

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПАРАЗИТА ЛОСОСЕВИДНЫХ РЫБ ЦЕСТОДЫ PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS (ZEDER 1800) ИЗ СИГА COREGONUS LAVARETUS МАЛЫХ ВОДОЕМОВ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ПААНАЯРВИ»

Л. В. АНИКИЕВА, Ю. Ю. БАРСКАЯ

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Изучена морфологическая изменчивость признаков *P. longicollis*, принадлежащих к двум несвязанным функциональным системам цестод: прикрепительной (сколекс, присоски) и трофико-репродуктивной (стробила и ее внутренние структуры). Выявлен полиморфизм по форме сколекса и форме апикальной присоски. Установлен низкий уровень варьирования количественных признаков. Выявленные особенности морфологической изменчивости *P. longicollis* сопоставлены с гидробиологической характеристикой водоемов и биологическими особенностями хозяина – малотычинкового сига *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin).

L. V. ANIKIEVA, J. J. BARSKAJA. A MORPHOLOGICAL DIVERSITY CESTODE PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS (ZEDER 1800) IN SMALL LAKES OF THE PAANAJARVI NATIONAL PARK

Morphological variability *P. longicollis* was studied. Polymorphism of the form scolex and the form apical suckers was revealed. The low level of a variation of quantitative traits was established. The revealed features of morphological variability *P. longicollis* was compared to the hydrobiological characteristic of lakes and biological features of the host – *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin).

Ключевые слова: цестоды, малотычинковый сиг, малые водоемы, морфологическая изменчивость.

Цестоды рода *Proteocephalus* – широко распространенная группа паразитов пресноводных рыб Голарктики. Несмотря на то что идентификации протеоцефалид в последнее время посвящено много работ, систематика группы остается сложной. В пределах рода насчитывается от 56 (Фрезе, 1965) до 91 вида (Schmidt, 1986) и большое количество видов, имеющих неясное систематическое положение. Описание морфологии многих даже широко распространенных видов основано на небольшом числе экземпляров. Согласно последней ревизии в Европе обитает 11 видов цестод этого рода (Scholz, Hanzelova, 1998).

P. longicollis (Zeder 1800) занимает особенное место в составе рода как представитель

арктического фаунистического комплекса с необычайно широким кругом хозяев, в число которых входят рыбы разных эволюционных и экологических групп. Основные хозяева – рыбы семейств лососевых и сиговых. В последнее время установлено, что паразит часто встречается у европейской корюшки *Osmerus eperlanus* L. (Аникиева, 1998).

В. И. Фрезе и Б. Е. Казаков (1968) впервые выделили гостальные формы *P. longicollis* из сига и ряпушки, которые различались размерами стробилы и числом семенников. Е. П. Иешко и Л. В. Аникиева (1980) изучили характер изменчивости отдельных признаков *P. longicollis* (размеров сколекса, присосок, числа семенников и длины стробилы) из сигов и ряпушки озер

Карелии и показали, что морфометрические показатели гельминта зависят от экоформы хозяина и условий водоема.

Популяционная морфология *P. longicollis* наиболее подробно изучена в малых водоемах Карелии, населенных крупной формой ряпушки. Показано, что вид полиморфен по признакам формы сколекса, половозрелых члеников и яичника (Аникиева и др., 2005). Популяционная структура вида *P. longicollis*, формируемая в ареале европейской ряпушки, представляет собой комплекс фенотипически сходных популяций. Локальные популяции гельминта сходны по признакам органов прикрепления (частотам встречаемости вариаций формы сколекса) и различаются по трофико-репродуктивным признакам (числу и частотам встречаемости вариаций формы половозрелых члеников и лопастей яичника). Различия в фенотипической изменчивости цестоды отражают особенности популяционных процессов паразита – *P. longicollis* и хозяина – ряпушки *Coregonus albula* в озерах Карелии (Аникиева, 2008).

Целью настоящего исследования явилось изучение морфологического разнообразия цестоды *Proteocephalus longicollis* из сига *Coregonus lavaretus*, обитающего в малых водоемах национального парка «Паанаярви» – Верхний и Нижний Нерис.

