

УДК 576.895.121 : 597.554.3

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА
PROTEOCEPHALUS TORULOSUS (CESTODA: PROTEOCEPHALIDEA) —
ПАРАЗИТА КАРПОВЫХ РЫБ**

© Л. В. Аникиева

Изучена изменчивость 5 качественных признаков и фенотипическая структура цестоды *Proteocephalus torulosus* из 6 видов карповых рыб подсем. Leuciscinae. Установлено, что степень разнообразия гостальных группировок паразита определяется видом хозяина и его пищевой специализацией. Показана адаптивная неравноценность отдельных фенотипов в ареале вида паразита. Выявлена географическая изменчивость *P. torulosus*.

Изменчивость — универсальное свойство живых организмов — является одновременно фактором эволюции и причиной эволюционной стабильности отдельных признаков, целостных организмов, популяций и видов (Шмальгаузен, 1968). «Внутривидовое разнообразие на всех уровнях от индивидуальной изменчивости до экоэлементов и более крупных группировок имеет значение не только как материала или этапа эволюции, но и как фактора ей противодействующего. Обе стороны смыкаются благодаря дисперсии среды и адаптированности большинства вариантов разнообразия. Взаимодействие индивидуальной изменчивости, морф — компонентов полиморфизма с пространственным и временным разнообразием условий среды обуславливает достижение наибольшей суммы жизни на данной территории» (Северцов, 1990 : 587).

В изучении внутривидовой изменчивости морфологическими методами в настоящее время существуют 2 основных подхода: фенетика, выявляющая дискретную морфо-физиологическую изменчивость, и популяционная морфология, ориентированная на изучение изменчивости полигенных количественных признаков. Фенетика оперирует фенами-маркерами генотипа и представляет собой генетико-эволюционное направление изучения популяций. Популяционная морфология основана преимущественно на количественных признаках, которые являются индикаторами среды и отражают ее воздействие на организм. Она изучает состояние популяции на конкретном отрезке времени. Поскольку внутривидовая изменчивость имеет место в любых проявлениях жизнедеятельности, оба подхода представляют собой разделы популяционной биологии и дополняют друг друга (Яблоков, 1987; Животовский, 1988).

Известно, что для паразитических организмов характерна широкая морфологическая изменчивость. По глубине морфологических перестроек и

масштабу различий она не имеет аналогов среди животных организмов и может быть сравнима только с растениями (Завадский, 1968; Шульц, Гвоздев, 1972). Для паразитов характерны те же формы и типы изменчивости, что и для свободноживущих видов. Выделяют 3 основных фактора, определяющие морфологическую изменчивость паразитов: возраст паразита, вид хозяина и интенсивность его заражения (Аникиева, 1991). Развитие политипической концепции вида и применение ее в паразитологии показало, что вид у паразитических животных имеет сложную структуру (Догель, 1962; Ройтман, Казаков, 1977; Фрезе, 1977, 1987). В разных видах хозяев паразиты образуют гостальные экоформы, различающиеся специфическими параметрами морфологических признаков (Фрезе, 1977; Ринчино, 1990; Anikieva, 1992, и др.).

В изучении внутривидовой изменчивости паразитов в настоящее время наиболее распространен морфометрический подход, позволяющий оценить меру отклонения от нормы количественных признаков фенотипа. Качественным признакам уделяется очень мало внимания. Методы фенетики применяются крайне редко, а исследования проводятся на узком круге объектов (Фортунато, 1987; Гиченок, 1995; Malashenko, Rojzman, 1995).

Цель данной работы — изучение качественной изменчивости и фенотипической структуры распространенного паразита карповых рыб Голарктики — цестоды *Proteocephalus torulosus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящих исследований послужили сборы цестод из карповых рыб озер Карелии (Риндозеро, Корпярви, Пяозеро): уклей *Alburnus alburnus*, язя *Leuciscus idus* и ельца *L. leuciscus* (Anikieva, 1992) — и коллекционные материалы ЗИНа и Института паразитологии РАН из жереха *Aspius aspius* из рек Дагестана, монгольского османа *Oreoleuciscus pewzowi* из оз. Ногон-Нуур (Монголия) и обыкновенной плотвы *Rutilus rutilus* из р. Пелятки (п-ов Таймыр). Всего было исследовано 338 экз. цестод: из уклей — 62 экз., язя — 36, ельца — 48, жереха — 12, османа — 150, плотвы — 30 экз. Сбор, фиксация и окраска материала были стандартизированы (Быховская-Павловская, 1969).

