

Российская Академия наук
Институт паразитологии

На правах рукописи

Аникиева Лариса Васильевна

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ
ЦЕСТОД РЫБ**
(на примере рода *Proteocephalus*: *Proteocephalidea*)

Специальность: 03.00.19 – паразитология, гельминтология

Диссертация
на соискание ученой степени
доктора биологических наук
в форме научного доклада

Москва
2000 г.

Работа выполнена в лаборатории паразитологии животных и растений Института биологии Карельского научного центра РАН

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук В. И. Фрезе

доктор биологических наук Ю. С. Решетников

доктор биологических наук Н. А. Головина

Ведущая организация: Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

Защита состоится « 11 » сентября 2000 г. в 12 час
на заседании Диссертационного совета Д 200. 54. 01 в Институте паразитологии РАН по адресу: 117071, Москва, Ленинский проспект, 33.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института паразитологии РАН

Автореферат разослан « _____ » _____ г.

Ученый секретарь Диссертационного
Совета, доктор биологических наук

Н. А. Костюк

15004611



ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Изменчивость, как универсальное свойство живых организмов различаться между собой, входит в число основных биологических понятий, являясь одновременно фактором эволюции и причиной эволюционной стабильности отдельных признаков, целостных организмов, популяций и видов (Шмальгаузен, 1968; Северцов, 1990). Проблема изменчивости паразитов, несмотря на большое число публикаций, изучена очень слабо. Известно, что паразиты обладают широкой морфологической изменчивостью (Шульц, Гвоздев, 1972). Однако большинство работ было посвящено изучению отдельных признаков с целью определения их значимости как критерия вида. Популяционным проблемам в морфологии уделялось очень мало внимания. Работы по популяционной морфологии выполнены на ограниченном числе объектов, они единичны, разрозненны и фрагментарны. Исследования разных авторов базируются на различных методических подходах, вследствие чего полученные результаты трудно поддаются сопоставлению. Специальные методы популяционной морфологии и фенетики применяются крайне редко (Ройтман, Казаков, 1977; Amin, 1986; Фортунато, 1987; Пугачев, 1987, 1989; Edwards, 1987; Иешко, Евсеева, 1989; Ринчино, 1990; Евланов, 1992; Гиченок, 1995; Воропаева, 1997; Протасова, 1997).

В настоящее время важно в общих чертах представить разные популяционные подходы изучения морфологической структуры популяций паразитов и процессов, происходящих в природных популяциях. Развитие популяционной морфологии необходимо для понимания сущности вида и принципов его организации, создания естественной систематики. Изучение популяционной морфологии паразитов рыб имеет также большое значение в эпизоотологии паразитарных заболеваний.

Для изучения популяционной морфологии цестод рыб нами были использованы цестоды рода *Proteocephalus*.

Выбор объектов исследования продиктован следующими причинами.

Цестоды рыб представляют собой обширную группу беспозвоночных животных, экология которых тесно связана с особенностями хозяев, адаптированных к жизни в воде. Изменчивость цестод имеет значительные и принципиальные черты своеобразия. По глубине морфологических перестроек и масштабу различий она не имеет аналогов среди животных организмов и может быть сравнима только с растениями (Фрезе, 1987).

Изучение отряда *Proteocephalidea* представляет интерес в эволюционном, систематическом и биогеографическом отношении. Отряд со-

держит около 300 видов цестод, которые паразитируют в трех классах позвоночных: рыбах, амфибиях и рептилиях и широко распространены на всех континентах земного шара (Фрезе, 1965). Отряд занимает промежуточное положение между низшими и высшими цестодами и является родоначальником отряда цепней (*Cyclophyllidea*), паразитирующих главным образом у птиц и млекопитающих (Фурманн, 1931; Шульц, Гвоздев, 1970).

Роду *Proteocephalus* – наименее специализированному и самому многочисленному по количеству видов, в отряде отводится центральное место. Среди паразитов пресноводных рыб – это одна из самых распространенных групп. Она зарегистрирована в 17 отрядах и 36 семействах рыб Евразии, Америки и Африки. Несмотря на то, что идентификации протеоцефалид в последнее время было посвящено много работ (Willemse, 1969; Priemer, 1982; Chubb e. a., 1987; Scholz, 1989; Сергеева, Фрезе, 1994; Сысоев и др., 1994; Hanzelova e. a., 1995; Аникиева, Харин, 1997; Scholz, Hanzelova, 1998; и др.), систематика группы остается сложной. В пределах рода насчитывается от 56 (Фрезе, 1965) до 91 вида (Schmidt, 1986) и большое количество имеющих неясное систематическое положение. Согласно последней ревизии в Европе обитает 11 видов цестод рода *Proteocephalus* (Scholz, Hanzelova, 1998).

Интерес к группе связан также с ее практической значимостью. Имеются сведения о заболеваниях лососевых в естественных и искусственных водоемах (Черепанов, 1966; Becker, Brunson, 1968; Lien, Borgstrom, 1973; Кашковский и др., 1974; Румянцев, 1976; Альбетова, 1976, 1981; Priemer, Goltz, 1986; Размашкин, 1990; Hanzelova, Spakulova, 1992).

В качестве основных объектов нами были использованы наиболее широко распространенные в Голарктике виды: *P. percae*, *P. torulosus* и *P. exiguus*. Биология этих видов изучена достаточно подробно (Willemse, 1968; Kennedy, Hine, 1969; Wootten, 1974; Andersen, 1979; Ройтман, Цейтлин, 1982; Аникиева и др., 1983; Sysoev, 1983; Якушев, Сысоев, 1987; Scholz, 1989; Anikieva, Ieshko, 1992; Anikieva, 1992; Hanzelova, Scholz, 1992; Сысоев, 1987; Сысоев и др., 1994; Hanzelova e. a., 1995; Scholz e. a., 1998; и др.). Они обладают сходным циклом развития (с одним промежуточным хозяином), но отличаются организационной структурой вида: *P. percae* имеет одного типичного хозяина – обыкновенного окуня *Perca fluviatilis*, *P. torulosus* – паразит карповых подсемейства *Leuciscinae*, *P. exiguus* – паразит семейства сиговых *Coregonidae* и семейства лососевых *Salmonidae*. Как паразиты разных экологических и эволюционных групп хозяев: теплолюбивых карповых (*P. torulosus*),

эвритермного окуня (*P. percae*) и холодноводных лососевидных рыб (*P. exiguus*) изучаемые нами виды принадлежат к разным фаунистическим комплексам и отличаются экологической валентностью (Шульман, 1958). Известно (Hanzelova e. a., 1995), что *P. exiguus* и *P. percae* генетически полиморфны и различаются 5 локусами по эстеразе, трансаминазе и фосфоглюкомутазе. На этих же видах выявлялись закономерности пространственной организации популяций и динамики численности, разрабатывались методические подходы к изучению основных популяционных параметров: плодовитость, выживаемость, смертность (Sysoev, 1982; Аникиева, Иешко, 1985; Иешко и др. 1987; Иешко, 1988, 1992; Anikieva, Ieshko, 1992).

Цель и задачи исследования. Основной целью явилось изучение формирования морфологической изменчивости цестод рыб на основе популяционной концепции вида.

Задачи, поставленные для решения указанной цели, объединены в три блока, соответственно этапам исследования.

Первый блок. 1. Создание информационной базы для последующего анализа и оценки изменчивости цестод рода *Proteocephalus*: разработка методологических подходов к изучению морфологической изменчивости паразитов на популяционном уровне; анализ и выделение признаков, пригодных для изучения морфологической структуры популяций; изучение взаимосвязей признаков и объединение их в функциональные комплексы.

2. Описание и анализ внутривидового разнообразия и фенетической структуры отдельных видов цестод, отличающихся спектром гостальности; влияние гостальных экологических ниш на степень и структуру фенетического разнообразия и разнородность количественных признаков.

Второй блок. 1. Выявление изменчивости морфологических параметров возрастной структуры популяции паразита окуня *P. percae*.

2. Изучение межпопуляционной изменчивости: морфологическое разнообразие популяций в ареале вида; стабильность и динамика признаков; изменчивость в краевых и периферийных популяциях.

3. Изучение морфологической изменчивости паразитов в маргинальных условиях. Роль факультативных хозяев в функционировании паразитарных систем.

Третий блок. Оценка пригодности методов популяционной морфологии для систематики и микрофилогенеза цестод рода *Proteocephalus*.

В первых двух блоках используются два методологических подхода: 1) изучение изменчивости отдельных особей и сочетания отдельных ее

форм, определяющих особенности популяций в целом и 2) изучение непосредственно морфологической изменчивости самих популяций в связи с факторами абиотической и биотической среды.

Научная новизна. Работа построена на принципиально новом популяционном подходе к изучению морфологической изменчивости паразитов. Разработана и обоснована популяционно-морфологическая концепция применительно к цестодам рыб. С популяционно-морфологических позиций дана оценка структуры популяции, ее статистики и динамики под воздействием комплекса биотических и абиотических факторов среды. Впервые описана фенетическая структура вида и показатели внутривидовой изменчивости у цестод, установлена связь уровня полиморфизма вида паразита с изменчивостью его гостальной экологической ниши. Впервые показана взаимосвязь структуры вида хозяина и фенотипической изменчивости цестод, выявлена зависимость фенотипа популяции паразита от представленности хозяев в водоеме и их роли в динамике численности популяции. Впервые выявлено, что особенности популяционно-морфологической изменчивости вида паразита и ее характер определяются общностью исторической судьбы паразита и хозяина и отражают коэволюционные связи между паразитом и хозяином. Впервые применены методы популяционной морфологии для оценки паразито-хозяинных взаимоотношений. Получены новые данные и выявлены закономерности внутривидовой и межвидовой изменчивости цестод в разных точках ареала. Впервые изучена морфологическая изменчивость цестод рода *Proteocephalus* при попадании в нетипичных хозяев. Установлен характер изменчивости, а также межвидовые различия в изменении морфологических структур цестод в нестандартных условиях. Разработан и предложен метод для определения цестод рода *Proteocephalus* при факультативном паразитизме. Дан оценка пригодности методов популяционной морфологии для систематики и микрофилогенеза цестод рода *Proteocephalus*. Впервые дан анализ приуроченности протеоцефалюсов к хозяевам, предложена гипотеза генезиса цестод рода *Proteocephalus* с апикальной присоской.

Основные положения, выдвигаемые на защиту.

Представление о закономерностях внутривидовой (внутрипопуляционной и межвидовой) изменчивости цестод в зависимости от спектра гостальности вида, а также возрастной и пространственной структуры его популяций.

Связь фенотипической структуры вида паразита и отдельных гостальных экоформ с исторической судьбой хозяина и условиями гостальной экологической ниши.

Оценка паразито-хозяйственных взаимоотношений на основе популяционно-морфологического подхода.

Использование популяционно – морфологических данных для систематики цестод рода *Proteocephalus*.

