

УДК 576.895.122.1 : 597.554.3+583.1 : 57.087.1

© 1994

## О МЕТОДАХ ИЗУЧЕНИЯ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МОНОГЕНЕЙ ПО ЖАБРАМ РЫБ

П. И. Герасев, В. К. Старовойтов

Распределение моногений по жабрам рыб подчиняется определенным закономерностям, для выяснения которых рассмотрено несколько методов анализа. При сравнении процентного распределения паразитов предложено использовать метод Фишера.

В последние годы определенное внимание было обращено на особенности заражения моногенами отдельных жабр рыб (Изюмова, Жарикова, 1982; Герасев, Старовойтов, 1988). Изучение зараженности отдельных участков жаберного аппарата рыб позволяет судить о механизме дыхания рыб, анализировать способы попадания червей на жабры, выявлять зависимость между числом паразитов и площадью жабр, а также коррелятивные связи между моногенами и другими жаберными паразитами.

В настоящей публикации на примере дактилогирид рассмотрены методы изучения распределения моногений по жабрам рыб, предложен метод сравнения долей зараженности (%) отдельных жабр и их участков, подведены некоторые итоги исследований распределения дактилогирид по жабрам.

При изучении зависимости между зараженностью жабр и потоками воды особое значение имеет так называемый «глохидиевый тест», при котором подсчитывается число глохидиев моллюсков на том или ином участках жаберного аппарата. Эти паразиты пассивно приносятся респираторными потоками, и их число указывает на омываемость отдельных участков жабр. Глохидиевый тест был предложен Палингом (Paling, 1968) и использован другими исследователями (Ясюк, 1986; Доровских, Матрохина, 1987; Wootten, 1974; Hanek, Fernando, 1978a, 1978b, и др.). Для определения омываемости секторов жабр (брюшного, среднего и спинного) может быть также использовано подпускание туши в ротовую полость неподвижной рыбе (Изюмова, Жарикова, 1982; Герасев, Старовойтов, 1988). Однако в этом случае необходимо помнить о возможности двух способов дыхания: «жаберном насосе» у неподвижных рыб и «напорной вентиляции» — у плывущих.

При сравнении зараженности отдельных жабр, выраженной в абсолютных цифрах, обычно используется критерий Стьюдента. По нашим данным (Герасев, Старовойтов, 1988), распределение червей на отдельном участке жабр, если паразиты встречаются на нем в 100 % случаев, может подчиняться нормальному закону; при экстенсивности заражения жабры меньше 100 % — негативному биномиальному или распределению Пуассона (редкое событие). Применение критерия Стьюдента ограничено выборками с нормальным распределением частот (Зайцев, 1984). Более того, даже использование непараметрических критериев при сравнении средних из выборок с разными типами распределения нам кажется несколько сомнительным.

Можно предположить, что сравнение долей червей, обнаруженных на различных участках жаберного аппарата, будет более показательным для изучения особенностей распределения моногеней, чем сравнение зараженности отдельных жабр в абсолютных цифрах.

Для анализа распределения моногеней по жабрам рыб уже был использован (Герасев, Старовойтов, 1988; Доровских, 1991) метод сравнения долей по Фишеру (Плохинский, 1970; Зайцев, 1984). Здесь для обоснования применения этого метода важно подчеркнуть, что каждый участок жабр является частью единого жаберного аппарата, и поэтому при сравнении в долях определяются закономерности распределения как такового. И наоборот, при сравнении в абсолютных цифрах улавливаются только различия в зараженности. Также можно отметить, что зараженность жабр в абсолютных цифрах у рыб, например разного размера, может различаться на порядок, но доли червей на жабрах будут равны, и, более того, сравнение долей проще, чем анализ зараженности в абсолютных цифрах. Также важно, что при сравнении долей исчезает прямая пропорциональная зависимость между интенсивностью заражения и достоверностью различий.

