

УДК 576.895.121 : 597.583.1

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И МЕХАНИЗМ РЕГУЛЯЦИИ
ЧИСЛЕННОСТИ ПЛЕРОЦЕРКОИДОВ
TRIAENOPHORUS NODULOSUS
(CESTODA, TRIAENOPHORIDAE)

И. А. Евланов

Показан характер распределения численности плероцеркоидов *Triaenophorus nodulosus* в зависимости от возраста хозяина. Установлено, что их распределение у окуня в возрасте 0+—4+ лет имеет перерасеянный характер и описывается отрицательным биномом. В возрасте 5+—8+ лет распределение паразитов носит нормальный характер, что возможно за счет изменения регулирования численности паразитов. Рассмотрен механизм регулирования численности плероцеркоидов *T. nodulosus*.

Одним из важных вопросов современной ихтиопаразитологии является изучение численности популяции паразитов. Исследование взаимоотношений популяций паразитов и хозяев с учетом всех факторов, участвующих в регулировании их численности, важно для оценки эпизоотического состояния естественных водоемов, определения пороговой численности паразитов, а также использования паразитов как экологических индикаторов антропогенного воздействия на водные экосистемы.

Однако исследование популяций паразитов связано с трудностями методического характера. Много еще неясного в определении численности отдельных стадий паразитов, о чем свидетельствуют материалы симпозиума, посвященного этой проблеме (Гельминты в пресноводных биоценозах, 1982).

Мы на примере плероцеркоидов *Triaenophorus nodulosus* — широко распространенного паразита окуня — изучили их распределение и механизм регуляции в зависимости от возраста хозяина.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран при изучении паразитофауны рыб оз. Виштынецкого Калининградской обл. Его площадь 1650 га, максимальная глубина 53 м, средняя — 12.5 м. Озеро слабопроточное, по степени трофности относится к олиготрофным водоемам с некоторыми чертами мезотрофии (Алексеев, 1970).

В августе 1979 г. исследовано 263 экз. окуней в возрасте 0+—8+ лет (см. таблицу), относящихся к локальному стаду из района Биостанции. Ранее указывалось (Евланов, 1982), что популяция окуня этого озера представлена тремя локальными стадами.

Печень окуня изучали при помощи бинокулярного микроскопа МБС-2. В зависимости от физиологического состояния паразита нами условно выделены три стадии его развития: 1-я — внедрившийся в печень плероцеркоид, тело которого еще не окружено соединительнотканной оболочкой; 2-я — инкапсулированный плероцеркоид, капсула белого цвета, при разрыве ее стенки паразит сохраняет подвижность; 3-я — плероцеркоид заключен в капсулу

Параметры распределения плероцеркоидов *Trianophorus nodulosus*
в популяции окуня

Возраст окуня	N	E	J	M	m_M	s^2	s^2/M	K	χ^2
0+	40	80.5	1—26	4.17	1.03	41.62	9.97	2.14	99.5
1+	42	83.3	1—50	6.88	1.44	85.47	12.42	1.70	99.5
2+	30	90.0	1—31	9.53	2.01	117.96	12.37	1.19	80.0
3+	25	76.0	1—26	4.88	1.29	40.18	8.23	1.47	72.5
4+	25	84.0	1—7	2.68	0.45	4.89	1.82	0.30	40.0
5+	26	81.4	1—4	1.75	0.22	1.25	0.69		99.5
6+	25	68.0	1—4	1.36	0.19	0.99	0.72		99.5
7+	25	68.0	1—3	1.32	0.16	0.64	0.48		99.5
8+	25	60.0	1—2	1.04	0.13	0.45	0.43		99.5

Примечание. N — число исследованных рыб; E — экстенсивность инвазии; J — интенсивность инвазии в шт; M — индекс обилия, в шт; m_M — ошибка средней; s^2 — дисперсия; k — коэффициент агрегированности паразитов; χ^2 — значения хи-квадрат, в %.

с твердой оболочкой, при разрыве стенки которой паразиты оказываются неподвижными (процесс петрификации).

