

УДК 576.895.121 : 597.553.2

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ  
PROTEOSERPHALUS LONGICOLLIS (CESTODA:  
PROTEOSERPHALIDAE) ИЗ ЕВРОПЕЙСКОЙ РЯПУШКИ  
COREGONUS ALBULA ОЗЕР КАРЕЛИИ**

© Л. В. Аникиева

Институт биологии КарНЦ РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск. 185610  
Поступила 10.10.2005

Изучена внутрипопуляционная и межпопуляционная изменчивость цестоды *P. longicollis* из 6 локальных популяций ряпушки, обитающих в разнотипных озерах Карелии. Установлены сходство популяций по признакам органов прикрепления (форме сколекса и типу расположения присосок) и различия по трофико-репродуктивным признакам (форме половозрелых члеников и лопастей яичника). Сделан вывод о том, что популяционная структура вида *P. longicollis*, формируемая в европейской ряпушке, представляет собой комплекс фенотипически сходных популяций, а обнаруженные различия в фенотипической изменчивости гельминта отражают особенности популяционных процессов паразита — цестоды *P. longicollis* и хозяина — ряпушки *Coregonus albula* в озерах Карелии.

Согласно современным представлениям, популяция — элементарная эволюционная структура и форма существования вида. Популяции неоднородны и представляют собой смесь различных генотипов. Изучение внутри- и межпопуляционной изменчивости является основой для познания структуры вида.

В настоящее время для изучения природных популяций свободноживущих организмов широко применяются методы фенетики, основанные на генетических подходах и принципах. Предметом фенетики является внутривидовая изменчивость и варьирование дискретных, альтернативных признаков — фенотипов. Соотношения гена и фена сложны и многообразны, так же как и точки зрения на этот вопрос. Однако изучение фенофонда остается единственным путем для изучения структуры генофонда видов диких животных, к подавляющему большинству которых применение классического гибридологического анализа затруднено или невозможно (Ларина, Еремина, 1982; Яблоков, 1982).

Несмотря на перспективность фенетического подхода, дискретные признаки для изучения популяционной изменчивости гельминтов рыб привлекаются редко. Исследования проведены на узком круге объектов и носят

пионерный характер. Внутри- и межпопуляционная изменчивость и ее динамика, вопросы взаимосвязи популяционной структуры гельминтов и их хозяев изучены недостаточно, фактический материал крайне скуден (Фортунато, 1987; Пугачев, 1988; Аникиева, 2005; Аникиева, Пронин, 2005).

*Proteocephalus longicollis* (син. *P. exiguus* La Rue, 1914) — широко распространенный паразит лососевидных рыб Палеарктики. Типичный хозяин *P. longicollis* — европейская ряпушка. Ей, как и всем лососевидным рыбам, свойственна высокая экологическая пластичность. В пределах вида выделяют 2 формы ряпушки — мелкую, длиной 10—12 см, массой 59—70 г и крупную, массой до 200 г (Потапова, 1978). Гостальная экоформа *P. longicollis* из европейской ряпушки полиморфна и фенотипически разнообразна. В структуре популяции гельминта, изученной из ряпушки оз. Урос (южная Карелия), доминируют фенотипы с ядровидной формой сколекса, дорзентральной формой расположения присосок, квадратной формой члеников и уплощенной формой лопастей яичника. Фенотипы с иными вариациями полиморфных признаков редки и малочисленны (Аникиева и др., 2004).

В задачу настоящей работы входило изучение внутри- и межпопуляционной изменчивости цестоды *P. longicollis* из разных локальных популяций ряпушки, обитающих в разнотипных озерах Карелии, для установления связи гостальной специфичности паразита с популяционной структурой хозяина.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сравнивались 6 выборок половозрелых цестод *P. longicollis*. Из них 4 выборки собраны из крупной формы ряпушки мезотрофных озер Урос, Вендюрское, Насоновское и Мунозеро (водосборы рек Суны и Шуи, бассейн Онежского озера; южная Карелия). Озера различаются по морфометрии, удельному водосбору, температурному режиму, гидрохимическим показателям, видовому составу и структуре зоопланктона, бентоса и рыбного населения (табл. 1). 2 выборки цестод собраны из ряпушки мелкой формы из олиготрофного озера Онежского и олиготрофного с признаками мезотрофии оз. Кимас (система р. Каменной, бассейн Белого моря; северная Карелия).