Сравнение долей (%) по Фишеру осуществляется по следующей формуле

$$F_d = (\varphi_1 - \varphi_2)^2 \frac{n_1 n_2}{n_1 + n_2} \quad (v_1 = 1, \quad v_2 = n_1 + n_2 - 2),$$

где  $\varphi$  — процент в радианах,  $n$  — число вскрытых рыб,  $v$  — степени свободы.

В случаях применения критерия Фишера для сравнения долей зараженности отдельных жабр он используется в расширенной интерпретации. При его обычном применении (Плохинский, 1970; Зайцев, 1984) сравниваются доли из двух рядов, где за объем выборки принимается сумма ряда, а за долю — часть ряда, несущая определенный признак (что равнозначно в паразитологии понятию экстенсивности заражения). В наших примерах доля вычисляется как средняя для вскрытых рыб, поэтому за объем выборки принимается число исследованных хозяев.

Для показа отличий при сравнении распределения моногеней по жабрам рыб в абсолютных цифрах и долях в табл. 1 приведен ряд литературных данных.

Из табл. 1 видно, что в распределении дактилогирусов по жабрам рыб есть определенная статистически достоверная закономерность: доля червей на II паре жабр больше, чем на I и III парах; доля на I жабрах не отличается от доли на III жабрах; доля паразитов на IV паре жабр является достоверно наименьшей ( $II > I = III > IV$ ). Это долевое распределение, весьма вероятно, объясняется тем, что максимальные потоки воды (судя по глосидиевому тесту) проходят между I и II и II и III жабрами, т. е. имеется прямая зависимость между степенью омываемости жабры и долей обнаруженных на ней червей.

В табл. 1 во всех случаях сравнения заражения, выраженного в абсолютных цифрах, с распределением долей показана более низкая чувствительность критерия Фишера для выявления достоверности различий по сравнению с критерием Стьюдента или непараметрическими критериями. Статистически достоверно неразличимая встречаемость долей червей на отдельных парах жабр при средних объемах выборок ( $N=20-65$ ) может свидетельствовать о равнозначности отдельных пар жабр для поселения моногеней. Хотя, более вероятно, отсутствие достоверных отличий в долевого распределения в этих случаях связано с недостаточным числом вскрытых рыб. При увеличении объема выборки до 100 рыб и более (Доровских, Матрохина, 1987) при сравнении абсолютных значений зараженности отдельных пар жабр число червей на каждой из них становится достоверно отличаю-

Т а б л и ц а 1

Количественное и процентное распределение дактилогирусов по жабрам рыб  
(по данным разных авторов)Table 1. Distribution of Dactylogyridae by the gills of fishes in quantity and percentage  
(by data of different authors)

Вид паразита	Вид и число рыб	Количество и процент зараженности жабр				Автор
		I	II	III	IV	
<i>Dactylogyrus anchoratus</i>	Карп 57	25.6	23.8*	22.9*	20	Изюмова, Жарикова, 1982
	Карась 52	27.7*	25.7*	24.8*	21.8*	
<i>D. chranilowi</i>	Синец 20	15.9*	18.4*	16*	12.6	Те же
	Синец 18	25.3*	29.4*	25.4*	20*	
	Синец 18	11.3*	12.7*	9	12.3*	
<i>Dactylogyrus</i> spp.	Лещ 25	24.9*	28*	19.9*	27.2*	Тот же
	Лещ 25	1.6*	3.7	1.7*	0.5	
<i>D. amphibothrium</i>	Ерш 167	21.1*	49.1*	22.8*	7	Доровских, Матро- хина, 1987
	Ерш 65	2.35*	3.71	2.64*	1.42	
	Ерш 65	23.2*	36.6*	26.1*	14.1*	
<i>D. legionensis</i>	<i>Barbus</i> <i>b. bocagei</i> 109	0.72	0.93	0.59	0.22	Wootten, 1974
	<i>Barbus</i> <i>b. bocagei</i> 109	29.4*	37.7	23.8*	9	
Итого	513	1.9	2.2*	2.3*	1.2	Gonzalez-Lanza, Alvarez-Pellitero, 1982
	513	24.9*	29*	30*	16*	
		25.9*	33.9	24.4*	15.9	

Примечание. Звездочкой отмечены достоверно не различающиеся значения числа или % (нижняя строка) паразитов при попарном сравнении жабр у отдельных хозяев; тире — данных нет; I—IV — пары жабр.