Статистическая обработка материала проведена с учетом замечаний Бреева (1972, 1976).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Данные, характеризующие встречаемость, численность и тип распределения плероцеркоидов *T. nodulosus*, представлены в таблице. С увеличением возраста окуня (0+—8+ лет) показатели экстенсивности заражения и индекса обилия сначала возрастают, а потом снижаются. Однако встречаемость паразитов в популяции окуня независимо от возраста хозяина остается высокой и колеблется в пределах 60—90 %, в то время как значения индекса обилия уменьшаются более чем в 9 раз (max=9.53; min=1.04). Такая динамика в развитии популяционных отношений в системе паразит—хозяин возможна только лишь при различном механизме регулирования численности паразитов.

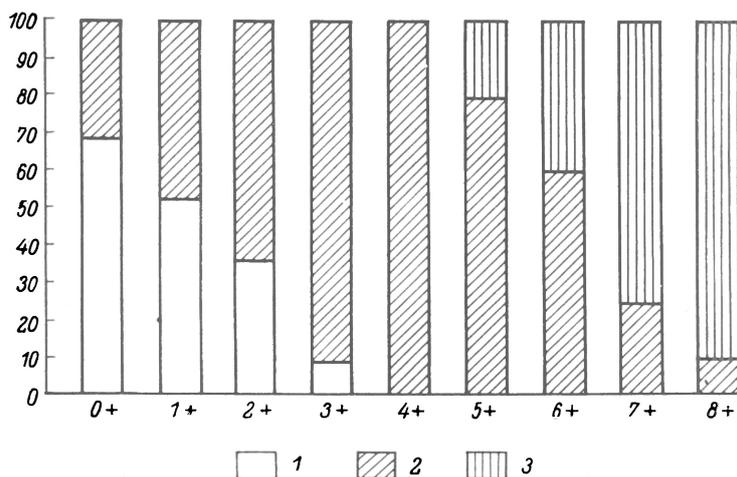
Большинство исследователей считают, что для паразитических организмов характерны два типа распределения — более или менее нормальное и перерасеянное (Бреев, 1972, 1976; Kennedy 1968; 1970; Croffton 1971, и др.).

Анализ наших данных свидетельствует о том, что распределение плероцеркоидов *T. nodulosus* с возрастом изменяется; это является одной из важнейших характеристик состояния популяции паразитов. В возрасте окуня 0+—4+ лет распределение плероцеркоидов соответствует негативному биномиальному распределению. Критерий Пирсона, отражающий достоверность между эмпирическими и теоретическими частотами, высок в большинстве случаев (см. таблицу). Только у окуня в возрасте 4+ лет соответствие между эмпирическими и теоретическими значениями заметно ниже, всего — 40%. У рыб этого возраста (0+—4+ лет) сильно изменяется величина дисперсии, которая отражает характер взаимоотношений между хозяином и паразитом. Ее значение с возрастом окуня снижается более чем в 24 раза (max=117.96; min=4.89), т. е. при увеличении возраста окуня регулирование взаимоотношений между хозяином и популяцией плероцеркоидов становится все более жестким (см. таблицу). Коэффициент агрегированности паразитов (K), определяющий величину накопления паразитов в одной особи хозяина, заметно убывает с 2.14 (0+ лет) до 0.30 (4+ лет).

Негативно биномиальное распределение плероцеркоидов *T. nodulosus* в популяции окуня свидетельствует о неодинаковой возможности заражения рыб паразитами. Действительно, в популяции окуня в возрасте 0+—4+ лет были особи, свободные от плероцеркоидов, особи, имеющие единичное количество цист, и особи с высокой интенсивностью заражения (20—50 экз. цист). Уменьшение значения величины дисперсии и индекса обилия паразитов (см. таблицу) свидетельствует о заметной перестройке в системе паразит—хозяин. По всей видимости, по этой причине распределение плероцеркоидов *T. nodulosus* у хозяина в возрасте 4+ лет менее всего соответствует отрицательному бино-

миальному распределению. В теоретическом аспекте можно говорить, что с увеличением возраста хозяина (0+—4+ лет) взаимоотношения между популяцией паразитов и хозяином носят все менее случайный характер.

В возрасте хозяина 5+—8+ лет перерасеянный тип распределения плероцеркоидов *T. nodulosus* в популяции хозяина заменяется нормальным (см. таблицу). Следует отметить, что величина хи-квадрат (критерий Пирсона) дает исключительно высокую достоверность между эмпирическими и теоретическими частотами распределения плероцеркоидов в популяции хозяина (см. таблицу). Величина дисперсии снижается с 1.25 (5+ лет) до 0.45 (8+ лет), т. е. в этом случае можно говорить о наиболее жестком типе регуляции численности плероцеркоидов *T. nodulosus* в популяции хозяина. Нормальное распределение плероцеркоидов в популяции хозяина свидетельствует о том, что рав-



Соотношение разных стадий цист плероцеркоидов от возраста хозяина.