Таблица 1

Некоторые лимнологические показатели озер, заселенных крупной ряпушкой (по: Потапова, 1978)

Table 1. Some limnological parameters of lakes inhabited by large-size vendace (after Potapova, 1978)

Озера	Глубина, м*	Прозрачность, м	Биомасса		Средние размеры ряпушки**
			зоопланктона, к/м <sup>3</sup>	бентоса г/м <sup>3</sup>	
Мунозеро	13.5	6—8	0.4	4.3	14.68 — 20.2
	50.0				30 — 73
Урос	2.8	До дна	1.4	1.4	22.0 — 24.0
	5.4				135 — 165
Вендюрское	6.2	3—4	0.6	0.7	16.0 — 18.0
	12.1				30 — 60
Насоновское	5.8	1.3	0.5	—	18
	13.5				75

Примечание. \* — над чертой — средняя глубина, под чертой — максимальная. \*\* — над чертой длина тела, см; под чертой — масса тела, г

Фенотипическую изменчивость *P. longicollis* изучали по 4 признакам, принадлежащим к двум несвязанным функциональным системам цестод: прикрепительной (форма головного конца и расположение присосок) и трофико-репродуктивной (форма половозрелых члеников, форма лопастей яичника) (Аникиева и др., 2004).

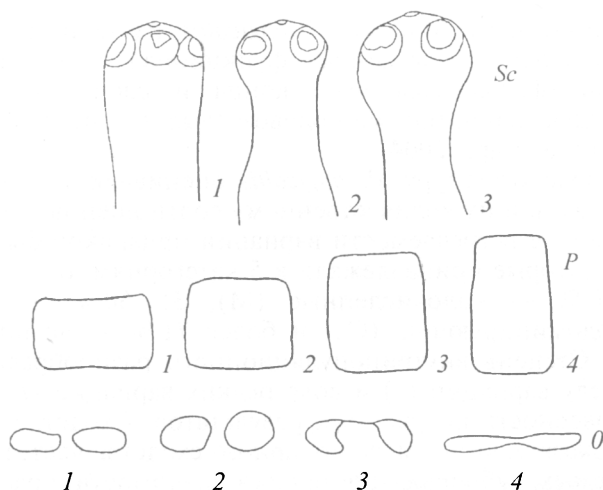
Фенотипическую структуру *P. longicollis* оценивали по числу вариаций отдельных признаков и их количественному соотношению (Ларина, Еремина, 1982). По частоте встречаемости вариации признаков были ранжированы по классам, которые принадлежали к 5 категориям: от 1 до 10 % — редкие (Р), 11—30 % — малочисленные (М), 31—50 % — обычные (О), 51—70 % — субдоминирующие (Сд) и более 71 % — доминирующие (Д) (Ларина, 1990). Степень внутривидового разнообразия определяли по среднему числу вариаций ( $\mu$ ) и доле редких вариаций ( $h$ ), высчитывали ошибку и достоверность полученных результатов. Сходство выборок устанавливали по показателю  $r$  — мере попарного сходства частот вариаций в сравниваемых выборках. Для оценки значимости  $r$  рассчитывали величину  $I$  как  $\chi^2$  с  $m-1$  степенями свободы при нуль-гипотезе о том, что обе выборки принадлежат одной генеральной совокупности. Различия между выборками устанавливали по табличным значениям  $\chi^2$  (Животовский, 1982). Использовали пакет программ BIODIV 4.1 для расчета степени сходства выборок по индексу Сьеренсена—Чекановского.