Изучение фенотипического разнообразия *P. torulosus* проведено по 5 качественным признакам двух нескоррелированных друг с другом основных комплексов цестод: прикрепительного (форма сколекса) и трофико-репродуктивного (тип строения члеников, форма члеников, яичника и желточников). Чтобы избежать влияния онтогенетической изменчивости при анализе фенотипической разнородности в выборки включались только половозрелые особи цестод и их членики, находящиеся на одной и той же стадии развития (со сформированными репродуктивными органами, но без яиц в матке). Учитывались только стандартно (строго дорсо-вентрально) расположенные на препаратах особи.

Анализ фенотипического разнообразия и степени реализации фенотипа в исследованных группировках цестод проводили с использованием методов, предложенных Животовским (1982). Определяли среднее число вариаций и долю редких вариаций, высчитывали ошибку и достоверность полученных результатов. Под степенью реализации фенотипа 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 изменчивости качественных признаков *P. torulosus* было выделено 14 вариаций. По форме сколекса — 3 вариации: ядровидная, булавовидная и ланцетовидная (рис. 1); по строению члеников — 2 вариации: акраспедотная (без парусов, отходящих от заднего края сегментов) и краспедотная; по форме члеников — 3 вариации: короткие широкие, квадратные, удлиненные; по форме лопастей яичника — 2 вариации: уплощенные и высокие; по форме желточников — 2 вариации: лентовидные и шнуровидные. По сочетанию признаков трофико-репродуктивного комплекса стробилы были сгруппированы в 4 фенотипа. К первому (1) были отнесены особи с краспедотным типом строения, уплощенной формой лопастей яичника, лентовидными тяжами желточников и короткой широкой формой половозрелых члеников. Ко второму (2) — особи с акраспедотным типом строения, также уплощенной формой лопастей яичника, лентовидными тяжами желточников и короткой широкой формой половозрелых члеников. К третьему (3) — цестоды с квадратной формой половозрелых члеников и акраспедотным типом их строения, уплощенной формой лопастей яичника и лентовидными тяжами желточников. Четвертый фенотип (4) отличался от трех предыдущих формой члеников (удлиненной) и иными вариациями признаков внутренних органов (высокими лопастями яичника и шнуровидными желточниками) (рис. 2).

Представленность и встречаемость вариаций сколекса и фенотипов стробилы *P. torulosus* в разных видах хозяев была неодинаковой. Все три вариации сколекса были обнаружены у гельминтов из уклеи, плотвы, османа и язя. В язе доминировала ядровидная форма сколекса *P. torulosus*, в османе, ельце, жерехе — булавовидная, в уклее и плотве все вариации сколекса были представлены сравнительно равномерно (рис. 3, А). Из четырех фенотипов стробилы *P. torulosus* наиболее распространен был второй, который присутствовал в выборках гельминтов из всех 6 видов хозяев. Он также преобладал и по частотам встречаемости (рис. 3, Б).

Установлено, что по степени реализации фенофона и разнообразию его структуры гельминты из разных хозяев образуют 3 группировки. 1-я — с высокими показателями реализации признаков прикрепления и низкими показателями признаков трофико-репродуктивного комплекса (из плотвы, уклеи, язя). 2-я — с низкой степенью реализации фенофона обеих систем

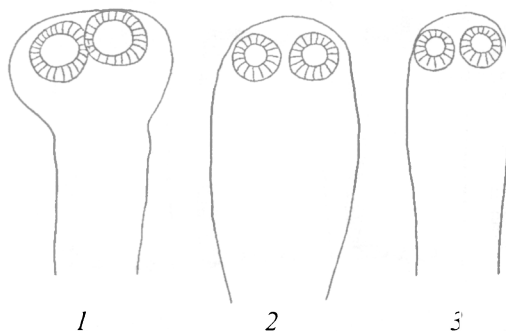


Рис. 1. Формы сколекса *Proteocephalus torulosus*.
1 — ядровидная, 2 — булавовидная, 3 — ланцетовидная.

Fig. 1. Scolex forms of *Proteocephalus torulosus*.

