

УДК 576.895.121.597.654.4

**ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ЕЕ ДИНАМИКА НА РАЗНЫХ
ЭТАПАХ РЕПРОДУКТИВНОГО ПЕРИОДА *PROTEOCEPHALUS
OSCULATUS* (CESTODA: PROTEOCEPHALIDAE) — ПАРАЗИТА СОМА
*SILURUS GLANIS***

© Л. В. Аникиева, В. Н. Харин

Выявлена дискретная изменчивость четырех признаков *P. osculatus*, характеризующих основные функциональные комплексы цестод: прикрепительный и трофико-репродуктивный. Проведен анализ фенотипического разнообразия *P. osculatus* из 2 выборок, соответствующих разным этапам репродуктивного периода популяции. Высказана гипотеза об адаптивной неравноценности фенотипов к условиям развития.

В популяционной биологии большое внимание уделяется фенетическим исследованиям, позволяющим использовать генетические подходы и принципы при изучении форм, собственно генетический анализ которых затруднен или невозможен. Наиболее полно в настоящее время изучены млекопитающие и рептилии, в меньшей степени — насекомые, рыбы, древесные растения. В ряде обобщающих работ и специальных сборниках представлены материалы по морфологическому разнообразию, изменчивости структуры и выявлению границ популяций свободноживущих видов животных и растений, рассмотрены проблемы феноекологии и микрофилогенеза (Яблоков, 1987; Макоедов, Коротаяева, 1999).

Несмотря на перспективность фенетического подхода к изучению популяций, в паразитологии он разработан очень слабо, а методы фенетики применяются крайне редко. Выделение дискретных (альтернативных) признаков и их изучение у паразитов носит пионерный характер и направлено преимущественно на выработку подходов и определения пригодности методов фенетики для популяционных исследований (Фортунато, 1987; Пугачев, 1988; Гиченок, 1995; Malashenko, Roymann, 1995). Первый этап этих исследований — описание фенетического разнообразия, оценка характера и масштаба изменчивости отдельных признаков, выявление полиморфных дискретных признаков, пригодных для популяционного анализа (Гиченок, 1995).

Методологической основой для изучения фенетики цестод рода *Proteocephalus* послужила работа Ганзелевой и др. (Hanzelova e. a., 1995), сравнивших 2 близкородственных и морфологически близких вида *Proteocephalus longicollis* (син. *P. exiguus*) и *P. percae* — паразитов лососевидных рыб и обыкновенного окуня с использованием морфометрических, биохимических и цитогенетических методов. Оба вида оказались гетерозиготными по биохимическим показателям и полиморфными по форме члеников стробилы. Авторы показали также, что изученные виды различаются по 5 локусам энзимов эсте-

разы (EST), трансаминазы (GOT) и фосфоглюкомутаза (PGM) и частотой встречаемости форм члеников стробилы.

В дальнейшем представление о фенотипической разнокачественности *P. percae* и *P. longicollis* было расширено, установлена изменчивость формы головного конца и репродуктивных органов (семенников, желточников, лопастей яичника), изучена изменчивость и фенотипическая структура *P. torulosus* — паразита карповых рыб (Аникиева, 2000).

P. osculatus — паразит обыкновенного сома *Silurus glanis* L. Изучение *P. osculatus* представляет интерес как паразита единственного европейского представителя древнего и теплолюбивого семейства сомовых. Немногочисленные публикации о биологии этого вида содержат главным образом сведения о его встречаемости и особенностях жизненного цикла. Известно, что *P. osculatus* — специфичный паразит обыкновенного сома и широко распространен в Центральной и Южной Европе. Заражение сома в южных районах близко к 100%. Интенсивность заражения хозяина имеет сезонные колебания, что связано с годичным циклом развития паразита (Дубинина, 1952; Фрезе, 1965; Scholz, Hanzelova, 1998).

