

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПАРАЗИТА СИГОВЫХ РЫБ ЦЕСТОДЫ *PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS* (PROTEOCEPHALIDAE) В УСЛОВИЯХ ТРАНСФОРМАЦИИ ВОДНЫХ СООБЩЕСТВ

Л. В. Аникиева, Е. П. Иешко

Учреждение Российской академии наук Институт биологии Карельского научного центра РАН,
г. Петрозаводск, Россия
e-mail: Anikieva@krc.karelia.ru

Изучение реакции водных сообществ, связанной с интродукцией чужеродных видов, является одной из приоритетных задач современных экологических исследований. Вселение новых для водоема видов приводит к существенным изменениям в структуре рыбного населения и перестройке трофических цепей (Решетников и др., 1982; Стерлигова и др., 2002; Стерлигова, 2004; Криксунов и др., 2005). Серьезные экологические риски связаны с паразитологическими проблемами. Расселение рыб за пределами естественного ареала может сопровождаться заносом неспецифичных паразитов, которые становятся причиной эпизоотий аборигенных видов, как это отмечалось при распространении моногенеи *Gyrodactylus salaris* в реках Беломорского и Баренцевоморского бассейнов (Шульман и др., 2001). Оценка последствий влияния аборигенной паразитофауны на зараженность новых видов хозяев изучена слабо (Лутта, 1941; Румянцев, 1975; Евсеева и др., 1999). Практически нет данных о том, как и какими темпами происходит становление видового состава паразитов и зараженности паразитами рыб – интродуцентов. Данный аспект имеет не только практическое, но и большое теоретическое значение для понимания микроэволюционных аспектов видообразования и становления паразито-хозяинных отношений.

Нами предпринята попытка оценить характер морфофизиологических адаптаций цестоды *Proteocephalus longicollis* – аборигенного вида паразита сиговых рыб в Сямозере при освоении нового для водоема вида хозяина – спонтанно вселившейся европейской корюшки *Osmerus eperlanus* L.

Материал исследования

Материалом для изучения морфологической изменчивости *P. longicollis* послужили тотальные препараты половозрелых цестод из корюшки (n = 56), ряпушки (n = 40) и сига (n = 33) оз. Сямозера, собранные в 1969 и 1985 – 1987 гг.

Анализировались 10 морфометрических признаков, принадлежащих к основным функциональным системам цестод: прикрепления (ширина сколекса, диаметр боковых присосок, диаметр апикальной присоски) и трофико-репродукции (длина и ширина половозрелых члеников, длина бурсы цирруса, яичника и стробилы, число семенников и отношение длины бурсы к ширине членика). Статистическая обработка выполнена стандартными методами (Лакин, 1990).

Результаты исследования

Единичные экземпляры корюшки в оз. Сямозере отмечались в промысловых уловах, начиная с 1969 г., а к 1975 г. ее уловы возросли до 20 т. Рост численности корюшки сопровождался увеличением доли младших возрастных групп, в структуре стада преобладали двух – трехлетки, рыбы старше 5 лет встречались единично (Иешко и др., 2000). Пик численности корюшки приурочен к восьмидесятым годам. С этого периода, корюшка стала доминирующим видом в озере и конкурентом сига и ряпушки в питании планктоном. Активное питание планктоном привело к тому, что она включилась в жизненный цикл цестоды *P. longicollis*. Начиная с 1985 г. встречаемость цестод стала носить массовый характер (Евсеева и др., 1999). Таким образом примерно 20 лет потребовалось паразиту, адаптированному к обитанию в сиговых рыбах оз. Сямозера, для освоения нового для водоема вида хозяина – корюшки.

Сопоставление морфометрических показателей *P. longicollis* из корюшки, ряпушки и сига показало, что каждая из изучаемых выборок характеризовалась специфичными параметрами: пределами значений отдельных признаков, модальными классами и уровнем варьирования (таблица). Однако, несмотря на достоверные различия в средних величинах большинства признаков, границы изменчивости у сравниваемых выборок заметно перекрывались. Наиболее четко выборки различались признаками прикрепления. По трофико-репродуктивным признакам выборки были более сходны. По критерию Фишера выборка цестод из корюшки достоверно отличалась от таковой из ряпушки

более высокой изменчивостью всех признаков прикрепления. По признакам стробилы характер изменчивости не совпадал: число семенников было более изменчиво, а длина стробилы и отношение длины бursы цирруса к ширине членика – наоборот, менее изменчивы. Выборка цестод из корюшки по сравнению с выборкой цестод из сига отличалась большей изменчивостью ширины сколекса и меньшей – отношения длины бursы цирруса к ширине членика.

