

УДК 576.895.121 : 575.8

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ
СТРУКТУРА ПАРАЗИТА ЛОСОСЕВИДНЫХ РЫБ ЦЕСТОДЫ
PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS (ZEDER, 1800)
В АКВАКУЛЬТУРЕ**

© Л. В. Аникиева

Институт биологии Карельского научного центра
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910
E-mail: anikieva@krc.karelia.ru
Поступила 22.08.2012

Изучена морфологическая изменчивость паразита лососевидных рыб цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) из естественной популяции пеляди *Coregonus peled* (Gmelin, 1789) (р. Пелядка, п-ов Таймыр) и в условиях аквакультуры в озере-питомнике Кучак (Западная Сибирь). Выявлены различия в морфометрических показателях паразита. Установлено, что обитание паразита *P. longicollis* в условиях аквакультуры сопровождается изменением средних значений признаков и характером их варьирования. Так, увеличивается число семенников и уменьшается длина бурсы цирруса. Обнаруженные особенности морфологии *P. longicollis* в сочетании с ослаблением взаимосвязей между трофико-репродуктивными признаками показывают, что адаптация паразита к хозяину, обитающему в условиях аквакультуры, достигается за счет пластичных признаков с широкой нормой реакции, т. е. онтогенетических и физиологических реакций.

Ключевые слова: аквакультура, морфологическая изменчивость, цестода *Proteocephalus longicollis*.

Одной из приоритетных задач современных экологических исследований является изучение водных сообществ в условиях меняющейся среды. Вселение новых для водоема видов приводит к существенным изменениям в структуре рыбного населения и перестройке трофических цепей (Решетников и др., 1982; Криксунов и др., 2005). Серьезные экологические риски связаны с паразитологическими проблемами. Расселение рыб за пределами естественного ареала сопровождается заносом неспецифичных паразитов, которые становятся причиной эпизоотий аборигенных видов, как это отмечалось при распространении моногенеи *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 в реках Беломорского и Баренцевоморского бассейнов (Шульман и др., 2001). Нематода *Anguillicola crassus* (Kuwahara et al., 1974) была интродуцирована в водоемы Европы вместе с перевозимым японским угрем. Она вызвала массовую гибель европейского угря и практически унич-

тожила его популяцию. Миксоза *Myxobolus cerebralis* (Hofer, 1903) была интродуцирована из Европы в США и стала причиной смерти лососевых. Азиатский паразит *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934 стал одним из широко распространенных паразитов в мире. Из Азии этот паразит интродуцирован в Европу, Австралию, Мексику, США и Канаду (Marcogliese, 2008). Развитие аквакультуры и интенсификация методов искусственного воспроизводства рыб способствуют возникновению и распространению паразитарных заболеваний, которые снижают выход товарной продукции (Головина и др., 2003).

Сиговые — ценные промысловые рыбы. В арктических и субарктических пресноводных водоемах сиговые рыбы составляют основную долю ихтиопродукции. В последнее время они все шире используются в качестве объектов товарного рыбоводства. Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1789) населяет озера и реки от Мезени на западе до Колымы на востоке. Живет в озерах и реках, подвидов не имеет, но имеются формы — речная, озерная и озерно-речная. Питается преимущественно зоопланктоном, достигает длины 40—58 см и массы 2690 г. В последние годы ареал пеляди значительно расширился за счет акклиматизационных работ. Ее современный ареал протянулся от Мурманской обл. на севере до Таджикистана на юге и от Германии на западе до Забайкалья и Монголии на востоке (Атлас., 2003). В зонах разведения пеляди часто достигает высокой численности и приводит к ее заболеванию цестода *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) — широко распространенный паразит лососевидных рыб. В Западной Сибири протеоцефалез распространен во многих озерах-питомниках (Альбетова, 1981; Размашкин, 1990).