шимся от числа моногеней с другой пары жабр. И только при таком числе вскрытий выявляются определенные закономерности (Доровских, Матрохина, 1987; Gonzalez-Lanza, Alvarez-Pellitero, 1982, наст. публ.: табл. 1, графа «Итого») в распределении долей дактилогирусов по жабрам рыб, которые рассмотрены выше. Причем увеличение выборки до 500 (табл. 1) не снимает этих закономерностей, хотя известно, что с увеличением объема выборки недостоверные различия становятся статистически достоверными. Это может свидетельствовать о природной естественности данной закономерности в распределении долей моногеней по жабрам, не зависящей от увеличения числа вскрытых рыб. Таким образом, несмотря на относительно низкую мощность критерия Фишера для сравнения долей, в отличие от анализа зараженности жабр в абсолютных цифрах именно он позволяет выявить определенные закономерности в распределении дактилогирусов по жабрам рыб.

При анализе распределения *Ancyrocephalus paradoxus* на жабрах судака (*Stizostedion lucioperca*) показана противоположная закономерность — моногеней избегают участков жабр с повышенной омываемостью (табл. 2). Более подробно это явление рассмотрено в работе Герасева, Старовойтова (1988). Здесь только заметим, что сравнение зараженности полужабр дает больше информации для анализа распределения моногеней, чем сравнение целых жабр. Но то, что каждая жабра состоит из двух полужабр, забывается даже при разработке методики разделения жаберного аппарата рыб на отдельные участки (Сиссоко, Мирошниченко, 1993).

Распределение моногеней по отдельным полужабрам (жабрам), по-видимому, скоррелировано не только с объемом водных потоков, но и с площадью жабр (Доровских, 1991; Wootten, 1974).

Таблица 2

Процентное распределение по жабрам судака *Ancyrocephalus paradoxus*  
(по Герасеву, Старовойтову, 1988)

Table 2. Distribution of *Ancyrocephalus paradoxus* by the gills of zander in percentage  
(by Gerasev, Starovoitov, 1988)

Часть жаберного аппарата	Жабры							
	I		II		III		IV	
	наружная	внутренняя	наружная	внутренняя	наружная	внутренняя	наружная	внутренняя
Полужабра	24.5 <sup>1</sup>	3 <sup>5</sup>	11.7 <sup>4</sup>	9 <sup>4</sup>	6.7 <sup>4</sup>	11.7 <sup>4</sup>	1.4 <sup>5</sup>	32 <sup>1</sup>
Жабра		27.5 <sup>1</sup>		21 <sup>2</sup>		18.1 <sup>2</sup>		33.4 <sup>1</sup>
Две соседние полужабры разных пар жабр		14.7 <sup>3</sup>			15.7 <sup>3</sup>		13.1 <sup>3</sup>	

Примечание. <sup>1-5</sup> — индексы; одинаковые индексы — достоверно не различающиеся значения долей; вскрыто 154 судака.

Анализ распределения моногеней по отдельным жабрам может быть дополнен разделением жабр на 3 сектора (брюшной, средний и спинной). Литературные данные по такому распределению дактилогирид представлены в табл. 3.

Из табл. 3 видно, что достоверно большая доля дактилогирид концентрируется в среднем секторе жабр, что, по-видимому, связано с большей омываемостью водой этого участка жаберного аппарата или другими факторами.

Особняком стоят данные Вуттена (Wootten, 1974), который у ерша показал преимущественное, достоверно большее по нашим перерасчетам (58.7%), паразитирование *Dactylogyrus amphibothrium* на дорсальном секторе жабр. Доровских и Матрохина (1987) указывают на предпочтительное паразитирование этого вида в среднем секторе, но, к сожалению, в их работе нет ссылки на статью Вуттена и обсуждения данных последнего.