Малые водоемы национального парка «Паанаярви» – Верхний и Нижний Нерис – относятся к водным экосистемам, сформировавшимся вскоре после окончания оледенения. Они сохранили в неприкосновенности рыбное население, что является в настоящее время большой редкостью. Озера принадлежат к голарктической провинции, европейскому округу, бассейну Белого моря и лесотундровой зоне (Берг, 1949). Это небольшие олиготрофные водоемы площадью менее 1 км², соединенные между собой протокой, а в дальнейшем рекой Нерес, впадающей в р. Олангу. Озера глубокие (15–20 м), воды чистые с высокой прозрачностью. Основу планктонного комплекса составляют широко распространенные в озерах Карелии представители северной фауны. В макрозообентосе озер преобладают личинки хирономид и двустворчатые моллюски. Ихтиофауна озер бедна в видовом отношении и представлена 4 видами: малотычинковый сиг *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin), голец – *Salvelinus alpinus* (L.), форель – *Salmo trutta* L., голян – *Phoxinus phoxinus* (L.). Основу численности рыбного населения составляют сиги с числом жаберных тычинок от 18 до 22 (в среднем 19) (Стерлигова и др., 2005).

Материал и методы

Материалом послужили тотальные препараты из половозрелых цестод, собранных в октябре 2006 г. Морфологическую изменчивость *P. longicollis* изучали по признакам, принадле-

жащим к двум несвязанным функциональным системам цестод: прикрепительной (сколекс) и трофико-репродуктивной (стробила и внутренние структуры). Выявляли дискретность у трех признаков: формы головного конца и апикальной присоски, характеризующих прикрепление и сенсорность, и формы половозрелых члеников, характеризующей тип стробилы. Название каждого признака кодировалось буквенными символами, составленными из начальных букв латинского названия признака, вариации обозначены кодом признака и порядковым номером вариации. По частоте встречаемости вариации признаков были ранжированы по классам, которые принадлежали к пяти категориям: от 1 до 10% – редкие (I класс), 11–30% – малочисленные (II класс), 31–50% – обычные (III класс), 51–70% – субдоминирующие (IV класс) и более 71% – доминирующие (V класс) (Ларина, 1990). Из морфометрических признаков анализировались пластические (ширина сколекса, диаметр боковых присосок, диаметр апикальной присоски, длина и ширина половозрелых члеников, длина бурсы цирруса, яичника и стробилы), 1 счетный (число семенников) и 1 относительный (отношение длины бурсы к ширине членика). Всего было учтено 25 экз. половозрелых цестод. Статистическая обработка выполнена стандартными методами (Лакин, 1990). Уровень изменчивости показателей признаков определяли по шкале С. А. Мамаева (1972).

Материалы по морфологической изменчивости *P. longicollis* из сига оз. Нерис были сопоставлены с данными по морфологии цестоды из озер Карелии: Каменного, Кимас (бас. Белого моря), Онежского и Сямозера (бас. Балтийского моря) (Аникиева и др., 1983; Аникиева, 2000). Значимость различий и их величину определяли по критерию Стьюдента (t) и F критерию. Для вычисления индекса Сьеренсена – Чекановского (C_j) и построения дендрограмм сходства выборок использовали программу Биодив.

Результаты и обсуждение

В результате проведенных исследований выделено 2 вариации формы сколекса: ланцетовидная $Sc1$ и вздутая $Sc2$ – и 2 вариации формы апикальной присоски: с апикальным углублением $As1$ и без апикального углубления $As2$ (рис. 1). Вздутая форма сколекса обнаружена у 60% особей, ланцетовидная – у 40%. По частотам встречаемости вздутая форма сколекса отнесена к доминирующей, ланцетовидная – к обычной. Вариация $As1$ обнаружена у 64% особей, $As2$ – у 36%. По сочетанию двух признаков (формы сколекса и формы апикальной присоски) установлено 3 фенотипа: $Sc1A1$, $Sc2A2$ и $Sc2A1$. Первые два фенотипа встречались с частотой 40 и 36% и отнесены к обычным, третий – к малочисленным – 24%.