Апробация исследования. Материалы исследования были представлены и обсуждены на семинарах, съездах и конференциях в СНГ и ряде зарубежных стран. Основные из них: VII, VIII, IX Всесоюзные совещания по паразитам и болезням рыб (Ленинград, 1979; Астрахань, 1985; Петрозаводск, 1991), Всесоюзный симпозиум по популяционным и ценотическим аспектам изучения гельминтов (Борок, 1980), V международный гельминтологический симпозиум (ЧССР, Высокие Татры, 1986), III Всесоюзный симпозиум по паразитам и болезням рыб и водных беспозвоночных Ледовитоморской провинции (Томск, 1986), I и III Международные симпозиумы по ихтиопаразитологии (ЧССР, Ческе-Будевицы, 1984; Петрозаводск, 1991), V ЕМОР (Венгрия, Будапешт, 1988); советско-финляндский симпозиум «Паразиты рыб Северо-Запада Европы» (Петрозаводск, 1989), научная конференция ВОГ «Гельминтология сегодня: проблемы и перспективы» (Москва, 1989), I Всесоюзный симпозиум «Эволюция паразитов» (Тольятти, 1990); Всесоюзная конференция, посвященная памяти М.Н.Дубининой (Ленинград, 1991); Всероссийская конференция «Систематика, таксономия и фауна паразитов» (Москва, 1996); VIII симпозиум Скандинавского общества паразитологов (Финляндия, Ювяскюля, 1995), Всероссийский симпозиум «Роль российской школы гельминтологов в развитии паразитологии» (Москва, 1997); II съезд Паразитологического общества РАН (С.-Петербург, 1997); Всероссийская конференция «Паразито-хозяйственные отношения» (Москва, 1998), международная конференция и выездная научная сессия отделения общей биологии РАН «Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова восточной Фенноскандии» (Петрозаводск, 1999), Всероссийская конференция «История развития и современные проблемы гельминтологии в России» (Москва, 1999).

Публикации. Список публикаций включает 115 научных работ (в том числе три монографии) в отечественных и зарубежных изданиях.

Основу работы составляют материалы более чем 30-летних исследований популяционной биологии паразитов. На разных этапах работа частично поддерживалась фондом Сороса, грантами ГНТП «Биоразнообразие», Российским фондом фундаментальных исследований (грант N 94-04-11169).

Я глубоко признательна своим учителям С. С. Шульману и О. Н. Бауеру, которые уделяли большое внимание этой работе. Благодарю В. А. Ройтмана и Б. З. Кауфмана за консультации и ценные советы. Благодарю всех коллег, предоставивших свои коллекционные материалы в мое распоряжение. Особенно признательна Е.П.Иешко и В. С. Аникановой, с которыми я творчески сотрудничаю в течение многих лет.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ ИЗУЧЕНИЯ ПОПУЛЯЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ ПАРАЗИТОВ РЫБ

Теоретическими посылками развития популяционной морфологии является понимание места и роли популяции в учении о виде, микроэволюционных процессах и систематике (Тимофеев-Ресовский и др. 1973; Соколов, Воробьева, 1982; Яблоков, 1987; Северцов, 1987, 1998).

В изучении популяций морфологическими методами в настоящее время существуют два основных подхода: фенетика, выявляющая дискретную морфо-физиологическую изменчивость, и популяционная морфология, ориентированная на изучение изменчивости полигенных количественных признаков (Яблоков, 1980). Фенетика оперирует фенемаркерами генотипа и представляет собой генетико-эволюционное направление изучения популяций. Популяционная морфология основана преимущественно на количественных признаках, которые являются индикаторами среды и отражают ее воздействие на организм. Она изучает состояние популяции на конкретном отрезке времени. Поскольку внутривидовая изменчивость имеет место в любых проявлениях жизнедеятельности оба подхода представляют собой разделы популяционной биологии и дополняют друг друга (Яблоков, 1987; Животовский, 1988).

В решении задач популяционной морфологии различают два основных аспекта (Яблоков, 1982; 1987):

1. Изучение изменчивости как приспособленности популяции к конкретным условиям среды – внутрипопуляционная изменчивость. Она отражает реакцию организма на конкретные условия среды и является механизмом, способствующим выживаемости особей. При изучении изменчивости отдельных признаков внутри популяции морфологический анализ служит методическим инструментом для выявления причинных зависимостей.

2. Сравнение изменчивости разных популяций – межпопуляционная изменчивость. Она позволяет выявить спектр возможных значений вида, пути формирования новых приспособительных свойств и адаптационной структуры.

В.В.Черепанов (1986), признавая оба аспекта изучения изменчивости, считает, что экологическое направление объединяет их в единый сложный комплекс.

Популяционная морфология, как и популяционная биология в целом, сформировалась на изучении свободноживущих видов животных и растений. В ряде обобщающих работ (Мамаев, 1972; Тимофеев-Ресовский и др. 1973; Животовский, 1984; Яблоков, 1986; Мина, 1986; и др.) и специальных сборниках (Физиологическая и популяционная экология животных, 1978; Проблемы фенетики растений, 1978; Фенетика популяций, 1982; Физиологическая и популяционная экология, 1983; Фенетика природных популяций, 1988; и др.) представлены материалы по морфологическому разнообразию, изменчивости структуры и выявлению границ популяций животных и растений, рассмотрены проблемы феноекологии и микрофилогенеза.

Паразитические организмы отличаются от свободноживущих видов животных и растений своеобразной формой отношений со средой обитания. Взаимодействие паразита и хозяина происходит как взаимная адаптация при антагонистическом характере отношений. Паразит и хозяин образуют единую паразитарную систему. Она представляет собой взаимодействие популяции паразита с популяционными группировками хозяев, поддерживающих ее существование. Формирование пространственной структуры и распределение паразитов в популяции хозяев обеспечивается различиями в индивидуальных реакциях хозяев на заражение паразитами. Доминирование невосприимчивых к заражению особей определяет агрегированность распределения паразитов в популяции хозяев. Высокая смертность свободноживущих стадий развития паразитов компенсируется их высокой плодовитостью (Филиппенко, 1937; Догель, 1962; Кеннеди, 1978; Ройтман, 1981; Иешко, 1988, 1992; Евланов, 1993, 1996; и др.).

Установлено, что для паразитов характерны те же формы и типы изменчивости, что и для свободноживущих видов (Гагарин, 1972; Краснолобова, 1975, Фрезе, 1987). Выделяют три основных фактора, под воздействием которых формируется морфологическая изменчивость паразитов: возраст паразита, вид хозяина и интенсивность его заражения (Быховская – Павловская, 1949; Павловский – Гнездилов, 1949; Шульман – Альбова, 1952; Краснолобова, 1977; Фрезе, 1977; Скрыбина,

1978; Аникиева, Аниканова, 1979; Голицына и др., 1981; и др.). Морфофункциональные, экологические и эволюционные аспекты модификационного полиморфизма цестод были изучены В.И.Фрезе (1975, 1977, 1987). Развитие политипической концепции вида у паразитов, установление гостальных экоформ у цестод рода *Diphyllobothrium* и трематод рода *Azygia*, анализ изменчивости в зависимости от степени облигатности дефинитивных хозяев, от географических условий их обитания показали, что паразиты имеют сложную внутривидовую структуру (Фрезе, 1975, 1977; Ройтман, Казаков, 1977).

Задачи популяционной морфологии паразитов рыб, как зоологических объектов, совпадают с общими задачами популяционной морфологии. Главная из них – изучение морфологического разнообразия фенотипов, выявление морфологической разнородности популяций как нормы реакции генотипа и ее динамика при разных условиях среды (Яблоков, 1982).

Экологические особенности паразитов определяют специфический аспект их популяционной морфологии: изучение адаптивных реакций паразитов и хозяев в процессе их взаимодействия. Разработка данного подхода предполагает последовательное выяснение широкого круга вопросов: изучение структурной организации вида паразита и роли отдельных видов хозяев в формировании его морфологической разнородности; изучение морфологической структуры отдельных популяций и динамики ее изменчивости соответственно типу онтогенеза паразита и типу возрастной структуры хозяев; изучение нормы реакции генотипа паразита в нестандартных условиях (при включении в паразитарную систему неспецифичных хозяев) и др. Полученные данные составят базу для анализа адаптивности популяций и выявлению механизмов устойчивого функционирования паразитарных систем.

В развитии этого направления паразитология столкнулась с двумя группами проблем. Первая – собственно морфологические, вторая – популяционные. Среди морфологических проблем главная – отсутствие общей теории признака, отсутствие четкой границы между феном и просто признаком, трудность интерпретации данных и др. Популяционные проблемы определяются сложной структурой вида, трудностями определения родства популяций, установления популяционных границ, иерархией внутривидовых и пространственных объединений особей вида. Обе группы проблем взаимосвязаны и должны решаться при параллельном изучении морфологии и структуры популяций, динамики численности и распределения особей в популяции хозяев (Аникиева и др., 1997).

В качестве самого серьезного препятствия для развития этого направления следует рассматривать слабую изученность паразитов, как зоологических объектов, отрывочность и неполноту сведений о биологии и распространении многих видов. Необходимость большого первичного материала в сопоставимые сроки, трудоемкость его сбора и растянутость во времени предъявляют определенные требования к объекту популяционных исследований, а множественность факторов, воздействующих на паразита, отсутствие разработанных для паразитических организмов методов популяционных исследований затрудняют интерпретацию данных.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для настоящих исследований послужили собственные сборы цестод рода *Proteocephalus*, проводимые в 1968-1975 и 1985-1997 гг. из рыб озер Карелии и Ботнического залива Балтийского моря, а также представленные в наше распоряжение сборы Р.П. Малаховой, Е.А. Румянцева, Б.С.Шульмана, Н.М.Пронина, К.Кеннеди, Т.Валтонен, Г.Н. Доровских, Д.А.Размашкина, Л.Н.Альбетовой, О.Н.Пугачева, Р. Примера и коллекционные материалы ЗИНа и Института паразитологии РАН. Для решения конкретных вопросов привлекались собственные, коллекционные и опубликованные материалы по морфологии всех видов рода *Proteocephalus*.

Изучение морфологической изменчивости вида в зависимости от спектра его гостальности выполнено на выборках половозрелых цестод *P.percae* из обыкновенного окуня *Perca fluviatilis*; *P.exiguus* – из представителей трех родов сем. *Salmonidae*: *Brachymystax* (*B. lenok*), *Salvelinus* (*S. malma*), *Parasalmo* (*P. mykiss*) и представителей трех родов сем. *Coregonidae*: *Coregonus* (*Coregonus lavaretus*), *Stenodus* (*S. leucichtys*), *Prosopium* (*P. cylindraceum*); *P.torulosis* – из ельцеподобных карповых 4 родов: *Rutilus* (обыкновенной плотвы *R.rutilus*), *Leuciscus* (ельца *L. leuciscus* и язя *L. idus*), *Oreoleuciscus* (алтайского османа *O. pewzowi*), *Aspius* (жереха *A. aspius*) и лещеподобных карповых: род *Alburnus* (уклея *Alburnus alburnus*), (табл.1).

Изучение морфологической изменчивости изучаемых видов проводилось в три этапа. Первый – анализ структурной организации протеоцефалид, выбор признаков, второй – описание фенетического разнообразия и изменчивости качественных признаков, анализ частот вариаций полиморфных признаков, частот фенотипов и степени реализации фе-

нофона; третий – оценка характера и масштаба изменчивости количественных признаков.