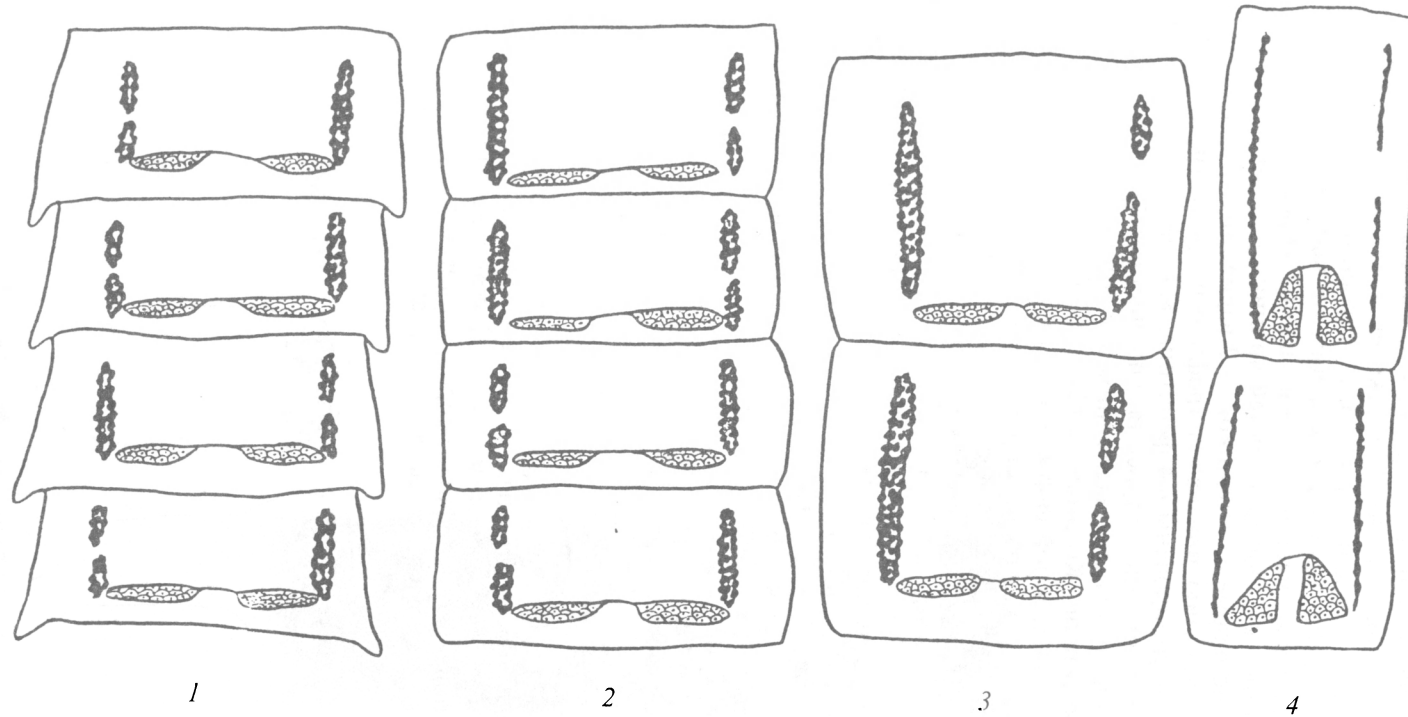


Рис. 2. Фенотипы стробилы *P. torulosus*.

Пояснения в тексте.

Fig. 2. Strobila phenotypes of *Proteocephalus torulosus*.