Целью настоящей работы явилось изучение фенотипической структуры *P. osculatus*. В задачу исследований входило выделение дискретных признаков и изучение характера их изменчивости на разных этапах репродуктивного периода популяции паразита.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужила коллекция *P. osculatus* из европейского сома *Silurus glanis* Дагестана, любезно переданная в наше распоряжение Институтом паразитологии РАН (Москва). Изучали фенотипическую изменчивость признаков, характеризующих два не связанных между собой основных функциональных комплекса цестод: прикрепительный (форма головного конца) и трофико-репродуктивный (тип строения, форма и размер члеников, форма яичника и желточников, форма и расположение семенников) (Аникиева, 2000). Трофико-репродуктивные признаки анализировали в зоне половозрелых члеников стробил (со сформированными репродуктивными органами, но без яиц в матке). Учитывались стандартно (строго дорсовентрально) расположенные на препаратах особи.

В соответствии с сезонной динамикой численности *P. osculatus* материал был сгруппирован в две выборки. Первая — начало репродуктивного периода (май, $n = 49$ экз.), вторая — конец репродуктивного периода (июль, $n = 22$ экз.). Сопоставляя наличие форм признаков, их число и принадлежность к классам частот (Ларина, Еремина, 1982) были сформированы две матрицы размером n строк, умноженных на n столбцов, где n строк равно числу особей в выборке, а n столбцов — числу переменных (трофико-репродуктивных признаков). Первая выборка — 49 строк \times 4 столбца, вторая выборка — 22 строки \times 4 столбца. Для форм члеников, семенников и лопастей яичника использовалась бинарная шкала: формы *P1*, *T1*, *O1* отмечались как единицы (1), а формы *P2*, *T2*, *O2* — как двойки (2). Для размера члеников (PS) использовалась порядковая шкала: мелкие *SP1* — 1, средние *SP2* — 2 и крупные *SP3* — 3. Были привлечены различные методы статистического анализа: ранговой корреляции для определения попарной взаимосвязи между признаками; кластерный анализ — для оценки разнородности особей; анализ категоризованных — данных для проверки гипотезы о попарной независимости признаков; канонический корреляционный анализ (Андерсон, 1963; Кэндэл, 1975; Факторный..., 1989).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате изучения морфологии *P. osculatus* была выявлена дискретная изменчивость следующих признаков: головного конца, половозрелых члеников, семенников и яичника. Всего было выделено 12 форм: 3 — по форме головного конца (ланцетовидная — *S1*, ядровидная — *S2* и булавовидная — *S3*), 2 — по форме члеников (короткие широкие — *P1* и квадратные — *P2*), 3 — по размеру члеников (мелкие — *SP1*, средние — *SP2*, крупные — *SP3*), 2 — по форме семенников (округлые — *T1* и овальные — *T2*) и 2 по форме лопастей яичника (треугольные — *O1* и прямоугольные — *O2*) (рис. 1). Отмечены отклонения в развитии стробил. Аномалии числа и формы половых структур присутствовали у 5 % стробил: отсутствие цирруса или, наоборот, двойной комплект в членике, смещение яичника к центру членика, редукция лопасти яичника, неполное разделение члеников. Перестройка формы члеников и яичника в стробиле была обнаружена в 3 % случаев.

При ранжировании форм по классам частот и использовании порядковых номеров классов обнаружено, что в первой выборке преобладали средние классы частот (3—6), к которым принадлежало 80 % форм. К редкой форме (2-й класс) относилась только одна — булавовидная форма сколекса, к доминирующим (9-й класс) одна — треугольная форма лопастей яичника. Вторая выборка характеризовалась преобладанием трех форм признаков: ланцетовидной формы сколекса, члеников короткой широкой формы и округлых семенников. Обе формы яичника во

