

УДК 576.895.122 : 597.554.3

© 1990

**ИЗУЧЕНИЕ ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ
В СИСТЕМЕ ЛЕЩ—DIGRAMMA INTERRUPTA (PL.)
(CESTODA: LIGULIDAE)**

И. А. Евланов, С. Е. Колокольникова

Установлено, что основную роль в функционировании системы лещ—*D. interrupta* играют особи хозяина, характеризующиеся высокой стабильностью развития (σ_4^2). Гетерозиготные лещи оказались более устойчивыми к действию плероцеркоидов, чем гомозиготные особи. Выявлены генетически детерминированные особенности процесса заражения леща плероцеркоидами *D. interrupta*.

Одним из основных вопросов популяционной биологии паразитов рыб является изучение механизма регуляции взаимоотношений в системе паразит—хозяин.

Ряд исследователей (Кеннеди, 1978; Коренберг, 1981; Контримавичус, 1982, и др.) считают, что многие аспекты регуляции численности паразитов могут быть объяснены с позиций популяционной генетики и популяционной экологии. Однако любая природная популяция хозяина характеризуется не только высоким уровнем полиморфизма, но и находится под постоянным действием отбора. По этой причине важно выявить, за счет каких генетически детерминированных особей осуществляется функционирование системы паразит—хозяин.

Цель настоящей работы — рассмотреть некоторые вопросы популяционно-генетических взаимоотношений на примере лещ—*Digamma interrupta*, складывающихся под действием отбора, происходящего в этой паразитарной системе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на плероцеркоидах *Digamma interrupta*, которые широко распространены у леща Куйбышевского водохранилища.

В осенний период 1985 г. методом электрофореза в полиакриламидном геле (Маурер, 1971) проведено изучение изоферментов карбоангидразы (β -Est-2) и малик-энзим (Me) леща как свободного, так и зараженного плероцеркоидами *D. interrupta*.

В период с июня по октябрь 1988 г. методом неполного паразитологического вскрытия исследовано 1917 экз. леща из траловых и неводных уловов. Для анализа взаимоотношений в системе лещ—*D. interrupta* использован популяционно-генетический метод. У лещей в качестве фенотипов использовали особенности перфорации парных костей черепа и числа отверстий сейсмочувствительной системы: F_{SO} — число отверстий надглазничного канала на лобных костях; P_{SO} — число отверстий надглазничного канала на теменных костях; P_{CO} — число отверстий на затылочной комиссуре; P_{OC} — число отверстий преоперкулярного канала на левой и правой предкрышках (Яковлев и др., 1981, 1988).

На основании частот встречаемости отдельных фенотипов рассчитывались: обобщенный показатель величины разнообразия фенотипов (μ), доля редких фенотипов (h) (Животовский, 1982) и величина уровня флуктуирующей асимметрии (σ_d^2), которая может рассматриваться не как черта феноменологии определенного гена, а как характеристика меры стабильности развития всей системы организма (Захаров, 1987; Mather, 1953; Goldschmidt, 1955; Reeve, 1960, и др.).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Основой изучения популяционно-генетических взаимоотношений в системе паразит—хозяин является исследование динамики поступления и вывода паразитов из популяции хозяина. Особенностью этого процесса для системы лещ—*D. interrupta* является то, что плероцеркоиды не могут самостоятельно покидать организм хозяина.

Данные, характеризующие встречаемость и численность распределения плероцеркоидов *D. interrupta* в популяции леща, представлены в табл. 1. Из нее следует, что плероцеркоиды начинают встречаться у леща при достижении им размеров тела более 100 мм, а рыбы больше 370 мм свободны от паразитов. Поступление плероцеркоидов в популяцию хозяина заканчивается при достижении рыбами длины 190 мм, так как у более крупных особей уменьшается значение показателей экстенсивности заражения и индекса обилия паразитов.

Следует отметить, что лещ инвазируется различным количеством плероцеркоидов, причем отмечается определенная динамика в их количественном распределении (табл. 1).