Сведения о морфологической изменчивости паразитов в условиях аквакультуры крайне скудны. Фортунато (1987) провела сравнительный анализ неметрических вариаций признаков прикрепительного аппарата паразита карповых рыб моногенеи *Dactylogyrus vastator* Nybelin, 1924 из естественных водоемов и прудов разных рыбных хозяйств и показала, что состав вариаций и частоты их встречаемости в разных группировках *D. vastator* различаются. Фенофонд вида наиболее полно представлен в естественных водоемах, в рыбных хозяйствах он более беден. Нами (Аникиева, Румянцев, 1997) были изучены морфоэкологические показатели паразита окуня *Proteocephalus percae* (Müller, 1780) при переходе на интродуцированных в водоем сиговых рыб (сига и омуля). Установлено, что у последних зрелыми были только 50 % цестод. Они имели длинную шейку, большую зону половозрелых члеников и укороченную зону с формирующимися яйцами. Морфометрические показатели *P. percae* и характер их изменчивости в окуне и сиговых рыбах различались. Парное сравнение цестод из окуня—сига и окуня—омуля показало, что в нетипичных хозяйствах границы признаков *P. percae* и характер их изменчивости меняются. Цестоды из сига отличались более крупными размерами органов прикрепления, большей длиной половозрелых члеников и более высокими показателями вариабельности числа семенников. Сходные результаты по направленности изменений признаков были обнаружены у *P. longicollis*, перешедшей с аборигенных сиговых рыб (сига и ряпушки) на спонтанно вселившуюся в водоем корюшку. Цестоды из корюшки сочетали признаки экоформ, приуроченных к местным видам хозяев — сигу и ряпушке, но

отличались от аборигенных фенотипов сочетанием более крупных размеров органов прикрепления, короткой стробилой и широкими члениками (Аникиева, Иешко, 2010).

Цель настоящей работы — изучение морфологической изменчивости и популяционной структуры *P. longicollis* из природной популяции пеляди *P. peled* и рыб, выращиваемых в аквакультуре.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили 2 выборки половозрелых цестод: первая собрана из озера-питомника Кучак (Западная Сибирь, Тюменская обл., материал любезно предоставлен Л. М. Альбетовой), вторая — из р. Пелядки п-ова Таймыр, одного из притоков р. Енисей (коллекционный материал Центра паразитологии). Изучали морфологическую изменчивость признаков, относящихся к основным функциональным системам цестод. Признаки подразделяли на альтернативные (качественные) и количественные — измеряемые (пластические) и счетные (меристические) (Мина, 1986). Из альтернативных признаков анализировали форму сколекса и половозрелых члеников. Из количественных признаков — измеряемые признаки (ширинку сколекса, длину стробилы, длину и ширину половозрелых члеников, длину бурсы цирруса и размах крыльев яичника); счетный признак — число семенников и относительный признак — отношение длины бурсы цирруса к ширине членика. Статистические расчеты выполнены с использованием пакета программ Statistica 5.0. Значимость различий определяли по критериям Стьюдента и Фишера (Лакин, 1990) и коэффициенту *CD* (Майр, 1971). Внутрипопуляционное разнообразие определяли по среднему числу вариаций (μ) и доле редких вариаций (h), показатель сходства — по критерию идентичности (Животовский, 1982). Всего было изучено 35 половозрелых цестод из оз. Кучак и 25 половозрелых цестод из р. Пелядки (со сколексами 8 экз.).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В обеих выборках цестод обнаружено по 2 формы сколекса: ланцетовидная и вздутая и по 3 вариации формы члеников: короткая широкая, квадратная и удлиненная. В выборке из оз. Кучак ланцетовидная форма сколекса встречалась у 53 % особей, вздутая — у 47 %. В обеих выборках доминировали и субдоминировали особи с квадратной формой члеников. Цестоды с короткими широкими члениками были малочисленны, а с удлиненными — редки (рис. 1). Оценка внутрипопуляционного разнообразия и его структуры по признаку формы члеников не выявила различий между выборками: $\mu_{\text{оз. Кучак}} = 2.59 \pm 0.34$ против $\mu_{\text{р. Пелядка}} = 2.59 \pm 0.39$; h в обеих выборках равен 0.16 ± 0.07 . По критерию идентичности выборки незначимо отличались друг от друга ($r = 0.989$; $I = 1.16$).

