

УДК 576.895.121 : 597.533.2

**ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПАРАЗИТА ОКУНЯ —
ЦЕСТОДЫ PROTEOSERPHALUS PERCAE (MÜLLER, 1780)
(PROTEOSERPHALIDEA) В РАЗНЫХ ЧАСТЯХ ВИДОВОГО АРЕАЛА**

© Л. В. Аникиева

Выявлена дискретная изменчивость 4 признаков *P. percae*, характеризующих основные функциональные комплексы цестод. Проведен анализ фенотипического разнообразия *P. percae* из разных частей ареала. Установлены слабая географическая изменчивость и высокая устойчивость доминирующих вариаций, сочетающиеся с пластичностью морфометрических признаков. Сделан вывод о том, что характер морфологической изменчивости *P. percae* складывался под влиянием общности исторической судьбы и длительных коэволюционных связей паразита и хозяина — обыкновенного окуня *Perca fluviatilis*.

Использование дискретных признаков фенотипа для характеристики отдельных группировок особей — одно из новых направлений исследований природных популяций паразитов рыб. Р. Е. Шульман-Альбова была первым отечественным ихтиопаразитологом, которая выделила 3 морфологические формы у трематоды *Podocotyle atomon* из рыб Белого моря и назвала этот вид полиморфным, впервые употребив термин «полиморфизм» для паразитов рыб. Ей также принадлежит приоритет в определении полиморфизма и изменчивости гельминтов в разных видах хозяев как исходного материала видообразования (Шульман-Альбова, 1952). Позднее дискретные признаки были обнаружены у гельминтов разных систематических групп: моногеней, цестод, трематод, нематод, скребней. Так, например, Фортунато (1987) была изучена изменчивость прикрепительного аппарата моногенеи *Dactylogyrus vastator* из карповых рыб и выделена 51 вариация 8 признаков срединной пластинки и 11 признаков срединных крючьев. Показано, что фенотипический фон внутривидовых группировок паразита в искусственных временных водоемах беднее, чем в естественных. В естественных водоемах он более самостоятелен, чем в рыбных хозяйствах, где сильно варьирует в зависимости от притока новых особей (Фортунато, 1987). На основании частот встречаемости неметрических вариаций в строении срединных и краевых крючьев, соединительной пластинки и копулятивной трубки у моногенеи *Dactylogyrus phoxini* из бассейна оз. Ханко, рек Анадырь и Лены и водоемов Западной Монголии был выделен комплекс западномонгольских популяций, отличающихся от остальных строением лезвия и острия срединных крючьев (Пугачев, 1988). Попов и др. (1990) выявили альтернативные вариации формы и структуры спикул и расположения чувствительных сосочков у самцов

сем. Anisakidae. Наличие гостальных субпопуляционных группировок было установлено у скребней *Echinorhynchus gadi* из рыб Белого моря (Гиченок, 1995). Географическая изменчивость скребней сем. Echinorhynchidae из рыб бассейна озер Байкал и Верхнего (Северная Америка) была изучена Балдановой и Прониным (2001). В результате проведенных исследований авторами было обосновано разделение вида *M. salmonis* на 2 подвида. Установлено также, что при гостальной экспансии начальные процессы микроэволюции затрагивают органы прикрепления скребней.

Методологической основой для изучения дискретных признаков у цестод рода *Proteocephalus* послужила работа Ганзеловой и др. (Hanzelova et al., 1995), которые сравнили 2 близкородственных и морфологически близких вида: *Proteocephalus longicollis* (син. *P. exiguus*) и *P. percae* — паразитов лососевидных рыб и обыкновенного окуня морфологическими, биохимическими и цитогенетическими методами. Оба вида оказались гетерозиготными по биохимическим показателям и полиморфными по форме члеников стробилы. Авторы показали также, что изученные виды различаются по 5 локусам энзимов эстеразы (EST), трансаминазы (GOT) и фосфоглюкомутаза (PGM) и частотой встречаемости форм члеников стробилы.

В дальнейшем представление о фенотипической разнокачественности цестод рода *Proteocephalus* было расширено. Установлена дискретная изменчивость признаков, характеризующих основные функциональные комплексы цестод — прикрепления, трофики и репродукции у *P. osculatus* — паразита европейского сома. Показано, что смена фенотипов на разных этапах репродуктивного периода *P. osculatus* служит одним из адаптивных приспособлений паразита к особенностям биологии хозяина (Аникиева, Харин, 2003).