Изучение изоферментов малик-энзим (Me) и карбоангидразы (β -Est-2) показало различную частоту зараженности гомозиготных и гетерозиготных особей леща (табл. 2). Подобные результаты были получены рядом авторов. Так, Межжерин (1985) при изучении генотипической обусловленности заражения сеголетков и годовиков карпа цестодой *Bothriocephalus opsariichthydis* установил, что гетерозиготные по трансферрину особи заражены выше, чем гомозиготные.

Эти материалы свидетельствуют о том, что более высокая зараженность гетерозиготных особей является неслучайным явлением.

Таблица 1
Распределение плероцеркоидов *D. interrupta* в популяции леща
Parameters of distribution of *D. interrupta* pleurocercoids
in the population of bream

Длина рыб, в мм	E	J	M	Встречаемость количества паразитов, в %				N
				1	2	3	4	
70—100	0	0	0	0	0	0	0	178
101—130	20.0	1—2	0.199	93.1	6.9	0	0	216
131—160	33.0	1—3	0.330	80.5	15.0	4.5	0	200
161—190	48.4	1—4	0.482	52.7	30.3	12.6	4.4	280
191—220	29.4	1—4	0.292	70.4	20.2	7.2	2.2	250
221—250	25.0	1—3	0.247	79.4	15.2	5.4	0	198
281—310	10.0	1—2	0.100	91.7	8.3	0	0	120
311—340	8.7	1	0.087	100.0	0	0	0	115
341—370	3.0	1	0.010	100.0	0	0	0	100
>370	0	0	0	0	0	0	0	70

Примечание. Здесь и в табл. 2: E — экстенсивность заражения, в %; J — интенсивность заражения, в шт.; M — индекс обилия паразитов, в шт.; N — число исследованных рыб, в шт.

Т а б л и ц а 2

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

Occurrence of *D. interrupta* pleurocercooids in the population of bream with different genotype

Генотип хозяина	E	I	X+m _x	N
Гомозиготные	26.5±0.6	1—4	212.6±18.1	150
Гетерозиготные	41.9±0.9	1—4	240.1±38.6	150

П р и м е ч а н и е. X — средняя длина изученных рыб.

Использование популяционно-фенетического метода позволило выявить ряд интересных особенностей, складывающихся в системе паразит—хозяин с момента поступления плероцеркоидов *D. interrupta* в популяцию хозяина (табл. 3).

В процессе поступления плероцеркоидов можно выделить два этапа (табл. 3). В первую очередь происходит заражение особей леща, характеризующихся наибольшей стабильностью развития (низкое значение σ_d^2), меньшим фенетическим разнообразием (μ) и более высоким показателем доли редких фенотипов. Среди рыб, имеющих размеры тела 160 мм и более, инвазированными оказываются особи с наименьшей стабильностью развития (высокое значение σ_d^2). Материалы табл. 3 свидетельствуют о том, что с увеличением длины тела рыб наблюдается уменьшение значения величины флуктуирующей асимметрии как у зараженных, так и свободных от паразита рыб. Это показывает, что до старших размерных групп могут доживать особи леща, которые хоть и заражены плероцеркоидами, но оказались более устойчивыми к действию паразита. Существование различной устойчивости леща к действию плероцеркоидов *D. interrupta* подтверждается материалами табл. 4.

Лещи, инвазированные тремя и двумя плероцеркоидами *D. interrupta*, характеризуются наибольшей стабильностью развития. Из экспериментальных работ (Локшина, 1987; Межжерин, 1988а, 1988б; Leary e. a., 1983, и др.) известно, чем выше гетерозиготность организма, тем ниже показатель флуктуирующей асимметрии (σ_d^2), т. е. выше стабильность индивидуального развития. Таким образом, материалы табл. 4 свидетельствуют о том, что гетерозиготные

Т а б л и ц а 3

Значение показателей σ_d^2 , μ , h у леща, свободного и зараженного плероцеркоидами *D. interrupta*

Values of indices σ_d^2 , μ , h in bream infected and non-infected with *D. interrupta* pleurocercooids

Длина рыб, в мм	Показатели		
	σ_d^2	μ	h
101—160	4.44	6.67±0.17	0.12±0.08
	12.25	10.62±0.25	0.11±0.08
161—220	11.86	7.75±0.20	0.11±0.04
	8.61	6.87±0.24	0.12±0.03
221—280	9.42	8.03±0.18	0.21±0.07
	5.25	5.02±0.26	0.24±0.02
281—360	5.42	7.94±0.24	0.17±0.01
	3.63	5.03±0.24	0.24±0.04

П р и м е ч а н и е. В числителе показатели инвазированных, в знаменателе — свободных от паразитов особей.