Всего было исследовано из оз. Урос 70 экз. цестод (июнь 1964 г.), оз. Вендюрского — 100 (июнь 1964 г.), оз. Насоновского — 70 (июнь 1968 г.), оз. Мунозера — 70 (август 1964 г.), оз. Онежского — 23 (из них со сколексами 8 экз.; август 1978 г.), оз. Кимас — 22 экз. цестод (из них со сколексами — 3 экз.; октябрь 1975 г.).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Установлено, что все выделенные ранее вариации 4 качественных признаков *P. longicollis* (Аникиева и др., 2004) были обнаружены только в двух выборках — уросозерской и мунозерской: 3 формы сколекса — ланцетовидная *Sc1*, ядровидная *Sc2* и булавовидная *Sc3*; 3 типа расположения присосок — *S1* — дорзовентрально, *S2* — перекрестно фронтально—латерально и *S3* — перекрестно диагонально; 4 вариации формы половозрелых члеников — короткие широкие *P1*, квадратные *P2*, удлиненные (субквадратные) *P3* и длинные *P4* и 4 вариации формы лопастей яичника — уплощенная *O1*, округлая *O2*, высокая *O3*, очень плоская *O4* (см. рисунок; табл. 2). В остальных 4 выборках не зарегистрировано от 1 до 3 вариаций признаков. В вендюрской и онежской — 1 вариация (*O4*). В кимасозерской — 3 вариации (*P1*, *P4* и *O4*), в насоновской — 3 (*P1*, *O3* и *O4*). Общими для всех выборок были 10 вариаций: 3 формы сколекса и 3 типа расположения присосок, 2 формы члеников *P2* и *P3* и 2 формы лопастей яичника *O1* и *O2*.

Каждая из изучаемых выборок обладала характерным спектром частот встречаемости выделенных вариаций. Ранжирование частот встречаемости вариаций по классам и определение их категории показало, что во всех выборках доминировала ядровидная форма сколекса *Sc2*, а две другие — *Sc1* и *Sc3* относились к категории редких и малочисленных. Из трех типов расположения присосок вариация *S1* была субдоминирующей, *S2* малочисленной, *S3* — редкой и лишь в одной выборке (вендюрской) 2 типа распо-



Вариации качественных признаков *P. longicollis*.

Форма сколекса: 1 — ланцетовидная *Sc1*; 2 — ядровидная *Sc2*; 3 — булавовидная *Sc3*. Вариации трофико-репродуктивных признаков. *P* — форма членика (*P1* — короткая широкая, *P2* — квадратная, *P3* — удлиненная (субквадратная), *P4* — длинная); *O* — форма лопастей яичника (*O1* — уплощенная, *O2* — округлая, *O3* — высокая, *O4* — очень плоская).

Variations of the qualitative characters in *Proteocephalus longicollis*.

Таблица 2

Встречаемость вариаций признаков *P. longicollis* из ряпушки озер Карелии

Table 2. Occurrence of the traits' variations in *Proteocephalus longicollis* parasitizing vendace in Karelian lakes

Признаки	Урос	Вендюр-ское	Насонов-ское	Мунозе-ро	Онеж-ское	Кимас	Категория
Сколекс, форма ( <i>Sc</i> )							
ланцетовидная ( <i>Sc1</i> )	19	6	3	22	14	+	Р, М
ядровидная ( <i>Sc2</i> )	77	92	94	71	72	+	Д
булавовидная ( <i>Sc3</i> )	4	2	3	7	14	+	Р, М
Присоски, расположение ( <i>S</i> )							
дорзовентрально ( <i>S1</i> )	64	50	61	67	+	+	Сд
фронтально-латерально ( <i>S2</i> )	24	47	36	26	—	—	О, М
диагонально ( <i>S3</i> )	12	3	3	7	—	—	Р
Членик, форма ( <i>P</i> )							
короткая широкая ( <i>P1</i> )	8	7	0	5	4	0	Р
квадратная ( <i>P2</i> )	75	17	24	35	35	45	Д, О, М
субквадратная ( <i>P3</i> )	15	53	72	53	57	55	Д, О, М
узкая длинная ( <i>P4</i> )	2	23	4	7	4	0	Р
Яичник, форма ( <i>O</i> )							
плоская ( <i>O1</i> )	57	53	73	39	24	41	Д, Сд, О, М
округлая ( <i>O2</i> )	24	36	27	48	62	35	Сд, О, М
высокая ( <i>O3</i> )	2	11	0	3	14	24	М, Р
очень плоская ( <i>O4</i> )	17	0	0	10	0	0	М, Р

ложения присосок встречались со сходной частотой. По форме члеников наибольшие отличия обнаружены у уросозерской выборки, в которой одна вариация — *P2* доминировала, а другие относились к категории редких и малочисленных. В остальных выборках наиболее часто встречалась вариация *P3*, а *P2* относилась к категории обычных. Вариации *P2* и *P4* были малочисленны и редки. Наибольший перепад частот наблюдался у форм лопастей яичника (от малочисленной категории до доминирующей). *O1* доминировала только в насоновской выборке, субдоминировала в уросозерской и вендюрской, в мунозерской и кимасозерской выборках была обычной и малочисленной в онежской. *O2* субдоминировала в онежской выборке, в вендюрской и кимасозерской была обычной и малочисленной в насоновской выборке. Две другие вариации *O3* и *O4* были редки и малочисленны во всех выборках (табл. 2).