P. percae — типичный паразит обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* встречается почти повсеместно в ареале хозяина, широко распространенного в Евразии в реках, озерах, прибрежных участках моря (Фрезе, 1965; Алтас..., 2002). Это один из немногих видов, на примере которых были выявлены закономерности пространственной организации популяции паразитов, динамики численности и изменчивости морфометрических признаков (Иешко, 1988; Аникиева, 1992, 1993, 1995, 2000; Ieshko, Anikieva, 1992).

Целью настоящей работы явилось изучение фенотипической изменчивости *P. percae* в разных частях видового ареала. В задачу исследований входило выделение дискретных признаков *P. percae* и изучение характера их изменчивости в водоемах с разным географическим положением.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сравнивались 13 выборок половозрелых цестод *P. percae*, собранных из разных частей видового ареала: Ботнического залива Балтийского моря, из водоемов Северо-Запада России — оз. Умбозера, р. Умба, озер Имандра и Сейдозера, Серебрянского водохранилища (Кольский п-ов), оз. Кимас (Северная Карелия), 8 разнотипных водоемов Южной Карелии (озер Кончезеро, Урос, Вендюрское, Риндозеро и ламб Большая Линдаламба, Лебяжья, Риндозерская), Ладожского оз. и двух водоемов Западной Сибири: оз. Азас (бассейн р. Бий Хем, исток р. Енисей — Тувинская котловина), и р. Пелятка — одного из придаточных водоемов устья р. Енисей (п-ов Таймыр). Всего было исследовано из Ботнического залива Балтийского моря — 41 экз. (материал Т. Valtonen), из озер Кольского п-ова — 13 (материал Б. С. Шуль-

мана), оз. Кимас — 15, оз. Кончезеро — 108, оз. Вендюрского — 136, оз. Урос — 99, оз. Риндозера — 276, Лебяжьей ламбы — 28, Риндозерской ламбы — 72, Большой Линдаламбы — 117, Ладожского оз. — 19, оз. Азас — 43 (коллекционные материалы ИНПА), р. Пелятка — 18 экз. гельминтов (коллекционные материалы ИНПА).

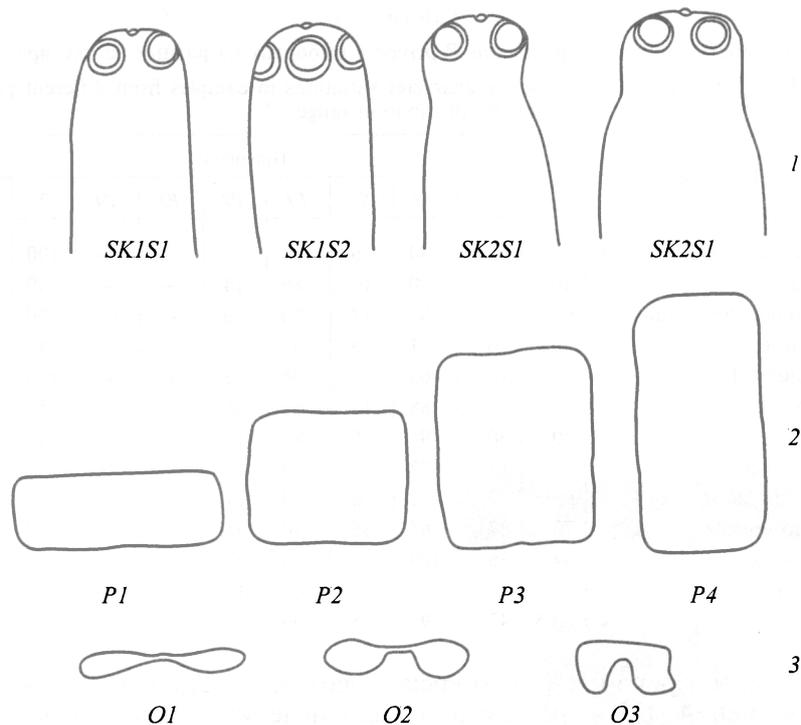
Фенотипическую изменчивость *P. percae* изучали по признакам, принадлежащим к основным функциональным системам цестод: прикрепительной (форма головного конца и расположение присосок) и трофико-репродуктивной (форма половозрелых члеников и лопастей яичника). Выявляли наличие дискретных признаков. Название каждого признака кодировалось буквенными символами, составленными из начальных букв латинского названия признака, вариации обозначены кодом признака и порядковым номером вариации. Реальность выделенных вариаций признаков проверяли на живых цестодах. Анализировали число вариаций признаков *P. percae* в каждом водоеме, частоту встречаемости отдельных вариаций и их сочетаний. По частоте встречаемости вариации признаков были ранжированы по классам, которые принадлежали к 5 категориям: от 1 до 10 % — редкие (I класс), 11—30 — малочисленные (II—III классы), 31—50 — обычные (IV—V классы), 51—70 — субдоминирующие (VI—VII классы) и более 71 % — доминирующие (VIII—X классы), (Ларина, 1990). Сочетания вариаций признаков устанавливали по двумерной системе координат (Решетников, 1980). Анализ фенотипического разнообразия и степени реализации фенофонда в исследованных выборках цестод, а также показателя сходства выборок проводили с использованием методов, предложенных Животовским (1982). Определяли среднее число вариаций и долю редких вариаций, высчитывали ошибку и достоверность полученных результатов. Под степенью реализации фенофонда в исследованных выборках понимали число вариаций отдельных признаков, обнаруженное в конкретной выборке и выраженное в процентах к числу вариаций, известных для вида в целом (Гиченок, 1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате изучения морфологии *P. percae* было установлено наличие 2 форм головного конца: ланцетовидной *Sk1* и ядровидной *Sk2* и двух типов расположения присосок: *S1* — дорзовентрально, *S2* — фронтально-латерально. По форме половозрелых члеников выделено 4 вариации: короткие широкие *P1*, квадратные *P2*, субквадратные *P3* и длинные *P4*, которым соответствовало 4 типа стробил: *Str1*, *Str2*, *Str3* и *Str4*. По форме лопастей яичника — 3 вариации: уплощенная *O1*, округлая *O2*, высокая *O3* (см. рисунок).