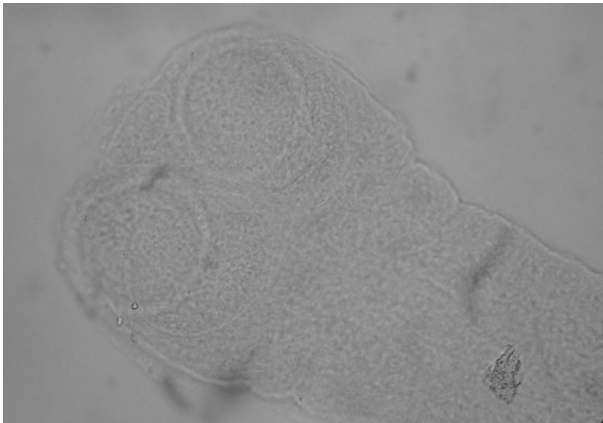
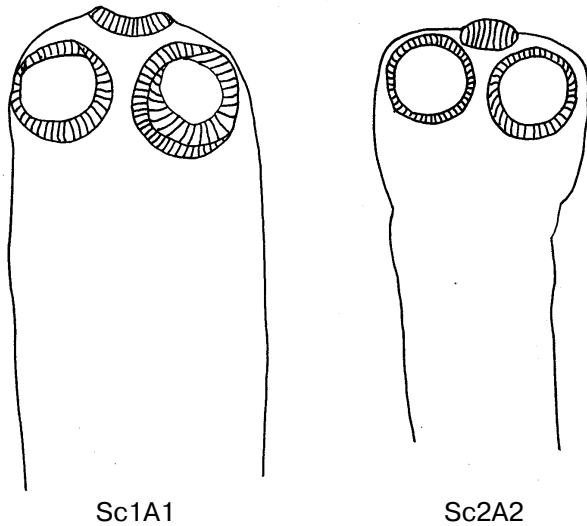


Рис. 1. Форма сколекса и апикальной присоски *Proteocephalus longicollis*

У *P. longicollis* из сига Онежского озера ранее нами было выделено 4 вариации формы сколекса (Аникиева, 2000), которые можно сгруппировать как ланцетовидная (сколекс без шейного расширения) и вздутая (ширина сколекса превышает ширину шейки). Фенотипы с ланцетовидной формой сколекса составили 40% онежской популяции, вздутой – 60%. Сопоставление полученных нами данных из озер

Нерис и Онежского по форме сколекса показало, что уровень и характер изменчивости этого признака у сиговой экоформы *P. longicollis* из разных озер сходны. Полиморфизм апикальной присоски *P. longicollis* нами выявлен впервые.

Половозрелые членики *P. longicollis* из сига озер Нерис имели только одну форму: короткую широкую – P1. Эта вариация ранее была обнаружена у цестод из сигов оз. Онежского и форели водоемов Словакии. Однако наряду с короткой и широкой формой члеников стробилы цестод из Онежского озера и озер Словакии были сформированы и другими вариациями формы члеников: квадратной и удлинённой (Аникиева, Доровских, 2001; Hanzelova et al., 1995). Меньшее число вариаций формы половозрелых члеников *P. longicollis* было обнаружено у ряпушки в оз. Кимас (бассейн Белого моря), чем в Онежском озере (Аникиева, 2008). Одна форма члеников из четырех, зарегистрированных у паразита окуня *P. percae* в разных точках ареала, отмечена в озерах Кольского полуострова (Аникиева, 2004).

Морфометрические признаки *P. longicollis* из сига озер Нерис характеризовались разнообразными показателями изменчивости (табл. 1). Признаки головного конца (3 признака) составили группу с низким уровнем изменчивости (7–12%). В группу со средним уровнем изменчивости (13–20%) вошли 6 признаков (длина и ширина половозрелых члеников, число и размеры семенников, длина бурсы цирруса и ее отношение к ширине членика). Два признака (размах лопастей яичника и высота лопастей яичника) относились к повышенному уровню изменчивости (21–30%) и один признак – длина стробилы – к высокому (50%). Невысокие коэффициенты асимметрии и эксцесса отражали нормальный тип распределения показателей признаков.