Количественные признаки *P. longicollis* из пеляди оз. Кучак и р. Пелядки различались границами изменчивости показателей, их средними значениями и характером варьирования. Границы изменчивости двух признаков

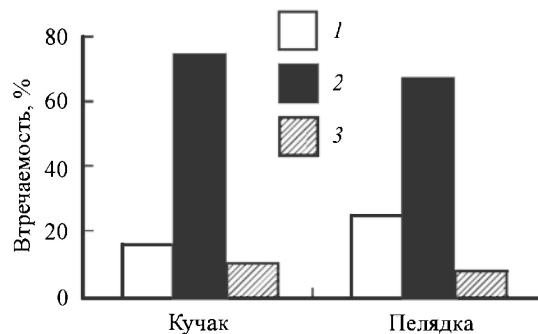


Рис. 1. Встречаемость частот вариаций формы члеников *P. longicollis* из пеляди оз. Кучак и р. Пелядка.

1 — короткая широкая, 2 — квадратная, 3 — длинная узкая.

Fig. 1. Occurrence of the frequencies of variation of segment shape in *P. longicollis* from *Coregonus peled* of the Kuchak Lake and the Pelyadka River.

(длины бурсы цирруса и размаха крыльев яичника) в выборке гельминтов из оз. Кучак были уже, чем в выборке из р. Пелядки (126—266 против 140—294 мкм и 210—665 против 217—805 мкм соответственно). Максимальные значения остальных признаков у гельминтов в оз. Кучак были выше, чем у гельминтов из р. Пелядки.

По средним значениям признаков сколекса и стробилы выборка из оз. Кучак отличалась от выборки из р. Пелядки большим числом семенников, меньшими размерами длины бурсы цирруса, меньшим отношением длины бурсы цирруса к ширине членика и более крупными размерами стробилы. По критерию Фишера выборка из оз. Кучак достоверно отличалась более высоким уровнем варьирования ширины сколекса, длины члеников, числа семенников, размаха крыльев яичника и длины стробилы (табл. 1). Ранжи-

Таблица 1

Морфометрические показатели (мкм) цестоды *Proteocephalus longicollis* из пеляди

Table 1. Morphometric variables (mkm) of the cestode *Proteocephalus longicollis* from *Coregonus peled*

Признаки	Популяции пеляди				Критерий Стьюдента	Критерий Фишера
	оз. Кучак		р. Пелядка			
	М ± m	yI	М ± m	yI		
Ширина сколекса	168 ± 4.8	344	156 ± 15.6	1512	0.8	4.4*
Длина членика	586 ± 42	62184	542 ± 28	22318	0.9	2.8*
Ширина членика	609 ± 34	39472	641 ± 38	41843	0.6	1.1
Число семенников	52 ± 2.4	204	38 ± 1.5	62	5.0*	2.3*
Длина бурсы цирруса	191 ± 5.8	1193	232 ± 8	1695	4.2*	1.4
Размах крыльев яичника	397 ± 19	12842	481 ± 35	31060	2.1	2.4*
Отношение длины бурсы цирруса к ширине членика	0.33 ± 0.01	0.002	0.38 ± 0.01	0.004	3.6*	2.0
Длина стробилы, см	3.93 ± 0.2	0.95	1.4 ± 0.1	0.22	11.5*	4.3*

Примечание. *p > 0.05.

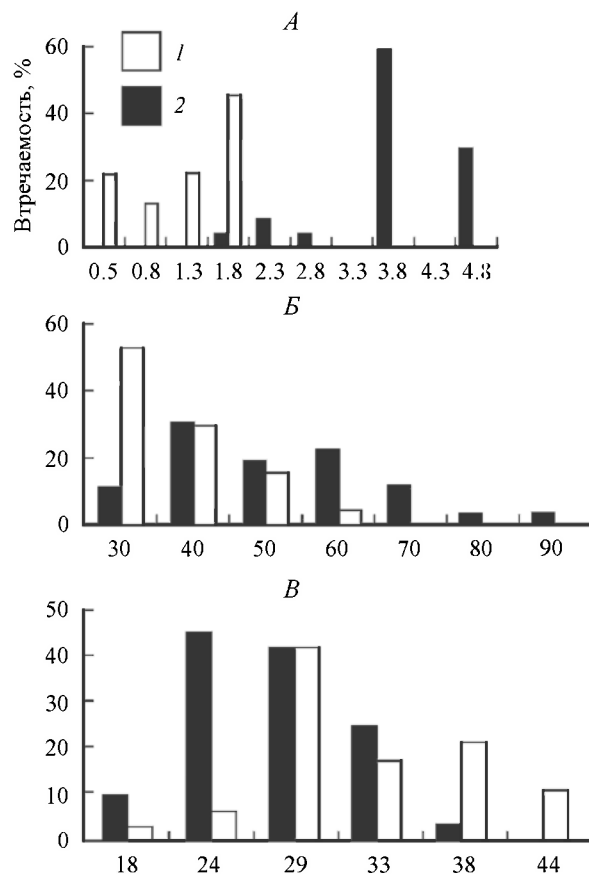


Рис. 2. Частотное распределение значений признаков *P. longicollis* из пеляди оз. Кучак и р. Пелядка.