Число вариаций в выборках из разных водоемов варьировало от 6 до 11. Все выделенные вариации были обнаружены только в 2 выборках — вендюрской и риндозерской. Близкие показатели у выборок из Большой Линдаламбы и Риндозерской ламбы. Выборки из остальных водоемов были представлены меньшим числом вариаций (табл. 1).

Все 4 вариации признаков прикрепления имелись во всех выборках, за исключением ладожской. Из признаков трофико-репродуктивного комплекса *P1* и *P2* присутствовали во всех выборках, кроме кольской, в которой были зарегистрированы только *P1*. Вариации *P3* и *P4* обнаружены лишь в 3 выборках — вендюрской, риндозерской и риндоламбинской и только



Вариации признаков *Proteocephalus percae*.

1 — форма головного конца и типы расположения присосок: SK1 — ланцетовидная, SK2 — ядровидная, S1 — дорзовентральный, S2 — латерально-фронтальный; 2 — форма члеников: P1 — короткая широкая, P2 — квадратная, P3 — субквадратная, P4 — удлиненная; 3 — форма лопасти яичника: O1 — уплощенная, O2 — округлая, O3 — высокая.

Variations of features *Proteocephalus percae*.

P3 — в ладожской выборке. Вариация O1 была обнаружена во всех выборках; O2 — в озерах и ламбах Южной Карелии и Ладожском оз. и O3 — только в двух выборках (риндозерской и вендюрской). Общими для всех выборок были 5 вариаций: обе формы сколекса, дорзовентральный тип расположения присосок, короткие широкие членики и уплощенные лопасти яичника.

Встречаемость отдельных вариаций варьировала от 3 до 100 % (табл. 1). По характеру частотного распределения они принадлежали ко всем 10 классам и 5 категориям. Из признаков прикрепления Sk1 доминировала и субдоминировала во всех выборках. SK2 была обычна в Ботническом заливе и Ладожском оз., а также в Вендюрском оз., Лебяжьей ламбе и оз. Азас. В остальных водоемах эта форма была редкой или малочисленной. S1 доминировала во всех выборках. S2 обычна только в 2 ламбах — риндозерской и лебяжьей, в остальных выборках редка или малочисленна. Из признаков трофико-репродуктивного комплекса P1 доминировала во всех выборках, кроме вендюрской, риндозерской и из Риндозерской ламбы, в которых она относилась к категории обычных. P2 субдоминировала только в оз. Риндозере, была обычной в 3 водоемах — Ладожском оз., оз. Вендюрском и Риндозерской ламбе, в остальных водоемах редка или малочисленна. P3 и P4 относились к категории редких вариаций во всех обнаруженных водоемах. O1 доминировала во всех выборках. O2 была обычной только в 2 вы-

Таблица 1

Встречаемость вариаций признаков *P. percae* в выборках из разных частей ареала, %
 Table 1. Occurrence of *P. percae* character variations in samples from different parts of the distribution range, %