Таблица 1. Общее число цестод (экз.), исследованных из разных видов рыб из разных водоемов

ВИД РЫБЫ	ВОДОЕМ																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Brachymistax lenok											10	5			9			
Salvelinus malma															10	20		
Parasalmo mykiss																	50	
Coregonus lavaretus				20	50													
C. albula	50																	
C. autumnalis				20														
Stenodus leucichthys											2	20	8					
Prosopium cylindraceum														5				
Osmerus eperlanus			50	50	50													
Esox lucius	35																	
Rutilus rutilus												30						
Leuciscus leuciscus	30	18																
L. idus	12	18																
Oreoleuciscus pewzowi										15	0							
Aspius aspius								12										
Alburnus alburnus	50	12																
Phoxinus phoxinus										10								
Perca fluviatilis	300			20		20	30						30	15				30

Для изучения влияния вида хозяина и его внутривидовых группировок на морфометрические показатели *P.exiguus* исследованы выборки цестод из сигов *Coregonus lavaretus-complex*: *C. lavaretus lavaretoides* (Онежское озеро, Карелия), *C. acronius* (оз. Юли-Китка, Северная Финляндия), *C. wartmani* (оз. Боден, Германия), *C. pollan* (оз. Лох-Несс, Ирландия); ряпушки *C.albula* (Вохтозерско-Вендюрская группа озер, Карелия), *C. albula kiletz* (Онежское оз., Карелия), байкальского омуля *C. autumnalis migratorius* (оз. Байкал), пеляди *C. peled* (р. Пелядка, Таймыр).

Основные исследования были выполнены на четырех разнотипных озерах Вохтозерско-Вендюрской группы (южная Карелия), различающихся размерами, термическим режимом, составом гидробионтов и темпами продукционных процессов. Из них оз. Вендюрское – более крупное (площадь 10.1 км²) и глубокое (средняя глубина 6.2 м) с неустойчивой стратификацией в летнее время и сравнительно разнообразным составом гидробионтов. Оз. Риндозеро имеет меньшую площадь (1.86 км²) и глубину (средняя глубина 3.9 м). С оз. Вендюрским оно соединяется протокой. Оз. Урос (площадь 4.3 км², средняя глубина -2.8 м) – эпите rmический водоем с ограниченным составом флоры и фауны и повышенными темпами продуцирования на всех трофических уровнях (Бушман, 1976). Четвертый водоем – небольшая (площадь около 0.1 км²) гумифицированная ламба вблизи оз. Риндозера. Водоемы различаются составом рыбного населения, фауной паразитов и численностью отдельных их видов (Аникиева и др., 1983; Аникиева, Иешко, 1988). На этих водоемах изучалась внутри и межпопуляционная изменчивость *P. percae* и *P.torulosis*. Для изучения межпопуляционной изменчивости *P.torulosis* был использован материал из карповых рыб олиготрофных озер северной Карелии (оз. Пяозера и оз. Корпярви).

Материал по возрастной структуре популяции *P.percae* и ее изменчивости собирали на оз.Риндозере (Аникиева и др. 1983; Ieshko, Anikieva, 1991; Евсева, 1991; Евсева, Аникиева, 1994). Исследования

1 – 6 – водоемы Карелии: 1 – Вохтозерская группа озер (Урос, Вендюрское, Риндозеро, ламба), 2 – оз. Корпярви, 3 – оз. Пяозеро, 4 – оз. Маткярви, 5 – оз. Онежское, 6 – оз. Ладожское; 7 – Ботнический залив Балтийского моря, 8 – р. Терек (Дагестан), 9 – оз. Ногон-Нуур (Монголия), 10 – оз. Кривое (о. Колгуев, Печорское море), 11 – р. Лена, 12 – р. Енисей, 13 – р. Пелятка (полуостров Таймыр), 14 – р. Колыма, 15 – р. Анадырь, 16 – р. Сокоч (Камчатка), 17 – оз. Гарц (форелевое хозяйство Германии), 18 – оз. Азас (Тувинская котловина).

проводили на одной и той же возрастной группе хозяев, что позволило использовать данные по зараженности рыбы для количественного определения популяционных параметров обитающего в ней паразита. Сроки вскрытия рыб определялись особенностями биологии гельминта. В период открытой воды рыб вскрывали с еженедельным интервалом, в зимние месяцы – в ноябре, декабре, январе и марте. В каждой выборке просматривали 30 экз. рыб. Количественные пробы зоопланктона собирали ежемесячно. В анализ включено 8 группировок *P. percae*, из них 4 – преимагинальные группировки: яйца, процеркоиды, молодые плероцеркоиды, перезимовавшие плероцеркоиды и четыре выборки взрослых гельминтов. Выборки взрослых гельминтов были собраны 19.03, 20.05, 9.06 и 22.06 при разной температуре воды: +4° С (подо льдом), +7° С (после распаления льда), +10° С и +16° С. Они условно названы зимней (1-я выборка), весенней (2-я выборка) и летней (3-я и 4-я выборки). Каждая выборка за исключением процеркоидов, которых было собрано всего 12, включает по 30 экз. половозрелых цестод. Выделено 22 признака *P. percae*. Из них 4 встречаются только у яиц (размеры онкосферы и трех ее оболочек), 5 признаков – общие у личинок и взрослых: сколекс (длина, ширина), диаметр боковых присосок, диаметр апикальной присоски, общая длина тела и 11 признаков характерны только для взрослых гельминтов: половозрелые сегменты (длина, ширина), семенники (количество, длина, ширина), бурса цирруса (длина, ширина), яичник (размах и высота крыльев) отношение длины сегмента к его ширине, отношение длины бурсы цирруса к ширине сегмента.

Межпопуляционная изменчивость *P. percae* была изучена на 4 выборках гельминтов, собранных на базовых водоемах Вохтозерско-Вендорской группы с 1 по 29 июня 1987 г.

С целью выявления адаптационной стратегии вида в условиях резко различающейся по физико-географическим показателям среды анализировались качественная разнородность и ее количественное выражение в 3 популяциях *P. percae*: из Ботнического залива Балтийского моря и двух водоемов р. Енисей: оз. Азас (бас. р. Бий Хем, исток р. Енисей – Тувинская котловина) и р. Пелятка – одного из придаточных водоемов устья р. Енисей (п-ов Таймыр). Всего было выделено 43 вариации качественного состояния и количественного выражения признаков *P. percae*. Полученные данные были сопоставлены с опубликованными материалами по пределам варьирования признаков паразита из разных мест обитания хозяина: рек Лены, Енисея, Волги, водоемов Эстонии (Фрезе, 1965), Карелии (Аникиева, 1993), оз. Байкал (Русинек, 1987), Северо-Западной Монголии (Scholz, Ergens, 1990), Чехословакии (Scholz, 1989).

Материалом для изучения морфологической изменчивости паразитов рыб при их попадании в маргинальные (нетипичные) условия служили выборки цестод из обыкновенной щуки *Esox lucius* озер Вохтозерско-Вендюрской группы, европейской корюшки *Osmerus eperlanus* (оз. Ладожское, Онежское, Ботнического залива Балтийского моря), голяна-красавки (речного) *Phoxinus phoxinus* (оз. Кривое на о. Колгуев в Печорском море), из сиговых рыб (сига и омуля), выращенных в условиях рыбоводного завода и акклиматизированных в оз. Маткярви (Карелия), где обитал местный окунь. Для изучения морфологической изменчивости цестод рода *Proteocephalus* при паразитировании в факультативных хозяевах был разработан и применен метод дифференциации цестод: морфофункциональное состояние гельминтов (стадия развития, размеры стробилы и внутренних структур) сопоставляли с особенностями морфологии и биологии близких видов рода.

Сбор, фиксация и окраска собственного материала проводились по стандартным методикам (Быховская-Павловская, 1985). Чтобы избежать влияния онтогенетической изменчивости при анализе фенотипической разнородности в выборки включались только половозрелые особи цестод и их сегменты, находящиеся на одной и той же стадии развития (с сформированными репродуктивными органами, но без яиц в матке). Учитывались только стандартно (строго дорзо-вентрально) расположенные на препаратах особи. Всего было изучено 1253 экз. целых стробил и большое количество фрагментов цестод из 18 видов рыб, принадлежащих к 5 семействам 5 подотрядам и 3 отрядам. Анализ качественных признаков в исследованных группах цестод проводили с использованием методов, предложенных Л.А.Животовским (1979, 1980, 1991) и Э.Майром (1971). Для каждого признака в анализируемых выборках определяли среднее число морф или вариаций и долю редких вариаций, высчитывали ошибку и достоверность полученных результатов. Оценивали степень реализации фенотипа в исследованных выборках, понимаемую как число вариаций отдельных признаков, обнаруженное в конкретной выборке и выраженное к числу вариаций, известных для вида в целом (Гиченко, 1995).

Обработка количественных данных выполнена с применением методов биометрии (Плохинский, 1961), методов многомерного статистического анализа: факторный, кластерный и дискриминационный анализ (Харин, 1992), стандартных программ Statgraph, Excel. В качестве основных показателей изменчивости количественных признаков использовали пределы варьирования параметров признаков, вычисляли среднее математическое значение и его ошибку, среднее квадратичное отклоне-

ние, дисперсию, коэффициенты вариации, асимметрии и эксцесса, коэффициенты корреляции признаков. Сравнение проводили с помощью коэффициентов различия Майра, Стьюдента, Фишера. Оценка качественной разнородности признаков проводилась по взвешенному индексу суммы признаков (Майр, 1971). Применялись усредненные показатели коэффициентов вариации и стандартного отклонения (Никольский, 1973). Для графического сопоставления признаков использовано изображение типа “розы ветров” (Яблоков, Ларина, 1985). Построение потоков изменчивости отдельных признаков и морфологического профиля отдельных группировок, определение места признака в разных группировках произведены по В.А.Яблокову (1987). Принцип построения морфологического профиля заключается в сопоставлении относительных значений квадрата отклонения от средней, отнесенных к значениям популяции вида из водоема, взятого за эталон.

Изучение межвидовых различий в изменчивости признаков и их взаимосвязей у цестод рода *Proteocephalus* с апикальной присоской на головном конце выполнено на 10 признаках (длина и ширина стробилы, количество семенников и их диаметр, длина бурсы цирруса и ее отношение к ширине сегмента, длина и ширина сколекса, диаметр боковых и апикальной присосок), характеризующих основные функциональные системы цестод. Пределы их значений анализировались отдельно. Привлечены две модели многомерных статистических анализов. Первая (факторный анализ) использована для группировки видов в пространстве внутренней структуры взаимосвязей признаков (факторном пространстве). Вторая (дискриминантный анализ) – для оценки различий априори выделенных групп видов с целью выявления наиболее информативных признаков для их дифференциации. Был использован как собственный материал, так и литературные данные по всем видам цестод с апикальной присоской на головном конце (22 вида), за исключением *P.parasiluri*, описание зрелой стробилы у которого отсутствует (Фрезе, 1965; Дубинина, 1987; Hanzelova, Scholz, 1992, и др.).

Глава 3. ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ФОРМЫ ЕЕ ПРОЯВЛЕНИЯ У ЦЕСТОД РЫБ

Индивидуальная изменчивость понимается в основном как проявление генотипической дифференциации особей в пределах популяции. Однако она всегда включает две компоненты: генотипическую и паратипическую, разделить которые в большинстве случаев очень сложно.