По показателю  $\mu$  формы сколекса выборки *P. longicollis* не имели достоверных различий, однако они различались по  $h$  (доле редких вариаций): вендюрская была схожа с насоновской, а уросозерская с мунозерской и онежской (табл. 3). По показателям сходства  $r$  — частоте общих вариаций формы сколекса и критерию идентичности  $I$  вендюрская и насоновская выборки достоверно отличались от мунозерской ( $r = 0.88$ ,  $I = 29.5$  и  $r = 0.943$  и  $I = 13.84$  соответственно;  $p > 0.01$ ).

По  $\mu$  и  $h$  расположения присосок 3 выборки (уросозерская, насоновская и мунозерская) были сходны, а вендюрская выборка отличалась от уросозерской более низким показателем  $\mu$  и более высокой долей  $h$  (табл. 3). Показатель сходства  $r = 0.96$ , критерий идентичности  $I = 9.47$  ( $0.05 < p < 0.01$ ).

По  $\mu$  и  $h$  формы члеников выборки объединились в 2 группировки: уросозерская—вендюрская—мунозерская—онежская и насоновская—кимасозерская. Кимасозерская выборка, кроме того, отличалась и от насоновской по  $h$  большей выровненностью частот вариаций (табл. 4). По частоте общих вариаций и критерию идентичности 2 выборки — уросозерская и вендюрская достоверно отличались друг от друга и от всех других выборок ( $r = 0.78—0.89$ ;  $I = 14.9$  и  $r = 0.75—0.95$ ;  $I = 8.9—71.5$  соответственно) ( $p > 0.01$ ).

По  $\mu$  формы лопастей яичника все выборки, за исключением насоновской, сходны, однако по  $h$  характер их разнообразия разный: в уросозерской и мунозерской выборках высока доля редких вариаций, в остальных

Таблица 3

Показатели внутривидового разнообразия *P. longicollis* по прикрепительному комплексу признаков

Table 3. Indices of the *Proteocephalus longicollis* intrapopulational variability by the characters of attachment organs

Водоёмы	Форма сколекса		Расположение присосок	
	$\mu$	$h$	$\mu$	$h$
Урос	2.23 ± 0.18	0.24 ± 0.06	2.68 ± 0.11	0.11 ± 0.04
Вендюрское	1.80 ± 0.16	0.40 ± 0.05	2.19 ± 0.10	0.27 ± 0.05
Насоновское	1.70 ± 0.17	0.43 ± 0.05	2.40 ± 0.13	0.20 ± 0.05
Мунозеро	2.47 ± 0.16	0.18 ± 0.05	2.50 ± 0.15	0.17 ± 0.05
Онежское	2.50 ± 0.42	0.16 ± 0.14	—	—

Таблица 4

Показатели внутривидового разнообразия *P. longicollis*  
по трофико-репродуктивному комплексу признаков  
Table 4. Indices of the *Proteocephalus longicollis* intrapopulational variability  
by the characters of trophic and reproduction organs

Водоему	Форма сколекса		Расположение присосок	
	$\mu$	$h$	$\mu$	$h$
Урос	2.80 ± 0.21	0.30 ± 0.08	3.22 ± 0.17	0.14 ± 0.04
Вендюрское	3.51 ± 0.17	0.12 ± 0.04	2.76 ± 0.12	0.08 ± 0.04
Насоновское	2.35 ± 0.20	0.22 ± 0.05	1.87 ± 0.16	0.07 ± 0.05
Мунозеро	3.21 ± 0.22	0.20 ± 0.05	3.20 ± 0.23	0.20 ± 0.06
Онежское	3.04 ± 0.35	0.24 ± 0.09	2.71 ± 0.18	0.10 ± 0.06
Кимас	1.99 ± 0.08	0.05 ± 0.01	2.82 ± 0.15	0.06 ± 0.05

выборках частоты вариаций более выровнены (табл. 3). По частоте общих вариаций и критерию идентичности отличия между выборками оказались максимальны. Все выборки, за исключением вендюрской, которая была сходна с кимасозерской и онежской, достоверно отличались друг от друга ( $r = 0.807-0.952$ ;  $I = 9.78-23$ ;  $0.05 > p > 0.01$ ).