№ п/п	Водоемы	Признаки										
		Sk1	Sk2	SI	S2	P1	P2	P3	P4	O1	O2	O2
1	Озера Кольского п-ова	91	9	84	16	100	—	—	—	100	—	—
2	Кимас	80	20	90	10	86	14	—	—	100	—	—
3	Ботнический залив	65	35	83	17	80	20	—	—	100	—	—
4	Кончезеро	90	10	91	9	95	5	—	—	97	3	—
5	Большая Линда	90	10	63	37	94	3	3	—	100	—	—
6	Вендюрское	53	47	88	11	31	48	3	7	57	38	5
7	Урос	70	30	94	6	88	12	—	—	95	5	—
8	Риндозеро	87	13	87	13	35	52	4	9	67	21	12
9	Лебяжья ламба	63	37	92	8	79	21	—	—	90	10	—
10	Риндозерская ламба	73	27	65	35	40	48	10	2	67	33	—
11	Ладожское	64	36	100	—	56	39	5.5	—	79	21	—
12	Пелятка	+	—	+	—	89	11	—	—	100	—	—
13	Азас	52.5	47.5	95	5	90	10	—	—	100	—	—

борках — вендюрской и риндозерской ламбе, в остальных выборках это редкая вариация. O3 — редкая или малочисленная вариация во всех выборках.

Выявлено 4 сочетания вариаций прикрепительных признаков, 9 сочетаний вариаций трофико-репродуктивных признаков и 27 сочетаний по совокупности вариаций всех признаков. Из признаков прикрепления все 4 сочетания были обнаружены в 5 выборках — из Ботнического залива, Кончезера, Вендюрского, Риндозера, Риндозерской ламбы, 2 сочетания зарегистрированы в Ладожском оз., в остальных выборках встречено по 3 сочетания. Общими для всех выборок оказались 2 сочетания: SK1S1 и SK2S1. По частоте встречаемости во всех выборках, кроме лебяжьей и риндоламбинской, а также из оз. Азас, доминировало и субдоминировано лишь 1 сочетание SK1S1. Остальные сочетания были редкими и малочисленными. Лишь в оз. Риндозере и Риндозерской ламбе сочетание SK1S2 относилось к обычным.

Максимальное число сочетаний вариаций трофико-репродуктивных признаков *P. percae* выявлено в выборках из водоемов Южной Карелии (озерах Вендюрское и Риндозеро — по 9 и Риндозерской ламбе — 7). В остальных выборках число сочетаний было значительно меньше. Из них в водоемах Кольского п-ова зарегистрировано лишь 1 сочетание, 2 сочетания встречено в Ботническом заливе и озерах Кимас, Пелятка, Азас. По частоте встречаемости во всех выборках доминировало одно и то же сочетание P1O1.

Число сочетаний вариаций всех признаков *P. percae* из разных водоемов варьировало от 3 в оз. Азас до 19 — в озерах Риндозеро и Вендюрское. Из них только 1 сочетание Sk1S1P1O1 присутствовало во всех выборках и составляло от 11 до 82 % об общего числа гельминтов в выборке.

По степени реализации фенотипа выборки объединились в 3 группировки (табл. 2). В 1-ю с максимальными показателями 91—100 % вошли 3 выборки — вендюрская, риндозерская и из Риндозерской ламбы. Во 2-ю — со средними показателями 73—82 % 5 выборок — из озер Урос,

Таблица 2

Степень реализации фенотипа *P. percae* в выборках из разных водоемов
 Table 2. Degree to which *P. percae* phenotype pool is represented in samples from different waterbodies

Выборки	I		II		III	
	1	2	1	2	1	2
Кольская	4	100	2	29	6	55
Кимас	4	100	3	43	7	64
Ботническая	4	100	3	43	7	64
Кончезерская	4	100	4	57	8	73
Линдаламбинская	4	100	5	71	9	82
Вендюрская	4	100	7	100	11	100
Уросозерская	4	100	4	57	8	73
Риндозерская	4	100	7	100	11	100
Риндоламбинская	4	100	6	86	10	91
Лебяжья	4	100	4	57	8	73
Ладожская	3	75	5	71	8	73
Пелятка	—	—	3	43	—	—
Азас	4	100	3	43	7	64

Примечание. I — прикрепительный комплекс признаков, II — трофико-репродуктивный комплекс признаков, III — прикрепительный и трофико-репродуктивный комплексы признаков совместно. 1 — число обнаруженных вариаций; 2 — степень реализации фенотипа, %.

