

УДК 576.895.121 : 597.554.3(470.43)

**ИЗУЧЕНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ
И ВЗАИМООТНОШЕНИЙ МЕЖДУ ПЛЕРОЦЕРКОИДАМИ
DIGRAMMA INTERRUPTA (CESTODA, LIGULIDAE)
И ЛЕЩОМ (ABRAMIS BRAMA)
КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

И. А. Евланов

Выявлена мозаичность в распространении плероцеркоидов *D. interrupta* по акватории Куйбышевского водохранилища. Основными очагами диграммоза являются заливы. Распределение паразитов в популяции леща носит сложный характер и изменяется с увеличением размеров тела рыбы. Обсуждаются факторы, способствующие поддержанию и регулированию взаимоотношений в системе паразит—хозяин (размерный состав рыб, особенности генотипа хозяина, величины встречаемости различных инвазий, изменчивости плероцеркоидов).

С образованием Куйбышевского водохранилища условия обитания рыб резко изменились по сравнению с существующим ранее речным водоемом. Коренная перестройка экосистемы водоема не могла не отразиться на фауне паразитов рыб. Широкое распространение получили ремнецы из сем. Ligulidae, которые в Волге раньше встречались крайне редко (Изюмова, 1977).

В Куйбышевском водохранилище наиболее зараженным плероцеркоидами *Digramma interrupta* оказался лещ. В 1962 г. инвазия леща диграммами в Сусканском заливе достигала 70 %, а в 1979 г. в районе Автограда — 24.4 % (Изюмова, 1977, 1983). К сожалению, проследить полностью динамику распространения плероцеркоидов *D. interrupta* у леща Куйбышевского водохранилища не представляется возможным, так как паразитологические работы носили фрагментарный характер.

Плероцеркоиды *D. interrupta* имеют большое эпизоотическое значение ввиду отрицательного воздействия на запасы леща (Решетникова, 1965, 1967). Зараженные рыбы имеют в среднем массу на 20—40 % меньше здоровых (Бауер и др., 1981). При наличии даже одного паразита у рыб наблюдается паразитическая кастрация и производители не принимают участия в нересте. Плероцеркоиды *D. interrupta* вызывают и гибель рыбы. Так, в Куйбышевском водохранилище за счет гибели леща от диграммоза его запас с 1980 г. к 1981 г. сократился на 4 тыс. тонн (Махотин и др., 1984). Для сравнения укажем, что среднесезонный вылов леща из Куйбышевского водохранилища колеблется от 1.4—1.8 тыс. тонн.

Многогранное воздействие плероцеркоидов *D. interrupta* на популяцию леща позволяет говорить, что это заболевание антропогенного происхождения выступает как важный фактор регулирования численности запасов. Однако многие стороны взаимоотношений в системе паразит—хозяин остаются малоизученными.

Цель нашей работы — изучение распространения и механизма регулирования численности плероцеркоидов *D. interrupta* в популяции леща.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала проведен в весенне-осенний период 1986 г. из различных участков Куйбышевского водохранилища. Методом неполного паразитологического вскрытия исследовано 1477 экз. леща из траловых и неводных уловов. Методом электрофореза в полиакриламидном геле (Маурер, 1971) изучены изоферменты карбоангидраза (β -Est-2) и малик-энзим (Me) леща как здорового, так и зараженного плероцеркоидами *D. interrupta*.

Статистическая обработка материала выполнена общепринятыми методами (Бреев, 1972).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Наши исследования (табл. 1) показали, что инвазия леща плероцеркоидами *D. interrupta* из различных участков Куйбышевского водохранилища неодинакова. Это обусловлено тем, что водохранилище имеет протяженность около 600 км и по своим экологическим особенностям отдельные участки резко отличаются. Самые высокие показатели зараженности леща плероцеркоидами *D. interrupta* характерны для заливов (особенно для Черемшанского и Сусканского). В русловых биотопах зараженность леща крайне слабая. Такая мозаичность распределения зараженных рыб по отдельным биотопам связана с тем, что в пойменных участках и особенно заливах сложились благоприятные условия для существования паразита и поддержания взаимоотношений в системе паразит—хозяин. В этих биотопах отмечены значительные изменения в качественном составе зоопланктона в отличие от русловых участков в сторону увеличения численности первых промужуточных хозяев паразита рачков *Cyclops strenuus*, *C. furcifer*, *Eucyclops serrulatus*, *Eudiaptomus gracilis*, *Acanthocyclops vireidis*. Нельзя забывать, что рыбаодные птицы, являющиеся окончательным хозяином цестод *D. interrupta*, гнездятся в основном в заливах. Здесь же происходит нагул молоди и рыб младших возрастов. Таким образом, в заливах и пойменных участках складываются наиболее благоприятные условия для заражения леща плероцеркоидами *D. interrupta*. Можно говорить, что заливы стали природными очагами диграмоза. По всей видимости, с момента

Т а б л и ц а 1

Распространение плероцеркоидов *D. interrupta* у леща из различных районов Куйбышевского водохранилища в 1986 г.