1 — первая стадия; 2 — вторая стадия; 3 — третья стадия. По оси абсцисс — возраст; по оси ординат — проценты.

новероятно обнаружение как зараженных особей с минимальным значением индекса обилия, так и свободных от паразитов окуней.

По нашему мнению, перерасеянный тип распределения популяции плероцеркоидов *T. nodulosus* у хозяина в возрасте 0+—4+ лет характеризуется превышением порогового уровня численности паразитов. Это приводит к нарушению равновесия системы паразит—хозяин, вследствие чего увеличивается смертность в популяции хозяина среди наиболее зараженных особей. В конечном итоге система паразит—хозяин возвращается к динамическому равновесию, о чем свидетельствует нормальный характер распределения популяции плероцеркоидов в возрасте 5+—8+ лет.

Механизм регуляции численности плероцеркоидов *T. nodulosus* тесно связан с особенностями питания окуня, которое определяется экологией хозяина в различном возрасте.

На рисунке показано соотношение различных стадий развития плероцеркоидов *T. nodulosus* в популяции хозяина, которое делает более понятным механизм регулирования численности популяции паразита.

У окуней в возрасте 0+—3+ лет встречаются две стадии развития паразитов — I и II. С увеличением возраста хозяина процент молодых плероцеркоидов, еще лишенных соединительнотканной оболочки, уменьшается. По данным Купермана (1973, 1979), формирование плероцеркоидов в печени окуня длится 40—45 дней. В возрасте 4+ лет у окуня отмечена только вторая стадия развития паразита, т. е. все плероцеркоиды *T. nodulosus* заключены в соединительнотканную оболочку. Такое соотношение стадий развития плероцеркоидов в популяции окуня в возрасте 0+—4+ лет свидетельствует не только о качественных изменениях в спектре питания хозяина, но и о регуляции поступления паразитов в организм рыбы. По-видимому, процесс поступления

плероцеркоидов в популяцию хозяина заканчивается в его возрасте 3+. Для рыб старших возрастов (5+—8+ лет) характерно наличие двух стадий развития плероцеркоидов — II и III типа, причем доля стадий II типа заметно снижается, т. е. в популяции окуня преобладают рыбы, имеющие не только низкую численность паразита, но и те, у которых капсулы плероцеркоидов подвергаются изоляции от организма хозяина.

Давыдов (1979), исследовавший процесс развития капсул плероцеркоидов *T. nodulosus* в организме хозяина, установил, что активное поглощение питательных веществ из организма хозяина имеет место только в период роста и развития паразита, т. е. на I и II стадиях развития плероцеркоидов. На III стадии плероцеркоиды подвергаются дегенерации, капсула полностью коллагенизируется, теряет клеточную структуру, а паразит погибает. Такая картина обусловлена изменением спектра питания окуня. Герасимов (1983), проводивший подводные наблюдения за особенностями питания и распределения рыб оз. Виштынецкого, отмечает, что у окуня идет активный процесс смены спектра питания в течение сезона. При этом беспозвоночные, составляющие основу питания в начале сезона, к концу перестают встречаться или играют незначительную роль. Интенсивное развитие растительного субстрата снижает доступность кормовых беспозвоночных, и в первую очередь подвижных, активно реагирующих на приближение хищника. Отмечено, что заражение копепод личинками цестод определяется не только их физиологией, но также и чертами биологии самих рачков, их пространственным размещением (Маркевич, Куперман, 1982).

Таким образом, распределение и регуляция численности плероцеркоидов *T. nodulosus* в популяции окуня Виштынецкого озера носит сложный характер и может быть представлено следующим образом.

В возрасте хозяина 0+—4+ лет распределение паразитов в популяции окуня имеет перерассеянный характер, который описывается отрицательным биномом. У рыб этого возраста отмечаются активный процесс поступления плероцеркоидов в популяцию хозяина, на которое указывает соотношение стадий развития паразитов, и активная элиминация части популяции паразита вместе с хозяином. Интенсивность заражения окуня в возрасте 0+—4+ лет превышает пороговый уровень. В данном случае отрицательное биномиальное распределение свидетельствует о неустойчивости системы паразит—хозяин.