Кончезера, двух ламб — Большой Линдаламбы и Лебяжьей и Ладожского оз. В 3-ю — с минимальными показателями — кольская и кимасозерская, из р. Пелятка и оз. Азас и из Ботнического залива Балтийского моря. Выборка из Ладожского оз. отличалась от всех остальных специфичным набором вариаций (отсутствовали *S2*, *P4*, *O3*, зарегистрированы *P3*, *O2*).

Статистическая оценка показателя внутривидового разнообразия не выявила достоверных отличий между выборками по признакам прикрепления, за исключением выборки из Ладожского оз., разнообразие в которой было ниже. По форме членов выборки распадались на 2 группировки: с высоким разнообразием — вендюрская, риндозерская, риндоламбинская и низким разнообразием — все остальные, за исключением ладожской, которая занимает промежуточное положение и отличается и от первой группы, и от второй ($t = 2.79$). По доле редких фенотипов членов наиболее выровнена была вендюрская выборка (табл. 3). По форме лопастей яичника только 2 выборки имели высокие показатели разнообразия — вендюрская и риндозерская, которые достоверно отличались от всех остальных.

По показателям сходства r — частоте общих вариаций в сравниваемых выборках и критерию идентичности I , позволяющему выявить достоверность различий в показателях сходства r , было установлено, что по типу расположения присосок все выборки оказались идентичны. По форме сколекса они объединились в 2 достоверно различающиеся группы. В одну из них вошли выборки из оз. Вендюрского, Лебяжьей ламбы и оз. Азас. Во вторую — все остальные. По форме членов достоверно отличались от всех других вендюрская и риндозерская выборки, а по форме лопастей яичника — только вендюрская (табл. 4).

Таблица 3
Показатели внутривидового разнообразия *P. percae*
Table 3. Diversity indices within *P. percae* populations

Водоёмы	Форма члеников		Форма лопастей яичника	
	1	2	1	2
Кольский п-ов	1		1	
Кимас	1.66 ± 0.04	0.17 ± 0.01	1	
Ботнический залив	1.79 ± 0.09	0.11 ± 0.05	1	
Кончезеро	1.42 ± 0.09	0.29 ± 0.06	1.34 ± 0.09	0.33 ± 0.04
Б. Линдаламба	1.69 ± 0.13	0.44 ± 0.04	1	
Вендюрское	3.67 ± 0.11	0.09 ± 0.02	2.53 ± 0.09	0.16 ± 0.04
Урос	1.62 ± 0.08	0.19 ± 0.04	1.42 ± 0.09	0.29 ± 0.06
Риндозеро	3.28 ± 0.09	0.22 ± 0.09	2.63 ± 0.06	0.13 ± 0.02
Лебяжья ламба	1.80 ± 0.11	0.10 ± 0.04	1.59 ± 0.10	0.21 ± 0.06
Риндозерская ламба	3.14 ± 0.19	0.22 ± 0.09	1.91 ± 0.04	0.04 ± 0.02
Ладожское	2.53 ± 0.25	0.16 ± 0.08	1.81 ± 0.10	0.10 ± 0.06
Пелятка	1.61 ± 0.49	0.20 ± 0.09	1	
Азас	1.59 ± 0.10	0.21 ± 0.06	1	

Примечание. 1 — среднее число вариаций, 2 — доля редких вариаций.

Таблица 4
Показатели сходства и критерии идентичности для выборки *P. percae*
Table 4. Similarity indices and identity criteria for *P. percae* samples

SK		P		O	
r	I	r	I	r	I
0.895 (1—6)	9.87	0.775 (2—6)	21.6	0.85 (4—6)	67
0.868 (1—9)	10.7	0.817 (2—8)	15		
0.890 (1—13)	8.7	0.845 (2—10)	10.5		
0.943—1.999 (остальные)		0.926—0.997 (остальные)		0.88—0.95 (остальные)	

Примечание. В скобках — номера сравниваемых выборок; табличные значения для χ^2 SK равны 6.63 для 1% уровня значимости; χ^2 P — 11.34; χ^2 O — 9.21.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проблема вида — одна из кардинальных проблем биологии. Вид как множество включает в себя многообразие форм, а как единица жизни обладает морфологической, географической, экологической определенностью и дискретностью. Многообразие форм, как один из существенных механизмов, обеспечивает пластичность вида (Завадский, 1957; Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Проведенное нами изучение фенотипической изменчивости выявило полиморфизм *P. percae* по признакам, принадлежащим к основным функциональным системам цестод: прикрепительной (форма головного конца и расположение присосок) и трофико-репродуктивной (форма члеников и форма лопастей яичника) и широкий диапазон сочетаний вариаций признаков. Сопоставление полученных нами материалов с опи-

саниями и рисунками *P. percae* из водоемов Центральной Европы и оз. Байкал (Русинек, 1987; Hanzelova et al., 1995; Scholz, Hanzelova, 1998) показало, что выделенные нами вариации *P. percae* широко распространены в ареале вида.