Район исследования	Характер биотопа	Экстенсивность заражения, в %	Интенсивность заражения, в шт.
Марпасад	Русло		
Звенигово	»	0.9	1
Красновидово	Пойма	24.4	1—3
Кубассы	Русло	1.1	1
Рыбная слобода	Пойма	7.8	1—2
Лайшево	»	25.5	1—2
Устье-Утки	Залив	21.2	1—3
Долиновка	Русло	0.8	1
Старая Майна	Залив	42.4	1—3
Черемшанский залив	»	68.4	1—3
Сусканский залив	»	68.0	1—3
Подстепки	Пойма	31.1	1—2
Аштуши	»	10.7	1—3
Усинский залив	Залив	31.1	1—3

Примечание. 1—3 районы — Воложский плес; 4—6 районы — Камский плес; 7—9 районы — Ульяновский плес; 10—14 районы — Приплотинный плес (деление на плесы по Н. А. Дзюбан, 1960).

Таблица 2

Параметры распределения плероцеркоидов *Digamma interrupta* в популяции леща

Длина рыб, в мм	Е	I	М	К	Тип распределения	χ^2	N
70—100	0	0	0				120
101—130	23.02	1—2	0.307		П	50	108
131—160	31.57	1—3	0.350	11.68	НБР	90	250
161—190	36.58	1—3	0.469	2.35	НБР	70	288
191—220	17.80	1—3	0.211	9.60	НБР	90	171
221—250	17.66	1—3	0.169	1.30	НБР	70	125
251—280	17.60	1—2	0.142		П	70	94
281—310	17.56	1	0.138		П	60	98
311—340	10.71	1	0.107		П	60	82
341—370	0	0	0				69
371—400	0	0	0				42

Примечание. Е — экстенсивность заражения, в %; I — интенсивность заражения, в шт.; М — индекс обилия паразитов, в шт.; К — коэффициент агрегированности; χ^2 — значение хи-квадрат; N — число исследованных рыб; П — распределение Пуассона; НБР — негативное биномиальное распределение.

образования Куйбышевского водохранилища и по настоящее время зараженность леща плероцеркоидами *D. interrupta* в заливах была и остается очень высокой. Если в 1962 г. инвазия леща диграммами в Сусканском заливе достигала 70 % (Исюмова, 1977), то и в настоящее время (1986 г.) она остается высокой — 68 %.

Одним из возможных факторов, способствующих поддержанию диграммоза в заливах, является использование искусственных нерестилищ. Увеличение численности поколений леща в очагах диграммоза, вероятно, приводит к увеличению инвазированности леща плероцеркоидами. Это связано с тем, что у молоди рыб при различной урожайности поколений проявляется селективность в выборе объектов питания (Rajasilta Vuorinen, 1983). В свою очередь, избирательность в питании может служить началом в становлении системы паразит—хозяин через поедание зараженных рачков.

Важным моментом исследования взаимоотношений в системе паразит—хозяин является изучение распределения паразитов в популяции хозяина. Данные, характеризующие встречаемость, численность и характер распределения плероцеркоидов *D. interrupta* в популяции леща, представлены в табл. 2. Из нее видно, что плероцеркоиды *D. interrupta* встречаются у леща начиная с размера более 100 мм, а рыбы больше 340 мм свободны от паразитов. Максимальная экстенсивность инвазии плероцеркоидами характерна для рыб длиной 161—190 мм. У рыб большей длины экстенсивность заражения остается на одном уровне при уменьшении интенсивности инвазии (табл. 2). Ввиду того что плероцеркоиды *D. interrupta* не могут самостоятельно выводиться из организма хозяина, приведенные данные свидетельствуют о том, что с увеличением размеров тела хозяина в системе паразит—хозяин происходят качественные изменения, которые отражаются на характере распределения плероцеркоидов (табл. 2).