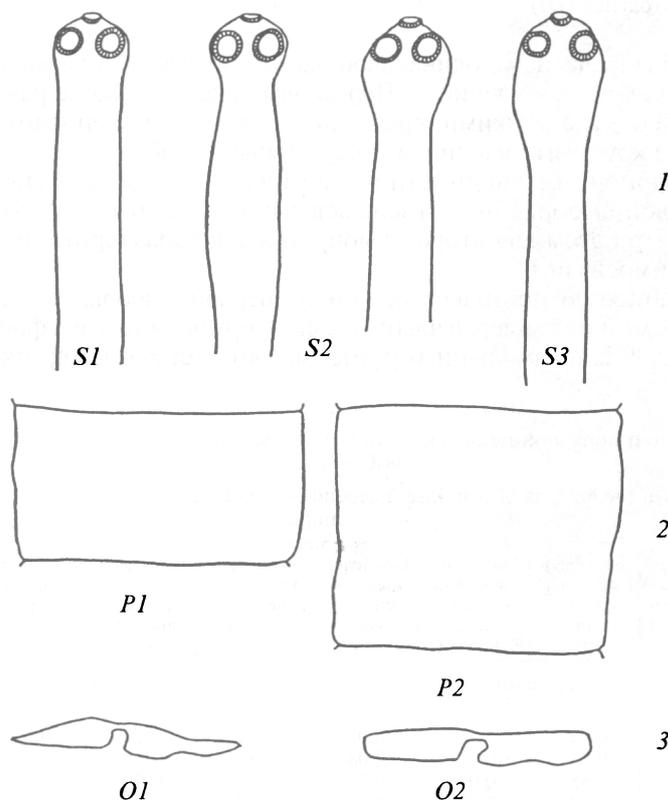


Рис. 1. Формы признаков *Proteocephalus osculatus*.

1 — форма головного конца: *S1* — ланцетовидная, *S2* — ядровидная, *S3* — булавовидная; 2 — форма члеников: *P1* — короткая широкая, *P2* — квадратная; 3 — форма лопастей яичника: *O1* — треугольная, *O2* — прямоугольная.

Fig. 1. Variations of features *Proteocephalus osculatus*.

Таблица 1

Встречаемость форм и частот классов признаков в двух выборках *P. osculatus*
 Table 1. Frequency of variations of features in two samples of *P. osculatus*

Признак	Встречаемость форм в выборках, %		Класс частот	
	май	июль	май	июль
Сколекс, форма (<i>S</i>)				
ланцетовидная (<i>SI</i>)	47	80	5	8
ядровидная (<i>S2</i>)	37	11	4	2
булавовидная (<i>S3</i>)	16	9	2	1
Членик, форма (<i>P</i>)				
короткая широкая (<i>P1</i>)	55	73	6	8
квадратная (<i>P2</i>)	45	27	5	3
Членик, размер (<i>PS</i>)				
мелкий (<i>PS1</i>)	10	23	1	3
средний (<i>PS2</i>)	82	77	9	8
крупный (<i>PS3</i>)	8	0	1	0
Семенник, форма (<i>T</i>)				
округлая (<i>T1</i>)	42	82	5	9
овальная (<i>T2</i>)	58	18	6	2
Яичник, форма (<i>O</i>)				
треугольная (<i>O1</i>)	75	41	8	5
прямоугольная (<i>O1</i>)	25	59	3	6

второй выборке встречались с одинаковой частотой. Выборки различались также размерными показателями члеников. Первая выборка была более разнообразна и представлена особями с мелкими, средними и крупными члениками, во второй выборке особи с крупными члениками отсутствовали (табл. 1).

Оценка попарной независимости и взаимосвязи признаков (табл. 2) показала, что в первой выборке были взаимосвязаны две пары признаков, во второй — четыре. При этом для второй выборки были характерны более высокие показатели взаимосвязи.

Попарная табуляция признаков особей из первой выборки выявила тесную связь крупных и мелких размеров членика с его формой, а также с формой семенников и яичника. Членикам крупных размеров соответствовала короткая широкая

Таблица 2

Результаты оценки попарной независимости и взаимосвязи признаков *P. osculatus* из двух выборок

Table 2. Results of the analysis of pair-wise independence and relationship features of *P. osculatus* from two samples

Пары признаков	Вычисленное значение критерия $\chi^2(\chi_0^2)$	Вычисленный для χ^2 уровень значимости	Значение ранговой корреляции Кэндалла (<i>r</i>)	Вычисленный уровень значимости для <i>r</i>	Вычисленное значение критерия $\chi^2(\chi_0^2)$	Вычисленный для χ^2 уровень значимости	Значение ранговой корреляции Кэндалла ®	Вычисленный уровень значимости для <i>r</i>
<i>P, PS</i>	4.76	0.09	-0.3	0.03	9.07	0.003	-0.64	0.002
<i>P, T</i>	3.11	0.08	-0.25	0.08	1.83	0.18	-0.3	0.2
<i>P, O</i>	0.17	0.68	0.06	0.7	5.71	0.02	0.51	0.02
<i>T, PS</i>	4.7	0.09	0.3	0.03	1.44	0.23	0.26	0.24
<i>O, PS</i>	2.7	0.26	-0.23	0.1	4.48	0.03	-0.45	0.04
<i>T, O</i>	2.02	0.15	-0.2	0.16	1	0.008	-0.6	0.009

Примечание. Подчеркнуты значимые с 5%-ным уровнем вычисленные значения χ_0^2 (гипотеза о независимости отвергается) и значимые коэффициенты ранговой корреляции *r*.