A — длина стробилы, см; *B* — число семенников; *B* — длина бурсы цирруса, мкм. 1 — оз. Кучак, 2 — р. Пелядка.

Fig. 2. Frequency distribution of the characters' values in *P. longicollis* from *Coregonus peled* of the Kuchak Lake and the Pelyadka River.

рование значений признаков в вариационные ряды выявило различия в частотном распределении показателей: 95 % цестод из оз. Кучак имели большие размеры, чем из р. Пелядки, у 45 % особей была более короткая бурса цирруса и у 60 % особей — большее число семенников, чем в р. Пелядке (рис. 2).

Коэффициенты корреляции между трофико-репродуктивными признаками *P. longicollis* из оз. Кучак были ниже, чем из р. Пелядки (табл. 2). Коэффициенты различия *CD* между выборками, рассчитанные для двух важнейших систематических признаков: числа семенников и отношения длины бурсы цирруса к ширине членика, составили 0.63 и 0.46 соответственно.

Таблица 2

Матрица парных корреляций показателей состояния трофико-репродуктивных признаков *Proteocephalus longicollis* из двух популяций пеляди

Table 2. Matrix of paired correlations of the trophic-reproductive characters of the cestode *Proteocephalus longicollis* from two *Coregonus papeda* populations

Анализируемые факторы STAT. FACTOR ANALYSIS	Популяции пеляди							
	Переменная Variable	W	оз. Кучак			W	р. Пелядка	
N			L	RV	N		L	RV
W	1.00	0.44	0.54	0.67	1.00	0.59	0.92	0.95
N	0.44	1.00	0.17	0.17	0.59	1.00	0.53	0.56
L	0.54	0.17	1.00	0.65	0.92	0.53	1.00	0.85
RV	0.67	0.17	0.65	1.00	0.95	0.56	0.85	1.00

Примечание. W — ширина членика, N — число семенников, L — длина бурсы цирруса, RV — размах крыльев яичника.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение морфологических особенностей паразита лососевидных рыб цестоды *P. longicollis* из природной популяции пеляди р. Пелядки и ее интродуцированной формы из озера-питомника Кучак не выявило достоверных различий в частотах встречаемости вариаций формы члеников. Коэффициенты различия *CD* между выборками по основным систематическим признакам *P. longicollis* также оказались значительно ниже принятого подвидового уровня (Майр, 1971), что свидетельствует об отсутствии внутривидовых форм, имеющих самостоятельный таксономический статус. Полученные результаты позволяют предполагать сходство внутривидового разнообразия паразита в естественных условиях обитания пеляди и при ее товарном выращивании.

Полученные нами данные о популяционной структуре *P. longicollis* из разных мест обитания пеляди сопоставимы с простой структурой вида пеляди. Пелядь — один из немногих видов сиговых рыб, у которого не выделяют подвиды и внутривидовые формы. Однако у этого вида есть экологические формы (озерная, озерно-речная, речная и «карликовая»). Некоторые авторы указывают на наличие нескольких экологических форм пеляди в каждом крупном бассейне. Например, пелядь из Оби одни авторы разделяют на ряд локальных популяций, другие авторы рассматривают пелядь как единую популяцию. При акклиматизации пеляди наблюдается изменение многих пластических признаков, связанных с темпом роста в новых местах обитания; меристические признаки остаются более стабильными (Новоселов, Решетников, 1988).