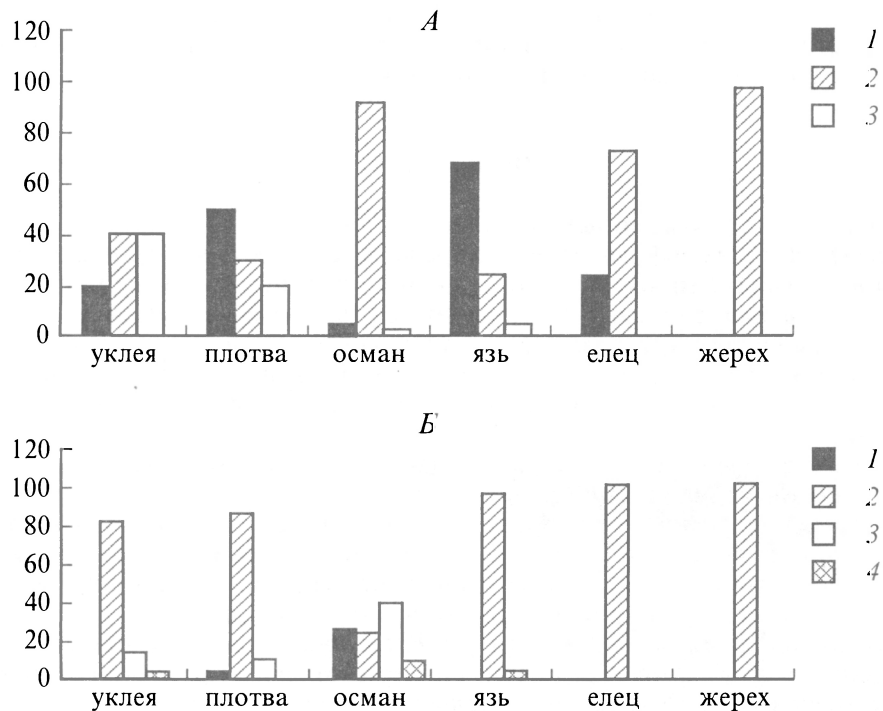


Рис. 3. Фенотипическая структура *P. torulosus* в разных видах хозяев. А — встречаемость фенотипов сколекса. По оси абсцисс — форма сколекса: 1 — ядровидная; 2 — булаво-видная; 3 — ланцетовидная; по оси ординат — встречаемость, %. Б — встречаемость фенотипов стробилы. По оси абсцисс — фенотипы стробилы (1–4 — пояснения в тексте); по оси ординат — встречаемость, %.

Fig. 3. Phenotypic structure of *Proteocephalus torulosus* in three different hosts.

Фенотипическая структура *P. torulosus* из разных видов хозяев
Phenotypic structure of *Proteocephalus torulosus* from different host species

Хозяин	Сколекс				Стробила			
	1	2	3	4	1	2	3	4
Укляя	3	100	2.92 ± 0.02	0.03 ± 0.01	3	75	1.22 ± 0.19	0.59 ± 0.06
Плотва	3	100	2.85 ± 0.38	0.05 ± 0.02	3	75	1.63 ± 0.27	0.46 ± 0.09
Осман	3	100	1.13 ± 0.19	0.62 ± 0.02	4	100	3.85 ± 0.1	0.04 ± 0.02
Язь	3	100	2.42 ± 0.35	0.2 ± 0.02	2	50	1.06 ± 0.22	0.47 ± 0.03
Елец	2	75	1.88 ± 0.02	0.05 ± 0.02	1	25	1	0
Жерех	1	33	1	0	1	25	1	0

Примечание. 1 — число выделенных вариаций; 2 — степень реализации фенотипа, %; 3 — среднее число вариаций; 4 — доля редких вариаций.

признаков (из ельца и жереха). 3-я отличается от предыдущих двух разнонаправленным характером изменчивости признаков прикрепления и трофики-репродукции (из османа) (см. таблицу).

ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенных исследований было установлено, что *P. torulosus* является полиморфным видом и представлен особями, различающимися формой сколекса, типом строения и формой члеников, а также признаками женской половой системы. Внутривидовое разнообразие гельминта включает 3 формы сколекса, 2 типа строения члеников, 3 формы члеников и 2 вариации признаков женской половой системы. Наиболее изменчивы признаки прикрепления и трофики. Репродуктивные признаки более консервативны.

Отдельные фенотипы *P. torulosus* адаптивно неравноценны. Из трех фенотипов сколекса наиболее устойчива булавовидная форма, а по признакам трофики-репродуктивного комплекса — фенотип 2 с короткими широкими члениками. В ареале вида паразита доминируют одни и те же фенотипы сколекса и стробилы, изменяются лишь частоты редких вариаций, что отражает начальные этапы микроэволюционного процесса.