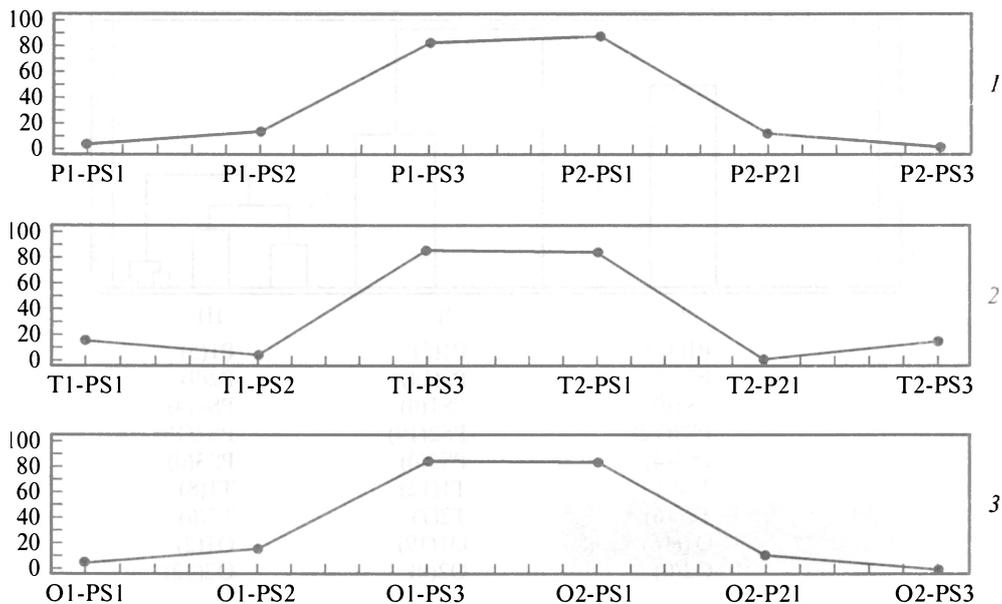


Рис. 2. Графическое представление попарной табуляции признаков *P. osculatus* из выборки I. 1 — форма и размеры членика; 2 — форма семенников и размеры членика; 3 — форма яичника и размеры членика; по оси абсцисс — признаки; по оси ординат — частота встречаемости одной формы признаков по отношению к общему числу форм другого признака, в %.

Fig. 2. Graphic representation of pair-wise tabulation of features of *P. osculatus* from sample I.

форма, овальные семенники и треугольная форма лопастей яичника. Членики мелких размеров имели округлые семенники и прямоугольную форму лопастей яичника. У гельминтов из второй выборки были взаимосвязаны средние размеры члеников и короткая широкая их форма, овальные семенники и треугольная форма лопастей яичника. Результаты табуляции выражены графически (рис. 2, 3).

