

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ
DISCOCOTYLE SAGITTATA
(MONOGENEA, DISCOCOTYLIDAE)

Е. П. Иешко

Институт биологии Карельского филиала АН СССР, Петрозаводск

Дается анализ динамики численности и структуры популяций *Discocotyle sagittata*, паразитирующих на сигах и ряпушке различных водоемов Карелии. Приведены сведения о частотном распределении моногеней в популяциях их хозяев.

Моногенея *Discocotyle sagittata* (Leuckart, 1842) распространена в пределах Голарктики и встречается у лососевидных рыб. Паразит отмечается у европейских сиговых в водоемах Скандинавии, Кольского п-ва, Карелии, Северо-Запада СССР и в альпийских озерах. У сигах Англии моногенея не найдена, однако встречается у лосося, форели (род *Salmo*) и хариуса. Восточнее (в пределах СССР) паразит распространен до бассейна рек Колымы и Анадыря, полностью отсутствует у рыб Камчатки, Пенжины и Охоты. В реках Колыма и Анадырь обнаружен у сига *Coregonus lavaretus pidschian*, ряпушки *C. sardinella*, нельмы *Stenodus leucichthys nelma*, валька *Prosopium cylindraceum* (Хохлов, Пугачев, 1979). *D. sagittata* отмечается для сиговых Телецкого озера, но в Байкале не найден. В Канаде моногенея паразитирует на сигах, вальках, лососях рода *Salmo* и гольцах (Margolis, Arthur, 1979).

Discocotyle sagittata имеет прямой цикл развития. Свободноплавающая личинка выклевывается через 21—26 дней после откладки яиц (Быховский, 1957; Owen, 1970). Она жизнеспособна в течение 2 ч. В начальный период у нее проявляется положительная реакция на свет, а в конце — отрицательная (Paling, 1969). Осевшая на жабрах хозяина личинка через 2 мес. достигает половозрелого состояния (Paling, 1965).

Сведения о встречаемости моногеней на жабрах лососевых рыб содержатся в большом количестве фаунистических работ. Однако исследований по биологии было проведено немного; наиболее полные из них представлены в сводке Чэбба (Chubb, 1977). В работах Бауера и Никольской (1957), Полинга (Paling, 1965), Кампбелла (Campbell, 1974) и других показано, что зараженность ручьевой форели *Salmo trutta*, гольца *Salvelinus alpinus*, сига *Coregonus lavaretus* подвержена значительным колебаниям. В Шотландии Кампбелл (Campbell, 1974) обнаружил, что инвазированность форели с июня 1967 г. по ноябрь 1968 г. возросла более чем в два раза и составила 80%, а в апреле 1969 г. упала до 20% и удерживалась на этом уровне до 1970 г. В течение 1970 г. произошло увеличение зараженности до 60%, однако после октября экстенсивность снизилась до 30%. Большинство авторов установлено, что *D. sagittata* имеет годичный цикл развития, а максимальная встречаемость и интенсивность инвазии падает на осенние месяцы. Полинг (Paling, 1965) на основании материалов по зараженности форели оз. Уиндермир выдвинул предположение о многолетнем жизненном цикле гельминта.

Задачей наших исследований было изучение популяционной биологии *D. sagittata*. Особое внимание мы уделили численности, структуре и частотному

распределению гельминта в популяциях хозяина. Материалом послужили полевые сборы, проведенные с мая по октябрь 1977 г. на оз. Нюк (Северная Карелия). Было вскрыто 59 экз. озерного сига *Coregonus lavaretus mediospinatus* и 61 экз. ряпушки *C. albula*.

Собранных моногеней условно делили на 2 группы: 1-я — постларвы (с полностью сформированными клапанами) и молодые черви, но еще без яиц, 2-я — зрелые черви с яйцами. Для изучения состояния репродуктивной системы паразитов использовали методику окрашивания красителями Рейнольда (Хотеновский, 1974). Были также использованы материалы о зараженности 89 экз. ряпушки Сямозера и 37 экз. озерно-речного сига *C. lavaretus palassi* из р. Сяпся (Южная Карелия).

