

УДК 576.895.122

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ИМАГИНАЛЬНОЙ
ГЕМИПОПУЛЯЦИИ *BUNODERA LUCIOPERCAE*
(ТРЕМАТОДА: BUNODERIDAE) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

© А. В. Тютин

Изучена пространственная структура имагинальной гемипопуляции трематоды *Bunodera luciopercae*. Рассмотрены особенности сезонной динамики распределения численности паразитов у окуня, ерша и судака. Установлено, что распределение паразитов в популяциях окуневых рыб носит перерасеянный характер и с августа по апрель хорошо описывается Гамма-законом.

Обычный паразит окуневых рыб – *Bunodera luciopercae* (Mueller, 1776) в экологическом плане изучен лучше других пресноводных гельминтов. Основные данные об экологии марит *B. luciopercae* в Европе получены при исследовании обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* из озерных биоценозов (Малахова, 1961; Scorping, 1981; Иешко, Голицына, 1984; Rojmanska, 1984; Rahkonen e. a., 1984, и др.). Большой круг дефинитивных хозяев, широкий ареал и достаточно подробно изученный жизненный цикл *B. luciopercae*, включающий двух промежуточных хозяев – моллюсков сем. Pisidiidae и планктонных ракообразных, – позволяют использовать этот вид трематод в качестве объекта популяционного исследования.

Данная работа посвящена изучению распределения марит *B. luciopercae* в популяциях нескольких видов дефинитивных хозяев, играющих разную роль в поддержании численности популяции трематоды в Рыбинском водохранилище. Проведение исследования вызвано необходимостью изучения особенностей популяционной биологии *B. luciopercae* в условиях искусственного регулирования гидрологического режима водоема.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В 1992–1994 гг. методом неполных гельминтологических вскрытий исследовано 2510 экз. рыб 6 видов. В том числе: 1149 экз. сеголетков и годовиков окуня, длина тела (до конца чешуйного покрова) 20–110 мм; 436 экз. взрослого окуня, длина тела 111–340 мм; 716 экз. ерша, длина тела 35–135 мм; 127 экз. судака, длина тела 35–820 мм. У молоди окуня найдено 8242 экз. марит *B. luciopercae*, у взрослого окуня – 12994, у ерша – 1972, у судака – 8927 экз. Кроме того, было вскрыто 26 взрослых особей налима, 41 – щуки и 15 – берша.

Вылов рыб проводили неводами (от 10 до 200 м) в приустьевых участках малых рек – притоков Волжского плеса Рыбинского водохранилища: Латки, Шумаровки (с притоком Суножкой), Сутки (с притоком Ильдью) и на прилегающих

к ним участках прибрежного мелководья водохранилища. Часть судаков и окуней старших возрастов, относительно редко встречающихся в неводных уловах в летний период, брали из траловых уловов в русловой части Волжского плеса.

Для сравнения значений индекса обилия трематод применяли двусторонний критерий достоверности Стьюдента, рассчитанный с учетом неравенства дисперсий. Соответствие распределения паразитов в популяциях хозяев теоретическим распределениям проверяли в программе „Statgraphics” при максимальном числе степеней свободы по критериям согласия Хи-квадрат и Колмогорова–Смирнова. В работе использовано рекомендованное Беклемишевым (1970) для целей популяционной биологии паразитов сочетание терминов: индекса встречаемости, отражающего вероятность находок паразита в выборке хозяина, и индекса обилия ($M \pm s$), отражающего плотность гемипопуляции паразита.

РЕЗУЛЬТАТЫ

По итогам работы щуку можно отнести к основным элиминаторам мариит *B. luciopercae* в летние месяцы, а налима – в зимние. При значительной доле молоди окуневых рыб в рационе этих многочисленных в водохранилище хищников (Иванова, 1965) индекс обилия бунодер составил: для щуки – 0.24 ± 0.1 экз., при индексе встречаемости 14.6 ± 5.5 %, для налима – 0.92 ± 0.62 экз., при индексе встречаемости 19.2 ± 7.7 %. Берш (*Stizostedion volgensis*), относящийся к семейству окуневых – облигатных хозяев *B. luciopercae*, инвазирован несколько сильнее: на 46.7 ± 12.9 %, при индексе обилия 2.27 ± 0.89 экз. Однако этот вид рыб в Рыбинском водохранилище относится к числу редких и не играет значительной роли в поддержании численности трематод. Таким образом, в данном водоеме практически вся имагинальная гемипопуляция *B. luciopercae* распределена в популяциях трех видов дефинитивных хозяев: окуня, судака и ерша.