Изучению изменчивости предшествует анализ структурной организации признаков. Тело протеоцефалид состоит из трех частей: сколекса, шейки и стробилы. Сколекс и стробила – структурно сложные признаки. Сколекс был подразделен нами на качественные и пластические признаки. Качественные признаки – форма сколекса и присосок, пластические признаки: абсолютные – длина и ширина сколекса и присосок и относительные – соотношение длины и ширины сколекса; соотношение диаметра присосок и ширины сколекса, соотношение диаметра боковой присоски и апикальной, соотношение высоты апикальной присоски и ее ширины.

Стробила построена по типу гетерономной метамерии. Абсолютная длина стробилы – структурно наиболее сложный признак. Стробила протеоцефалид представляет собой цепь сегментов, располагающихся в непрерывной последовательности онтогенетических изменений. Развитая стробила протеоцефалид включает 5 зон, различающихся по состоянию половой системы: зона шейки, зона формирования гениталиев, зона половозрелых сегментов, зона половозрелых сегментов с созревающими яйцами и зона зрелых сегментов, матка которых переполнена зрелыми яйцами. Установлено, что размеры выделенных зон изменяются по мере роста и развития особи. Выявлена зависимость общих размеров стробилы протеоцефалид и отдельных ее зон от интенсивности заражения хозяина, его возраста и физиологического состояния и температуры воды. Эти показатели варьируют также в зависимости от климатических условий года и особенностей водоемов (Аникиева и др., 1983; Аникиева, Иешко, 1985). Сходные данные были получены нами при изучении морфологии лентеца широкого и нематоды *Toxascaris leonina* при экспериментальном заражении песцов *Alopex lagopus* (Аникиева и др., 1984, 1988).

Половозрелые сегменты протеоцефалид также представляют собой сложный признак, который подразделен на качественные признаки, включающие строение и внешнюю форму сегментов, а также форму и расположение внутренних структур (семенников, яичника и желточников); пластические – длина и ширина сегментов, семенников, бурсы цирруса, яичника и желточников, и меристические: абсолютные – количество семенников, и относительные – отношение длины членика к его ширине и отношение длины бурсы цирруса к ширине членика.

Выделенные признаки сколекса, стробилы и сегментов относятся к разным функциональным системам цестод и были объединены нами в три основных комплекса в соответствии с их функциональной значимостью: прикрепления, трофики и репродукции.

По характеру изменчивости признаки протеоцефалид делились на два типа: с непрерывной изменчивостью и дискретной. К первому типу принадлежали количественные признаки. Ко второму – полиморфные. Среди полиморфных признаков встречались промежуточные варианты.

Изменчивость количественных признаков (пластических и меристических) характеризовалась нормальным типом распределения параметров. Размах изменчивости отдельных признаков был разным. По шкале С.А.Мамаева, разработанной для коэффициентов изменчивости растений и примененной нами для изучения изменчивости цестод, признаки разделились на 4 группы. В первую – с низким уровнем изменчивости (8-12 %) вошли признаки прикрепления (длина и ширина боковых присосок) и сенсорный орган (апикальная присоска), а также основные репродуктивные признаки (количество семенников, их длина и ширина, длина и ширина бурсы цирруса). Во вторую – со средним уровнем изменчивости (13-20%) – длина и ширина сколекса. В третью – с повышенным уровнем изменчивости (21-30%) – длина и ширина сегментов и размеры яичника. В четвертую – очень высоким (более 40%) – размеры стробилы. Характерной особенностью размеров стробилы (длины и ширины) является левосторонняя асимметрия с растянутой правой половиной.

Известно (Яблоков, 1987), что функционально важные признаки расположены на нижней границе изменчивости. Сопоставление изменчивости количественных признаков протеоцефалид и их функциональной роли показало, что комплекс признаков прикрепления, включая сенсорный орган, в пределах одной морфы имеет меньший диапазон изменчивости. Следовательно, его параметры более жестко регулируются хозяином. Границы варибельности комплексов признаков, характеризующих трофику и репродукцию, более широкие. Из комплекса прикрепительных признаков у цестод рода *Proteocephalus* наиболее изменчивы размеры сколекса, а из комплекса трофико-репродуктивных признаков – размеры сегментов и яичника.

Установлено, что размеры сколекса и присосок взаимосвязаны (коэффициент корреляции длины и ширины сколекса составляет 0.58, боковых присосок и апикальной 0.79). Эти признаки не зависят от длины стробилы. Положительная корреляция выявлена между шириной сегмента, длиной бурсы цирруса и размахом крыльев яичника. Факторный анализ изменчивости длины и ширины сколекса и присосок, количества семенников и длины бурсы цирруса *P.torulosis* в зависимости от размеров хозяина (три градации: мелкие рыбы 32-38 см; рыбы средних размеров 48-56 см; крупные – 78 см) и интенсивности его заражения (три

уровня: 1-12 экз. цестод, 60-80 экз. и 150 экз.) показал, что параметры признаков могут рассматриваться как взаимодействие двух взаимосвязанных факторов. В первый – входят 6 переменных: размер рыбы, интенсивность заражения, размеры сколекса и присосок, которые положительно взаимосвязаны друг с другом. Во втором факторе – две отрицательно взаимодействующих переменных: длина бурсы цирруса и интенсивность заражения. В изменчивости количества семенников не выявлено зависимости ни от размеров рыбы, ни от интенсивности ее заражения. Полученные данные свидетельствуют о ведущем значении размеров хозяина на морфометрию органов прикрепления паразита и определенном влиянии интенсивности заражения на его репродукцию (Аликіева, 1986).

Кластерный анализ показал, что все анализируемые выборки фенотипически неоднородны и по отдельным признакам могут распадаться на несколько групп. Разнородность выборок наиболее четко выявляется при использовании относительных признаков, объединяющих разные функции. Например, отношение апикальной присоски к боковой, как отражение функций прикрепления и осзания, отношение длины бурсы цирруса к ширине сегмента, отражающее взаимодействие двух функций – трофики и репродукции.

Глава 4. ГОСТАЛЬНОСТЬ И ВНУТРИВИДОВОЕ ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЦЕСТОД РОДА *PROTEOCEPHALUS*

4.1. Фенетическая структура и изменчивость паразита окуня *Proteocephalus percae*

Фенетическая структура взрослых группировок *P. percae* представлена 13 вариациями 6 качественных признаков (форма сколекса, форма сегментов, форма и расположение семенников, форма долей яичника и форма желточников). По форме сколекса выявлено – 2 вариации (сколекс типичной формы, слабо дифференцирован от стробилы, сколекс дифференцирован от стробилы), по форме сегментов и их внутренних структур – 11 вариаций: сегменты – 2 вариации (короткие широкие и квадратные); семенники – 2 вариации (неправильно-округлые и овальные); расположение семенников – 2 вариации (плотно прижатые и разбросанные); форма яичников – 2 вариации (овальные и округлые); форма желточников – 3 вариации (массивные, лентовидные и гроздевидные).

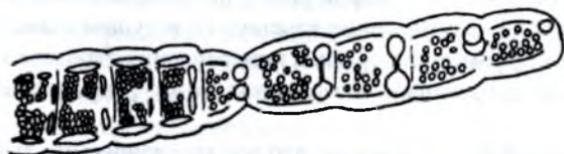
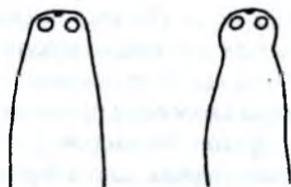


Рис. 1. Фенотипы *Proteocephalus percae*

Вариации формы сколекса и морфы сегментов и их внутренних структур в стробиле *P. percae*

Наиболее четко различались морфы сегментов и семенников. В качественном выражении остальных признаков, особенно формы сколекса и желточников, встречались промежуточные варианты, затрудняющие отнесение состояния признака к определенной морфе. Отмечена перестройка типов морф сегментов и их внутренних структур у одной и той же особи паразита (рис. 1).

Частотное распределение выделенных вариаций показало выраженное доминирование одного из выделенных состояний анализируемых признаков: преобладание простой формы сколекса, коротких широких сегментов, плотно расположенных семенников, овальных яичников и массивных желточников. Из остальных вариаций чаще других встречались сегменты квадратной формы. Не выявлено корреляции между признаками сколекса и признаками стробилы. Коэффициент корреляции формы сегментов и их внутренних структур был невысоким ($r=0.4$). Наиболее часто встречались 2 комбинации вариаций: 1 – сегменты короткие широкие, плотно прижатые семенники неправильно-овальной формы, яичник овальной формы, массивные желточники; и 2 – сегменты квадратные, семенники расположены рыхло, округлой формы, желточники лентовидные.

Таким образом на основании полученных нами данных морфологическая структура *P. percae* может быть представлена как структура, содержащая разнородных особей, различающихся по 5 полиморфным

признакам, организованным по форме сколекса и форме сегментов в 4 нескореллированных между собой фенотипа, с четким преобладанием одной доминирующей морфы, как по фенотипам сколекса, так и по фенотипам стробилы. Выделенные фенотипы связаны рядом переходов. Результаты наших исследований и данные В. Ганзеловой с соавт. (Hanzelova e. a., 1995) о наличии генетического полиморфизма изоэнзимов позволяют отнести *P. percae* к полиморфным видам. Наличие промежуточных вариантов показывает, что полиморфизм *P. percae* по своему фенотипическому выражению сходен с непрерывной изменчивостью.

4.2. Морфологическая структура и изменчивость *P. torulosus* из разных видов дефинитивных хозяев

В результате изучения морфологии *P. torulosus* из 6 видов рыб, принадлежащих к 4 родам двух экологических групп (ельцеподобных и лещеподобных) подсемейства *Leuciscinae* был выявлен полиморфизм 5 признаков из 7 анализируемых. Два признака оказались мономорфными (форма и расположение семенников). Всего было выделено 14 вариаций.

По форме сколекса, а также соотношению ширины сколекса и ширины шейки установлено наличие трех фенотипов: ланцетовидного, ядровидного и булавовидного. Наиболее часто встречались гельминты с булавовидной формой сколекса, редко – с ланцетовидной. Все три фенотипа были обнаружены у уклей, плотвы, османа и язя. Встречаемость выделенных вариаций в разных видах хозяев была неодинаковой: у язя доминировала вздутая форма (ядровидная) сколекса, у османа, ельца, жереха – булавовидная, у уклей и плотвы все три фенотипа были представлены более равномерно. Исходя из существующих знаний о взаимодействии генов можно считать, что для *P. torulosus* характерен гетерозиготный генетический полиморфизм.

У признаков трофико-репродуктивного комплекса были выявлены следующие вариации: по строению сегментов – 2 вариации: акраспедотная (без парусов, отходящих от заднего края сегментов) и краспедотная; по форме сегментов 3 вариации: короткие широкие, квадратные, удлиненные; по форме долей яичника – 2 вариации: уплощенные и высокие; по форме желточников – массивные и лентовидные. В обще выборке гельминтов доминировала только одна вариация каждого признака. На основании полученных данных все особи были сгруппированы в 4 фенотипа, различающиеся формой и строением сегментов, один (1) из которых отличался наличием парусов, отходящих от заднего края сегментов, а остальные (2, 3, 4) – формой сегментов. Во второй фенотип вошли особи с короткими широкими сегментами, в третий – с квадратными и 4

– удлиненными. Первый, второй и третий фенотипы имели один и тот же набор вариаций признаков яичника (1) и желточников (1), четвертый отличался от них иными вариациями этих признаков (2), (2). Среди выделенных фенотипов доминировал только один с акраспедотным строением сегментов квадратной формы уплощенным яичником и массивными желточниками. Остальные фенотипы были редкими (рис. 2).