В условиях Карелии *D. sagittata* имеет годичный цикл развития с максимумом заражения в июле—сентябре. Популяции паразитов, обитающие на сигах и ряпушке, представлены разновозрастными особями; в течение всего сезона мы находили червей 1-й и 2-й групп. Анализ численности и структуры популяций гельминтов, обитающих на сиге и ряпушке, позволил выявить ряд особенностей, которые определяются отличиями в биологии хозяев (возрастной состав, темп роста, сроки нереста). Так, было показано, что максимальная численность паразитов у исследованных рыб отмечается в период преднерестовых скоплений: в июле—августе — для сигов и в конце августа и сентябре — для ряпушки. На ряпушке, имеющей простую возрастную структуру популяции, интенсивность и экстенсивность нарастают из месяца в месяц с мая по сентябрь. На сиге, возрастной состав популяции которого включает до 11 групп, изменения зараженности имеют более сглаженный характер (Иешко, 1980). Более наглядно прослеживается влияние возрастного состава популяции хозяев на возрастную структуру популяции гельминта. Популяция паразита, встречающаяся на ряпушке, отличается от таковой с сигов не только по динамике численности, но и по возрастной структуре и срокам яйцепродукции. Установлено (Иешко, 1980), что зрелые черви с ряпушки продуцируют яйца в течение одного месяца (конец августа—сентябрь), а обитающие на сигах выделяют яйца с июля по сентябрь.

Таким образом, сложность структуры популяции паразитов мы объясняем двумя причинами. Во-первых, одновременным попаданием яиц в воду и их созреванием, во-вторых, тем, что рыбы различных возрастов, образующие популяции хозяина, не способны обеспечить одинаковые условия для созревания паразита. Поэтому, чем сложнее структура стада рыб, тем более длителен процесс замены одной возрастной группы паразитов на другую. Этот механизм обеспечивает наличие популяционных различий для моногеней, обитающих на ряпушке и сиге (Иешко, 1980).

Полинг (Paling, 1965), изучая зараженность ручьевой форели *D. sagittata* в оз. Уиндермир, показал наличие в популяции паразита всех возрастных групп червей в течение всего года. Отвергая полностью возможность влияния размеров хозяина на морфогенез моногеней, Полинг предположил, что паразиты живут на рыбе более 1 года, продолжая увеличиваться в размерах. Только эта причина, по его мнению, может объяснить нахождение крупных, средних и мелких червей на жабрах одной рыбы. Это предположение Полинг подкрепил данными Леуеллина (Llewellyn, 1962) о том, что возраст паразита можно увязать с его размерами. В общем правильное наблюдение было использовано применительно к *D. sagittata* без анализа влияния размерных характеристик рыб. Роль данного фактора подробно рассмотрена на примере дактилогирид (Гусев, Кулемина, 1971). Длительность жизни паразита (3—4 года) была определена Полингом с помощью дедуктивного анализа структуры популяции червей на разновозрастных рыбах. Форель, по его данным, заражается моногенейми в возрасте 2+ и средний размерный индекс обитающих на них червей является точкой отсчета. Далее рыбы в возрасте 3+ и 4+ заражаются гельминтами, средние размеры которых увеличиваются. Рост моногеней останавливается у рыб, имеющих 5—6 лет. Другими словами, пробыв на рыбе не более 4 лет, черви погибают. В противном случае наблюдалось бы дальнейшее увеличение размерного индекса паразита на рыбах старших возрастов. Все это справедливо, однако интенсивный рост у лососевых заметно снижается в воз-

расте 5+ и 6+ с приближением полового созревания (Смирнов, 1979). Увеличение размерного индекса популяции паразитов на рыбах до 5-летнего возраста связано с закономерностями линейно-весаго роста хозяев, скорость которого в этот период у озерной форели высока.

Кроме того, постоянное присутствие в популяции *D. sagittata* половозрелых червей с яйцами еще не дает оснований для утверждения об их многолетнем жизненном цикле. Проведенное нами изучение состояния репродуктивной системы моногеней в осенний период показало, что большинство червей, даже с яйцами в матке, имели яичники, в которых яйцеклетки уже начали редуцироваться; они теряли четкие очертания и плохо окрашивались. Аналогичные результаты были получены ранее при изучении биологии диплзооноз (Хотеновский, 1977).

Таким образом, определение возраста с применением только размерных морфологических признаков без учета состояния самих гельминтов и структуры популяции хозяина может привести к ошибочным выводам. Необходимо всегда учитывать структуру популяции хозяина, так как различные размерно-возрастные группировки рыб выполняют неодинаковую роль в поддержании численности и по-разному влияют на морфогенез обитающих на них паразитов. Границы популяции организмов при паразитировании на хозяевах с большим количеством возрастных групп теряют свою четкость в тех случаях, когда нет выраженных экологических различий между рыбами разного возраста; это проявляется при анализе как численности, так и возрастной структуры популяции паразитов.

Определение популяционных границ с учетом структуры популяции хозяина особенно важно при анализе закономерностей распределения паразита. Это связано с тем, что для количественного изучения паразито-хозяинной системы необходимо иметь дело с явлениями, имеющими все свойства популяции (стабильность, длительность существования и др.), если этого не будет, то выявленная нами связь будет носить случайный характер и не отразит природной ситуации. Во многих работах, посвященных частотному распределению гельминтов, было показано, что наиболее часто оно имеет перерасеянный характер, описываемый уравнением негативного бинома (Bliss, Fisher, 1953; Crofton, 1971a; 1971b). Много было сделано для понимания и применения этого типа распределения в паразитологии Бреевым (1972).