Индекс встречаемости мариит *B. luciopercae* составил 100 % во всех 9 исследованных в конце летнего вегетационного периода выборках сеголетков окуня (п 34–80) из приустьевых участков рек-притоков Волжского плеса водохранилища. Наличие в отдельных случаях достоверных различий по критерию Стьюдента между значениями индекса обилия *B. luciopercae* у сеголетков окуня из разных точек вылова и в разные годы связано с присутствием в относительно малочисленных выборках гиперинвазированных особей хозяев (табл. 1). Это позволяет рассматривать сезонную динамику распределения паразитов, исходя из усредненных данных, полученных за весь период наблюдений.

По нашим данным, у сеголетков окуня в условиях Рыбинского водохранилища отсутствует отличающая их от окуней старших возрастов массовая элиминация молодых мариит *B. luciopercae* осенью, после прекращения поступления метациркаррий через зоопланктон, отмеченная в одном из озер Карелии (Иешко, Голицына, 1984). Даже в марте–апреле 1993 г. индекс обилия бунодер у сеголетков окуня из р. Шумаровки (п 110) составил 10.05 ± 0.68 , т. е. остался на уровне значения для октября ($P > 0.5$). Это позволяет объединить сеголетков и годовиков окуня с длиной тела 20–110 мм в одну группу рыб планкто-бентофагов (молодь окуня), спектр питания которых напоминает таковой ерша, но с большей долей зоопланктона. В рационе питания взрослого окуня в условиях Рыбинского водохранилища значительное место занимает собственная молодь так же, как и в рационе типичного хищника – судака (Иванова, 1965). Большую часть года – с июля по апрель – индекс встречаемости бунодер в сезонных выборках этих 4 групп дефинитивных хозяев имел высокие значения: от 83.50 ± 2.13 до 99.66 ± 0.34 %. Исключение составляют две выборки ерша: летняя – 37.04 ± 6.57 и осенняя – 74.03 ± 4.99 %.

Таблица 1

Индекс обилия мариит *Bunodera leucopercae* у сеголетков окуня в малых реках-притоках Рыбинского водохранилища ($M \pm s$, экз.)

Table 1. The abundance of the trematode *Bunodera leucopercae* in the perch underyearlings in small rivers-tributaries of the Rybinsk reservoir

Река	n	Август	Сентябрь	Октябрь
1992 г.				
Шумаровка	132	10.28 ± 0.86 P < 0.01*	8.87 ± 0.71 P < 0.05*	10.55 ± 0.88 P > 0.1
1993 г.				
Шумаровка	160	7.24 ± 0.45 P < 0.001*	11.15 ± 0.77 P > 0.5	8.95 ± 0.74 —
Сутка	74	11.24 ± 0.95 —	11.70 ± 1.08 P > 0.5	—
Латка	40	—	12.35 ± 1.23	—

Примечание. n — число исследованных рыб, экз.; P — вероятность различий между значениями индекса обилия по критерию Стьюдента; * — различия между соседними выборками достоверны (P < 0.05).

По данным предварительного анализа типа распределения *B. leucopercae* в исследованных группах окуневых рыб, простейший показатель агрегированности паразитов — отношение дисперсии к среднему мало информативен, так как в разных выборках рыб одной экологической группы в течение года сильно колеблется (табл. 2). Высокие значения этого показателя ($A > 1$), иногда именуемого индексом агрегированности (Цейтлин, Лобанов, 1986) или индексом рассеяния (Закс, 1976), свидетельствуют только об общем перерасеянном характере распределения мариит *B. leucopercae*.

При непосредственной проверке соответствия эмпирического распределения численности мариит *B. leucopercae* 12 наиболее распространенным теоретическим законом отрицательный результат был получен при попытке применения распределений: Пуассона, Стьюдента, Хи-квадрат, нормального, биномиального и равномерно-дискретного. В большинстве случаев распределение паразитов хорошо описывается только Гамма-распределением (табл. 2). Во всех группах рыб по критерию Хи-квадрат вероятность случайности отличий эмпирических частот численности бунодер от теоретических частот Гамма-закона минимальна в летние месяцы. В выборках ерша и молоди окуня согласование распределения бунодер с Гамма-распределением достаточно высокое осенью и весной, несколько снижается в зимние месяцы, а в выборках взрослого окуня возрастает в течение года. Аналогичные закономерности распределения должны наблюдаться у трематод из судака, но небольшое число исследованных особей этого вида хозяев не позволило рассмотреть сезонную динамику этого процесса. В настоящее время мы не располагаем также достаточно большими одномоментными выборками рыб для анализа типа распределения трематод в период смены поколений мариит *B. leucopercae*, включающий период массовой элиминации половозрелых червей (примерно 3 недели в конце мая — начале июня), и начальный период поступления молодых червей новой генерации (вторая половина июня). Можно предположить, что распреде-