Признаки, принадлежащие к разным функциональным системам, проявляют неодинаковую изменчивость. Комплекс признаков прикрепления имеет меньший диапазон изменчивости — по 2 вариации каждого признака, но он более устойчив к факторам среды и характеризуется наименьшим перепадом частот. Комплекс трофико-репродуктивных признаков имеет больший размах изменчивости: 4 вариации формы члеников и 3 — формы лопастей яичника. Он обеспечивает высокую адаптивность *P. percae* к изменяющимся условиям среды и более лабилен. Из признаков трофико-репродуктивного комплекса устойчивы в ареале доминирующие вариации: короткая широкая форма члеников и уплощенная форма яичников.

Изучение характера изменчивости *P. percae* по полиморфным признакам показало, что по показателям разнообразия популяции *P. percae* неоднородны. Популяции, расположенные на северной границе ареала, характеризуются минимальными показателями разнообразия. Разнообразие сравнительно невысоко в крупных водоемах (Ладожское оз., Ботнический залив) и в изученных нами водоемах Западной Сибири. Максимальные показатели разнообразия характерны для популяций, обитающих в водоемах Южной Карелии. В тоже время в водоемах одного региона и даже принадлежащих к одной и той же группе озер показатели разнообразия и частоты встречаемости вариаций признаков могут различаться. Например, в оз. Урос характер фенотипической изменчивости *P. percae* по представленности вариаций и частотам встречаемости отличается от такового из озер Вендюрского и Риндозера, расположенных в непосредственной близости от этого водоема. Обнаруженные различия связаны с особенностями биологии окуня в разных водоемах. В малых мезотрофных водоемах, к числу которых относятся озера Вендюрское и Риндозеро и ламбы Риндозерская, Лебяжья, обитает мелкий тугорослый окунь, основу пищевого рациона которого составляет зоопланктон. Здесь *P. percae* встречается во всех возрастных группах хозяина. В оз. Урос живет крупная быстрорастущая форма окуня, которая рано переходит на питание бентосом, а популяция гельминта сосредоточена в младших возрастных группах хозяина (Аникиева, Иешко, 2001). Определенное значение для показателей разнообразия имеет также объем выборки. Наблюдения за *P. percae* в озерах Вендюрское и Риндозеро проводились в течение ряда лет и охватывали весь репродуктивный период паразита, выборки из озер Азас, Ладожское и р. Пелятка одноразовые и сравнительно небольшие. По доминирующим вариациям все популяции сходны. Перепад частот по одному из признаков обнаружен лишь в оз. Азас и двух водоемах Южной Карелии. Можно также отметить тенденцию изменения соотношения частот формы головного конца с доминирования *SK1* до выравнивания соотношения *SK1—SK2* как 1 : 1 и снижения встречаемости *S2* на трансекте с севера на юг: Кольский п-ов—Кимас—Ботнический залив—Кончезеро—малые озера и ламбы Карелии—Ладожское оз.—оз. Азас.

Полученные результаты позволяют считать, что типичными для *P. percae* являются 4 вариации: ланцетовидная форма сколекса, дорзовентральный тип расположения боковых присосок, стробила с широкими короткими половозрелыми члениками и лопастями яичника уплощенной формы. Фенотипы с таким сочетанием признаков доминируют и субдоминируют в струк-

туре популяций. Малочисленные фенотипы *SK2*, *P2* и их сочетания с другими вариациями расширяют фенотипический облик популяции. Наличие редких фенотипов *S2*, *P3*, *P4*, *O2*, *O3*, свойственных морфологически сходному виду — паразиту сиговых рыб *P. longicollis* (Аникиева, 1998; 2000), свидетельствует о филогенетической близости этих видов.