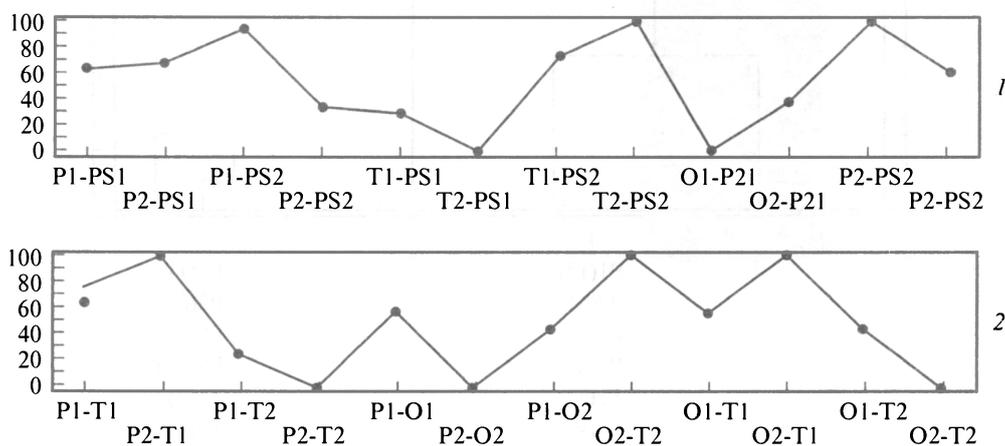


Рис. 3. Графическое представление попарной табуляции признаков *P. osculatus* из выборки II. 1 — форма членика и его размеры; 2 — форма членика и форма семенников, форма членика и форма яичника, форма яичника и форма семенников. Обозначения такие же, как на рис. 2.

Fig. 3. Graphic representation of pair-wise tabulation of features of *P. osculatus* from sample II.

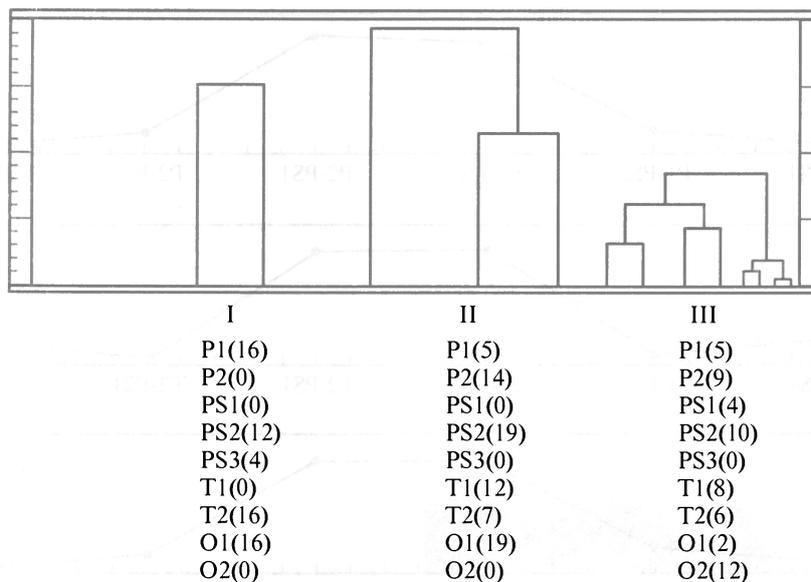


Рис. 4. Результаты кластерного анализа признаков *P. osculatus* из выборки I.

По оси абсцисс — кластеры и частоты встречаемости форм признаков (в скобках).

Fig. 4. Results of cluster analysis of features of *P. osculatus* from sample I.

При определении структуры разнообразия гельминтов по совокупности 4 признаков с использованием кластерного анализа из первой выборки были получены 3 кластера (рис. 4). Первый кластер (33 % от числа особей в выборке) представляли особи с короткой широкой формой членика, овальной формой семенников и треугольной формой яичника. По размерному признаку к