Таблица 2

Сезонные изменения распределения марит *Bunodera luciopercae*
у окуневых рыб Рыбинского водохранилища

Table 2. The seasonal variation in the frequency distribution of the trematode
Bunodera leucopercae in the percid fishes in the Rybinsk reservoir

Месяцы	n	M ± s	A	Q ₁	Q ₂
Ерш					
VII-VIII	54	0.65 ± 0.14	1.76	—	72
IX-XI	77	3.34 ± 0.47	4.98	23	54
XII-II	303	3.85 ± 0.2	3.12	0	0
III-IV	100	2.7 ± 0.22	1.73	11	0
V-VI	182	1.34 ± 0.16	3.73	0	6
Молодь окуня					
VII-VIII	306	9.38 ± 0.33	3.51	0	0
IX-XI	294	10.26 ± 0.34	3.4	59	0
XII-II	51	7.04 ± 0.96	6.63	22	66
III-IV	181	8.16 ± 0.53	6.23	76	3
V-VI	317	1.64 ± 0.23	10.46	0	0
Взрослый окунь					
VII-VIII	47	40.09 ± 6.41	48.14	3	23
IX-XI	74	14.39 ± 2.6	34.76	15	26
XII-II	92	36.91 ± 6	89.73	28	0
III-IV	84	49.1 ± 8.43	121.44	62	0
V-VI	139	18.16 ± 6.15	289.11	—	0
Судак					
VII-IV	81	91.51 ± 16.1	229.53	14	0
V-VI	46	32.93 ± 13.17	242.44	—	0

Примечание. n — число исследованных рыб, экз.; M ± s — индекс обилия трематод и его ошибка, экз.; A — индекс агрегированности трематод (S^2/M); Q₁ — вероятность согласования эмпирического распределения численности паразитов по критерию Хи-квадрат с Гамма-распределением, %; Q₂ — вероятность согласования с геометрическим распределением, %; тире — недостаточно степеней свободы.

ление марит *B. luciopercae* при низких значениях индексов обилия и встречаемости является близким к случайному.

Критерий согласия Хи-квадрат не является идеальным для обработки гельминтологических данных, поскольку предполагает бесконечно большой объем выборки. Именно этим можно объяснить появляющееся при объеме выборки рыб менее 80 экз. соответствие наряду с Гамма-распределением нескольким другим типам распределений: Эрланга, негативно-биномиальному, экспоненциальному, логнормальному и геометрическому. Важно отметить, что согласование с последним из них наблюдалось наиболее часто, и в 5 случаях его вероятность превышала таковую для Гамма-распределения (табл. 2).

Важно отметить, что критерий согласия Хи-квадрат отражает по сути нерегу-

лярность распределения, а отклонение формы эмпирического распределения от теоретического закона рекомендуется устанавливать с помощью критерия согласия Колмогорова–Смирнова (Закс, 1976). Однако критерий Колмогорова–Смирнова предполагает непрерывность распределения и бесконечно большое количество классов. Поэтому рассчитанная с его применением вероятность согласования распределения численности мариит *B. luciopercae* с Гамма-законом имеет низкие значения: 0–2 % – для трематод из ерша, 4 % – из судака, 1–16 % – из взрослого окуня, и только для гельминтов из молоди окуня, имеющей достаточно плотный ряд частной интенсивности инвазии, составляет в июле–августе 5 %, осенью – 32 %, зимой – 29, весной – 36 %. Она высока и при анализе распределения бунодер из более мелких выборок (п 65–175) этой группы хозяев, составляя 0.7 % – в июле, 23.4 – в марте, 34.5 – в сентябре, 43.8 – с ноября по февраль, 99.9 % – в августе, октябре и апреле.

