовательно, высокие показатели генеративного комплекса признаков *P. percae* в этом водоеме ослабляются трофическими связями окончательного хозяина — окуня с ракообразными — промежуточными хозяевами паразита. В ламбе экзогенные механизмы регуляции популяции *P. percae* противоположны. Размерная структура окуня в ламбе свидетельствует о его замедленном росте, что характеризует преимущественно планктонный тип питания. Усиление трофических связей хозяев в ламбе компенсирует снижение показателей трофического и генеративного комплексов признаков *P. percae*. Таким образом, в обоих водоемах достигается сходный популяционный эффект: оптимальное соответствие состояния популяции конкретным условиям жизни.

Проблема изменчивости тесно связана с проблемой структуры вида. В каждом водоеме обитает популяция *P. percae*, отличная от других по ряду морфологических признаков. Однако нам не удалось установить наличие сравнительной (сопряженной) изменчивости *P. percae* из разных водоемов, которая указывала бы на адаптивные в эволюционном плане сдвиги признаков. Более того, отдельные популяции гельминта не имели выраженных различий в уровнях изменчивости. Они также оказались очень близки по основным систематическим признакам: количеству семенников и отношению длины бурсы цирруса к ширине членика. Эти факты свидетельствуют о том, что в недалеком прошлом популяции *P. percae* в Вохтозерско-Вендюрской группе озер представляли собой одну совокупность. Их территориальное разделение произошло в послеледниковый период приблизительно 12—15 тыс. лет назад. Высокая внутривидовая изменчивость *P. percae*, препятствующая формированию новых адаптаций, могла явиться одной из причин эволюционной стабильности вида в данном регионе за указанный отрезок времени.



## Список литературы

- Аникиева Л. В. Морфологическая изменчивость популяции *Proteocephalus percae* (Cestoda: Proteocephalidae) в озере Риндозере // Паразитология. 1992. Т. 26, вып. 5. С. 389—395.
- Аникиева Л. В., Малахова Р. П., Иешко Е. П. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л., 1983. 168 с.
- Бочарова Т. А. Модификационная изменчивость прикрепительного аппарата некоторых видов гиродактилид (Monogenea) рыб бассейна средней Оби // Факторы регуляции популяционных процессов у гельминтов. М., 1990. С. 21—22.
- Бушман Л. Г. Зоопланктон как кормовая база крупной ряпушки в озерах Вендюрской группы (Южная Карелия): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1976. 21 с.
- Гребенникова Л. Н., Попов В. Н. Сравнение морфологической изменчивости нематоды *Contracaecum osculatum* от ластоногих Балтийского, Баренцова, Охотского морей и озера Байкал // Факторы регуляции популяционных процессов у гельминтов. М., 1990. С. 39—40.
- Ивантер Э. В. Основы практической биометрии. Петрозаводск, 1979. 91 с.
- Иешко Е. П., Аникиева Л. В. Полиморфизм *Proteocephalus exiguus* (Cestoda: Proteocephalidae) массового паразита сиговых рыб // Паразитология. 1980. Т. 14, вып. 5. С. 422—426.
- Куликова Е. Ф. Морфологоанатомические особенности окуня малых гумифицированных водоемов Кончезерской системы // Уч. зап. Карел. пед. ин-та. Петрозаводск. 1966. Т. 19. С. 66—77.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М., 1971. 454 с.
- Мамаев С. А. Некоторые вопросы формирования популяционной структуры вида древесных растений // Экология. 1975. № 1. С. 39—49.
- Первозванский В. Я. Рыбы водоемов района Костомукшского железорудного месторождения. Петрозаводск, 1986. 215 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М., 1981. 399 с.
- Ройтман В. А., Казаков Б. Е. Некоторые аспекты изучения морфологической изменчивости гельминтов (на примере трематод рода *Azygia*) // Тр. ГЕЛАН. 1977. Т. 27. С. 110—128.
- Северцов А. С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Журн. общей биол. 1990. Т. 51, № 5. С. 579—590.
- Фрезе В. И. Лентецы Европы (экспериментальное изучение полиморфизма) // Тр. ГЕЛАН. 1977. Т. 27. С. 174—205.
- Фрезе В. И. Модификационный полиморфизм лентецов (морфофункциональные, экологические и эволюционные аспекты): Автореф. дис. ... док. биол. наук М., 1987. 46 с.
- Яблоков А. В. Популяционная биология. М., 1987. 303 с.
- Anikieva L. V. Morphological variability of helminths as one of the methods for assessing a parasite system // Parasites of freshwater fishes of North-West Europe. Petrozavodsk, 1989. P. 5—13.
- Ieshko E. P., Anikieva L. V. The tables of fish helminths and their analysis with the cestode *Proteocephalus percae*, a specific parasite of the perch *Perca fluviatilis*, taken as an example // Ecological parasitology. S.-Pb.; Petrozavodsk. 1992. Vol. 1. P. 31—40.

Институт биологии КНЦ РАН,  
Петрозаводск

Поступила 19.02.1992

## MORPHOLOGICAL DIVERSITY OF THE POPULATIONS OF PROTEOCEPHALUS PERCAE (PROTEOCEPHALIDAE) IN WATER BODIES OF KARELIA

L. V. Anikieva

*Key words:* Cestoda, *Proteocephalus percae*, parasites of fishes, morphology, population.

### SUMMARY

Morphological parameters of the cestod *Proteocephalus percae* which is common parasite of a perch were studied in four water bodies of Karelia. Significant morphological variability was observed within populations of the parasite. The phenotypic structure of certain populations of parasite is complicate and differs one population from another.