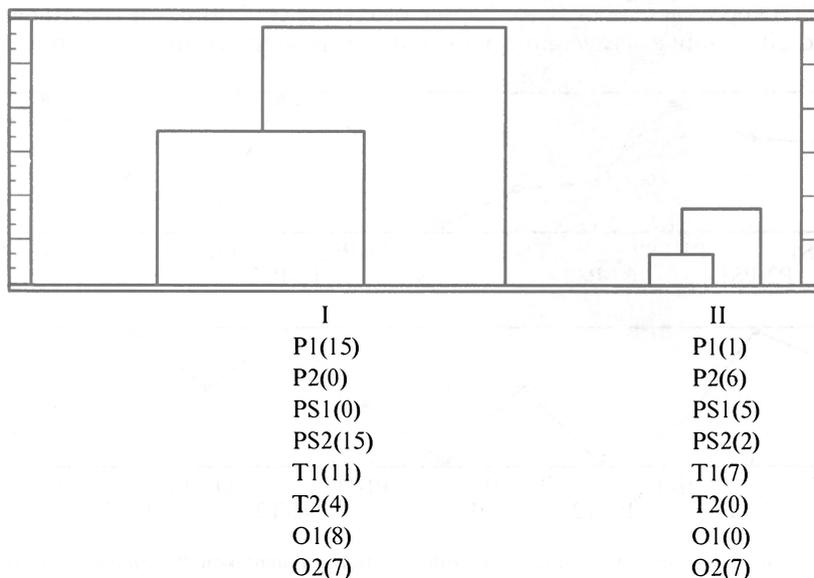


Рис. 5. Результаты кластерного анализа признаков *P. osculatus* из выборки II.

Обозначения такие же, как на рис. 4.

Fig. 5. Results of cluster analysis of features of *P. osculatus* from sample II.

Таблица 3
Канонические корреляции (Canr) между двумя группами переменных
Table 3. Canonical correlations (Canr) between two groups of variables

	Canr	Значение критерия Wilks Lambda	Значение критерия χ^2	Уровень значимости P
1	0.994086	0.00881754	18.924	0.0043
2	0.502333	0.747662	1.16322	0.559

этому кластеру принадлежали цестоды со средними размерами членков и крупными. Второй кластер (38 % от числа особей в выборке) образовали особи со средними размерами членков и треугольной формой лопастей яичника. Третий кластер (29 %) был сформирован из особей с прямоугольной формой лопастей яичника. В него также вошли все гельминты с мелкими размерами членков. Вторая выборка состояла из двух кластеров (рис. 5). Первый (68% численности) был представлен особями с короткой широкой формой членков, имеющими средние размеры и преимущественно округлую форму семенников. Второй кластер (32 %) объединил особей с округлыми семенниками и прямоугольной формой лопастей яичника. В него вошли гельминты с членками мелких размеров, а также особи со средними размерами членков квадратной и короткой широкой формой.

Для оценки сходства структур выборок были сформированы две группы переменных. В одну вошли частоты встречаемости форм признаков в кластерах из первой выборки (три переменные). В другую — частоты встречаемости форм признаков в кластерах из второй выборки (две переменные). Из табл. 3 следует, что между структурой изучаемых выборок существует сильная корреляционная связь (структуры близки). Судя по коэффициентам канонической переменной, в первой группе наибольшее влияние оказывают признаки, вошедшие в первый кластер: короткая широкая форма членков и треугольная форма лопастей яичника.

Коэффициенты первой канонической переменной 1-й группы переменных (трех кластеров *P. osculatus* из выборки I)

Coefficients for the first canonical variable from group 1 of variables

1	0.948719
2	0.0262663
3	-0.0812679

Во второй группе — признаки 2-го кластера: округлая форма семенников и прямоугольная форма лопастей яичника.

Коэффициенты первой канонической переменной 2-й группы переменных (двух кластеров *P. osculatus* из выборки II)

Coefficients for the first canonical variable from group 2 of variables

1	0.169318
2	-0.935494

Знаки коэффициентов при переменных, вносящих наибольший вклад в сходство групп, были противоположны. Следовательно, для первой выборки *P. osculatus* характерна более высокая выраженность признаков *P1*, *SP3*, *T2*, *O1*, а для второй — *P2*, *SP1*, *T1*, *O2*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение фенотипической изменчивости *P. osculatus* показало, что популяция паразита в репродуктивный период имеет сложную фенотипическую структуру и разнокачественна по признакам, характеризующим основные функциональные комплексы цестод: прикрепления, трофики и репродукции. Применение различных методов статистического анализа позволило выяснить взаимосвязь экстерьерных (форма и размеры члеников) признаков с признаками внутренних структур (форма семенников и лопастей яичника). Наибольшей разнородностью обладают стробилы с короткими и широкими члениками, среди которых встречались представители всех трех размерных групп (мелкие, средние и крупные). Стробилы с члениками мелких и крупных размеров различались признаками репродуктивных органов: стробилы с крупными члениками имели овальную форму семенников и треугольную форму лопастей яичника, а мелкие — округлую форму семенников и прямоугольную форму лопастей яичника. Особи со средними размерами члеников характеризовались свободным варьированием форм признаков семенников и яичника. Размерная структура стробил с квадратными члениками более простая. Она представлена члениками только средних и мелких размеров. Мелкие размеры члеников взаимосвязаны с округлыми семенниками и прямоугольными лопастями яичника. Стробилы с члениками средних размеров так же, как и стробилы с короткими широкими члениками, характеризовались свободным варьированием форм внутренних органов. Судя по описаниям и рисункам *P. osculatus* из европейских сомов территории России (Фрезе, 1965), Чешской Республики и Венгрии (Scholz, Hanzelova, 1998), выявленная нами разнородность свойственна виду в пределах его ареала.