Индексы Сьеренсена—Чекановского, рассчитанные отдельно для каждого из 4 признаков, варьировали от 0.41 до 0.96. По форме сколекса они составили 0.77—0.94, по типу расположения присосок — 0.77—0.95, по форме члеников — 0.41—0.96, по форме лопастей яичника — 0.51—0.87. По форме члеников минимальное сходство обнаружено у уросозерской выборки (0.41—0.60). Для всех других выборок индекс Сьеренсена—Чекановского по этому признаку колебался от 0.80 до 0.96. По форме лопастей яичника минимальное сходство установлено для пары выборок насоновская—онежская (0.51), максимальное — кимасозерская—вендюрская (0.87). Остальные выборки занимали промежуточное положение. Индексы общности выборок из 4 озер с крупной формой ряпушки, рассчитанные по всем признакам вместе, варьировали от 0.7 до 0.85. Наиболее высокий индекс был между выборками из озер Вендюрское и Насоновское. Минимальное сходство обнаружено между выборками из озер Урос и Вендюрское.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное нами исследование внутри- и межпопуляционной изменчивости *P. longicollis* из ряпушки, обитающей в разнотипных озерах Карелии, выявило высокое фенотипическое разнообразие изученных популяций, которые оказались разнородны по всем 4 анализируемым признакам, принадлежащим к основным функциональным системам цестод. Полученные результаты коррелируют с данными о высокой индивидуальной генетической изменчивости *P. longicollis* (Kralova, Spakulova, 1996) и свидетельствуют о пластичности вида.

Изученные популяции различаются степенью и характером разнообразия качественных признаков. Показатели попарного сходства популяций, позволяющие оценить частоту общих вариаций в сравниваемых популяциях, и критерий идентичности *P. longicollis* по отдельным признакам позволи-

ли установить большее сходство популяций по признакам прикрепления и различия по трофико-репродуктивным признакам. Показано, что максимально разнородна и удалена популяция *P. longicollis* из ряпушки оз. Урос. Структура популяции гельминта из этого озера отличается от всех других доминированием особей с формой члеников *P1* и формой лопастей яичника *O1*. Основу популяций *P. longicollis* из других озер, также населенных крупной ряпушкой, составляют особи с двумя типами стробил по форме члеников *P2* и *P3* и вариацией формы лопастей яичника *O1* и *O2*. В структуре популяций *P. longicollis* из озер Онежского и Кимас наиболее часто встречаются особи с типом стробилы по форме члеников *P3* и формой лопастей яичника *O2*. Различия наблюдались даже между популяциями из водоемов, принадлежащих к одной и той же группе озер (Урос и Вендюрское), расположенных на расстоянии 2 км друг от друга, выборки гельминтов из которых собраны в сходные сроки и в один и тот же год.

Сравнение индексов Сьеренсена—Чекановского, рассчитанных отдельно для каждого из 4 признаков, также показало более высокое сходство выборок по признакам прикрепления, чем по трофико-репродуктивным признакам. Эти данные согласуются с полученными ранее результатами о характере изменчивости признаков паразита окуня цестоды *P. percae*. Изучение фенотипической изменчивости *P. percae* из разных точек ареала показало, что признаки, принадлежащие к разным функциональным системам, проявляют неодинаковую изменчивость. Комплекс признаков прикрепления более устойчив и характеризуется наименьшим перепадом частот. Комплекс трофико-репродуктивных признаков более лабилен. Из признаков трофико-репродуктивного комплекса устойчивы в ареале *P. percae* доминирующие вариации: короткая широкая форма члеников и уплощенная форма яичников (Аникиева, 2005). Эту же закономерность демонстрирует и паразит ряпушки *P. longicollis*, популяции которого сходны по числу вариаций и характеру варьирования признаков органов прикрепления. Наиболее близки популяции по признаку формы сколекса. Достоверные различия между популяциями *P. longicollis* обнаружены в характере варьирования трофико-репродуктивных признаков — форме половозрелых члеников и форме лопастей яичника. К вариациям, по которым наиболее четко различаются популяции гельминта, обитающие в водоемах разного типа, относятся форма члеников *P1*, *P4* и форма лопастей яичника *O3*, *O4*. Это редкие вариации, встречаемость которых определяет разнообразие фенотипов и генотипическую неоднородность популяций. Минимальное фенотипическое разнообразие по трофико-репродуктивным признакам обнаружено для популяции *P. longicollis* из оз. Насоновское.