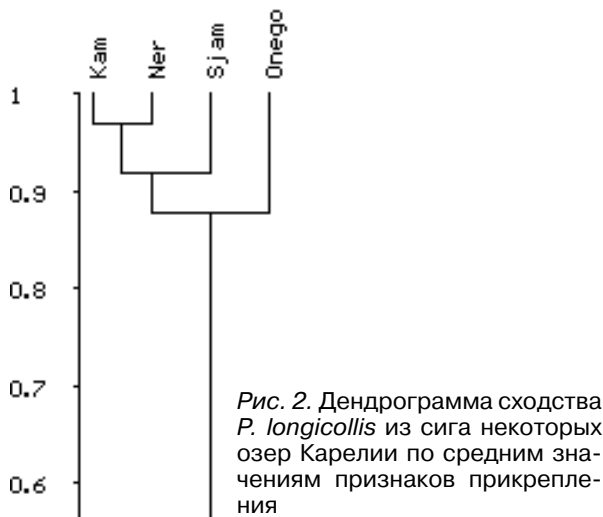
Диапазон изменчивости морфометрических признаков *P. longicollis* из сига озер Нерис по сравнению с данными из сига других озер Карелии оказался относительно широким (табл. 2). Только два признака цестод из озер Нерис (диаметр боковых и апикальной присосок) отличались более узким интервалом значений между их минимальными и максимальными показателями. Пластические признаки *P. longicollis* в оз. Нерис имели меньшие средние размеры и уровень варьирования показателей, чем в сигах других водоемов. Наиболее близкие показатели признаков прикрепления установлены между цестодами из озер Нерис и Каменного (рис. 2). Максимальные различия в размерных показателях выявлены между цестодами из озер Нерис и Онежского. Дендрограмма сходства, построенная отдельно для признаков прикрепления и трофико-репродуктивных признаков *P. longicollis*, выявила различия в характере варьирования признаков, принадлежащих к разным функциональным систе-

Таблица 1. Морфометрические показатели *Proteocephalus longicollis* из сига озер Нерис, μm

Признаки	Пределы	$M \pm m$	CV	δ	Эксцесс	Асимметрия
Ширина сколекса	182–268	224 ± 6	12	26	-0,7	-0,4
Диаметр боковых присосок	74–97	$88 \pm 1,6$	7	6	0,1	-0,4
Диаметр апикальной присоски	46–68	$57 \pm 1,7$	12	7	-0,5	-0,4
Длина членика	340–570	415 ± 16	16	89	-0,1	0,9
Ширина членика	330–353	520 ± 21	17	89	-0,3	-0,4
Число семенников	31–60	$45 \pm 1,7$	16	7	-0,1	0,1
Диаметр семенников	40–68	$48 \pm 1,6$	15	7	4,0	1,7
Длина бурсы цирруса	160–274	$200 \pm 7,6$	16	32	0,1	1
Размах крыльев яичника	200–484	328 ± 16	21	70	0,3	0,1
Высота яичника	57–143	84 ± 6	29	24	1,4	1,5
Отношение длины бурсы цирруса к ширине членика	0,3–0,54	$0,4 \pm 0,01$	15	0,1	1,0	0,8
Длина стробилы, см	0,9–4	$2,1 \pm 0,3$	50	1,0	-0,1	0,9

Таблица 2. Некоторые морфометрические показатели цестоды *Proteocephalus longicollis* из сигов озер Карелии (по: Аникиева и др., 1983)

Признаки	Нерис	Сязозеро	Кимас	Каменное	Выгозеро	Онежское
Ширина сколекса	182–268	108–280	182–208	177–312	200–270	160–370
Диаметр боковых присосок	74–97	58–103	63–91	63–131	86–110	74–165
Диаметр апикальной присоски	46–68	23–69	34–51	40–97	34–57	34–114
Число семенников	31–60	35–67	46–58	46–113	44–54	43–87
Длина бурсы цирруса	160–274	200–256	210–248	200–294	270–306	226–340
Отношение длины бурсы цирруса к ширине членика	0,3–0,54	0,3–0,5	0,5	0,25–0,3	0,3	0,3–0,5