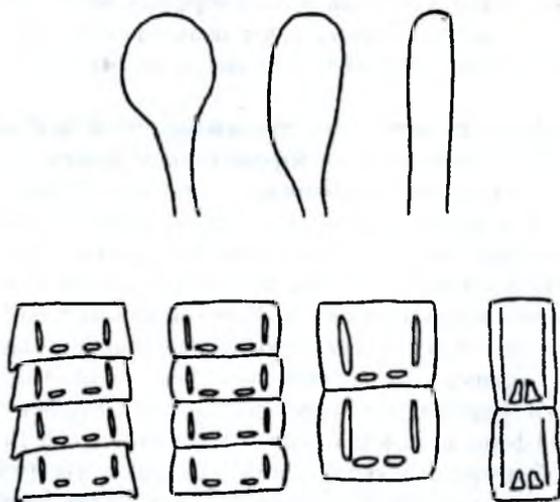


Рис. 2. Вариации формы сколекса и фенотипы сегментов *Proteocephalus torulosus*

Встречаемость выделенных вариаций *P. torulosus* и их частотное распределение варьировали в разных видах хозяев. По степени реализации фенотипа и фенетического разнообразия его структуры выделяются 2 группировки *P. torulosus*: первая – из османа, выборка из которого отличается от всех других выборок разнонаправленным сочетанием проявлений признаков прикрепительного и трофико-репродуктивного комплексов: низкой степенью фенетического разнообразия признаков сколекса и максимальной – сегментов, вторая – из всех остальных рыб, характеризующихся однонаправленным изменением параметров. Вторая группировка распадается на две подгруппы: с невысокими показателями разнообразия (из уклей, плотвы и язя), и низкими (минимальными) – из ельца и жереха (табл. 2).

Сопоставление полученных нами данных по морфологической изменчивости *P. torulosus* из разных видов карповых рыб и характером их

питания выявило сходство структуры и степени разнообразия группировок паразита из планктоядных (уклеи) и всеядных (плотвы и язя) рыб. Группировки *P.torulosis* из более специализированных в пищевом отношении рыб – жереха и ельца, фенетически менее разнородны.

Таблица 2. Морфологическая структура отдельных экоформ *P.torulosis*

Хозяин	Сколекс				Стробила			
	1	2	3	4	1	2	3	4
Уклея	3	100	2.92±0.02	0.03±0.01	3	75	1.22±0.19	0.59±0.06
Плотва	3	100	2.85±0.38	0.05±0.02	3	75	1.63±0.27	0.46±0.09
Осман	3	100	1.13±0.19	0.62±0.02	4	100	3.85±0.1	0.04±0.02
Язь	3	100	2.42±0.35	0.2±0.02	2	50	1.06±0.22	0.47±0.03
Елец	2	75	1.88±0.02	0.05±0.02	1	25	0.25	
Жерех	1	33	1		1	25	0.25	

1 – число выделенных вариаций; 2 – степень реализации фенотипа, %; 3 – среднее число вариаций, 4 – доля редких вариаций

Размерные показатели отдельных фенотипов *P. torulosis* из разных видов хозяев значительно варьируют. Наиболее широкие границы колебания параметров признаков у *P. torulosis* из хищных видов: монгольского османа и жереха, основу питания которых составляет рыба, минимальные – у уклеи. В пространстве координат двух признаков: длина и ширина сколекса цестоды с вздутым сколексом образуют 2 дискретные группы. В первую с максимальными размерами сколекса входят особи из османа, во вторую – особи из остальных видов хозяев. Вторая группа неоднородна и распадается на 3 подгруппировки: из плотвы, уклеи и язя. Наиболее удалены цестоды из уклеи. Особи с булавовидной формой сколекса из разных видов хозяев также имели определенные отличия в размерах и соотношении параметров признаков. Из османа, плотвы и язя они были близки по ширине сколекса, но отличались меньшей его длиной и следовательно имели менее вытянутый по форме сколекс. Особи из уклеи имели самый маленький сколекс.

По характеру изменчивости отдельных признаков *P.torulosis* из разных хозяев принципиальных различий не обнаружено. Размеры стробилы и половозрелых сегментов у выборок гельминтов из разных хозяев варьировали наиболее значительно и входили в группу признаков с очень высоким и повышенным уровнями изменчивости. Остальные признаки, за исключением диаметра семенников относились к группе

признаков со средним уровнем изменчивости (13-20%). По диаметру семенников можно отметить тенденцию к увеличению изменчивости от 12% в уклее, 16% – в ельце и 21% – в язе.

Установлены различия в изменчивости отдельных вариаций форм сколекса из одного и того же вида хозяина: параметры вздутого сколекса из уклеи оз. Риндозера, оказались более изменчивы, чем булавовидного (CV=19.1% и 24.6% против CV=11.8% и 14.5% длина и ширина сколекса соответственно).

Таким образом полученные данные показали, что *P. torulosus* имеет сложную структуру вида. Отдельные экоформы характеризуются специфическими параметрами морфологической структуры и разнообразия, которые формируются под воздействием условий гостальной экологической ниши: систематического положения, особенностей биологии и экологии. Выраженные морфологические особенности выявлены у цестод от османа – наиболее молодой ветви развития *Cyprinidae*, возникновение и эволюция которой связаны со средним плейстоценом (Сычевская, 1989). Особенности проявления изменчивости *P. torulosus* у османов из озер Западной Монголии, вероятно, отражает сходство направлений микроэволюционных процессов паразита и хозяина в ходе их коэволюции (Ройтман, 1993; Ройтман и др., 1997).

4.3. Морфологическая структура *Proteocephalus exiguus* – паразита лососевидных рыб

В настоящее время нет единой точки зрения на классификацию цестод рода *Proteocephalus* из лососевидных рыб. Одни исследователи придерживаются классической концепции, основанной на монотипическом стандарте вида, в соответствии с которой в лососевидных рыбах зарегистрировано 18 видов цестод этого рода, приуроченных к конкретной группе или одному виду хозяев.

Согласно второй концепции – политипической, разрабатываемой преимущественно с помощью современных молекулярных методов, все протеоцефалиды из лососевидных рыб сводятся к одному виду *P. longicollis*. В частности, в недавно опубликованной работе (Scholz et al, 1998) предлагается считать паразита сиговых рыб *P. exiguus* – младшим синонимом *P. longicollis*. Однако относительно *P. longicollis* в отечественной литературе утвердилось представление, как о типичном паразите корюшки *Osmerus eperlanus*. Поэтому во избежание путаницы мы оставляем за собой право в данной работе сохранить за паразитом сиговых видовое название *P. exiguus* La Rue, 1911.

В результате изучения морфологии *P. exiguus* нами была установлена сложная морфологическая структура вида. Качественное состояние и

количественное выражение признаков паразита из 6 видов хозяев, принадлежащих к 2 семействам (лососевые и сиговые) имеют много общего и в то же время достаточно разнородны. Всего было выделено 22 вариации 7 качественных признаков: 1 – форма сколекса – 6 вариаций (1 – сколекс простой, передний конец стробилы не дифференцирован; 2 – сколекс дифференцирован от шейки, булабовидной формы; 3 – сколекс дифференцирован от шейки, имеет форму кувалды; 4 – сколекс с расширением в области шейки; 5 – сколекс без расширения в области шейки; 6 – сколекс непосредственно переходит в резко расширяющуюся шейку). 2 – форма сегментов – 3 вариации (удлиненная, квадратная, широкая короткая). 3 – форма семенников (округлая, овальная). 4 – расположение семенников (плотное, рыхлое). 5 – форма яичников (овальная, округлая). 6 – форма желточников (массивные, лентовидные, гроздевидные). 7 – размеры стробилы (крупные, средние, мелкие).

При сравнении описаний и рисунков разных видов протеоцефалосов из рыб подотряда *Salmonoidei* с выделенными нами вариациями формы сколекса и стробилы оказалось, что они встречаются у *P. pusillus*, *P. fallax*, *P. parallacticus*, *P. neglectus*, *P. pollanicola*, *P. albula*, *P. exiguus* (Фрезе, 1965; Фрезе, Казаков, 1968), которые в настоящее время сведены в синонимы *P. exiguus* (Hanzelova e. a., 1995; Scholz e. a., 1998).

Обнаружено, что в общей выборке гельминтов частоты отдельных морф распределены неравномерно. Из выделенных нами вариаций формы сколекса *P. exiguus* (рис. 3) наиболее распространены были 1 и 4 (32 % и 48% от общего числа экз.), которые были обнаружены у всех видов хозяев; остальные вариации встречались значительно реже.

Из 3 – х вариаций формы сегментов наиболее распространены были короткие широкие сегменты (63% из общей выборки), реже встречались сегменты квадратной формы (29 %) и только 8 % гельминтов имели сегменты удлиненной формы.

Характер проявления изменчивости признаков внутренних структур (семенников, яичника, желточников) в значительной степени определялся видом хозяина. По сочетанию размеров стробилы, формы сегментов и преимущественной встречаемости частот отдельных морф внутренних структур сегментов выделено 4 фенотипа (рис. 3), которые по доминированию в определенном виде хозяина названы: мальмовым, сиговым, форелевым и ленковым. Первый и четвертый фенотипы различались размерами стробил и формой сегментов: к первому фенотипу отнесены цестоды мелких размеров с удлиненной формой сегментов; к 4 фенотипу – крупные цестоды с короткими и широкими сегментами. Второй и

третий фенотипы имели сходные размеры стробилы (средние) и форму сегментов, однако различались представленностью отдельных морф полиморфных признаков внутренних структур сегментов и их частотами. Ленковый фенотип наиболее обособлен. Три других были связаны рядом переходов качественного состояния отдельных полиморфных признаков. Выделенные нами фенотипы стробилы наиболее четко различались у нельмы, у которой было обнаружено все 4 фенотипа. Наименее дифференцирована по выраженности фенотипов стробилы выборка цестод из сига. Она разнородна только по размерам стробилы, а по длине и ширине половозрелых сегментов и выраженности качественного состояния признаков половой системы представляет мозаичную группу. Более того, в этой выборке была обнаружена совместная встречаемость двух и более фенотипов в одной и той же особи хозяина, а также перестройка фенотипов по форме сегментов и их внутренних структур в разных частях стробилы.

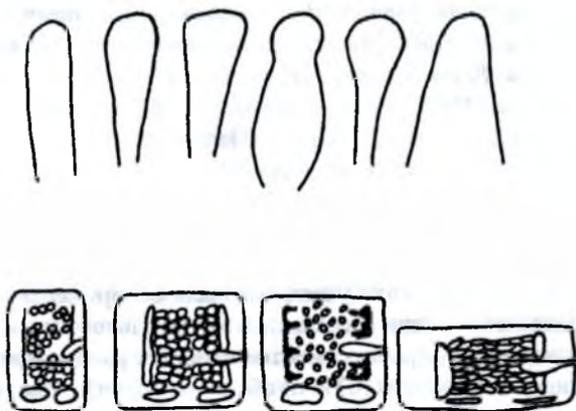


Рис. 3. Вариации формы сколекса и фенотипы сегментов *Proteocephalus exiguus*

Не установлено взаимосвязи между отдельными морфами сколекса и стробилы.