Гордеевой и др. (2008) были исследованы морфологические и генетические признаки пеляди, натурализованной в озерах республики Тува. Для сравнения (в качестве донорской) авторы рассматривали пелядь из Ленинградской обл., ведущую свое происхождение от «дикой» пеляди из оз. Ендырь и широко расселенную в водоемы бывшего СССР. Результаты анализа изменчивости 18 полиморфных ядерных локусов, кодирующих белки

(аллоферменты), и участка митохондриальной (мт) ДНК, кодирующего 1-ю субъединицу *NADH*-дегидрогеназы, свидетельствовали о генетической и морфоэкологической дифференциации сформировавшихся в озерах Тувы популяций. Между ними обнаружены существенные различия по возрастному составу, темпу роста и внешней морфологии. Между выборками акклиматизированной пеляди наблюдались статистически значимые различия в аллельных частотах ряда локусов, хотя в целом уровень генетической дифференциации между популяциями невысокий (величина $F_{ST} = 0.028$).

Известно, что в естественных пресноводных водоемах численность паразитов поддерживается на определенном уровне по принципу обратной связи и не меняется на протяжении многих лет (Кеннеди, 1978). В озерах-питомниках в связи с регулярными посадками молоди рыб механизм обратной связи нарушается. Искусственное восстановление высокой численности восприимчивых к заражению паразитом хозяев приводит к высокой интенсивности заражения рыб (Размашкин, 1990). Зараженность природных популяций пеляди цестодой *P. longicollis* сравнительно невысока. В уральских притоках Нижней Оби она варьирует от 2 до 13 % при минимальной интенсивности инвазии (Гаврилов, Госькова, 2004). В условиях аквакультуры исторически сложившиеся паразито-хозяйинные отношения *P. longicollis*—пелядь нарушены. Численность паразита увеличивается в сотни и тысячи раз. У молоди сиговых при интенсивности инвазии 50—100 экз. паразитов возникает закупорка кишечника. У рыб старшего возраста из-за скопления гельминтов кишечник расширен, его стенка истончена. Масса рыб ниже нормативных показателей. У взрослых рыб при интенсивности инвазии до 1000 экз. гельминтов наблюдается снижение содержания жира в мускулатуре. При более интенсивной инвазии отмечают случаи жировой дегенерации печени (Альбетова, 1981).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение количественных признаков *P. longicollis* из природной популяции пеляди из озера-питомника выявило различия в морфометрических показателях паразита. Установлено, что обитание паразита в условиях аквакультуры сопровождается изменением средних значений признаков и характером их варьирования. Наиболее важный из них для существования популяции — размер стробилы, который определяет плодовитость (рождаемость), — основной демографический показатель популяции. Нами также показано, что изменчивость отдельных признаков гельминта в оз. Кучак имеет разную направленность: увеличивается число семенников и уменьшается длина бursы цирруса. Обнаруженные особенности морфологии *P. longicollis* в сочетании с ослаблением взаимосвязей между трофико-репродуктивными признаками показывают, что адаптация *P. longicollis* к обитанию в условиях аквакультуры достигается за счет пластичных признаков фенотипа, обладающих широкой нормой реакции, т. е. онтогенетических и физиологических реакций.

Сопоставление полученных данных с известными в литературе (Фортуна, 1987; Аникиева, Румянцев, 1997; Аникиева, Иешко, 2010) показыва-

ет, что популяционная и морфоэкологическая структуры паразитов в условиях аквакультуры формируются как приспособительный ответ на изменение условий жизни. На популяционном уровне возможно упрощение фенотипического разнообразия популяции за счет выпадения редких фенотипов и перераспределения частот фенотипов, как это было показано Фортунато (1987) на примере паразита карповых рыб моногении *D. vastator*. Гомеостатические реакции гельминтов вызывают изменения морфогенеза, т. е. затрагивают структуру и функцию организма. Высокая пластичность цестоды *P. longicollis*, разная направленность изменчивости количественных признаков и ослабление коррелятивных связей свидетельствуют об адаптивных модификациях, под защитой которых в новых условиях может происходить перестройка генотипа.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность Л. М. Альбетову, Д. А. Размашкину (СибРыбНИИПроект) и Е. Н. Протасову (Центр паразитологии) за предоставленный материал и помощь в работе.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга» (2009—2011).

