

УДК 576.895.122 : 597.583

**СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЛОКАЛИЗАЦИИ МАРИТ
BUNODERA LUCIOPERCAE (TREMATODA: BUNODERIDAE)
У ТРЕХ ВИДОВ РЫБ СЕМЕЙСТВА ОКУНЕВЫХ**

© А. В. Тютин

Изучено распределение марит *Bunodera luciopercae* по отделам кишечника у ерша, судака и окуня из Рыбинского водохранилища. У рыб-планктофагов (ерш и молодь окуня), за исключением трех летних месяцев, более половины гельминтов было сосредоточено в заднем отделе кишечника. У хищников (судак и взрослый окунь), за счет постоянного подзаражения *B. luciopercae*, большая часть марит всегда встречалась в пилорических придатках. В среднем отделе кишечника у всех групп хозяев обычно присутствовало 20—30 % от общего числа паразитов.

Трематода *Bunodera luciopercae* (Mueller, 1776) обычно входит в число видов, составляющих ядро сообществ кишечных паразитов пресноводных рыб сем. Percidae. Для окуня *Perca fluviatilis* L., основного дефинитивного хозяина в большинстве водоемов Палеарктики, мариты *B. luciopercae*, как правило, являются доминантами в гильдиях эндогельминтов (Казаков и др., 1997). Однако, несмотря на большое число публикаций, посвященных различным аспектам популяционной биологии этого паразита, в литературе практически отсутствуют точные данные о закономерностях сезонных изменений распределения марит *B. luciopercae* по отделам пищеварительного тракта рыб. Кроме того, принимая во внимание широкий круг окончательных хозяев, относящихся к разным систематическим и экологическим группам, при рассмотрении этого вопроса следует учитывать характер отношений между компонентами конкретной паразитарной системы, что обычно не практикуется. Например, сведения о локализации марит *B. luciopercae* преимущественно в заднем отделе кишечника желтого окуня (*Perca flavescens*) из озер Канады (Cannon, 1972) были получены в период массовой элиминации половозрелых червей в мае и не могут быть перенесены на водоемы Европы. Основной задачей настоящей работы было одновременное изучение локализации марит *B. luciopercae* у трех массовых видов рыб-хозяев в зависимости от их поведения и сезонных изменений спектра питания в условиях Рыбинского водохранилища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Первичным материалом для работы послужили зафиксированные в 4 %-ом растворе формалина кишечника крупных особей и фиксированные тем же способом выборки мелких рыб, выловленных в разные месяцы, преимущественно неводом в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. В период с 1994 по 1998 г. исследовали типичных бентофагов — ершей с длиной тела 50—135 мм и типичных хищников — судаков до 820 мм. В выборках окуней выделяли две группы рыб: неполовозрелых молодых особей с длиной тела 50—110 мм (преимущественно планктофагов) и взрослых ихтиофагов (111—340 мм). Принимая во внимание функциональную неоднородность зон пищеварительного тракта окуневых рыб и наличие возрастных изменений

площади его поверхности (Иванова, 1966), мы разделяли каждый кишечник на три «отдела»: «передний» — следующий сразу за желудком короткий отрезок, включающий пилорические придатки; «средний» — длинный V-образный сегмент; «задний» — длинный прямой дистальный участок, заканчивающийся анальным отверстием. В итоге была определена локализация для 7305 экз. мариит *B. luciopercae* и произведен расчет доли червей, приходящейся на каждый из отделов кишечника у разных групп хозяев в отдельные месяцы. Учитывая достаточно большие объемы выборок, ошибка репрезентативности для всех включаемых в таблицы выраженных в процентах долей определялась без поправки Пирсона (Лакин, 1990). При оценке степени различий между долями расчета фактических значений критерия достоверности для сравнения с критическими точками двухстороннего t-критерия Стьюдента проводили, используя преобразование Фишера с введением поправки Йейтса на непрерывность.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Данному исследованию предшествовало многолетнее изучение сезонной динамики численности и пространственного распределения мариит *B. luciopercae*, в ходе которого было показано, что в условиях Рыбинского водохранилища максимальные значения встречаемости трематод у всех рассматриваемых групп дефинитивных хозяев могут приближаться к 100 % в течение всего года, кроме достаточно короткого периода смены поколений мариит в конце мая—июне (Тютин, 1996, 1997). Молодые гельминты обычно появляются в кишечнике рыб уже во второй декаде июня, практически сразу после завершения элиминации половозрелых особей предшествующей генерации. К концу октября в основном завершается формирование пространственной структуры имагинальной гемипопуляции *B. luciopercae* в дефинитивных хозяевах, связанное с массовым поступлением развивающихся в полости тела планктонных ракообразных метацеркарий. В дальнейшем индекс обилия паразитов у планкто-бентофагов сохраняется приблизительно на одном уровне (у ерша — с сентября по май, у молоди окуня — с июля по апрель). Пики индекса обилия *B. luciopercae* у рыб-хищников (судака, взрослый окунь) обычно совпадают с периодами максимальной пищевой активности в конце лета, зимой или в конце весны.