Распределение частот выделенных морф сколекса в выборках гельминтов из разных хозяев широко варьировало (табл.3.). Наиболее стабильной по встречаемости была 4 морфа. Среди гостальных экоформ из лососевых рыб преобладали 2 морфы сколекса (1 и 4), среди сиговых – 3 (1, 2, 4). Наиболее сложная морфологическая структура (по представлен-

ности морф) у гостальной экоформы *P. exiguus* из сига, простая – у гостальной экоформы из ленка. Экоформа *P. exiguus* из мальмы отличалась от всех других наличием одной редкой морфы сколекса, не встречающейся у выборок из других хозяев.

Степень реализации фенотипов вида паразита в разных хозяевах значительно варьировала и не достигала 100%. Показатели внутривидового разнообразия (среднее число вариаций выделенных признаков и доля редких вариаций) *P. exiguus* из разных хозяев также были неодинаковы. Наиболее высокие показатели у выборки цестод из сига, наименее – из ленка. Выборки из мальмы, форели и нельмы имели сходные параметры. Доля редких морф (h), характеризующая структуру разнообразия, была сравнительно невысокой. Наиболее выровнены по частотам фенотипов были выборки из сиговых рыб (сига и нельмы). Степень реализации фенотипов по форме сколекса в объединенных выборках цестод из хозяев двух семейств была высокой. Однако показатели фенетического разнообразия различались и были достоверно выше у выборки цестод из семейства сиговых. Особенностью структуры фенетического разнообразия выборок гельминтов из лососевых было доминирование одной морфы.

Встречаемость отдельных морф стробилы, также как и морф сколекса, в разных гостальных экоформах *P. exiguus* широко варьировала. Из 4 выделенных фенотипов наибольшей стабильностью обладала вторая морфа, которая обнаружена во всех выборках. Частоты остальных морф встречались в разных хозяевах нерегулярно: морфы редкие в одном хозяине были частыми в другом. Наиболее сложная фенетическая структура и максимальная реализация фенотипов была у гостальной экоформы из нельмы. Для этого же хозяина характерна и максимальная выровненность по частотам фенотипов.

Показатели внутривидового разнообразия *P. exiguus* по фенотипам стробилы из разных хозяев также значительно варьировали. Наиболее низкие показатели у выборок из ленка и форели, средние – у выборок из сига и мальмы и высокие – у выборки из нельмы. Различия между крайними параметрами выборок: минимальными из ленка и форели и максимальными из нельмы были достоверны. Степень реализации фенотипов в общих выборках цестод из двух семейств была сходной и высокой (табл. 3).

Пределы значений количественных признаков *P. exiguus* из разных видов, родов и семейств подотряда *Salmonoidei* были, в основном, сходны. Однако выборки различались степенью разнородности количественного выражения признаков. Более широкие значения были характерны

для выборок из сиговых рыб. Взвешенный индекс суммы всех признаков в выборке цестод из сиговых рыб составил 98 %, из лососевых – 75 %. Наиболее существенно выборки различаются по взвешенному индексу суммы признаков прикрепительного комплекса: для выборки из сиговых он составил 100%, лососевых 71% (рис. 4, 5).

Таблица 3. Морфологическая структура гостальных экоформ *P. exiguus*.

Хозяин	сколекс				Стробила			
	1	2	3	4	1	2	3	4
Ленок	2	33.3	1.75±0.14	0.13±0.07	2	50	1.75±0.57	0.13±0.07
Мальма	4	66.7	2.73±0.19	0.3 ± 0.1	3	75	2.65±0.42	0.1 ±0.02
Форель	3	50	2.66±0.35	0.1±0.02	2	50	1.32±0.43	0.34±0.1
Сиг	5	83.5	4.65±0.18	0.07±0.01	3	75	2.44±0.28	0.39±0.07
Нельма	3	50	2.96±0.3	0.01±0.01	4	100	3.65±0.25	0.01±0.07
Сем. лососевые	5	83.3	2.18±0.24	0.18±0.07	4	100	3.90±0.02	0.19±0.06
Сем. сиговые	5	83.3	3.6±0.24	0.04±0.01	4	100	3.66±0.01	0.2±0.04

1- число выделенных морф; 2 – степень реализации фенотипа, %; 3- среднее число морф; 4 – доля редких морф

Анализ сходства и различий пластических и счетных признаков *P. exiguus* в рамках отдельных семейств выявил следующую картину. В семействе *Coregonidae* выборки цестод из сига и нельмы различаются характером распределения показателей ширины сколекса, боковых и апикальной присосок, которые у нельмы не только могут иметь большие величины, но и отделены от отстальной выборки хиатусом. Установлены различия в диапазоне варьирования количества семенников и размеров бурсы цирруса *P. exiguus* из разных хозяев. Выборки цестод из сига и нельмы различаются модальными классами размеров бурсы цирруса, причем распределение показателей этого признака у *P. exiguus* из сига имеет вид нормальной вариационной кривой, а из нельмы трехвершинной.

Установлено, что морфологические признаки *P. exiguus* из разных видов и подвидов хозяев одного и того же рода отличаются представленностью и соотношением отдельных фенотипов, а также пределами, средними значениями показателей и характером их варьирования. По совокупности значений отдельные экоформы *P. exiguus* из разных видов

и группировок хозяев рода *Coregonus* распадаются на две группы. Первая представлена цестодами из “валидных” сигов, вторая включает гельминтов из ряпушки, кильца, омуля. Экоформа *P. exiguus* из пеляди занимает промежуточное положение, но ближе к первой группе (Иешко, Аникиева, 1980; Аникиева, 1994).

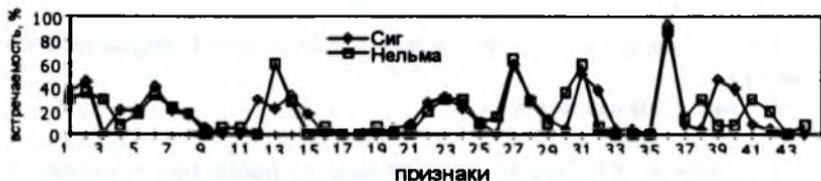


Рис. 4. Разнородность количественных признаков *P. exiguus* из сиговых рыб.

Градации признаков: 1-4 – ширина сколекса, 5-11 – диаметр боковой присоски, 12-22 – диаметр апикальной присоски, 23-27 – соотношение апикальной и боковых присосок, 28-30 – соотношение длины и ширины сегментов, 31-36 – число семенников, 37-38 – соотношение длины и ширины семенников, 39-45 – длина бурсы цирруса.

Различия в морфометрических параметрах выборок *P. exiguus* из рыб разных родов (*Brachymystax*, *Salvelinus*, *Parasalmo*) семейства *Salmonidae* были меньше, чем между выборками цестод из рыб родов *Coregonus* и *Sienodus* семейства *Coregonidae* (рис. 5). Вероятно, это связано с близостью геномов исходных видов, участвовавших в гибридогенном возникновении группы лососевых (Алтухов и др., 1997). У представителей трех родов лососевых рыб (ленка, мальмы и радужной форели) размеры апикальной присоски, длина половозрелых члеников и размер бурсы цирруса имели сходные пределы варьирования. Скопления значений остальных признаков также не были четко обособлены друг от друга. По ряду признаков (ширине половозрелых сегментов, длине и ширине стробилы) группировки гельминтов из мальмы, ленка, радужной форели образовывали последовательный ряд увеличивающихся значений или же проявляли сходство между двумя разными группировками (например, по форме сколекса из ленка и форели, по диаметру боковых присосок – из мальмы и форели). Наиболее четко фенетические отношения между группировками характеризовали два признака: боковые присоски и семенники: цестоды из ленка имели более крупные присоски, цестоды из форели отличались большим количеством семенников и их неправильно-овальной формой.



Рис. 5. Разнородность количественных признаков *P. exiguus* из лососевых рыб
Обозначения как на рис. 4.

Различия в показателях внутривидового разнообразия отдельных гостальных экоформ *P. exiguus* отражают фенотипическую реакцию особей на неоднородность среды их обитания: хозяина, который является решающим фактором жизнедеятельности паразита. Наиболее разнородна была выборка гельминтов из сем. сиговых. В этом же семействе имеются и наиболее выраженные различия в характере изменчивости *P. exiguus* между представителями разных родов. У сига – комплексного вида с исключительно сложной и неустойчивой структурой и чрезвычайно высокой пластичностью встречается максимальное количество фенотипов сколекса *P. exiguus*. Фенотипы стробилы по пластическим и счетным признакам, по форме сегментов и их внутренних структур представляют собой мозаичную группу. Перестройка фенотипов сегментов или отдельных их признаков у одной и той же стробилы свидетельствуют о высоком генетическом полиморфизме вида паразита. Нельма занимает особое положение среди всех лососевидных рыб в формировании фенотипической структуры *P. exiguus*. Морфологические признаки паразита с одной стороны характеризуют нельму как исключительного хищника, с другой – отражают сложный путь становления рода, который эволюционно связан с группой сиговых с конечно-верхним ртом (п/род *Leucichtys*) – типичных зоопланктофагов.

Среди гостальных форм *P. exiguus* из лососевых рыб наиболее простая фенетическая структура и относительная стабильность признаков стробилы характерна для экоформы из ленка, что, вероятно, связано с консервативностью хозяина. Как известно, ленок – единственный представитель своего рода. Мальма (гольцы Тихого океана) населяет различные водоемы и образует множество форм: проходных, озерно-речных и озерных. В мальме с более сложной структурой вида *P. exiguus* образует две дискретные формы, отличающиеся размерами стробилы, формой половозрелых сегментов и компоновкой семенников: ленокую (с короткими и широкими сегментами, компактно распо-

женными семенниками и плоским яичником) и мальмовую, которая представляет собой переходную форму между сиговой и ряпушковой (с квадратными или длинными сегментами, рыхло расположенными семенниками и гроздевидными крыльями яичника). Однако выделенные формы не различались по основным систематическим признакам: количеству семенников и размеру бursы цирруса. Кроме того, встречались экземпляры с варьирующими сочетаниями признаков, частично принадлежащих к ленковой форме, частично к мальмовой. *P. exiguus* из радужной форели, содержащейся в условиях интенсивного воспроизводства, также как и экоформа из ленка имеет относительно простую фенетическую структуру, однако отличается максимальными размерами стробилы и половозрелых сегментов, а также большим количеством семенников и их овальной формой.

В целом, проведенные нами исследования по морфологии *P. exiguus*, сопоставление фенетической структуры и степени ее разнообразия, количественного выражения признаков паразита из разных хозяев позволяет считать, что в лососевидных рыбах подотряда *Salmonoidei* обитает один вид – *P. exiguus*. Особенности эволюции лососевидных и экологии отдельных их видов привели к формированию *P. exiguus* – *komplex*, экоформы которого из разных хозяев различаются как хорошие виды, но связаны рядом переходов.