Список литературы

- Альбетова Л. М. 1981. Протеоцефалез сиговых в озерных хозяйствах Тюменской области. Тр. ГосНИОРХ. 171 : 90—99.
- Аникиева Л. В., Румянцев Е. А. 1997. Морфологические показатели цестоды *Proteocephalus percae* (Cestoda, Proteocephalidae) — паразита окуня из двух видов сиговых рыб. Экологический мониторинг паразитов. Паразитарные системы в изменяющейся среде: прогнозирование последствий глобального потепления климата и растущего антропогенного пресса. Тез. докл. II съезда паразитолог. общ-ва (18—20 ноября 1997, С.-Петербург). СПб.: ЗИН РАН. 134—135.
- Аникиева Л. В., Иешко Е. П. 2010. Микроэволюционные аспекты морфологической изменчивости и специфичности цестод на примере паразита сиговых рыб цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Proteocephalidae). Паразитология. 44 (3) : 217—225.
- Атлас пресноводных рыб России. 2003. Т. 1 / Под ред. Ю. С. Решетникова. М.: Наука. 379 с.
- Гаврилов А. Л., Госькова О. А. 2004. Паразитофауна сиговых рыб р. Сыни. Матер. по флоре и фауне Ямало-Ненецкого автономного округа. Науч. вестн. Салехард. 3 (29) : 60—67.
- Головина Н. А., Стрелков Ю. А., Воронин В. Н., Головин П. П., Евдокимова Е. Б., Юхименко Л. Н. 2003. Ихтиопатология / Под ред. Н. А. Головиной и О. Н. Бауэр. М.: Мир. 448 с.
- Гордеева Н. В., Карманова О. Г., Шитова М. В. 2008. Генетическая и морфоэкологическая характеристика пеляди *Coregonus peled*, акклиматизированной в озерах Тувы. Вopr. ихтиол. 48 (5) : 601—610.
- Животовский Л. А. 1982. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам. В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука. 38—55.
- Кеннеди К. 1978. Экологическая паразитология. М.: Мир. 288 с.
- Криксунов Е. А., Бобырев А. Е., Бурменский В. А., Павлов В. Н., Ильмаст Н. В., Стерлигова О. П. 2005. Балансовая модель биотического сообщества Сямозера. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 54 с.

- Лакин Г. Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк. 352 с.
- Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир. 454 с.
- Мина М. В. 1986. Микроэволюция рыб. М.: Наука. 207 с.
- Новоселов А. П., Решетников Ю. А. 1988. Пелядь в новых местах обитания. В кн.: Биология сиговых рыб. М.: Наука. 78—114.
- Размашкин Д. А. 1990. Болезни и паразиты рыб в озерных рыбоводных хозяйствах Западной Сибири. В кн.: Паразиты и болезни гидробионтов ледовитоморской провинции. Новосибирск: Наука. 15—31.
- Решетников Ю. С., Попова О. А., Стерлигова О. П., Титова В. Ф., Бушман Л. Г., Иешко Е. П., Макарова Н. П., Малахова Р. П., Помазовская И. В., Смирнов Ю. А. 1982. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука. 234 с.
- Фортунато М. Э. 1987. Выделение неметрических вариаций и характеристика некоторых группировок *Dactylogyrus vastator* Nyb., 1924 (Monogenea), паразита карповых рыб. В кн.: Систематика, фаунистика, морфология паразитических организмов. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. 51—62 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 161).
- Шульман Б. С., Щуров И. Л., Иешко Е. П., Широков В. А. 2001. Влияние *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 (Monogenea: Gyrodactylidae) на популяцию атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в р. Кереть (Северная Карелия) и возможные меры борьбы с ним. В кн.: Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 40—48.
- Marcogliese D. J. 2008. First Report of the Asian Fish Tapeworm in the Great Lakes. Journ. Great Lakes Res. Internat. Assoc. Great Lakes Res. 34 : 566—569.

MORPHOLOGICAL VARIABILITY AND POPULATION STRUCTURE
OF THE CESTODE PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS (ZEDER, 1800)
IN AQUACULTURE

L. V. Anikieva

Key words: aquaculture, morphological variability, Cestoda, *Proteocephalus longicollis*.

SUMMARY

Morphological variability of the cestode *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) from *Coregonus peled* (Gmelin, 1789) was studied in natural host population from the Pelyadka River and in aquaculture from the Kuchak Lake. Variability of morphometric characters of the parasite is recorded. Sample from the Kuchak Lake differs from the sample collected in the Pelyadka River by a greater number of testes, larger size of worms, smaller size of cirrus bursa and smaller ratio of the cirrus bursa length and the width of proglottid.