Установлено, что в различных размерных группах распределение плероцеркоидов *D. interrupta* описывается двумя типами распределений: Пуассона и отрицательным биномом. Распределение паразитов у рыб длиной 101—130 мм описывается распределением Пуассона, т. е. вероятность заражения плероцеркоидами *D. interrupta* невелика и практически одинакова для всех особей популяции хозяина. У рыб большей длины (с 131 мм и до 250 мм) распределение плероцеркоидов *D. interrupta* аппроксимируется отрицательным биномом. Оно свидетельствует о том, что в популяции хозяина плероцеркоиды распределены агрегированно.

Анализ изменения коэффициента агрегированности (К), характеризующий

меру накопления паразитов в популяции хозяина, показывает ряд интересных особенностей во взаимоотношениях между паразитом и хозяином.

У леща длиной 131—160 мм величина $K=11.68$, которая свидетельствует о низкой агрегированности паразита в популяции хозяина. У рыб длиной 161—190 мм величина $K=2.35$ (табл. 2). Возрастание агрегированности паразита в популяции хозяина возможно только лишь в результате гибели леща из-за диграммоза. Элиминация части популяции леща привела к значительному рассеиванию паразита в популяции хозяина. Коэффициент агрегированности (K) у рыб длиной 191—220 мм равен 9.6. У рыб большей длины (табл. 2) агрегированность распределения паразита в популяции хозяина резко возрастает. Эти колебания в величине коэффициента агрегированности возможны только за счет изменения взаимоотношений в системе паразит—хозяин и характеризуют элиминацию определенной части популяции хозяина.

Распределение паразитов у рыб длиной 251—340 мм по закону Пуассона свидетельствует о том, что до этой длины могут дожить особи, для которых влияние плероцеркоидов *D. interrupta* на организм хозяина оказалось наименьшим. Рыбы длиной более 341 мм (табл. 2) оказались свободными от плероцеркоидов. Приведенные материалы показывают, что в популяции хозяина отмечается постоянная элиминация зараженных особей. Это приводит не только к изменению величины коэффициента агрегированности плероцеркоидов в популяции хозяина, но и к различным типам распределения паразитов.

Важным вопросом развития системы паразит—хозяин является выявление той части популяции хозяина, за счет которой поддерживается развитие диграммоза в водоеме. По нашему мнению, основную роль в поддержании диграммоза в водоеме играют рыбы длиной 100—190 мм. Это обусловлено рядом факторов. Во-первых, у рыб этой длины отмечены изменения как в типе распределения паразитов в популяции хозяина, так и максимальные изменения в коэффициенте агрегированности. Несмотря на низкую величину агрегированности плероцеркоидов в популяции хозяина ($K=11.68$), это компенсируется высокой плодовитостью зрелых цестод *D. interrupta* в окончательном хозяине и высокой численностью рыб этих размерных групп в общей динамике численности популяции леща. Во-вторых, рыбы большей длины не могут служить источником поддержания диграммоза по той причине, что рыбаодные птицы не могут заглатывать таких крупных рыб. Полевые наблюдения показали, что чайки и другие рыбаодные птицы часто обклеивают крупных рыб, выброшенных на берег, но плероцеркоиды *D. interrupta* остаются не потребленными. Это позволяет говорить, что рыбы длиной более 190 мм являются тупиком в поддержании

Т а б л и ц а 3

Встречаемость количества плероцеркоидов *D. interrupta* в популяции леща

Длина рыб, в мм	Встречаемость различного количества паразитов, в %		
	1 паразит	2 паразита	3 паразита
70—100	0	0	0
101—130	94.4	5.6	0
131—160	83.4	12.4	4.2
161—190	61.1	26.6	9.2
191—220	78.0	15.9	6.1
221—250	82.5	14.2	3.3
251—280	88.4	11.6	0
281—310	100.0	0	0
311—340	100.0	0	0
341—370	0	0	0

Примечание. Процент встречаемости количества паразитов рассчитан от общего показателя экстенсивности заражения.

Т а б л и ц а 4

Размеры тела плероцеркоидов *D. interrupta* в популяции леща

Длина рыб, в мм	Длина плероцеркоидов, в мм			N
	min	max	$x \pm m_x$	
101—130	105	325	186.4+28.7	39
131—160	130	415	266.2±48.5	45
161—190	146	690	299.5±22.4	61
191—220	180	772	379.1±23.4	50
221—250	225	1006	460.4+33.5	50
251—280	289	840	491.2+33.2	37
281—310	342	766	550.1+43.3	40
311—340	442	602	502.3+50.2	30

Примечание. Приведены измерения длины плероцеркоидов только при одиночной инвазии.