Вуттен предполагает, что концентрация червей в спинных секторах жабр может быть связана с оседанием онкомирацидиев на поверхность тела рыб и их миграцией именно на эти участки жабр. В то же время с помощью глосидиевого теста он показал преимущественное омывание вентрального сектора. Последнее может свидетельствовать (в противовес первому пред-

Таблица 3

Процентное распределение некоторых дактилогирид по секторам жабр  
(по данным разных авторов из табл. 1, 2)

Table 3. Distribution of some Dactylogyridae by the sectors of the gills in percentage  
(by data of different authors from tabl. 1, 2)

Паразит	Сектор			Хозяин	N
	брюшной	средний	спинной		
<i>Ancyrocephalus paradoxus</i>	30.8	64.5	4.7	Судак	154
<i>Dactylogyrus anchoratus</i>	19.9*	61.5	18.6*	Карп	57
»	18.1*	64.9	17*	Карась	52
<i>Dactylogyrus charanilowi</i>	14*	58.9	27*	Синец	18
<i>Dactylogyrus</i> spp.	35.2*	43.7*	21.1*	Лещ	25
Итого	23.6*	58.7	17.7*		326

Примечание. Звездочкой отмечены достоверно различающиеся доли.

положению) о том, что черви предпочитают спинные сектора, избегая мощных потоков воды. Возможно, что паразитирование *Ancyrocephalus paradoxus* в «уголках» жабр судака (в месте их прирастания к нижней челюсти или черепу), где концентрируется больше 30 % моногений, определяется сочетанием двух факторов: миграцией постларв по поверхности тела с попаданием червей именно в «уголки» жабр (Lambert, 1980, fig. 4) и избеганием червями мощных потоков (Герасев, Старовойтов, 1988). Таким образом, анализ распределения моногений по участкам жабр способствует решению вопроса о путях заражения жабр рыб этими паразитами.

Помимо разделения жаберного аппарата на отдельные жабры (полужабры) и секторы, жабры могут быть подразделены на зоны: внутреннюю, центральную и наружную. Отметим, что молодые черви предпочитают сидеть ближе к жаберной дуге (внутренняя зона). По мере созревания они перемещаются в среднюю часть жаберной пластинки (Изюмова и др., 1982; Доровских, Матрохина, 1987; Изюмова, 1988). Также очевидно, что первая зона омывается в наименьшей степени и виды моногений или их возрастные группы, избегающие мощных потоков, будут встречаться преимущественно около жаберной дуги (например, по нашим данным, крупные дактилогириды: *Dactylogyrus sphyrna*, *D. robustus*, *Ancyrocephalus paradoxus*).

В последнее время были предприняты попытки сравнить в долях распределение дактилогирисов по жабрам и их секторам в различные сезоны года (Доровских, 1988) и проанализировать паразитирование на жабрах нескольких видов паразитов (Доровских, Матрохина, 1987). Однако эти материалы статистически не обработаны. Можно считать, что применение метода сравнения долей по Фишеру позволило бы показать в этих случаях статистически достоверные закономерности.