Морфометрические показатели признаков *P. longicollis* (мкм) из оз. Сямозера

Признаки	Ряпушка (1)	Сиг (2)	Корюшка (3)	t 1–3	t 2–3	F1–3	F2–3
Ширина сколекса	$\frac{119 \pm 5}{76-144}$	$\frac{233 \pm 13}{158-342}$	$\frac{357 \pm 18}{234-533}$	12,8*	5,6*	21,7*	2,2*
Диаметр боковых присосок	$\frac{47 \pm 3}{25-68}$	$\frac{86 \pm 4}{54-126}$	$\frac{132 \pm 4}{90-198}$	17*	8,1*	4,1*	1,6
Диаметр апикальной присоски	$\frac{23 \pm 1}{11-29}$	$\frac{49 \pm 3}{29-79}$	$\frac{77 \pm 2}{47-101}$	18,4*	7,8*	6,4*	1,1
Длина половозрелых члеников	$\frac{546 \pm 29}{317-1198}$	$\frac{574 \pm 30}{315-910}$	$\frac{619 \pm 30}{458-987}$	1,8	1,1	1,7	1,2
Ширина половозрелых члеников	$\frac{450 \pm 18}{260-690}$	$\frac{652 \pm 23}{462-875}$	$\frac{675 \pm 32}{458-1090}$	6,1*	13,4*	1,8	1,7
Число семенников	$\frac{31 \pm 1}{19-46}$	$\frac{52 \pm 3}{26-88}$	$\frac{47 \pm 2}{30-71}$	7,3*	1,6	3,4*	1,8
Длина бursы цирруса	$\frac{202 \pm 7}{112-294}$	$\frac{263 \pm 9}{210-420}$	$\frac{231 \pm 17}{141-387}$	1,6	1,6	1,2	1,2
Длина яичника	$\frac{328 \pm 15}{161-539}$	$\frac{462 \pm 16}{350-630}$	$\frac{507 \pm 25}{317-775}$	6,2*	1,5	1,3	1,9
Длина стробилы, см	$\frac{1,4 \pm 0,2}{0,7-2,5}$	$\frac{2,7 \pm 0,2}{0,9-5,0}$	$\frac{1,3 \pm 0,01}{0,7-2,3}$	0,5	6,6*	2,8*	1,0
Отношение длины бursы цирруса к ширине членика	$\frac{0,46 \pm 0,01}{0,35-0,63}$	$\frac{0,4 \pm 0,01}{0,3-0,6}$	$\frac{0,34 \pm 0,01}{0,26-0,42}$	3*	1,5	2,1*	2,0

* – различия достоверны

Коэффициент сходства средних значений признаков цестод по Сьеренсену – Чекановскому между выборками корюшка – ряпушка и корюшка – сиг оказался высоким (0,8 и 0,93 соответственно). По дисперсии высокое сходство установлено для пары корюшка – сиг. Коэффициент сходства по Сьеренсену – Чекановскому равен 0,78, для пары корюшка – ряпушка – 0,14.

Обсуждение результатов

Популяционная структура *P. longicollis* до вселения в водоем корюшки включала две гостальные формы: сиговую и ряпушковую. Они представлены разными фенотипами, различающимися пределами и средними значениями признаков, а также характером их варьирования. Типичный фенотип *P. longicollis* из ряпушки – мелкие по размерам цестоды, из сига – крупные цестоды. Полученные нами данные согласуются с материалами В.И. Фреze и Б.Е. Казакова (1968) об особенностях морфологии *P. longicollis* из сига и ряпушки водоемов Кольского полуострова.

Пространственное распределение гостальных группировок *P. longicollis* в оз. Сямозере обеспечивали различия в биологии хозяев и их предпочтение к разным местам обитания. Сямозерский многотычинковый сиг – типичный представитель сигов с большим числом тычинок (42–53) и преимущественно планктонным питанием. Места обитания сига в Сямозере в период открытой воды приурочены к песчано-илистым участкам литоральной зоны, где он нагуливается в летний период. Осенью половозрелые особи отходят на нерестилища, расположенные недалеко от мест нагула. Зимой сига уходят на более глубокие места вслед за миграцией кормовых объектов. Ряпушка – специализированный планктофаг, в летний период обитает в пелагиали озера, нерестится на песчаных, песчано-каменистых и песчано-илистых грунтах у входа в губы, вдоль островов и берегов, частично и в центральном плесе (Решетников и др., 1982).