Как известно, фенотип — это совокупность всех внутренних и внешних структур и функций данной особи, развивающаяся как один из возможных вариантов в определенных условиях (Яблоков, Юсуфов, 1989). Разнокачественность особей является важным свойством любой популяции животных, а изменение степени и характера разнокачественности — существенная сторона динамики популяции (Поляков, 1975). Полученные нами данные по изменчивости *P. osculatus* на разных этапах репродуктивного периода его популяции, на наш взгляд, связаны прежде всего с адаптивными приспособлениями паразита к особенностям биологии хозяина. Период полового созревания *P. osculatus* (май—август) совпадает с сезонными изменениями биологического цикла хозяина — сома. Сом — малоподвижный донный хищник, одна из самых оседлых рыб. В течение всей жизни (десятки лет) почти круглый год сом живет в одной и той же яме. Весной с прогреванием воды (в начале апреля) он поднимается по реке, заходит при этом в пойму и поемные озера, где нерестит и нерестится. С середины июля после нереста сом возвращается в ямы. Весной и летом питание сома резко различается. Наиболее интенсивно сом питается весной. За это время индекс потребления составляет 74% от всей пищи, съеденной за год. Основным объектом питания сома весной является вобла размером от 10 до 26 см. Летом сом слабо обеспечен пищей. Преимущественно это скатывающаяся с нерестилищ молодь рыб 3—5 см длины (Фортунова, 1962).

Важнейшей особенностью гельминтов является способность к длительному пребыванию на личиночной стадии и одновременному развитию, что удлиняет репродуктивный период популяции (Ieshko, Anikieva, 1992). Задержка особей на личиночной стадии и последующее их одновременное созревание приводят к тому, что отдельные группировки гельминтов развиваются при разных условиях внешней среды. Гельминты сома из первой выборки созрева-

ют при температуре воды 15° в период преднерестовой миграции хозяина, хорошо обеспеченного пищей. Гельминты из второй выборки развиваются при более высокой температуре (25°) и недостаточной кормовой базе физиологически неактивного хозяина (после нереста). Таким образом, фенотипическая структура *P. osculatus* и ее динамика в разные периоды репродуктивного цикла популяции определяются специфическими особенностями реагирования генотипа вида паразита на определенные условия среды в пределах его нормы реакции. Развитие майской группировки в благоприятных условиях сопряжено с более полной реализацией нормы реакции вида по сравнению с июльской, созревающей в значительно худших для вида условиях.

Перераспределение встречаемости и частот форм признаков *P. osculatus* в разных выборках отражают адаптивную неравноценность отдельных фенотипов к обитанию в разных экологических условиях. Полученные нами материалы позволяют предположить, что фенотипы *P. osculatus* с короткими широкими члениками более устойчивы к факторам среды, чем фенотипы с квадратными члениками. Они адаптированы к более широкому диапазону температур и обладают более высокой жизнеспособностью и устойчивостью к действию неблагоприятных факторов. Только среди гельминтов с короткими широкими члениками стробилы встречаются особи с крупными размерами члеников, которые коррелируют с общими размерами стробилы (Аникиева, 1992) и имеют соответственно более высокую плодовитость.

Полученные нами данные позволяют выделить два основных фактора, определяющие фенотипическую структуру *P. osculatus*. Первый — наследственная неоднородность состава, о чем свидетельствует характер изменчивости и наличие аномалий в строении особей. Вторым фактором — особенностями жизненного цикла паразита как интегрированное отражение его адаптивных связей с хозяином. Разнообразие внутривидовой структуры и лабильность составляющих ее частей являются одним из механизмов, способствующих поддержанию динамического равновесия популяции *P. osculatus* в меняющихся условиях среды обитания.