#### Список литературы

- Герасев П. И., Старовойтов В. К. Распределение *Ancyrocephalus paradoxus* (Monogenea) по жабрам взрослых судаков *Stizostedion lucioperca* Куршского залива // Тр. ЗИН АН СССР. 1988. Т. 177. С. 89—99.
- Доровских Г. Н. Распределение паразитов по жабрам красноперки // Паразитология. 1988. Т. 22, вып. 1. С. 76—83.
- Доровских Г. Н. Распределение *Dactylogyrus cordus* (Monogenea: Dactylogyridae) на жабрах ельца [*Leuciscus leuciscus* (L.)] в условиях нормоксии и гипоксии // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 2. С. 163—167.
- Доровских Г. Н., Матрохина С. Н. Распределение некоторых видов паразитов на жабрах ерша // Паразитология. 1987. Т. 21, вып. 1. С. 64—68.
- Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
- Изюмова Н. А. Некоторые итоги изучения биологии дактилогирид карповых рыб // Тр. ЗИН АН СССР. 1988. Т. 177. С. 77—88.
- Изюмова Н. А., Жарикова Т. И. О некоторых особенностях распределения *Dactylogyrus anchoratus* и *D. chranilowi* (Monogenoidea (Beneden) Burchowsky, 1937; Dactylogyridae Burchowsky, 1937) на жабрах карася, карпа и синца // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 1982. Т. 46 (49). С. 89—100.
- Изюмова Н. А., Жарикова Т. И., Маштак А. В., Степанова М. А. Некоторые факторы, определяющие численность и структуру популяции дактилогирид карповых рыб // Гельминты в пресноводных биоценозах. М., 1982. С. 17—31.
- Плохинский Н. А. Биометрия. МГУ, 1970. 377 с.
- Сиссоко М., Мирошниченко А. И. Об унификации методики изучения паразитов жабр рыб // XI Конф. Украин. о-ва паразитол. Киев, 1993. С. 145—146.
- Ясюк В. П. О некоторых особенностях распределения дактилогирисов и глохий двустворчатых моллюсков на жабрах леща, плотвы и синца // Экол. и физиол. рыб Куйбышевского водохранилища. 1986. С. 129—138.
- Gonzalez-Lanza M. C., Alvarez-Pellitero M. P. Description and population dynamics of *Dactylogyrus legionensis* n. sp. from *Barbus barbus bocagei* Stein // J. Helminthol. 1982. Vol. 56. P. 263—273.
- Hanek G., Fernando C. H. Spatial distribution of gill parasites of *Lepomis gibbosus* (L) and *Amploplites rupestris* (Raf) // Can. J. Zool. 1978a. Vol. 56. P. 1235—1240.

- H a n e k G., F e r n a n d o C. H. The role of seasonal, habitat, host age, and sex on gill parasites of *Lepomis gibbosus* (L) // *Can. J. Zool.* 1978b. Vol. 56. P. 1247—1250.
- L a m b e r t A. Oncomiracidiums et phylogenese des Monogenea (Plathelminthes). I Partie: Developpement post larvaire // *Annales Parasitol.* 1980. Vol. 55, N 2. P. 165—198.
- P a l i n g J. E. A method of estimating the relative volumes of water flowing over the different gills of a freshwater fish // *J. Exp. Biol.* 1968. Vol. 118. P. 533—544.
- W o o t t e n R. The spatial distribution of *Dactylogyrus amphibothrium* on the gills of ruffe *Gymnocephalus cernua* and its relation to the relative amounts of water passing over the parts of the gills // *J. Helminthol.* 1974. Vol. 48. P. 167—174.

ЗИН РАН, С.-Петербург,  
АтлантНИРО, Калининград

Поступила 10.01.1994

## ON METHODS FOR THE STUDY OF MONOGENEAN DISTRIBUTION IN FISH GILLS

P. I. Gerashev, V. K. Starovoirov

*Key words:* Monogenea, location in gills, infection rate, Fisher's criterium.

### S U M M A R Y

The infection rate with monogeneans of different sites of fish gills was examined. The comparative analysis of average parts (in %) was made after Fisher

$$F_d = (\varphi_1 - \varphi_2)^2 \frac{n_1 n_2}{n_1 + n_2} \quad (v_1 = 1, v_2 = n_1 + n_2 - 2),$$

where  $\varphi$  is a percentage in radians,  $n$  — the number of fishes dissected,  $v$  — degrees of freedom. It was shown statistically, that part (%) of dactylogyrids on II pairs of the gills is significantly greater than parts from I and III pairs of the gills. The parts of the parasites were not distinguished on I and III pairs of the gills. The part of worms on IV pair of the gills is the least. It was shown that statistically significant part of the dactylogyrids was observed in the middle sector of the gills. Factors, which could lead to unequal distribution of monogeneans on the gills, are discussed. The main factor appears to be a volume of water stream passing through different pairs of the gills.