Анализ фенотипической структуры *P. torulosus* и ее изменчивости в разных видах хозяев выявил широкий спектр гостальных различий. В разных видах хозяев паразит образует отдельные экологические формы, которые различаются числом выделенных фенотипов и их соотношением. Изученные нами хозяева *P. torulosus* принадлежат к 5 родам и отличаются характером питания: укляя — типичный планктофаг, жерех и осман — типичные хищники, елец питается беспозвоночными, живущими в грунте, плотва и язь используют разнообразные источники пищи как растительные, так и животные. Разный характер питания рыб обусловлен различиями в строении их ротового аппарата и пищеварительного тракта. Как известно, пищеварительный тракт карповых имеет вид недифференцированной трубки, желудок отсутствует. Длина кишечника колеблется в больших пределах. У хищников и бентосоядных видов кишечник короче длины тела, у всеядных приблизительно равен ей, у детритоидных в 2—3 раза превышает длину тела. Сопоставление фенотипической изменчивости *P. torulosus* и характера питания изученных видов хозяев выявило сходство структуры и степени разнообразия группировок паразита из планктоидных и всеядных рыб. Группировки *P. torulosus* из более специализированных в пищевом отношении рыб — жереха и ельца — менее разнородны. Полученные данные показывают, что в основных хозяевах — язе, ельце и уклее (Дубинина, 1952) норма реакции вида паразита реализуется наиболее полно, в дополнительных она сужена.

Определенное влияние на разнородность гостальных группировок *P. torulosus* оказывает степень изменчивости хозяина. Язь и елец относятся к одному роду и оба вида являются основными хозяевами *P. torulosus*. Однако в морфологически более стабильном хозяине (ельце) (Первозванский, 1986) фенотипический полиморфизм гельминтов ниже, чем в язе.

Характер изменчивости *P. torulosus* определяется структурой ихтиоценоза, особенностями экологии конкретных хозяев и их роли в жизненном цикле паразита (Аникиева и др., 1987; Аникиева, 1992). Наиболее четко эта закономерность прослеживается на плотве, которая имеет обширный ареал,

широкий спектр питания и не обладает строгой пищевой специализацией. В каждом конкретном водоеме она может менять объекты питания, что и изменяет ее паразитофауну (Пугачев, 1984). В водоемах Карелии *P. torulosus* практически не встречается в плотве, а для плотвы рек п-ова Таймыр — обычный паразит.

Гостальная радиация — важнейший фактор эволюции паразитических животных (Ройтман, 1993). Приспособленность паразитов к определенному кругу хозяев и морфологические особенности самих паразитов экологически обусловлены и отражают определенный этап паразито-хозяйинных отношений. Несмотря на то что карповые — одно из самых богатых видами семейств рыб — широко распространены в пресных водах Африки, Северной Америки, Европы и Азии, *P. torulosus* встречается только у рыб подсем. Leuciscinae, обитающих в водоемах Северной Европы, Азии и Америки.

Распределение гельминта по хозяевам и особенности его фенотипической структуры позволяют считать, что происхождение и дальнейшая эволюция *P. torulosus* связаны общей исторической судьбой и коэволюционными связями с подсем. Leuciscinae — эволюционно молодой группой карповых рыб. Выраженные фенотипические отклонения выявлены у цестод от османа — наиболее молодой ветви развития Сургинidae, возникновение и эволюция которой связаны со средним плейстоценом (Сычевская, 1989). Особенности проявления изменчивости *P. torulosus* у османов из озер Западной Монголии, вероятно, отражают сходство направлений макроэволюционных процессов паразита и хозяина в ходе их коэволюции (Ройтман, 1993; Ройтман и др., 1997).

Таким образом, проведенные исследования показали, что темп и характер изменчивости *P. torulosus* в пространстве и времени имеют определенные различия. В пространстве они связаны с общностью исторической судьбы и коэволюционными связями паразита и хозяина. Замедление темпов эволюции *P. torulosus* по сравнению с хозяевами определяется совместным сосуществованием разных фенотипов гельминта, способствующих рекомбинации генов и повышающих устойчивость и пластичность вида паразита.

Выражаю глубокую благодарность О. Н. Пугачеву, В. А. Ройтману, Е. А. Румянцеву и В. И. Фрезе за консультации и предоставление материала.

Список литературы

- Аникиева Л. В. Принципы и методологические подходы к изучению популяционной морфологии гельминтов // Эколого-популяционный анализ паразитов и кровососущих членистоногих. Петрозаводск, 1991. С. 30—50.
- Аникиева Л. В., Пугачев О. Н., Пэрэнлейжамц Ж. Цестоды рода *Proteocephalus* от алтайского османа (*Oreoleuciscus*: Сургинidae) // Систематика, фаунистика, морфология паразитических организмов. Тр. ЗИН АН СССР. Л., 1987. Т. 161. С. 94—106.
- Быховская-Павловская И. Е. Паразитологическое исследование рыб. Л., 1969. 108 с.
- Гагарин В. Г. Опыт классификации типов изменчивости гельминтов // Тр. ВИГИС. 1972. Т. 19. С. 58—59.
- 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.