Т а б л и ц а 4

Значение показателей σ_d^2 , μ , h у лещей, инвазированных различным количеством плероцеркоидов *D. interrupta*

Values of indices σ_d^2 , μ , h in breams infected with different amounts of *D. interrupta* pleurocercoids

Количество плероцеркоидов	Показатели		
	σ_d^2	μ	h
1	9.63	9.16±0.21	0.283±0.02
2	2.01	5.95±0.22	0.124±0.03
3	0.61	2.91±0.11	0.031±0.01

особи более устойчивы к инвазии и в меньшей степени элиминируются из популяции вследствие поражения плероцеркоидами. В противном случае гетерозиготные особи леща вряд ли были бы заражены сильнее, чем гомозиготные (табл. 2).

На основании проведенных нами исследований можно представить регуляцию популяционно-генетических взаимоотношений в системе лещ—*D. interrupta* следующим образом.

Лещ Куйбышевского водохранилища характеризуется определенным уровнем полиморфизма, обуславливающим различный уровень адаптивных возможностей. В популяции леща происходит интенсивный отбор, который направлен на сохранение особей, имеющих наибольшую стабильность развития (табл. 5). Особо следует отметить, что наибольшая элиминация отмечается до возраста наступления массовой половозрелости (2+—4+ лет), т. е. в период, когда происходит наиболее интенсивное поступление паразитов *D. interrupta* в популяцию хозяина.

При достижении лещом размеров более 100 мм отмечается начало заражения его плероцеркоидами *D. interrupta*, что связано с питанием. В пищевом рационе леща начинают преобладать копеподы, являющиеся промежуточным хозяином в цикле развития паразита. В первую очередь плероцеркоидами *D. interrupta* заражаются особи, которые характеризуются наибольшей стабильностью развития (низкое значение σ_d^2) (табл. 3). Вероятно, это обусловлено тем, что такие особи раньше переходят на питание копеподами, поскольку темп роста гетерозиготных организмов выше, чем гомозиготных (Голубцов, 1988). В дальнейшем, когда вся популяция леща переходит на питание копеподами, происходит заражение особей, характеризующихся низкой стабильностью развития (высокое значение σ_d^2) (табл. 3). Однако такие особи менее устойчивы к действию плероцеркоидов *D. interrupta* и элиминируются в первую очередь.

Т а б л и ц а 5

Возрастная изменчивость показателей σ_d^2 , μ , h в популяции леща

Age variability of indices σ_d^2 , μ , h in the population of bream

Возраст	Показатели		
	σ_d^2	μ	h
2+	13.22	16.18±0.20	0.119±0.02
3+	12.48	14.11±0.18	0.124±0.02
4+	9.40	11.85±0.25	0.164±0.02
5+	4.79	9.75±0.24	0.210±0.01
6+	4.02	8.40±0.25	0.231±0.02
7+	3.75	7.45±0.21	0.240±0.02
8+	3.35	7.35±0.19	0.248±0.02
9+	2.03	6.14±0.31	0.252±0.03
10+	1.25	5.82±0.18	0.270±0.02

По этой причине зараженность гетерозиготных особей леща оказывается выше, чем гомозиготных (табл. 2). Лещ, характеризующийся высокой стабильностью развития, может быть носителем двойной, тройной инвазии (табл. 4), так как эти особи более устойчивы к действию плероцеркоидов. Гомозиготные особи леща также могут быть носителями множественной инвазии, но они, по всей видимости, элиминируются раньше.

Проведенное изучение популяционно-генетических взаимоотношений в системе лещ—*D. interrupta* позволяет говорить, что успешное существование этой системы осуществляется в основном за счет особей хозяина, характеризующихся высокой стабильностью развития. Такие особи леща обеспечивают устойчивое и длительное существование этой паразитарной системы.

Особь леща с определенными отклонениями в стабильности развития (высокое значение σ_0^2) могут элиминироваться раньше, чем устойчивые к заражению особи. Соответственно паразит может не успеть завершить необходимый этап развития.