Сравнение полученных нами данных и известных для других видов гельминтов показало, что популяции *P. longicollis* также проявляют большее сходство по характеру и уровню изменчивости признаков прикрепления, чем популяции паразитов карповых рыб — моногенеи *Dactylogyrus vastator*, исследованные из карасей *Carassius carassius* и *C. auratus* и карпов *Cyprinus carpio* водоемов Свердловской, Ярославской и Ленинградской областей (Фортунато, 1987) и моногенеи *Dactylogyrus phoxini* из голянов (*Phoxinus*) из бассейна оз. Ханка и рек Лена и Анадырь и западномонгольских османов (*Oreoleuciscus*) водоемов Западной Монголии (Пугачев, 1988).

Установленные межпопуляционные различия *P. longicollis* в степени реализации фенотипа и его структуре относятся к важнейшим популяционным параметрам, позволяющим судить об особенностях внутривидовых процессов в отдельных популяциях. Сопоставление полученных нами

данных с условиями обитания гельминта показывает, что обнаруженные различия четко связаны с видом хозяина и особенностями его локальных популяций. Европейская ряпушка — специализированный планктофаг. Спектр и интенсивность ее питания зависят от температурного режима водоема, от состава и величины запасов корма и физиологического состояния рыбы. Типичная мелкая ряпушка в течение всей жизни питается планктоном. Крупная ряпушка, оставаясь планктофагом, способна использовать в пищу амфибиотических и воздушных насекомых, нектобентические и бентические организмы. В эпителическом оз. Урос ряпушка адаптировалась к повышенной температуре и использует для нагула всю толщу воды. Этим объясняется необычайная широта ее пищевого спектра, насчитывающего свыше 50 компонентов. В оз. Вендюрском с копеподно-ротаторным зоопланктоном в рационе ряпушки основное место занимают веслоногие рачки (Потапова, 1978).

Высокая пищевая пластичность крупной ряпушки в значительной степени определяет облик популяций в озерах разного типа. Ряпушки из разных озер различаются по ряду меристических и пластических признаков, что привело в разное время к выделению большого количества таксономических единиц различного ранга, включая виды, подвиды, племена, расы, экотипы. Например, у ряпушки, обитающей в мелководном озере Урос, относительно короче рыло и верхнечелюстная кость, меньше диаметр глаза, более короткие спинной и грудной плавники, больше жаберных тычинок на I дуге, длиннее хвостовой стебель по сравнению с вендюрской ряпушкой. Некоторые из этих признаков, в частности число тычинок, контролируются генетически (Решетников, 1979). С другой стороны, известны случаи взаимоперехода форм — крупной в мелкую и обратно, т. е. возможной реализации того или иного фенотипа в зависимости от экологического фона (Потапова, 1978). Так, мелкая форма ряпушки Онежского оз. в условиях Вашезера приобрела пластические признаки и темп роста, характерные для крупных форм ряпушки озер Карелии (Ильмаст, Стерлигова, 2006). Популяции ряпушки, обитающие в разных озерах, различаются также размерно-возрастной структурой, темпом роста, плодовитостью и другими показателями. Ряпушка из оз. Урос обладает более крупными размерами и массой тела, чем ряпушка из озер Вендюрское и Насоновское. Ряпушка оз. Мунозера по морфобиологическим показателям близка к мелкой ряпушке Онежского оз., но отличается от нее более высоким темпом роста, а типичная мелкая ряпушка из оз. Кимас — наиболее крупная в системе р. Каменной и приближается к крупным формам ряпушки по величине абсолютной плодовитости (Потапова, 1978; Первозванский, 1986).