В возрасте окуня 5+—8+ лет распределение паразитов носит нормальный характер, поступления плероцеркоидов в организм хозяина не происходит, отмечается только процесс элиминации сильно зараженных рыб за счет их сильной инвазии в младшем возрасте. Фактор смертности хозяина служит причиной снижения численности плероцеркоидов, поэтому и наблюдаются изменения типа распределения паразитов в популяции хозяина от отрицательного биномиального к нормальному.

Для природных популяций рыб интересно знать уровень пороговой численности паразитов, при котором не возникает болезнь. Этот показатель не может иметь одинаковое значение для всех водоемов из-за существования различных экологических условий для каждого конкретного из них.

По материалам наших исследований установлено, что до возраста 8+ лет доживают особи хозяина, имеющие не более двух капсул паразитов, т. е. при такой интенсивности заражения наблюдается равновесность в системе паразит—хозяин.

Дальнейшая углубленная разработка теории популяционной численности паразитов открывает широкую перспективу для решения задач в области экологической паразитологии и в первую очередь понимания взаимоотношений в системе паразит—хозяин.

Л и т е р а т у р а

- А л е к с е е в Н. К. Биогеографический очерк озера Виштынецкого. — Тр. Калининград. тех. ин-та рыбн. пром. и хоз-ва, 1970, вып. 26, с. 54—60.
- Б р е в К. А. Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов. Л., Наука, 1972. 70 с.
- Б р е в К. А. Применение математических методов в паразитологии. — Изв. Гос. науч.-исс. ин-та озерн. и речн. рыб. хоз-ва, 1976, т. 105, с. 118—135.

- Гельминты в пресноводных биоценозах. М., Наука, 1982. 234 с.
- Герасимов Ю. В. Условия нагула бентосоядных рыб в зоне зарослей макрофитов озер. — Автореф. канд. дис. М., 1983. 24 с.
- Давыдов В. Г. Трофические отношения между паразитом и хозяином и реакция его тканей на внедрение плероцеркоидов *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781). — Биология внутренних вод. Л., 1979, № 44, с. 54—58.
- Евланов И. А. Паразитофауна рыб водоемов Калининградской области и ее значение при их рыбохозяйственном использовании. — Автореф. канд. дис. М., 1982. 22 с.
- Куперман Б. И. Ленточные черви рода *Triaenophorus* — паразиты рыб. Л., Наука, 1973. 207 с.
- Куперман Б. И. Экологический анализ цестод Волго-Балтийской системы (Рыбинское, Шекснинское водохранилища, Белое, Онежское, Ладожское озера). — В кн.: Физиология и паразитология пресноводных животных. Л., 1979, с. 133—159.
- Маркевич Г. И., Куперман Б. И. Естественное заражение копепод процеркоидами цестод в водоеме в зависимости от различных экологических условий. — В кн.: Гельминты в пресноводных биоценозах. М., Наука, 1982, с. 113—122.
- Срофтон Н. D. A quantitative approach to parasitism. — *Parasitology*, 1971, vol. 62, № 2, p. 179—193.
- Кеннеди С. R. Population biology of the cestode *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas, 1781) in dace, *Leuciscus leuciscus* L., of the river Avon. — *J. Parasitol.*, 1968, vol. 54, p. 538—543.
- Кеннеди С. R. The populations biology of helminths. — *Parasitology*, 1970, vol. 8, p. 145—159.

Институт экологии
Волжского бассейна АН СССР
(ИЭВБ АН СССР, Тольятти)

Поступила 28.08.1985

DISTRIBUTION AND ABUNDANCE REGULATION MECHANISM IN PLEROCERCOIDS
OF *TRIAENOPHORUS NODULOSUS* (CESTODA, *TRIAENOPHORIDAE*)

I. A. Evlanov

SUMMARY

The character of the distribution of plerocercoids of *Triaenophorus nodulosus* depending on the host age is shown. Their distribution in perch at the age of 0+—4+ is over dispersed in its character and is described by negative binomial. At the age of 5+ to 8+ the distribution of parasites is of regular character that is apparently due to changes in the mechanism of regulation of the parasites number. The regulation mechanism of the number of plerocercoids of *T. nodulosus* is discussed.