ОБСУЖДЕНИЕ

По нашему мнению, стабилизация индекса обилия мариит *B. luciopercae* у рыб планкто-бентофагов с конца августа по апрель в Рыбинском водохранилище должна быть характерна для большинства водоемов средней полосы. Наиболее вероятной причиной отмеченного ранее в одном из озер Карелии значительного снижения индекса обилия трематод у сеголетков окуня с 18 – в июле до 1.29 – в октябре, у ерша с 3.2 – в июле до 0.13 – весной (Иешко, Голицына, 1984; Иешко, 1988) могла послужить массовая гибель в середине лета моллюсков, представителей сем. *Pisidiidae*, продуцировавших церкарий *B. luciopercae* в исследованном биотопе. Это вполне возможно при условии, что среди зараженных моллюсков преобладали старые особи, например, двух–трехлетки *Pisidium amnicum*, для которых этот возраст является предельным (Жохов, 1991).

Известно, что сезонная динамика распределения численности паразитов в выборках хозяев определяется характером взаимоотношений их популяций в условиях конкретного водоема (Иешко, 1988). Распределение мариит *B. luciopercae*, как и распределение многих других видов гельминтов, чаще всего пытаются описывать негативным биномом (Scoring, 1981; Иешко, Голицына, 1984). Однако сравнительно недавно было отмечено, что нарастание интенсивности заражения хозяев сопровождается изменением закономерности распределения паразитов: возрастает доверительная вероятность согласования эмпирических частот численности гельминтов с Гамма-законом (Иешко, 1988). По мнению данного автора, этот закон отражает процесс поступления инвазионного начала в популяцию хозяина на начальном этапе заражения личинками паразита, тогда как негативно-биномиальное распределение – процесс развития червей и их элиминацию.

Результаты нашего исследования подтверждают возможность применения Гамма-закона для аппроксимации распределения мариит *B. luciopercae* при стабильно высоких значениях индекса обилия. Однако при анализе достаточно больших (более 80 экз.) выборок дефинитивных хозяев становится очевидным, что наиболее высокое согласование эмпирических частот с Гамма-распределением наблюдается не летом, когда происходит поступление метацеркарий *B. luciopercae* в группировки окуневых рыб-планктофагов и наиболее высока интенсивность питания хищных рыб, а весной. Кроме того, если при исследовании выборок взрослого окуня рост вероятности согласования распределения численности мариит *B. luciopercae* с Гамма-распределением в течение года еще можно связать с процессом поступления гельминтов при хищничестве (иммиграцией), то ее сезонные изменения у молоди окуня вообще не сопровождаются колебаниями индекса обилия трематод.

Как указывает Иешко (1988), наряду с элиминацией и иммиграцией мариит *B. luciopercae*, существенное влияние на характер распределения паразитов должен оказывать фактор смертности части хозяев. По-видимому, процесс формирования в течение года закономерного типа распределения паразитов различен у разных групп рыб и его механизм отчасти может быть объяснен тем, что на фоне относительно низкой приживаемости гельминтов при хищном типе питания хозяев изменяется динамика и спектр питания рыб-хищников, а значит, и их влияние на группировки ерша и молоди окуня.

Известно, что некоторые виды хищных рыб в условиях Рыбинского водохранилища могут отдавать предпочтение кормовым объектам определенного размера. Например, щука в начале лета выбирает более крупную молодь окуня, а ближе к осени – отставшую в росте (Иванова, 1965). По нашим данным, с августа по апрель среди сеголетков окуня (п 516) особи с длиной тела менее 50 мм, наиболее доступные для хищников, имеют относительно низкие значения индекса обилия мариит *B. luciopercae* – 8,59 экз. по сравнению с крупными (до 75 мм) особями – 11,55 экз. Кроме того, у судака и взрослого окуня после летне-осеннего максимума пищевой активности, когда питаются практически все особи, наблюдается ее снижение (Иванова, 1965). Вероятно, разная интенсивность питания у отдельных рыб-хищников в пределах этих групп приводит в конце осени к росту индекса агрегированности *B. luciopercae* и хорошему соответствию эмпирического распределения численности трематод Гамма-распределению.

В то же время у ерша и молоди окуня элиминация части молодых червей осенью, различная у отдельных особей даже в пределах одновозрастной выборки, и неравномерное „выедание” слабо инвазированной части группировок хозяев-планктофагов щукой, судаком и взрослым окунем может привести к закономерному распределению численности гельминтов при сохранении высоких значений индекса обилия мариит *B. luciopercae*. Зимой группировки окуневых рыб-планктофагов попадают под пресс достаточно многочисленной в водохранилище популяции налима (Иванова, 1965). Можно предположить, что этот хищник, являясь наряду со щукой основным элиминатором мариит *B. luciopercae*, оказывает определенное влияние на формирование закономерного типа распределения трематод у ерша и молоди окуня. Это подтверждается тем, что для трематод из ерша – основного кормового объекта налима – спад доверительной вероятности согласования распределения численности паразитов с Гамма-законом выражен сильнее, чем у мариит *B. luciopercae* из молоди окуня.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование распределения мариит *B. luciopercae* у дефинитивных хозяев в Рыбинском водохранилище позволяет сделать вывод, что в условиях существующего длительного периода времени крупного водохранилища со сложившейся системой разнообразных биотопов искусственное регулирование уровня воды не оказывает существенного влияния на популяцию *B. luciopercae*. Об этом свидетельствует отсутствие принципиальных расхождений в значениях индекса обилия мариит *B. luciopercae* у рыб из разных точек вылова и в разные годы.