Изучение изменчивости тесно связано с проблемой структуры вида. Внутривидовое разнообразие складывается из разнообразия группировок, связанных с возникновением барьеров для смешения и скрещивания, и разнообразия особей в пределах группы. Морфологическая группа формируется за счет генотипических различных форм. Часть генотипов, способная в разнообразных условиях реализовать фенотип группы, составляет ее генотипическое ядро, а другие входят в ее состав на правах модификантов (Берг, 1957). Изменчивость паразитов находится под воздействием двух основных факторов: гостальности и изоляции (Догель, 1962; Фрезе, 1987). Единственный типичный хозяин *P. percae* — обыкновенный окунь *Perca fluviatilis* характеризуется высокой экологической пластичностью, но не образует подвидовых группировок и его внутривидовая структура представлена лишь местными экологическими формами (Покровский, 1951; Яковлев и др., 1988). Фенетический анализ криптической окраски 4 изолированных популяций окуня на Урале выявил не только чрезвычайно низкую коррелированность фенотипов друг с другом, но и существование большого числа независимых направлений их изменчивости (Балеевских, Васильев, 1990). Окунь из разных мест обитания — оз. Урос (Карелия), Можайского водохранилища Московской обл. и Дивического лимана (Азербайджан) — имеет сходный рисунок окраски туловища. Внутривидовое разнообразие дискретных признаков окраски окуня выше на периферии ареала по сравнению с центром (Шайкин, 1990). Ранее было установлено, что *P. percae* обладает широкими пределами варьирования пластических и количественных признаков (Фрезе, 1965). При изучении изменчивости пластических признаков *P. percae* из водоемов Карелии и 3 географически удаленных популяций из Ботнического залива Балтийского моря и двух водоемов р. Енисей: оз. Азас и р. Пелятка было выявлено своеобразие морфологических параметров отдельных популяций и их соответствие условиям обитания хозяина в конкретном водоеме. Показано также, что амплитуда и уровень изменчивости морфометрических признаков зависят от изменчивости среды обитания. Наиболее разнообразны и изменчивы северные и южные популяции гельминта. Однако коэффициент межпопуляционных различий *P. percae*, учитывающий различия между средними значениями признаков и характером их варьирования, был невысоким. Средние показатели *CD* также были значительно ниже принятого показателя подвидового различия (Аникиева, 1992, 1993, 1995).

Изучение изменчивости полиморфных признаков в разных частях ареала и сопоставление полученных нами материалов с известными данными по морфометрической изменчивости показывают, что важнейшей особенностью *P. percae* является наличие небольшого числа фенотипов, составляющих ядро популяции, их высокая устойчивость в разных частях ареала вида и слабая географическая изменчивость, сочетающиеся с высокой пластичностью морфометрических признаков. Особенности распространения паразита и хозяина, сходство их популяционной структуры в ареале позволяют считать, что характер морфометрической изменчивости паразита складывался под влиянием общности исторической судьбы и длительных коэволюционных связей паразита и хозяина.

Автор благодарит доктора биологических наук В. И. Фрезе (ИНПА, Москва), профессора Т. Valtonen (Финляндия, университет г. Ювяскюля), кандидата биологических наук Б. С. Шульмана (Институт биологии, Петрозаводск) за предоставленный материал, ценные советы и помощь в работе.