- Дубинина М. Н. Некоторые замечания по систематике ленточных червей семейства Proteocephalidae La Rue (Cestoidea Rud., 1808) и их распространению в СССР // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. 1952. Т. 4. С. 281—299.
- Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38—55.
- Животовский Л. А. Об использовании количественных признаков в фенетике популяций // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 185—190.
- Завадский К. М. Вид и видообразование. Л., 1968. 404 с.
- Первозванский В. Я. Рыбы водоемов района Костомукшского железорудного месторождения. Петрозаводск: Карелия, 1986. 216 с.
- Пугачев О. Н. Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока Азии. Л., 1984. 154 с.
- Ринчино В. Л. Гостальная изменчивость и репродуктивные особенности *Syathocephalus truncatus* (Pallas, 1781) из рыб оз. Байкал // Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. Новосибирск, 1990. С. 49—55.
- Ройтман В. А. Гельминты лососевидных рыб и их коэволюция с хозяевами: Док. дис. ... биол. наук в форме науч. доклада. М.: ВИГИС, 1993. 63 с.
- Ройтман В. А., Казаков Б. Е. Некоторые аспекты изучения морфологической изменчивости гельминтов (на примере трематод рода *Azygia*) // Тр. ГЕЛАН СССР. 1977. Т. 27. С. 110—128.
- Ройтман В. А., Казаков Б. Е., Пэрэнлейжамц Ж. К. Таксономическое и экологическое разнообразие гельминтов османов (*Oreoleuciscus* spp.) в водоемах Монголии // Экологическое и таксономическое разнообразие паразитов. М., 1997. С. 120—130.
- Северцов А. С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51, № 5. С. 579—590.
- Сычевская Е. К. Пресноводная ихтиофауна неогена Монголии. М.: Наука, 1989. 144 с.
- Фортунато М. Э. Выделение неметрических вариаций и характеристика некоторых группировок *Dactylogyrus vastator* Nyb., 1924 (Monogenea), паразита карповых рыб // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1987. Т. 161. С. 51—62.
- Фрезе В. И. Лентецы Европы (экспериментальное изучение полиморфизма) // Тр. ГЕЛАН СССР. 1977. Т. 27. С. 174—204.
- Фрезе В. И. Модификационный полиморфизм лентецов (морфофункциональные, экологические и эволюционные аспекты): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1987. 46 с.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М., 1968. 452 с.
- Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. М., 1972. Т. 2. 515 с.
- Яблоков А. В. Популяционная биология. Л., 1987. 303 с.
- Anikieva L. V. Population morphology of *Proteocephalus torulosus* (Cestoda, Proteocephalidae) from cyprinids of the Karelian lakes // Ecology of parasitology. SPb.—Petrozavodsk, 1992. Vol. 2. P. 135—149.
- Malashenko A. A., Roytman V. A. A population phenetic analysis of morphological polymorphism in *Polystoma integerrimum* (Monogenea) // Can. J. Fish. A at. Sci. 1995. Vol. 52, N 1. P. 57—61.

Институт биологии КарНЦ РАН,
Петрозаводск
E-mail: anikieva@krc.karelia.ru

Поступила 4 IX 2003

VARIABILITY AND PHENOTYPIC STRUCTURE
OF PROTEOCEPHALUS TORULOSUS
(CESTODA: PROTEOCEPHALIDEA) — A PARASITE OF CYPRINID FISHES

L. V. Anikieva

Key words: Cestoda, *Proteocephalus torulosus*, phenotypic variability, Cyprinidae.

SUMMARY

Variability of 5 qualitative features of *Proteocephalus torulosus* from 6 fish species belonging to 5 genera of the subfamily Leuciscinae was studied. Intraspecific diversity is represented by 3 scolex forms, 2 types of proglottid structure, 3 proglottid shapes, and 2 variations of the female reproductive system characteristics. The parasite living in different host species form separate ecological forms differing in the number of phenotypes and their ratio. However, the same scolex and strobila phenotypes dominate in the range of the parasite. Two *P. torulosus* groupings have been recognised the European and Asian ones, which differ in the representation of the proglottid structure types.