очага диграммоза в Куйбышевском водохранилище. С учетом этого обстоятельства должны строиться рекомендации по рациональной рыбодобыче на водоеме.

Изменение характера распределения плероцеркоидов *D. interrupta* в популяции хозяина самым тесным образом связано с количеством паразитов, находящихся в одной рыбе. Материалы табл. 3 характеризуют изменение встречаемости количества плероцеркоидов с увеличением длины тела хозяина. Из нее видно, что в популяции леща встречается одиночная, двойная и тройная инвазия. В распределении каждой из инвазий имеются свои особенности. Одиночная инвазия отмечается с момента заражения рыбы и до момента полной элиминации хозяина от паразита. Два паразита в полости тела не встречаются у рыб длиной более 281 мм, а нахождение трех паразитов в полости тела ограничивается длиной леща 251 мм. Анализ распределения количества паразитов в популяции леща (табл. 3) показывает, что поступление паразитов в организм рыбы заканчивается при длине леща 190 мм. В то же время уменьшение процента встречаемости двойных и тройных инвазий у рыб с длиной тела 191—200 мм показывает, что в первую очередь идет элиминация сильно зараженных особей.

Один паразит также вызывает гибель определенной части популяции хозяина. Однако степень патогенности отдельных плероцеркоидов *D. interrupta* проявляется, по всей видимости, неодинаково. В какой-то мере это подтверждается неравномерностью роста самих плероцеркоидов. В табл. 4 представлены данные, характеризующие рост плероцеркоидов *D. interrupta* с увеличением длины тела хозяина.

С увеличением размеров тела рыбы увеличиваются и размеры плероцеркоидов *D. interrupta*. Следует отметить, что если минимальные размеры тела плероцеркоидов постоянно увеличиваются, то максимальные, достигнув пика у рыб длиной 221—250 мм, начинают уменьшаться (табл. 4). Это показывает, что в популяции паразита имеются особи с различным темпом роста и как результат этого — патогенным воздействием на организм хозяина. По всей видимости, плероцеркоиды *D. interrupta* с более быстрым ростом являются наиболее патогенными и вызывают скорейшую элиминацию хозяина.

Т а б л и ц а 5

Встречаемость плероцеркоидов *D. interrupta* в популяции леща с различным генотипом

Генотип хозяина	Экстенсивность заражения, в %	Интенсивность заражения, в шт.	Число рыб, экз.
Гомозиготные	26.5+0.6	1—3	150
Гетерозиготные	41.9+0.4	1—3	150

Нами условно выделены две формы плероцеркоидов, отличающихся по некоторым морфометрическим чертам и размерам тела: форма «А» — плероцеркоиды имеют узкое тело, передняя часть стробилы узкая, заостренная. Форма «Б» — плероцеркоиды имеют широкое тело, передняя часть стробилы узкая. Эти формы отличаются по темпам роста. Плероцеркоиды формы «А» имеют большую длину, чем формы «Б». Так, при длине рыбы 191—220 мм плероцеркоиды формы «А» имели длину 425.6 ± 20.6 , а формы «Б» — 298.2 ± 18.6 мм. Это является отражением разнородности структуры популяции плероцеркоидов *D. interrupta*, которая, вероятно, связана с их генетическим полиморфизмом. Можно предположить, что плероцеркоиды формы «А» и «Б» обладают различным патогенным влиянием на организм хозяина. Дальнейшее изучение динамики встречаемости этих форм плероцеркоидов, их генетического полиморфизма прольет дополнительный свет на оценку взаимоотношений в системе паразит—хозяин.

Важное место в познании взаимоотношений в системе паразит—хозяин должно отводиться изучению влияния генотипа хозяина на особенности заражения его паразитами. Популяция леща Куйбышевского водохранилища очень гетерогенна и доля гетерозиготных особей различна в отдельных районах водохранилища и в разные годы (Суворова, Якубов, 1980).

Нами на основании изучения изоферментов малик-энзима (Me) и карбоангидразы (β -Est-2) предпринята попытка установить различия в зараженности гомо- и гетерозиготных особей леща плероцеркоидами *D. interrupta*. Полученные результаты свидетельствуют о том, что гетерозиготные особи в 1.6 раза заражены сильнее, чем гомозиготные (табл. 5). Различия в показателях экстенсивности инвазии достоверны с учетом величины двойной ошибки (Петрушевский, Петрушевская, 1960). Можно говорить о том, что генотип хозяина играет определенную роль в поддержании системы паразит—хозяин. Пока еще в полной мере трудно объяснить, с чем связана большая инвазированность гетерозиготных особей хозяина. Дальнейшее изучение механизмов популяционно-генетических взаимоотношений в становлении системы паразит—хозяин даст интересный материал для понимания агрегированности распределения паразитов в популяции хозяина.