Индекс агрегированности, как уже отмечалось ранее (Цейтлин, Лобанов, 1986), не во всех случаях может быть надежным критерием предварительного выбора подходящего теоретического распределения. Более точным при изучении сезонных изменений пространственной структуры популяций гельминтов является непосредственный подбор типа теоретического закона для аппроксимации эмпирических данных по распределению их численности. При математической обработке

данных гельминтологических вскрытий (дискретных выборок с небольшим числом выделяемых классов) критерий согласия Хи-квадрат выглядит предпочтительнее критерия Колмогорова–Смирнова.

Поскольку на роль универсального закона, пригодного для аппроксимации эмпирических данных по распределению мариит *B. luciopercae* в большинстве рассмотренных случаев, может претендовать только Гамма-распределение, то для описания паразито-хозяйинных отношений в системах „мариты *B. luciopercae*–окуновые рыбы” невозможно использование математических моделей, основанных на традиционном предположении о негативно-биномиальном типе распределения численности паразитов.

Работа выполнена в рамках научно-технической Программы России „Биологическое разнообразие”, грант 185.

Список литературы

- Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. 502 с.
- Жохов А. Е. Структура сообществ трематод в популяциях моллюска *Pisidium amnicum* // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 5. С. 426–434.
- Закс Л. Статистическое оценивание. М.: Статистика, 1976. 598 с.
- Иванова М. Н. Сезонные изменения в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища // Вopr. ихтиол. 1965. Т. 5, вып. 1(34). С. 127–134.
- Иешко Е. П., Голицына Н. Б. Анализ пространственной структуры популяции трематоды *Bunodera luciopercae* из окуня *Perca fluviatilis* // Паразитология. 1984. Т. 18, вып. 5. С. 374–382.
- Иешко Е. П. Популяционная биология гельминтов рыб. Л.: Наука, 1988. 118 с.
- Малахова Р. П. Сезонные изменения паразитофауны некоторых рыб озер Карелии (Кончезеро) // Тр. Карел. фил. АН СССР. 1961. Вып. 30. С. 55–78.
- Цейтлин Д. Г., Лобанов А. Л. Изучение особенностей распределения численности *Samallanus lacustris* в хозяевах различных категорий // Вопросы биоценологии гельминтов. М.: Наука, 1986. С. 130–137. (Тр. ГЕЛАН СССР. Т. 34.)
- Pojmanska T. An analysis of seasonality of incidence and maturation of some fish parasite, with regard to thermal factor. III. *Bunodera luciopercae* (Muller, 1776) // Acta Parasit. Pol. 1984. Vol. 29, f. 33. P. 313–321.
- Rahkonen R., Valtonen E. T., Gibson D. I. Trematodes in northern Finland. II: The occurrence of *Bunodera luciopercae* in three different water-bodies // Bothnian Bay Reports. 1984. Vol. 3. P. 55–66.
- Scorping A. Seasonal dynamics in abundance, development and pattern of infection of *Bunodera luciopercae* (Muller) in perch, *Perca fluviatilis* L. from an oligotrophic lake in Norway // J. Fish Biology. 1981. Vol. 18, N 4. P. 401–410.

ИБВВ им. И. Д. Папанина РАН,
Борок, 152742

Поступила 11.04.1994
После доработки

SPATIAL STRUCTURE OF THE HEMIPOPULATION
OF BUNODERA LUCIOPERCAE (TREMATODA: BUNODERIDAE)
IN THE RYBINSK RESERVOIR

A. V. Tyutin

Key words: *Bunodera luciopercae*, seasonal dynamics, spatial structure, distribution, hemipopulation.

SUMMARY

The spatial structure of the hemipopulation of the trematode *Bunodera luciopercae* has been studied. The seasonal dynamics of the parasite number in the perch, ruff and sander was registered. The original distribution of the parasites in populations of percid fishes is an overdispersion and well tested by the Gamma-model.