Авторы благодарят д. б. н. В. И. Фрезе (ИНПА, Москва) за предоставленный материал, ценные советы и помощь в работе.

Список литературы

- Андерсон Т. Введение в многомерный статистический анализ. М.: Статистика, 1963. 500 с.
- 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. Популяционная морфология цестод рыб (на примере рода *Proteocephalus*: Proteocephalidae): Автореф. дис. ... докт. биол. наук в форме науч. докл. М., 2000. 73 с.
- Гиченок Л. А. Изменчивость и фенотипическое разнообразие скребня *Echinorhynchus gadi* (Acanthocephala) из двух видов беломорских рыб // Зоол. журн. 1995. Т. 74, вып. 8. С. 15—26.
- Дубинин А. М. Н. Некоторые замечания по системе ленточных червей семейства Proteocephalidae La Rue и по их распространению в СССР // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. 1952. Т. 14. С. 281—302.
- Ларина Н. И., Еремина И. В. Некоторые аспекты изучения фено- и генофонда вида и внутривидовых группировок // Фенетика популяций. М., 1982. С. 45—56.
- Кэндэл М. Ранговые корреляции. М.: Статистика, 1975. 216 с.
- Макоедов А. Н., Коротаева О. Б. Популяционная фенетика рыб. М., 1999. 279 с.
- Поляков Г. Д. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб. М., 1975. 158 с.
- Пугачев О. Н. Феногеографический анализ *Dactylogyrus phoxini* Malewiczka, 1949 // Эколого-популяционный анализ паразито-хозяинных отношений. Петрозаводск, 1988. С. 103—109.
- Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. Под ред. И. С. Енюкова. М.: Финансы и статистика, 1989. 215 с.
- Фортунато М. Э. Выделение неметрических вариаций и характеристика некоторых группировок *Dactylogyrus vastator* Nub., 1924 (Monogenea), паразита карповых рыб // Тр. ЗИН АН СССР. 1987. Т. 161. С. 51—62.

- Фортунатова К. Р. Поведение хищных рыб в зависимости от экологии пищевых организмов (на примере сома и жереха) // Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова. М., 1962. Вып. 42. С. 120—131.
- Фрезе В. И. Протеоцефалы — ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. М., 1965. 538 с.
- Яблоков А. В. Популяционная биология. М., 1987. 303 с.
- Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. М., 1989. 335 с.
- Hanzelova V., Snabel V., Spakulova M., Kralova I., Fagerholm H.-P. A comparative study of the fish parasites *Proteocephalus exiguus* and *P. percae* (Cestoda: Proteocephalidae); morphology, isoenzymes, and karyotype // Can. J. Zool. 1995. Vol. 73. P. 1191—1198.
- Ieshko E. P., Anikieva L. V. Life 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. St. Petersburg—Petrozavodsk. 1992. Vol. 1, N 1. P. 29—41.
- Malashenko A. A., Rojzman V. A. A population phenetic analysis of morphological polymorphism in *Polystoma integerrimum* (Monogenea) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1995. Vol. 52, N 1. P. 57—61.
- Scholz T., Hanzelova V. Tapeworms of the genus *Proteocephalus* Weinland, 1858 (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of fishes in Europe. 1998. 118 p.

Институт биологии КФ РАН,
Петрозаводск, 185610

Поступила 20.05.2002

PHENOTYPE STRUCTURE AND ITS DYNAMICS AT DIFFERENT STAGES OF
THE REPRODUCTIVE PERIOD OF *PROTEOCEPHALUS OSCULATUS* (CESTODA:
PROTEOCEPHALIDAE) — A PARASITE OF CATFISH (*SILURUS GLANIS* L.)

L. Anikieva, V. Kharin

Key words: fish parasites, phenotypic variability.

SUMMARY

Discrete variability of four *P. osculatus* characteristics descriptive of cestodes' major functional complexes: attachment and trophic-reproduction, was determined. Phenotypic diversity of *P. osculatus* from 2 samples collected at different stages of the population reproductive period was analysed. Unequal adaptation of phenotypes to the ambient conditions was hypothesised.