До 1985 г. корюшка, в связи с малочисленностью и доминированием сиговых рыб в оз. Сямозере, не играла существенной роли в поддержании численности паразита. Предполагается, что икра корюшки могла быть занесена на промысловых орудиях из Онежского озера. Возможно также, что личинки ла-

дожской корюшки проникли в Сямозеро при проведении рыбоводных работ в Иматозере, имевшем сток в Сямозеро. Быстрый рост численности корюшки в Сямозере связан с «эффектом акклиматизации», когда численность нового вида в водоеме резко увеличивается после вселения. Росту численности корюшки способствовали также хорошие условия откорма (биомасса зоопланктона более 2.0 г/м³) и благоприятные условия для размножения. Обнаружено большое сходство в питании трехлетней корюшки и ряпушки: индекс пищевого сходства 23–37 % (Решетников и др., 1982). В сложившихся условиях рост численности корюшки обусловил сокращение численности ряпушки и молоди сига. Учетные уловы сиговых в 1985–1987 гг. составляли около 2% от общего улова. Доля корюшки в эти годы превышала 35% (Стерлигова и др., 2002). Сочетание высокой численности корюшки с более высокой ее зараженностью *P. longicollis* по сравнению с ряпушкой и сигом (Аникиева и др., 2007) привело к тому, что она стала играть основную роль в жизненном цикле *P. longicollis*.

Наличие конкуренции в питании между корюшкой и сиговыми рыбами доказывает изменение в их зараженности цестодой, цикл развития которой связан с зоопланктоном. В первые годы после вселения корюшка была свободна от *P. longicollis* (Иешко, Малахова, 1982). Впервые паразит обнаружен у корюшки в 1981 г. Зараженность корюшки была низкой: экстенсивность заражения – 4 %, индекс обилия – 0.8 экз.; личинки и неполовозрелые особи составляли основу численности. Позднее (в 1987 г.) зараженность корюшки *P. longicollis* увеличилась до 80 %, индекс обилия – до 20 экз.; 40 % цестод в июне были половозрелыми. Тем самым доказывается ведущая роль вселенца в поддержании численности паразита.

Сравнительный анализ морфологии *P. longicollis* из разных видов хозяев – сига, ряпушки и корюшки показал, что морфологический полиморфизм цестод из корюшки сочетает признаки экоформ, приуроченных к местным видам хозяев – сигу и ряпушке. По длине стробилы цестоды из корюшки ближе к ряпушковому фенотипу. По размерам трофико-репродуктивных органов – к сиговому. По характеру изменчивости они ближе к сиговой экоформе. В то же время фенотип цестоды из корюшки отличается от аборигенных фенотипов сочетанием более крупных размеров органов прикрепления с короткой стробилой и широкими члениками. Выявленные особенности позволяют считать, что гостальная группировка *P. longicollis* из нового для водоема хозяина – корюшки характеризуется новыми свойствами, поскольку изменение отдельных признаков указывает на изменение состояния всего организма.

Нами установлено, что все три гостальные экоформы *P. longicollis* более сходны по признакам, характеризующим репродуктивную систему, чем по признакам прикрепления. Полученные данные позволяют представить формирование гостальной экоформы *P. longicollis* из спонтанно вселившейся в озеро корюшки как процесс находящийся под действием балансирующего отбора. Известно, что балансирующий отбор ответственен за формирование и поддержание генетического полиморфизма естественных популяций. Отбор касается признаков не связанных с размножением и не приводит к подразделению исходной популяции на 2 или более дочерних. Балансирующий отбор создает полиморфизм и поддерживает приспособленность популяции за счет пластичных признаков фенотипа, обладающих более или менее широкой нормой реакции (Северцов, 1990).

Таким образом, полученные нами результаты свидетельствуют о том, что появление в водоеме нового хозяина и освоение его паразитом сопровождается формированием нового фенотипа со специфичным набором признаков. Увеличение числа внутривидовых группировок повышает разнообразие популяции, способствует поддержанию численности и сохранению паразита в изменяющихся условиях пресноводных экосистем.