По нашему мнению, изменения относительной численности трематод в разных отделах кишечника рыб следует рассматривать как результат взаимодействия процессов иммиграции, эмиграции (элиминации), а также пассивной или активной миграций гельминтов в пределах пищеварительного тракта. Первые два из перечисленных процессов в условиях Рыбинского водохранилища являются определяющими у локальных гемипопуляций мариит из рыб-ихтиофагов, для которых, судя по колебаниям значений индекса обилия в течение года, характерен постоянный приток новых особей на фоне достаточно высокой смертности. Процесс собственно миграции напрямую связан с ростом и созреванием трематод, что хорошо прослеживается на примере локальных гемипопуляций *B. luciopercae* из окуней первого года жизни (табл. 1). Среди обобщенных выборок трематод из пойманных весной 1994 г. годовиков окуня (110 экз.) минимальный процент приступивших к яйцепродукции мариит был зарегистрирован в переднем отделе кишечника рыб. При сравнении мартовских значений доли половозрелых гельминтов в «переднем» и «заднем» отделах фактическое значение t-критерия превысило критическую точку для 0.5 % уровня значимости ($t = 2.96, p < 0.005$). Почти столь же достоверное различие появилось между «передним» и «средним» отделами в апреле ($t = 2.81, p < 0.01$), что может быть связано с миграцией части половозрелых особей из пилорических придатков. Хотя падение индекса обилия трематод в апрельской выборке годовиков окуня по сравнению с мартом было незначительным ($с 11.25 \pm 1.37$ до 9.36 ± 0.73), снижение доли половозрелых червей в дистальном участке пищеварительного тракта можно объяснить также началом процесса их элиминации.

Наблюдения за локализацией мариит у молоди окуня показали, что распределение трематод в пределах конкретной локальной гемипопуляции окончательно устанавли-

Таблица 1

Доля половозрелых особей в выборках марит *Bunodera luciopercae* из разных отделов кишечника годовиков окуня (в процентах)

Table 1. Percent of mature specimens among marites *Bunodera luciopercae* from different intestine regions of perch yearlings

Месяц	n	Доля особей в отделах кишечника (%)		
		переднем	среднем	заднем
Март	450	19.6 ± 5.6	33.7 ± 4.8	41.2 ± 2.8
Апрель	655	59.5 ± 5.5	78.1 ± 3.3	70.2 ± 2.2

Примечание. Здесь и в табл. 2: n — число исследованных марит (экз.). Приведенные в таблице значения ошибки доли рассчитаны без применения поправки Пирсона ($E \pm s$, %).

ваются после осеннего снижения температуры воды, спада интенсивности питания рыб и прекращения продуцирования церкарий первыми промежуточными хозяевами — моллюсками (табл. 2). Ближе к весне у всех обследованных рыб часть марит мигрирует из «переднего» и «среднего» отделов кишечника в «задний». Проведенное для имеющихся в нашем распоряжении выборок попарное сравнение процентов марит, встреченных в «переднем» и «среднем», а также в «среднем» и «заднем» участках кишечника, показало, что различия между долями трематод, приходящимися на соседние отрезки пищеварительного тракта в 14 из 16 случаев достоверны на высоком уровне значимости ($p < 0.01$). По данным табл. 2, исключение составляют только «передний» и «средний» отделы у молоди окуня осенью ($t = 0.03$, $p > 0.08$) и «средний» и «задний» участки у судака зимой ($t = 1.42$, $p > 0.1$).