Более высокая элиминация зараженных гомозиготных особей приводит в конечном итоге к тому, что с определенного момента в природе среди инвазированных рыб начинают чаще встречаться устойчивые к действию паразита гетерозиготные особи (табл. 2). Именно они, по всей вероятности, играют основную роль в сохранении системы лещ—*D. interrupta* на популяционном уровне.

Проведенный популяционно-генетический анализ показал необходимость знания генетической структуры популяции хозяина для правильного понимания особенностей функционирования и изучения паразитарной системы.¹

Список литературы

- Голубцов А. С. Внутрипопуляционная изменчивость животных и белковый полиморфизм. М., 1999. С. 168.
- Житовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М., 1982. С. 38—42.
- Захаров В. М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М., 1987. С. 216.
- Кеннеди К. Экологическая паразитология. М., 1978. С. 228.
- Коренберг Э. И. Современная популяционная экология и учение о природной очаговости болезней / Мед. паразитол. 1981. № 3. С. 3—11.
- Контримавичус В. Л. Современные проблемы экологической паразитологии // Журн. общ. биол. 1982. Т. 43, № 6. С. 764—774.
- Локшина А. Б., Андрияшева М. А., Черняева Е. В. Связь гетерозиготности с некоторыми компонентами приспособляемости у пеляди // Сб. науч. тр. Гос. НИИ оз. и речн. рыбн. хоз-ва. 1987. № 261. С. 40—50.
- Маурер Г. Диск-электрофорез. М., 1971. С. 242.
- Межжерин С. В. О генетической обусловленности заражения сеголетков и годовиков карпа цестодой *Bothriocephalus opsariichthydis* // Тез. докл. 8-го Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб. М., 1985. С. 93—94.
- Межжерин С. В. Стабильность индивидуального развития рыб экстремальных и оптимальных фенотипов // Рукопись деп. ВИНТИ. 09.08.88 № 6363-B88. Киев., 1988а. С. 14.
- Межжерин С. В. Стабильность индивидуального развития и гетерозиготность, оцененная по биохимическим генным маркерам в популяции тихоокеанских лососей: горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *O. keta* // Рукопись деп. ВИНТИ 09.08.88 № 6362-B88. Киев, 1988б. С. 21.
- Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н. Фенетический метод исследования популяций карповых рыб // Биол. науки. 1981. № 2. С. 98—101.
- Яковлев В. Н., Кожара А. В., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н., Зелецкий Н. М. Фены карповых рыб и обыкновенного окуня // Фенетика природных популяций. М., 1988. С. 53—64.
- Goldschmidt R. V. Theoretical genetics. Berkeley, Los Angeles: Cambridge Univ. press, 1955. P. 563.

¹ Авторы признательны д. б. н. С. С. Шульману и д. б. н. Г. П. Краснощекову за ценные замечания при обсуждении этой статьи.

L e a r y R. F., A l l e n d o r f F. W., K n u d s e n K. L. Developmental stability and enzyme heterozygosity in rainbow trout // Nature. 1983. Vol. 301, № 5859. P. 71—72.
R e e v e E. C. Some genetic tests on asymmetry of sternopleural chaeta number in *Drosophila* // Genet. Res. 1960. Vol. 1, N 1. P. 151—172.

Институт экологии
Волжского бассейна АН СССР,
Тольятти

Поступила 12.04.1989

STUDY OF POPULATION-GENETIC RELATIONSHIPS IN THE BREAM—DIGRAMMA
INTERRUPTA (PL.) SYSTEM (CESTODA, LIGULIDAE)

I. A. Evlanov, S. E. Kolokolnikova

Key words: parasitic system, Cestoda, *Digamma interrupta*, bream, population-genetic relationships

S U M M A R Y

It was established that host individuals, characterized by a high stability of development, play the main part in the functioning of bream — *D. interrupta* system. Heterozygous breams turned out to be more stable to the effect of pleurocercoids than homozygous ones. Genetically determined characters of bream infection with pleurocercoids of *D. interrupta* have been revealed. Mechanism of population-genetic relationships in this parasitic system is discussed.