мам. Нами показано, что признаки прикрепления *P. longicollis* из одного и того же вида хозяина – сига, обитающего в разных водоемах, более сходны, чем трофико-репродуктивные признаки ($C_j = 0,4$ против $-6,6$) (рис. 3, 4). По среднему числу семенников (счетный признак) цестоды из озер Нерис были сходны с цестодами из оз. Кимас и отличались от цестод из других водоемов. К важнейшим систематическим признакам цестод рода *Proteocephalus* принадлежит отношение длины бурсы к ширине членика. Этот признак тесно связан с шириной членика и размахом крыльев яичника. Средние значения этого признака и дисперсия в озерах Нерис и Онежском были сходны. Коэффициент сходства Сьеренсена – Чекановского средних значений всех признаков цестод из сигов разных озер был высоким ($C_j = 0,83–0,92$).

Очевидно, что выявленные особенности морфологической изменчивости *P. longicollis* в

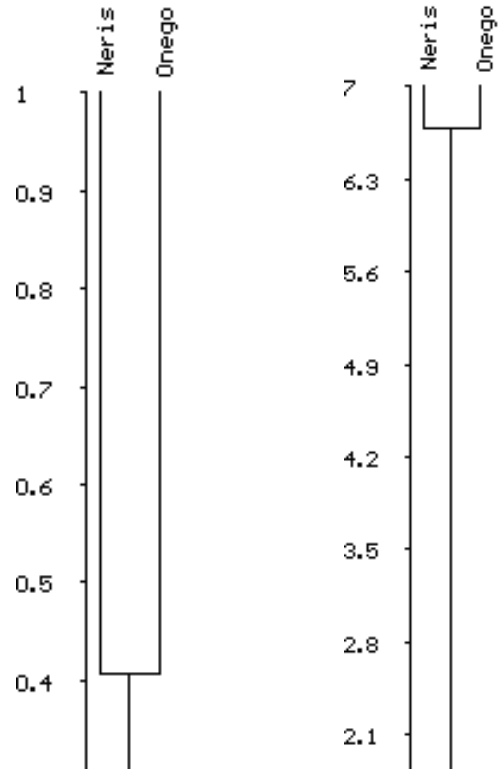


Рис. 3. Дендрограмма сходства *P. longicollis* из сига озер Нерис и Онежского по дисперсии значений признаков трофико-репродуктивных

Рис. 4. Дендрограмма сходства *P. longicollis* из сига озер Нерис и Онежского по дисперсии значений признаков трофико-репродуктивных

озерах Нерис связаны с условиями водоемов и биологическими особенностями сига. Малые водоемы национального парка «Паанаярви» уникальны. По шкале трофности они относятся к α - и β -олиготрофным. Озера сохранили

последледниковое сообщество рыб, что редко для Карелии. Малотычинковый сиг озер Верхнее и Нижнее Нерис – бентофаг с узким спектром питания. Ведущими группами в пищевом спектре сига являются личинки ручейников и поденок, моллюски (Ильмаст и др., 2003). Сиг имеет относительно мелкие размеры и рано созревает. Самцы созревают в возрасте 2+ при длине 24 см, самки – 3+ при длине 33 см. В структуре стада доминируют рыбы в возрасте 2+ длиной 20–27 см, массой 70–240 г (Стерлигова и др., 2005).

В целом полученные нами результаты позволяют охарактеризовать *P. longicollis* из сига малых водоемов национального парка «Паанаярви» как группировку со специфическим набором качественных признаков и невысоким уровнем варьирования количественных признаков. Требуется объяснения и дополнительных исследований факт обнаружения половозрелых цестод в октябре, поскольку известно, что для гостальной формы *P. longicollis* из сига характерен годичный цикл развития с осенним заражением рыбы и весенним созреванием цестод и продуцированием яиц. Имеющиеся в нашем распоряжении материалы позволяют предположить, что *P. longicollis* в озерах Нерис отличается не только морфологическим своеобразием, но обладает и биологическими особенностями.

Северные экосистемы, сформировавшиеся в суровых климатических условиях, с низкой продуктивностью и ограниченным составом гидробионтов уязвимы и нестабильны (Решетников, 1980). Их изучение необходимо для выявления закономерностей начальных этапов формирования и становления фауны водных экосистем, образовавшихся после деградации ледового покрова. Цестоды как существенные компоненты наземных и водных сообществ, жизнь которых тесно связана с особенностями хозяев, могут характеризовать специфические черты формирования фауны.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга» (2009–2011).