Проведенные исследования показали, что заболевание леща диграмозом, имеющим антропогенное происхождение, широко распространено в Куйбышевском водохранилище. Основными очагами диграмоза являются заливы, в меньшей степени — пойменные участки.

Поддержанию системы паразит—хозяин способствует длительное питание леща зоопланктоном. Следует отметить, что в пищевом рационе леща происходит переход в питания с одних форм зоопланктона на другие. Это подтверждается тем, что лещ длиной до 100 мм не заражен плероцеркоидами *D. interrupta*.

Установлено, что основная роль в поддержании диграмоза в водоеме приходится на леща с длиной тела 100—190 мм. Более крупные особи хозяина являются «экологическим тупиком» в распространении диграмоза.

Изменение характера распределения плероцеркоидов *D. interrupta* с увеличением размеров тела хозяина свидетельствует о регулировании взаимоотношений в системе паразит—хозяин. Перераспределенный характер распределения паразитов, по нашему мнению, отражает регулирование взаимоотношений в системе паразит—хозяин на популяционном уровне. В то же время в этой системе большая роль отводится и регулированию взаимоотношений на организменном уровне, так как неодинакова зараженность рыб с различным генотипом и степень патогенности плероцеркоидов различна.

Одним из ключевых моментов дальнейших популяционных исследований в экологической паразитологии должно стать выявление взаимоотношений в системе паразит—хозяин одновременно на популяционном и организменном уровнях организации.

Л и т е р а т у р а

- Бауер О. Н., Мусселиус В. А., Стрелков Ю. А. Болезни прудовых рыб. М.: Легкая и пищ. промышл. 1981. 320 с.
- Бреев К. А. Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов. Л.: Наука. 1972. 70 с.
- Дзюбан Н. А. О районировании Куйбышевского водохранилища // Бюл. Ин-та водохранилищ. 1960. № 8—9. С. 53—56.
- Изюмова Н. Н. Паразитофауна рыб водохранилищ СССР и пути ее формирования. Л.: Наука, 1977. 284 с.
- Изюмова Н. Н. Паразитофауна рыб // Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. С. 170—178.
- Маурер Г. Диск-электрофорез. М.: ИЛ, 1971. 242 с.
- Махотин Ю. М., Браславская Л. М., Хузеева Л. М. Эффективность использования искусственных нерестилищ на Куйбышевском водохранилище // Сб. науч. тр. ГОСНИОРХ. 1984. Т. 217. С. 111—119.
- Петрушевский Г. К., Петрушевская М. Г. Достоверность количественных показателей при изучении паразитофауны рыб // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. 1960. Т. 19. С. 333—343.
- Решетникова А. В. Влияние плероцеркоида *Digamma interrupta* Rud на рост леща // Зоол. журн. 1965. Т. 54, вып. 5. С. 734—739.
- Решетникова А. В. Влияние лигулоза на численность леща Цимлянского водохранилища // Зоол. журн. 1967. Т. 56, вып. 3. С. 404—412.
- Суворова Т. Ф., Якубов Ш. А. О гетерогенности леща реки Волги // Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов Поволжья. Казань. 1980. С. 149—151.
- Rajasilta M., Vuorinen J. A field study of prey selection in planktivorous fish larvae // *Oecologia*. 1983. Vol. 59, N 1. P. 65—68.

Институт экологии Волжского бассейна АН СССР,
Тольятти

Поступила 12.04.1988

STUDY OF THE SPATIAL STRUCTURE AND RELATIONSHIPS BETWEEN THE PLEROCERCOID *DIGRAMMA INTERRUPTA* (LIGULIDAE) AND THE BREAM IN THE KUIBYSHEV WATER RESERVOIR

I. A. Evlanov

SUMMARY

The character of the distribution of the plerocercoid *D. interrupta* in the bream *Abramis brama* from the Kuibyshev water reservoir was studied. The spread of the parasites in *A. brama* population is of complex character and changes with the increase of fish body length. The factors affecting the maintenance and regulation of the relationships in the host — parasite system (size composition of fishes, peculiarities of the host's genotype, values of occurrence of different numbers of the parasites, variability of plerocercoids) are discussed.