Нам не удалось обнаружить вариаций качественных признаков, характерных только для одной популяции *P. longicollis*. Изученные нами популяции *P. longicollis* различаются по одним признакам и сходны по другим. Более того, гостальные экоформы гельминта из крупной и мелкой форм ряпушки не имеют достоверных различий ни по фенотипическому разнообразию, ни по фенотипической структуре. Полученные нами данные позволяют считать, что популяционная структура вида *P. longicollis*, формируемая в европейской ряпушке, представляет собой комплекс фенотипически сходных популяций, а обнаруженные различия в фенотипической изменчивости гельминта отражают особенности популяционных процессов паразита — цестоды *P. longicollis* и хозяина — ряпушки *Coregonus albula* в озерах Карелии.



## ВЫВОДЫ

1. Популяционная структура вида цестоды *P. longicollis*, формируемая в европейской ряпушке, представляет собой комплекс фенотипически сходных популяций.

2. Обнаруженные различия в фенотипической изменчивости *P. longicollis* отражают особенности популяционных процессов паразита и хозяина — ряпушки *Coregonus albula* в озерах Карелии и являются ответом на высокую экологическую изменчивость европейской ряпушки.

## Список литературы

- Аникиева Л. В. Фенотипическая изменчивость паразита окуня — цестоды *Proteocephalus persae* (Muller, 1780) (Proteocephalidae) в разных частях видового ареала // Паразитология. 2005. Т. 39, вып. 5. С. 386—396.
- Аникиева Л. В., Пронин Н. М. Популяционная изменчивость цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) из омуля *Coregonus autumnalis migratorius* оз. Байкал // Проблемы цестодологии. Вып. III. Сб. науч. тр. Зоол. ин-та. СПб., 2005. С. 19—32.
- Аникиева Л. В., Харин В. Н., Спектор Е. Н. Полиморфизм и структура популяции *Proteocephalus longicollis* Zeder, 1800 (Cestoda: Proteocephalidae) из европейской ряпушки *Coregonus albula* L. // Паразитология. 2004. Т. 38, вып. 5. С. 438—447.
- Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38—55.
- Ильмаст Н. В., Стерлигова О. П. Итоги вселения сиговых рыб в Вашозеро // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46, № 2. С. 219—223.
- 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.
- Ларина Н. И., Еремина И. В. Некоторые аспекты изучения фено- и генофонда вида и внутривидовых группировок // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 56—69.
- Первозванский В. Я. Рыбы водоемов района Костомукшского железорудного месторождения. Петрозаводск: изд-во «Карелия», 1986. 216 с.
- Потапова О. И. Крупная ряпушка *Coregonus albula* L. 1978. Л.: Наука. 1978. 132 с.
- Пугачев О. Н. Феногеографический анализ *Dactylogyrus phoxini* Malewitskaja, 1949 // Эколого-популяционный анализ паразито-хозяйственных отношений. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1988. С. 103—109.
- Решетников Ю. С. О связи сиговых рыб Сибири и Северной Америки // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука, 1979. С. 48—73.
- 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.
- Яблоков А. В. Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 3—14.
- Kralova I., Spakulova M. Intraspecific variability of *Proteocephalus exiguus* La Rue, 1911 (Cestoda: Proteocephalidae) as studied by the random amplified polymorphic DNA method // Parasitol. Res. 1996. Vol. 82. P. 542—545.

## POPULATIONAL VARIABILITY OF PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS (CESTODA: PROTEOCEPHALIDAE) IN THE VENDACE COREGONUS ALBULA FROM LAKES OF KARELIA

L. V. Anikieva

*Key words:* cestode, *Proteocephalus longicollis*, Proteocephalidae, vendace, *Coregonus albula*, variability.

## SUMMARY

Populational variability of *Proteocephalus longicollis* from the vendace inhabiting various types of Karelian water bodies was studied. High phenotypic diversity of the helminth and

polymorphism in the cestode's major functional complexes — attachment, trophic and reproduction — are established. High degree of phenotype pool realization was determined for various *P. longicollis* populations. Traits belonging to different functional complexes were shown to have different variability patterns. The highest stability was shown for the attachment organs of *P. longicollis*, which had similar values of qualitative indices and nature of variation. The traits of the trophic and reproduction complexes are more variable. The conclusion was made that the high intrapopulation diversity of *P. longicollis* is a response to high ecological variability of the vendace, and the distinctions in the phenotype variability of the helminth reflect the differences between population development patterns of the parasite (cestode *P. longicollis*) and its host (vendace *Coregonus albula*) in lakes of Karelia.

---