Показатели интенсивности заражения *Discocotyle sagittata* в популяциях сиговых

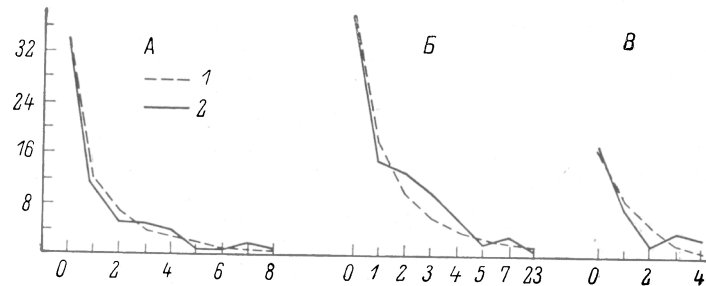
Водоем	Хозяин	n	M	m _M	S	S/M	K	χ ²	P (%)
р. Сяся	Сиг	37	1.2	0.2	2.1	1.8	0.99	0.5	40 < P < 50
оз. Нюк	Сиг	59	0.66	0.2	1.8	2.9	0.37	2.9	5 < P < 10
Сямозеро	Ряпушка	89	1.7	0.3	8.3	4.9	0.6	3.9	20 < P < 30
оз. Нюк	Ряпушка	61	1.4	0.3	4.1	2.9	0.6	1.3	50 < P < 60

Примечания. n — исследовано рыб, M — средняя интенсивность инвазии, m_M — ошибка, S — дисперсия, K — агрегированность, χ² — хи-квадрат, P — вероятность.

Основные характеристики интенсивности 4 популяций *D. sagittata*, паразитирующих на сие и ряпушке различных возрастов, представлены в таблице. Установлено, что экстенсивность заражения рыб изменяется в незначительных пределах: у ряпушки оз. Нюк — 50.8%, у ряпушки Сямозера — 42.7, у сиегов Нюкозера и р. Сяся — 32.2 и 48.6% соответственно. Интенсивность подвержена существенным колебаниям и наиболее высока для сямозерской ряпушки (до 23 экз.). Несмотря на эти различия, установлено, что распределение моногеней в популяциях исследованных рыб имеет общие закономерности и согласуется с теоретической кривой негативного биномиального распределения (см. таблицу и рисунок). Агрегированность (K), отражающая размеры зараженной части популяции хозяев, имела близкие значения, не превышающие 1. Это согласуется с предположениями о том, что K — параметр, постоянный для данного вида паразита. Агрегированность имела сходные значения для гел-

минтов ряпушки озер Нюк и Сямозера, хотя дисперсии (S), отражающие отклонение значений интенсивности заражения от средних (M), значительно различались (см. таблицу). С другой стороны, популяции *D. sagittata*, обитающие на сигах оз. Нюк и р. Сяпся, имели близкие значения дисперсии, а параметры K различались более чем в два раза.

Исследованные популяции паразитов различались по вероятности (P) согласования кривых численности, которое определялось по критерию хи-квадрат. Наилучшее согласование теоретических и эмпирических кривых численности наблюдается в тех случаях, когда учтена популяционная структура паразитов рыб. Существенным условием соблюдения негативного биномиального распределения является однородность выборки в экологическом и генетическом отношениях (Федоров, 1981). Наиболее высокое согласование теоретических и эмпирических кривых численности было получено для моногеней нюкозерской ряпушки $50 < P < 60$ (см. рисунок, А). Исследованная нами ряпушка оз. Нюк в возрасте 1+ и 2+ составляет основу рыбного стада



Теоретические (1) и эмпирические (2) кривые распределения численности *Discocotyle sagittata* на ряпушке оз. Нюк (А), Сямозера (Б) и сига р. Сяпся (В).
По оси ординат — частоты (F); по оси абсцисс — интенсивность инвазии.

и выполняет ведущую роль в поддержании численности *D. sagittata*. То же самое относится и к популяции моногеней, паразитирующих на сигах, выловленных в р. Сяпся (см. рисунок). Рыбы были исследованы во время нереста и составляли единое стадо, характеризующееся сходством размерно-весовых параметров.