Полученные материалы также показывают, что между *P. exiguus* и отдельными видами хозяев существуют разные паразито-хозяйинные отношения. Максимальная разнородность особей в рыбах сем. сиговых отражает проявление более широкой нормы реакции паразита в этой группе рыб и следовательно наличие более широких возможностей для реализации генотипа. Это свидетельствует о сглаженном антагонизме, наиболее уравновешенных и стабильных взаимоотношениях в системе и позволяет связывать становление вида паразита с этим видом хозяина.

Экоформы *P. exiguus* из лососевых рыб характеризуются меньшим фенетическим разнообразием и доминированием в их структуре одной – двух морф, что свидетельствует о не сбалансированных паразито-хозяйинных отношениях, более жестком контроле хозяина и более позднем включении лососевых в цикл развития паразита. Наиболее жестко

контролируют параметры паразита – типичные хищники (ленок, форель, нельма).

Глава 5. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ *PROTEOCEPHALUS PERCAE* И ЕЕ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Структура популяции паразита – интегрированное отражение типа его онтогенеза (Ройтман, 1981). Онтогенез большинства видов протеоцефалид проходит следующим образом: яйцо (онкосфера – шестикрючный зародыш) созревает непосредственно в матке гельминта и выделяется во внешнюю среду; в веслоногих ракообразных онкосфера превращается в процеркоид (личинку с церкомером), там же теряет церкомер и переходит в следующую плероцеркоидную стадию. В окончательном хозяине формируются молодые, неполовозрелые, половозрелые и зрелые особи.

По особенностям прохождения жизненных циклов протеоцефалиды относятся к 2-м основным типам: с четко выраженным годичным циклом развития (осенним заражением окончательного хозяина и весенним созреванием цестод) и без выраженных колебаний в зараженности хозяина. Принадлежность к первому или второму типу зависит от отношения вида к температуре среды (Шульман, 1979). Из изучаемых нами видов наиболее стенотермен паразит карповых *P. torulosus*. Для него характерен четко выраженный годичный цикл (Сысоев и др., 1995). Паразит окуня *P. percae* – более пластичен (Ieshko, Anikieva, 1992). Паразит лососевидных *P. exiguus* – полициклический. В зависимости от температурного режима водоема и типа жизненного цикла дефинитивного хозяина он может иметь одну или несколько генераций (Аникиева и др., 1983). Морфологическая изменчивость популяции в рамках ее возрастной структуры наиболее подробно изучена нами на примере паразита окуня *P. percae*.

5.1. Параметры морфологической изменчивости возрастной структуры популяции паразита окуня *P. percae*

Возрастная структура является важнейшей характеристикой популяции. Как динамичный параметр она отражает любые изменения абиотической и биотической среды. Поддержание оптимальной возрастной структуры популяции – один из основных механизмов приспособления животных к конкретным условиям среды (Шварц, 1980).

Многочисленными наблюдениями за встречаемостью и развитием *P. percae*, в том числе и нашими, показано, что гельминт имеет годичный цикл с летне – осенним заражением хозяина, преимущественно с

весенним созреванием и последующей элиминацией. Конкретные сроки прохождения этапов развития гельминта определяются сезонными изменениями температуры воды в водоеме. Особенностью *P. percae* является порционность в созревании и элиминации особей (Ieshko, Anikieva, 1992).

Установлено, что изменчивость отдельных возрастных стадий *P. percae* неодинакова. Яйца, формирующиеся полностью в матке гельминта и находящиеся во внешней среде относительно короткое время, имеют невысокие показатели изменчивости. Наиболее слабо варьируют размеры онкосферы и прилегающих к ней внутренней и средней оболочек. Высокие положительные коэффициенты эксцесса и низкие асимметрии отражают стабильность и консервативность этого признака. Размеры наружной (слизистой) оболочки, обеспечивающей плавучесть, – наиболее изменчивый показатель яиц *P. percae* (рис. 6).

Изменчивость паразитических стадий выше. Размеры процеркоидов колеблются в широких пределах. Наиболее сильно варьируют длина тела и ширина сколекса. При последующем росте и развитии паразита сколекс лишь увеличивается в размерах, но сохраняет те же пропорции. Индивидуальная изменчивость молодых плероцеркоидов, попавших в рыбу в летне-осенний период, высока. По-прежнему широко варьирует длина тела и ширина сколекса. Увеличивается коэффициент вариации длины сколекса. Перезимовавшие плероцеркоиды крупнее. Коэффициент вариации всех признаков перезимовавших плероцеркоидов, за исключением длины тела, имеет минимальные значения, что связано со спецификой возрастных особенностей этой группировки (рис. 6).

Отдельные группировки взрослых гельминтов (зимняя, весенняя и две летних), формирующиеся при разной температуре воды и разном физиологическом состоянии хозяина в периоды зимовки и нереста, имеют специфические параметры признаков. Обнаружены различия в пределах и средних значениях признаков и характере их варьирования (рис. 8). Наиболее существенно различались признаки, характеризующие трофическую и репродуктивную функции гельминтов (размер половозрелых сегментов и отношение длины сегмента к его ширине, количество семенников и длина бурсы цирруса). Высокая степень различия морфометрических показателей стробил из крайних выборок (зимней и второй летней) позволяют считать их отдельными фенотипическими формами.

Примененный нами морфологический подход к изучению популяции *P. percae* как целостной системы показал, что изменчивость популяции определяется стратегией паразита, численностью отдельных группировок и их ролью в функционировании системы.

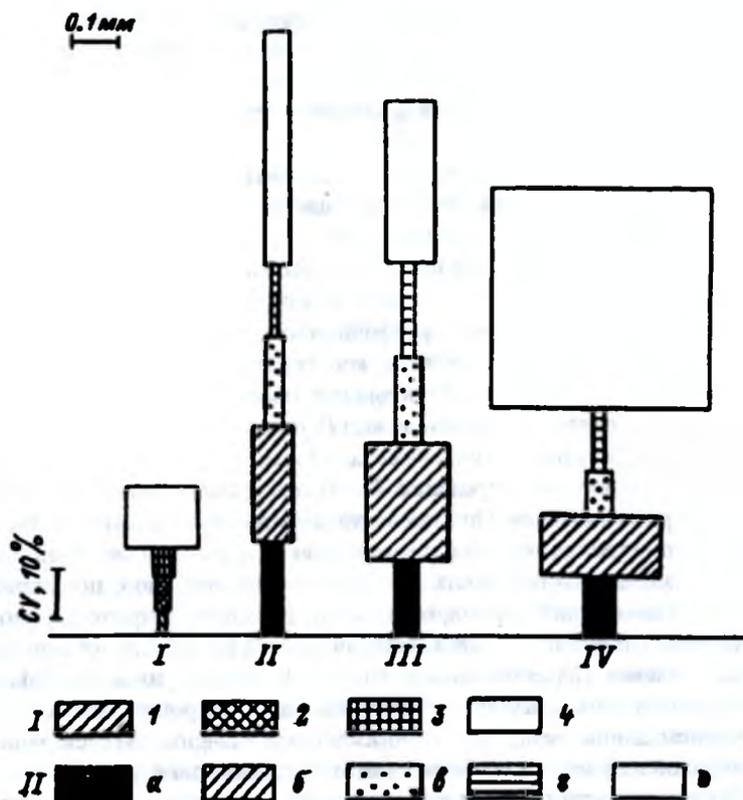


Рис. 6. Изменение размеров разновозрастных группировок *P. percae* (по: Аникиева, 1992).

I – яйца: 1 – онкосфера, 2 – внутренняя оболочка, 3 – средняя оболочка, 4 – наружная оболочка; II – процеркоид: а – длина сколекса, б – ширина сколекса, в – диаметр боковой присоски, г – диаметр апикальной присоски, д – длина тела; III – молодые плероцеркоиды; IV – перерезавшие плероцеркоиды.

Обозначения для III и IV такие же, как и для II.

Пререпродуктивный и репродуктивный периоды популяции *P. percae* по продолжительности, численности и функционально неравновесны. Первый охватывает большую часть года и составляет основу численности (более 99%). Его основная роль заключается в расселении

и создании фундамента для репродуктивного периода. Среди 4-х пререпродуктивных группировок наиболее краткосрочна и массовая сводноживущая (яйца). Она же наименее изменчива. Закон большого числа яиц паразитов связан с их высокой смертностью. Вероятно, в этом случае морфологическая однотипность онкосфер, характерная и для зародышей других цестод (Куперман, 1973; Фрезе, 1987) биологически целесообразна. Она сочетается с высокой вариабельностью размеров наружной оболочки, определяющей плавучесть яиц. Мономорфные зародыши оказываются экологически неравнозначны. Рассредоточение яиц в разных горизонтах водоема создает оптимальные возможности для попадания в промежуточных хозяев, совершающих суточные вертикальные миграции.

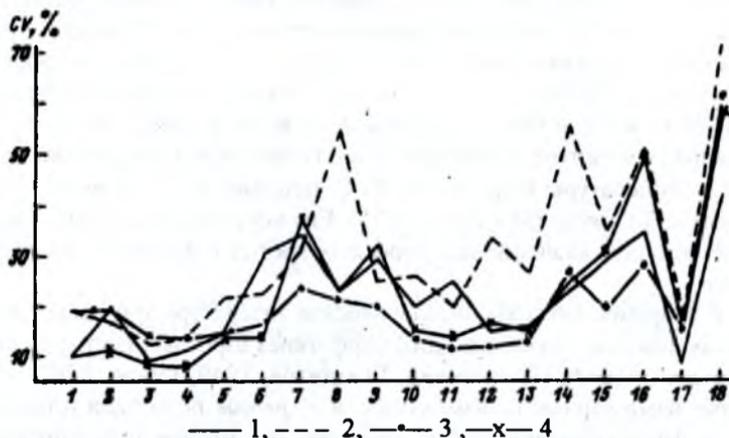


Рис. 7. Вариабельность CV отдельных признаков *P. percae* (по: Аникиева, 1992).

Выборки: 1 – 19.03; 2 – 20.05; 3 – 9.06; 4 – 22.06

По оси ординат – CV %; по оси абсцисс – признаки; 1 – длина сколекса, 2- ширина сколекса, 3- длина боковой присоски, 4 – ширина боковой присоски, 5 – длина апикальной присоски, 6 – ширина апикальной присоски, 7 – длина сегмента, 8 – ширина сегмента, 9- число семенников, 10 – длина семенников, 11 – ширина семенников, 12 – длина бурсы цирруса, 13 – ширина бурсы цирруса, 14 – длина яичника, 15 – ширина яичника, 16 – отношение длины сегмента к его ширине, 17 – отношение длины бурсы цирруса к ширине сегмента, 18 – длина тела.

На формирование первых паразитических стадий (процеркоидов и плероцеркоидов) существенное влияние оказывает степень их приуро-

ченности к конкретному виду промежуточного хозяина. Широкий круг промежуточных хозяев, относящихся к разным подотрядам, определяет ведущее значение фактора гостальности и расширяет морфологическую вариабельность личиночных группировок. В период заражения окуня (осень) высокая изменчивость молодых плероцеркоидов отражает условия их развития в промежуточных хозяевах. В дальнейшем (зимой) внутривидовые различия в этой группировке становятся меньше. Здесь взаимодействуют два процесса: неравномерный рост паразитов в течение зимних месяцев и стабилизирующее влияние хозяина, в котором элиминируются уклоняющиеся особи.