Независимо от сезона года и вида хозяина в «среднем» V-образном сегменте кишечника обычно находится около 20—30 % от общего числа марит *B. luciopercae*. В локальных гемипопуляциях, паразитирующих у рыб планкто-бентофагов, за исключением трех летних месяцев, когда с планктонными рачками поступает значительное число личинок, более половины гельминтов постоянно присутствует в «заднем» отделе кишечника. Ерш, как имеющий относительно слабо развитые пилорические придатки типичный бентофаг, вероятно, чаще инвазируется подбирая со дна погибших Cladocera с сохранившими жизнеспособность метацеркариями *B. luciopercae* или через придонные формы Ostracoda. Весной при невысоком индексе обилия (2.7 ± 0.4 экз.) доля трематод в «переднем» отделе кишечника этого хозяина была несколько меньше, чем у годовиков окуня. В отличие от планкто-бентофагов, у рыбихтиофагов, заражающихся практически круглый год, в зимний период максимальное число марит *B. luciopercae* было найдено в пилорических придатках. Даже весной доля гельминтов, паразитирующих в «заднем» участке пищеварительного тракта взрослых окуней, не превысила 30 %. Это можно объяснить весьма низкой приживаемостью взрослых трематод при хищном типе питания хозяина. Судя по количеству потребляемой в Рыбинском водохранилище молоди окуня (Иванова, 1966), теоретически в годы с благоприятными для нагула хищников условиями индекс обилия марит *B. luciopercae* должен составлять не менее 1.5 тыс. экз. у взрослого окуня и 2.5 тыс. экз. у судака. Фактически зарегистрированные максимальные значения составили соответственно в апреле 76.1 ± 17.5 и в феврале 274.6 ± 52.3 экз. (Тютин, 1996). Таким образом, смертность трематод при заражении хищника от жертвы должна достигать до 90—95 %.

Вероятно, типичная локализация марит может меняться при высокой плотности локальной гемипопуляции, однако гиперинвазия хозяев наблюдалась нами крайне редко. Хотя паразитоценоз пищеварительного тракта, как правило, включает многовидовую совокупность гельминтов, влияние межвидовой конкуренции на распределение марит *B. luciopercae* также было минимальным. В условиях Рыбинского водохранили-

Таблица 2

Распределение марит *Bunodera luciopercae* по отделам кишечника у трех видов окончательных хозяев (доля в процентах от общего числа)

Table 2. Distribution of marites *Bunodera luciopercae* in intestine regions of three species of definitive hosts (percent of total number)

Месяцы	n	Доля особей в отделах кишечника (%)		
		переднем	среднем	заднем
Ёрш				
I—II	142	4.9 ± 1.8	32.4 ± 3.9	62.7 ± 4.1
III—IV	211	5.7 ± 1.6	23.2 ± 2.9	71.1 ± 3.1
Молодь окуня				
VI—VIII	942	32.2 ± 1.5	25.0 ± 1.4	42.8 ± 1.6
IX—X	2919	21.2 ± 0.8	21.2 ± 0.8	57.6 ± 0.9
III—IV	1105	11.8 ± 1	23.3 ± 1.3	64.9 ± 1.4
Взрослый окунь				
I	937	60.9 ± 1.6	32.0 ± 1.5	7.1 ± 0.8
IV—V	877	52.1 ± 1.7	20.9 ± 1.4	27.0 ± 1.5
Судак				
I	172	64.5 ± 3.6	20.9 ± 3.1	14.6 ± 2.7

Примечание. См. табл. 1.