Две другие популяции моногеней обитают на хозяевах, популяционная структура которых в силу различных причин нарушена. Состояние запасов ряпушки в Сямозере можно определить как неблагоприятное, в чем проявилось влияние интенсивного промысла, вселение корюшки *Osmerus eperlanus*, а также естественная и «культурная» эвтрофикация водоема. Это привело к резкому сокращению численности и изменению структуры популяции ряпушки и, видимо, обусловило более низкую вероятность согласования кривых численности $20 < P < 30$ (см. рисунок, Б). Наиболее слабое совпадение было получено при анализе частотного распределения *D. sagittata* на сига оз. Нюк. Мы намеренно объединили материалы по сигам, отловленным в различных участках озера. Этим мы еще раз хотели обратить внимание на необходимость правильного выделения популяционной структуры хозяина (с учетом возрастных и экологических особенностей). В жизненном цикле специфического паразита теоретически могут участвовать все рыбы данного вида, однако оптимальные условия (экологические, физиологические) паразиту могут обеспечить только группировки хозяев, занимающие экологическую нишу, в пределах которой наиболее эффективно выполняется регуляция взаимоотношений между паразитом и средой.

Проведенное изучение биологии *Discocotyle sagittata* позволило показать, что динамика и распределение численности, структура популяций гельминтов находится в тесной зависимости от возрастной структуры рыб-хозяев.

Литература

- Бауер О. Н., Никольская Н. П. Динамика паразитофауны ладожского сига и ее эпизоотическое значение. — Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 42, с. 227—242.
Бреев К. А. Применение негативного биномиального распределения для изучения

- популяционной экологии паразитов. — В кн.: Методы паразитологических исследований. Вып. 6. Л., 1972. 70 с.
- Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их систематика и филогения. М.—Л., 1957. 672 с.
- Гусев А. В., Кулемина И. В. Анализ изменчивости признаков, поведения и цикла развития моногеней в связи с возрастом хозяев. — Паразитология, 1971, т. 5, вып. 4, с. 320—329.
- Иешко Е. П. О популяционном подходе к изучению моногеней (*Discocotyle*, *Diplozoon*; *Discocotylidae*). — Зоол. журн., 1980, т. 59, вып. 4, с. 617—620.
- Смирнов Ю. А. Пресноводный лосось (экология, воспроизводство, использование). Л., Наука, 1979. 156 с.
- Федоров К. П. Математические методы изучения популяций паразитов. — В кн.: Итоги науки и техники ВИНТИ. Зоопаразитология, 1981, т. 7, с. 134—184.
- Хотеновский И. А. Методика изготовления препаратов из диплозоонов. — Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 7, с. 1079—1080.
- Хотеновский И. А. О жизненных циклах некоторых видов моногеней рода *Diplozoon*. — В кн.: Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1977, т. 27, с. 35—43.
- Хохлов П. П., Пугачев О. Н. О формировании паразитофауны северо-востока Азии. — В кн.: Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Томск, 1979, с. 43—56.
- Bliss C. H. J., Fisher K. A. Fitting the negative binomial distribution to biological data and note on the efficient fitting of the negative binomial. — *Biometrics*, 1953, vol. 2, p. 176—200.
- Campbell A. D. The parasites of fish in Loch Leven. — *Proc. Royal Soc. Edinburgh*, sect. B, 1974, vol. 74, p. 347—364.
- Chubb T. C. Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. Part 1. Monogenea. — *Adv. Parasitol.*, 1977, vol. 15, p. 133—199.
- Crofton H. D. A quantitative approach to parasitism. — *Parasitology*, 1971a, vol. 62, № 2, p. 179—193.
- Crofton H. D. A model of host-parasite relationships. — *Parasitology*, 1971b, vol. 63, № 3, p. 343—364.
- Owen J. L. The oncomeracidium of the monogenean *Discocotyle sagittata*. — *Parasitology*, 1970, vol. 61, p. 279—292.
- Llewellyn J. The life histories and population dynamics of monogenean gill parasites of *Trachurus trachurus* (L.). — *J. mar. biol.*, 1962, vol. 42, p. 587—600.
- Margolis L., Arthur J. R. Synopsis of the parasites of fishes of Canada. — Bulletin of the fisheries research board of Canada, Ottawa, 1979, bul. 199. 269 p.
- Paling J. E. The population dynamics of the monogenean gill parasite *Discocotyle sagittata* Leuckart on Windermere trout, *Salmo trutta* L. — *Parasitology*, 1965, vol. 55, p. 667—694.
- Paling J. E. The manner of infections of trout gills by the monogenean parasite *Discocotyle sagittata*. — *J. Zool.*, 1969, vol. 159, p. 293—309.

STRUCTURE AND DYNAMICS OF DISCOCOTYLE SAGITTATA (MONOGENEA,
DISCOCOTYLIDAE) POPULATION ABUNDANCE

E. P. Ieshko

S U M M A R Y

Some data concerning infestation of whitefish and vendace with *Discocotyle sagittata* in Karelian lakes are given. It is demonstrated that dynamics of abundance and structure of parasite population depend on the age composition of the infested fish. Results of helminth frequency distribution in host population are represented.