Список литературы

- Аникиева Л. В. Морфологическая изменчивость популяции *Proteocephalus percae* в озере Риндозере // *Паразитология*. 1992. Т. 26, вып. 5. С. 389—395.
- Аникиева Л. В. Морфологическая разнородность популяции *Proteocephalus percae* в водоемах Карелии // *Паразитология*. 1993. Т. 27, вып. 3. С. 260—268.
- Аникиева Л. В. Изменчивость паразита окуня цестоды *Proteocephalus percae* в ареале хозяина // *Паразитология*. 1995. Т. 29, вып. 4. С. 279—288.
- Аникиева Л. В. Морфологическое разнообразие *Proteocephalus exiguus* (Cestoda: Proteocephalidae) из лососевых рыб Палеарктики // *Всесоюз. науч. конф. «Взаимоотношения паразита и хозяина»*. 1998. С. 4.
- 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.
- Аникиева Л. В., Иешко Е. П. Популяционные аспекты устойчивости паразитарных сообществ рыб на примере паразита окуня *Proteocephalus percae* (Cestoda: Proteocephalidae) // *Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера* / Отв. ред. Е. П. Иешко. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2001. С. 49—57.
- Аникиева Л. В., Харин В. Н. Фенотипическая структура и ее динамика на разных этапах репродуктивного периода *Proteocephalus osculates* (Cestoda: Proteocephalidae) — паразита сома *Silurus glanis* // *Паразитология*. 2003. Т. 37, вып. 3. С. 191—200.
- Атлас пресноводных рыб России. М.: Наука, 2002. Т. 2. С. 64—66.
- Балданова Д. Р., Пронин Н. М. Скребни (тип *Acanthocephala*) Байкала. Новосибирск: Наука, 2001. 157 с.
- Балеевских В. Г., Васильев А. Г. Эпигенетическая система формирования криптической окраски у обыкновенного окуня: фенетический анализ изолированных популяций на Урале // *Фенетика природных популяций*. Матер. IV Всесоюз. совещ. М.: Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова, 1990. С. 314—316.
- Берг Р. Л. Типы полиморфизма // *Вестн. ЛГУ*. 1957. № 21, сер. биол., вып. 4. С. 115—139.
- 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.
- Догель В. А. *Общая паразитология*. Л., 1962. 464 с.
- Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // *Фенетика популяций*. М.: Наука, 1982. С. 38—55.
- Завадский К. М. К вопросу о дифференциации вида у высших растений // *Вестн. ЛГУ*. 1957. № 21, сер. биол., вып. 4. С. 18—44.
- Иешко Е. П. *Популяционная биология гельминтов рыб*. Л.: Наука, 1988. 118 с.
- Ларина Н. И. Каталог фенотипов как материал для изучения изменчивости // *Сб. докл. IV Всесоюз. совещ. по фенетике природных популяций*. М.: Наука, 1990. С. 154—155.
- Покровский В. В. Материалы по исследованию внутривидовой изменчивости окуня // *Тр. Карело-Финск. отд. ВНИОРХ. Петрозаводск*, 1951. С. 95—149.
- Попов В. Н., Гребенникова Л. Н., Компанийцева И. А. О каталогизации фенотипов нематод семейства *Anisakidae* // *Фенетика природных популяций*. Матер. IV Всесоюз. совещ. М.: Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова, 1990. С. 225—226.
- Пугачев О. Н. Феногеографический анализ *Dactylogyrus phoxini* Malewiczka, 1949 // *Эколого-популяционный анализ паразито-хозяйинных отношений*. Петрозаводск, 1988. С. 103—109.
- Решетников Ю. С. *Экология и систематика сиговых рыб*. М.: Наука, 1980. 300 с.
- Русинек О. Т. Цестоды рода *Proteocephalus*, паразиты озера Байкал // *Паразитология*. 1987. Т. 21. С. 127—133.

- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М., 1973. 236 с.
- Фортунато М. Э. Выделение неметрических вариаций и характеристика некоторых группировок *Dactylogyrus vastator* Nyb., 1924 (Monogenea), паразита карповых рыб // Тр. Зоолог. ин-та АН СССР. 1987. Т. 161. С. 51—62.
- Фрезе В. И. Протеоцефалы — ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. М.: Наука, 1965. 538 с.
- Фрезе В. И. Модификационный полиморфизм ленточных (морфофункциональные, экологические и эволюционные аспекты): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1987. 46 с.
- Шульман-Альбова Р. Е. К вопросу об изменчивости дигенетического сосальщика рыб *Podocotyle atomon* (Rud.) Odhner // Уч. зап. Ленингр. гос. ун-та, сер. биол. 1952. № 141 (28). С. 110—126.
- Шайкин А. В. Закономерности в проявлении дискретных признаков окраски у окуня (*Perca fluviatilis* L.) // Фенетика природных популяций. Матер. IV Всесоюз. совещ. М.: Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова, 1990. С. 314—316.
- Яковлев В. Н., Кожара А. В., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н., Зеленецкий Н. М. Фены карповых рыб и обыкновенного окуня // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 53—64.
- 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. Journ. 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* lake as an example // Ecol. parasitol. S-Pb—Petrozavodsk, 1992. Vol. 2. P. 135—149.
- Scholz T., Hanzelova V. Tapeworms of the genus *Proteocephalus* Weinland, 1858 (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of fishes in Europe. Praha, 1998. 118 p.

Институт биологии КарНЦ РАН,
Петрозаводск

Поступила 4 VI 2004

PHENOTYPIC VARIABILITY OF A PERCH PARASITE —
CESTODE PROTEOCEPHALUS PERCAE (MÜLLER, 1780)
(PROTEOCEPHALIDEA) IN DIFFERENT PARTS OF THE SPECIES RANGE

L. V. Anikieva

Key words: fish parasites, phenotypic variability.

SUMMARY

Discrete variability of four *P. percae* characters of the main cestode functional complexes was identified. Phenotypic diversity of *P. percae* from different parts of the distribution range was analysed. Research revealed low geographic variability and high stability of the dominant variations in combination with morphometric plasticity. The conclusion was made that the patterns of *P. percae* morphological variability were shaped by the common fate and long-standing co-evolutionary relations between the parasite and the host — the perch *Perca fluviatilis*.