ща у окуневых рыб ни один из кишечных гельминтов не достигает такой высокой численности, как *B. luciopercae*, за исключением трематод сем. *Viscerhalidae* у самых крупных экземпляров судака. Кроме того, на примере молоди окуня было прослежено, что даже при низкой численности молодые особи *Proteocephalus percae* и *Camallanus truncatus* чаще всего встречаются в заднем отделе кишечника хозяина, тогда как *P. cernuae* и *C. lacustris* предпочитают средний отдел и пилорические придатки. Таким образом, достигается достаточно равномерное распределение паразитов в пределах пищеварительного тракта. При проведении гельминтологического вскрытия рыб необходимо обращать особое внимание на задний отдел кишечника. Из-за перераспределения характера распределения марит (Иешко, 1988; Тютин, 1997) недоучет даже части особей в заднем отделе кишечника гиперинвазированных экземпляров сеголетков окуня может создать впечатление, что эта группа хозяев к осени освобождается от значительной части молодых червей. При работе в весенний период это может существенно снизить величину средней плодовитости взрослых марит *B. luciopercae*.

Поскольку основные изменения локализации гельминтов совпадают по времени с осенним снижением температуры, наши данные не противоречат известной гипотезе сезонного созревания марит *B. luciopercae* (Форбс и др., 1989), согласно которой гормоны хозяина стимулируют начальные фазы гаметогенеза и последующее созревание червей в зимний период. Судя по различиям в скорости созревания трематод из разных отделов кишечника, для каждого этапа их развития требуется не только выявленный данными авторами оптимум температуры внешней среды, но и определенный набор условий среды первого порядка. Рассматривая эту проблему с позиций теории паразитарной системы, следует признать, что сезонные различия в локализации гельминтов должны быть приняты во внимание при построении любых гипотез сезонного созревания трематод в комплексе с данными, полученными на популяцион-

ном и ультраструктурном уровнях. Можно предположить, что описанные закономерности сезонных изменений локализации марит *B. luciopercae* будут характерны для других водоемов Европы. С учетом каннибализма, свойственного большинству видов окуневых рыб, и воздействия на их популяции других хищников (щука, налим) фактор смертности хозяев заслуживает отдельного изучения, так как наряду с элиминацией и иммиграцией оказывает существенное влияние на характер пространственного распределения гельминтов.

Работа выполнена в рамках ГНТП «Биологическое разнообразие».

Список литературы

- Иванова М. Н. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в Рыбинском, Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ЛГПИ, 1966. 17 с.
- Иешко Е. П. Популяционная биология гельминтов рыб. Л.: Наука, 1988. 118 с.
- Казakov Б. Е., Ройтман В. А., Перевертин К. А. Анализ видовых совокупностей гельминтов пищеварительного тракта окуня (*Perca fluviatilis* L.) в озерах Карелии // Тр. ИНПА РАН. 1997. Т. 41. С. 51—56.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
- Тютин А. В. Сезонная динамика зараженности окуневых рыб трематодой *Bunodera luciopercae* в условиях Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод. 1996. № 1. С. 73—78.
- Тютин А. В. Пространственная структура имагинальной гемипопуляции *Bunodera luciopercae* (Trematoda: Bunoderidae) в Рыбинском водохранилище // Паразитология. 1997. Т. 31, вып. 2. С. 157—164.
- Форбс К., Энсор Д. М., Чэбб Дж. Попытка создания гипотезы сезонного созревания гельминтов в окончательном хозяине — рыбе // Паразитология. 1989. Т. 23, вып. 4. С. 288—295.
- Cannon L. R. G. Studies on the ecology of the papillose allocreadiid trematodes of the yellow perch in Algonquin Park, Ontario // Can. J. Zool. 1972. Vol. 50. P. 1231—1239.
- Институт биологии внутренних вод РАН, пос. Борок, Ярославская обл. Поступила 9 III 2000

SEASONAL VARIATIONS OF THE LOCALIZATION OF THE BUNODERA LUCIOPERCAE MARITES (TREMATODA: BUNODERIDAE) IN THREE SPECIES OF PERCH FISHES

A. V. Tyutin

Key words: Trematoda, localization, intestine, perch fishes.

SUMMARY

Distribution of *Bunodera luciopercae* marites in the intestine of the fuff, sande and perch were studied in the Rybinsk Reservoir. For the fuff and perch fry, except three summer months, the more proportion of helminths was observed in the posterior region of the intestine. Because of a continuous passage of *B. luciopercae* in predatory fishes (sanders and adult perches), more proportion of trematodes was always observed in anterior region of the intestine. In all groups of hosts, 20—30 % of total parasite number was registered in the middle intestine.