Литература

- Аникиева Л. В., 1998. Цестоды рода *Proteocephalus* из корюшки *Osmerus eperlanus* // *Паразитология*. Т. 32, вып. 2. С. 134–140.
- Аникиева Л. В., 2000. Популяционная морфология цестод рыб (на примере рода *Proteocephalus*: *Proteocephalidae*): Дис. ... докт. биол. наук. М. 73 с.
- Аникиева Л. В., 2005. Фенотипическая изменчивость паразита окуня – цестоды *Proteocephalus percae* (Muller, 1780) (*Proteocephalidae*) в разных частях видового ареала // *Паразитология*. Т. 39, вып. 5. С. 386–396.
- Аникиева Л. В., 2008. Популяционная изменчивость *Proteocephalus longicollis* (*Cestoda*: *Proteocephalidae*) из европейской ряпушки *Coregonus albula* L. озер Карелии // *Паразитология*. Т. 42, вып. 1. С. 3–12.
- Аникиева Л. В., Доровских Г. Н., 2001. Фенотипическая изменчивость *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) из обыкновенного гольяна (*Phoxinus phoxinus*) // *Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера*. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 58–63.
- Аникиева Л. В., Малахова Р. П., Иешко Е. П., 1983. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л.: Наука. 168 с.
- Аникиева Л. В., Харин В. Н., Спектор Е. Н., 2004. Полиморфизм и структура популяции *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (*Cestoda*: *Proteocephalidae*) из европейской ряпушки *Coregonus albula* L. // *Паразитология*. Т. 38, вып. 5. С. 438–447.
- Берг Л. С., 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л. Т. 3. С. 1195–1315.
- Иешко Е. П., Аникиева Л. В., 1980. Полиморфизм *Proteocephalus exiguus* – массового паразита сиговых рыб // *Паразитология*. Т. 14, № 5. С. 422–426.
- Ильмаст Н. В., Хренников В. В., Шустов Ю. А., 2003. Питание малотычинкового сига *Coregonus lavaretus* малых водоемов национального парка «Паанаярви» // *Тр. Карельского НЦ РАН, сер. Б, биология*. Вып. 3. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 139–140.
- Лакин Г. Ф., 1990. Биометрия. М.: Высшая школа. 352 с.
- Ларина Н. И., 1990. Каталог фенотипов, как материал для изучения изменчивости // *Сб. докл. IV Всесоюз. совещ. по фенетике природных популяций*. М.: Наука. С. 154–155.
- Мамаев С. А., 1972. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука. 283 с.
- Решетников Ю. С., 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука. 300 с.
- Стерлигова О. П., Китаев С. П., Павловский С. А., Кучко Я. А., 2005. Малые водоемы национального парка «Паанаярви» и их рыбное население // *Тр. Карельского НЦ РАН*. Вып. 7. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 244–250.
- Фрезе В. И., 1965. Протеоцефалы – ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. М. 538 с.
- Фрезе В. И., Казаков Б. Е., 1968. Новый вид цестоды из рода *Proteocephalus* (*Cestoidae*: *Proteocephalata*) от ряпушки (*Coregonus albula* L.) Европейского Севера СССР // *Тр. ГЕЛАН СССР*. Т. 20. С. 171–175.
- Hanzelova V., Snabel V., Spakulova M. et al., 1995. A comparative study of the fish parasites *Proteocephalus exiguus* and *P. percae* (*Cestoda*: *Proteocephalidae*); morphology, isoenzymes, and karyotype // *Can. J. Zool.* Vol. 73. P. 1191–1198.
- Schmidt G. D., 1986. Handbook of tapeworm identification. CRC Press, Boca Ration, Florida. 655 p.
- Scholz T., Hanzelova V., 1998. Tapeworms of the genus *Proteocephalus* Weinland, 1858 (*Cestoda*: *Proteocephalidae*), parasites of fishes in Europe. *Studie AV CR, Academia, Prague*. 118 p.