Литература

- Аникиева Л.В., Иешко Е.П., Стерлигова О.П. 2007. Сукцессионные особенности динамики численности и структуры популяции цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Cestoda: Proteocephalidae) \ Паразитология. Т. 41, вып. 6. С. 526–532.
- Евсеева Н.В., Иешко Е.П., Шульман Б.С. 1999. Роль акклиматизации в формировании паразитофауны европейской корюшки *Osmerus eperlanus* (L.) в условиях Сямозера (Карелия) \ Паразитология. Т. 33, вып. 5. С. 404–409.
- Иешко Е.П., Малахова Р.П. 1982. Паразитологическая характеристика зараженности рыб как показатель экологических изменений в водоеме \ Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука. С. 161–175.

- Иешко Е.П., Евсеева Н.В., Стерлигова О.П. 2000. Роль паразитов рыб в пресноводных экосистемах на примере паразитов корюшки (*Osmerus eperlanus*). Паразитология. Т. 34, вып. 2. С. 118–124.
- Криксунов Е.А., Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Павлов В.Н., Ильмаст Н.В., Стерлигова О.П. 2005. Балансовая модель биотического сообщества Сямозера. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. 54 с.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. Шк. 352 с.
- Лутта А.С. 1941. О заражении аральского шипа (*Acipenser nudiiventris*) жаберным сосальщиком *Nitzschia sturionis*. Тр. Ленингр. общ. естествоисп. Т. 18, вып. 4. С. 40–60.
- Мамаев С.А. 1972. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука. 283 с.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. 1982. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М. 234 с.
- Румянцев Е.А. 1975. Влияние некоторых факторов на паразитофауну рыб при интродукции в озера Карелии. Паразитология. Т. 9, вып. 4. С. 305–311.
- Северцов А.С. 1990. Направленность эволюции. М.: Изд-во МГУ. 272 с.
- Стерлигова О.П. 2004. Последствия случайного проникновения корюшки в экосистему Сямозера // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения. Апатиты. С. 49–51.
- Стерлигова О.П., Павлов В.Н., Ильмаст Н.В., Павловский С.А., Комулайнен С.Ф., Кучко Я.А. 2002. Экосистема Сямозера (биологический режим, использование). Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. 119 с.
- Шульман Б.С., Щуров И.Л., Иешко Е.П., Широков В.А. 2001. Влияние *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 (*Monogenea: Gyrodactylidae*) на популяцию атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в р. Кереть (Северная Карелия) и возможные меры борьбы с ним // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. 40–48.
- Фрезе В.И., Казаков Б.Е. 1968. Новый вид цестоды из рода *Proteocephalus* (*Cestoidea: Proteocephalata*) от ряпушки (*Coregonus albula* L.) Европейского Севера СССР // Тр. ГЕЛАН СССР. Т. 20. С. 171–175.

MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF *PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS* (ZEDER, 1800) (PROTEOCEPHALIDAE), A PARASITE OF COREGONIDS IN CONDITIONS OF TRANSFORMATION OF WATER COMMUNITIES

L.V. Anikieva, E.P. Ieshko

Institute of Biology, Karelian Research Center of RAS, Petrozavodsk, Russia
e-mail: Anikieva@krc.karelia.ru

There has been studied morphological variability to coregonids cestode *Proteocephalus longicollis*, a parasite of smelt *Osmerus eperlanus* L., which was spontaneously introduced into Lake Syamozero. It was ascertained that for last 20 years *P. longicollis* has become a mass representative of established parasitic fauna of smelt, thereby showing the absence of its strict specificity. It was shown that morphological polymorphism of *P. longicollis* from smelt combines features of ecoforms characteristic for local hosts, those are whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) and vendace (*Coregonus albula* L.). By the nature of variability cestodes from smelt are more similar to ecoforms from whitefish. It is concluded that when a parasite colonise a host that is new for the water body, a new hostal group is forming, which makes for the parasite number maintenance and its population stability under changing environment of freshwater ecosystems.

ЭФФЕКТ МАССЫ И ТЕМПЕРАТУРЫ НА СКОРОСТЬ ОБМЕНА У НЕКОТОРЫХ ЛИТОРАЛЬНЫХ АМФИПОД

Е.С. Аракелова

Учреждение Российской академии наук Зоологический институт РАН,
г. Санкт-Петербург, Россия
e-mail: gambar@EA3784.spb.edu

Данные по энергетическому обмену амфипод многочисленны в целом, но отдельные виды по-прежнему остаются в поле зрения исследователей, особенно когда речь идет о литоральных животных, наиболее подверженных воздействию температуры среды. Для выражения связи между обменом животных и температурой было предложено использовать экспоненциальное уравнение Аррениуса $V_t = V_0 e^{-\mu/RT}$, где T – абсолютная температура по шкале Кельвина, μ – средняя энергия ак-