Репродуктивный период *P. percae* продолжается менее 2-х месяцев. Взрослые гельминты составляют лишь 0.02% от общей численности популяции. Однако популяция на данном этапе развития обладает максимальной морфологической разнокачественностью. Процессы роста, созревания и элиминации взрослых гельминтов связаны с изменением температуры, которая действует на паразита и хозяина разнонаправленно. Прямое воздействие температуры увеличивает скорость роста и созревания гельминтов и приводит к внутривидовой конкуренции. Повышение температуры воды свыше 8° С вызывает формирование иммунного ответа у окуня (Нокансон, 1977). Его внутреннее состояние приобретает ведущее значение для взрослых цестод и влияет на их морфологию.

В современной гельминтологической литературе признается два основных фактора, определяющих морфогенез взрослых цестод: гостальность и плотность (Павловский, Гнездилов, 1949; Фрезе, 1987). Полученные нами данные по изменчивости *P. percae* позволили установить, что на формообразовательные процессы гельминтов пойкилотермных животных существенное влияние оказывает температура. Двойственность среды обитания паразитов, асинхронность в их развитии приводят к тому, что один и тот же фактор действует на них прямо и противоположно. В первом случае при повышении температуры увеличивается скорость роста и созревания гельминтов, а во втором – усиливаются защитные реакции хозяина. Анализ коэффициентов вариации 4-х половозрелых группировок *P. percae* показывает, что зимняя (19.03) и первая летняя (9.06) выборки имеют относительно небольшую изменчивость, а весенняя (20.05) и вторая летняя (22.06) заметно большую. Установленный характер вариабельности морфометрических показателей *P. percae* отражает изменения в состоянии системы “паразит-хозяин”. Зимой при низкой температуре воды иммунная система окуня толерантна к гельминтам, их рост замедлен, а численность их низка, соответст-

венно низка и изменчивость признаков. В условиях неустойчивой кормовой базы значительно варьирует лишь длина сегментов. На весеннюю группировку действуют два фактора: внутривидовая конкуренция, обусловленная началом интенсивного роста цестод и увеличение сопротивляемости хозяина. Оба фактора вызывают усиление вариабельности параметров и приводят к снижению численности взрослых гельминтов. Поэтому следующая (первая летняя) группировка формируется в более стабильных условиях и характеризуется менее разнообразными показателями признаков. Однако дальнейшее повышение температуры усиливает иммунные реакции хозяина, что вновь приводит к увеличению изменчивости второй летней группировки.

Наличие морфологической разнокачественности популяции *P. percae* имеет адаптивное значение. Оно направлено на функциональное соответствие популяции пространственным и временным условиям среды и повышает ее лабильность. Благодаря изменчивости в популяциях всегда присутствуют особи, сохраняющие свою приспособленность, несмотря на флуктуации внутривидовых и внешних по отношению к популяции условий развития (Северцов, 1990). Таким образом морфологическая структурированность популяции, связанная с ее экологической структурой, является важным компонентом ее устойчивости и целостности как биологической структуры.

5.2. Использование популяционно-морфологического метода для изучения динамики численности популяций

Известно, что многие аспекты динамики популяций могут быть оценены на основе данных об изменении ее размерно-возрастной структуры. Колебания численности отражают тенденции в изменении плотности популяции, а анализ размеров гельминтов и соотношения отдельных возрастных групп позволяет определить смертность и выживаемость. Произведение средней индивидуальной плодовитости репродуктивной части популяции на ее численность дает представление о ее рождаемости, а сумма значений реализованной плодовитости за весь репродуктивный период – о чистой скорости размножения (Одум, 1986). Развитие этих исследований с помощью традиционного для общей экологии понятийного аппарата находит все более широкое применение в работах по изучению биологии паразитов рыб (Кеннеди, 1970; Пронин, Хохлова, 1987; Иешко, 1988).

Полученные нами данные по изменению размерно-возрастной структуры популяции *P. percae*, дополненные расчетом по плодовитости (произведение средних размеров цестод с яйцами на среднее количество яиц в 1 см стробилы), и сопоставление численности гельминта с плотно-

стью окончательных и промежуточных хозяев в водоеме позволили определить популяционные параметры динамики численности *P. percae* в оз. Риндозере (Ieshko, Anikieva, 1992).

Плотность популяции окуня в малых озерах зоны тайги составляет 1950 экз./ га (Peris, Pitelka, 1962). Следовательно в оз. Риндозере, с площадью 183 га, обитает 356 850 экз. окуней. Исходя из этих данных, в марте при максимальной зараженности (32.2 экз. на рыбу) численность неполовозрелых цестод приблизительно равна 11.5 млн. экз. Из них половозрелыми становятся 3.1 млн. экз. (т.е. 27.5% от исходной численности). При реализованной плодовитости – 8070, они способны выделить 25×10^9 экз. яиц.

Общая численность процеркоидов при установленной инвазированности (2.2 экз./ м³) составляет 157×10^5 экз. Это означает, что популяция цестод, обитающих в окуне оз. Риндозера, при неограниченном росте численности примерно в 8 тыс. раз теоретически имеет возможность увеличиваться через каждую генерацию, если бы отсутствовала смертность на других фазах развития.

Оценка показателей смертности показала, что выживаемость паразита при развитии от яйца до стадии процеркоида равна 0.00063. Выживаемость процеркоидов намного выше, и 0.73 их достигает плероцеркоидной стадии. В процессе созревания выживает лишь 0.27 часть паразитов.

Проведенные расчеты позволили определить общую выживаемость паразита, которая составила 0.00012. Исходя из этого, реальная скорость размножения популяции цестод *P. percae*, или величина, на которую увеличивается популяция при одной генерации, равняется 1.005.

Глава 6. ПОПУЛЯЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ ПРОТЕОЦЕФАЛИД В АРЕАЛЕ

6.1. Морфологическая разнородность популяций *P. percae* в водоемах Карелии

Изучение *P. percae* из 4 водоемов Вохтозерско-Вендюрской группы озер, расположенных на расстоянии 2 км друг от друга, выявило морфологическую разнородность отдельных популяций паразита, характер которой определяется комплексным взаимодействием абиотических и биотических факторов среды. Несмотря на то, что индивидуальные значения отдельных признаков половозрелых цестод в водоемах в значительной степени перекрываются, границы их варьирования, средние значения и дисперсия не совпадают и имеют характерные особенности,

которые определяют своеобразие морфологического облика популяций гельминта (рис. 8). Достоверные различия в характере изменчивости отдельных признаков, определенные по критерию Фишера, выявлены только у двух признаков: диаметра боковой присоски *P. percae* в ламбе, степень варьирования размеров которой была достоверно ниже, чем в остальных водоемах, и длины стробилы из оз. Урос, которая варьировала сильнее. Наглядное представление о вкладе отдельных признаков в формирование морфологической разнородности отдельных популяций дан на графике морфологических профилей (рис. 9). При сопоставлении усредненных показателей CV, рассчитанных суммарно по всем признакам *P. percae*, было обнаружено, что изучаемые нами популяции по мере уменьшения CV расположились следующим образом: вендорская – уросозерская – риндозерская – ламбинская. Аналогичный ряд был образован при сравнении средних значений стандартного отклонения.

Данные о степени морфологического разнообразия *P. percae* показывают, что в оз. Вендорском – наиболее крупном и глубоком из изучаемых нами водоемов, популяция *P. percae* наиболее разнокачественна. Минимальный разброс значений параметров у популяции *P. percae* и, следовательно, ее меньшая гетерогенность в ламбе. Усиление морфологической изменчивости позволяет разным фенотипам эксплуатировать разные ресурсы, способствует ослаблению конкуренции между ними и в целом направлено на увеличение суммы жизни на данной территории (Пианка, 1981; Северцов, 1990). Поэтому можно считать, что более изменчивая вендорская популяция более стабильна и экологически более устойчива по сравнению с популяцией *P. percae* из ламбы.

Коэффициент различия по Майру (1971) между отдельными популяциями был невысокий (рис. 10). Определенные межпопуляционные отличия обнаружены у адаптивных к хозяину признаков: диаметру боковых присосок, ширине сколекса, длине и ширине половозрелых члеников и длине стробилы. Значимый уровень различий (общее перекрытие 90%) был установлен между популяциями из оз. Вендорского и ламбы только по диаметру боковых присосок. По 4 признакам (диаметру апикальной присоски, количеству и размеру семенников и высоте крыльев яичника) популяции имеют высокую степень сходства. Они также оказались очень близки по основным систематическим признакам: количеству семенников и отношению длины бурсы цирруса к ширине членика. Эти факты свидетельствуют о том, что в недалеком прошлом популяции *P. percae* в Вохтозерско-Вендорской группе озер представляли собой одну совокупность.

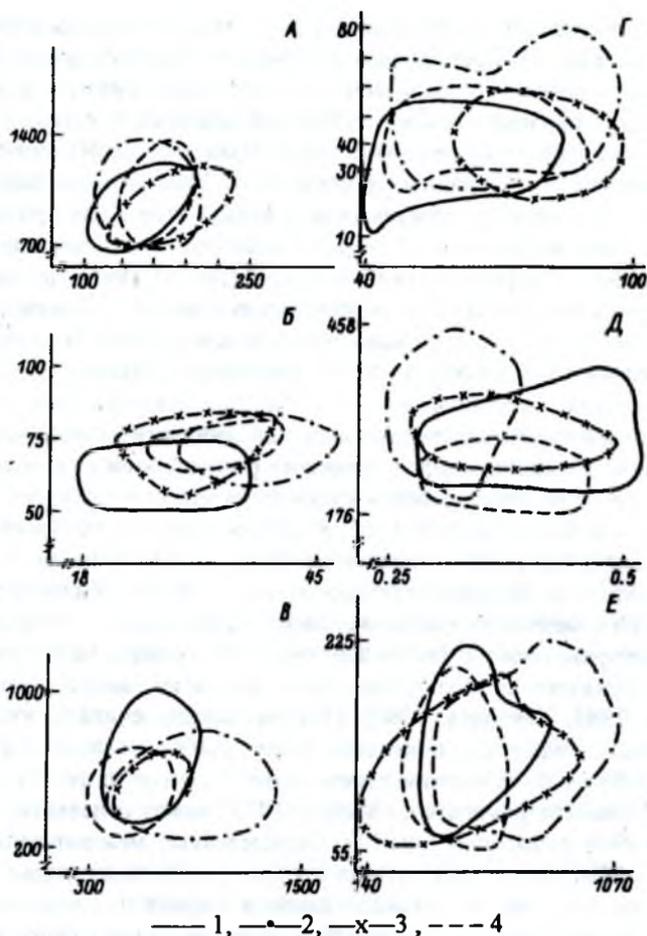


Рис. 8. Пределы значений отдельных признаков *P. percae* в разных водоемах (мкм) (по: Аникиева, 1993).

Озера: 1 – Вендорское, 2 – Урос, 3 – Риндозеро, 4 – ламба; А – сколекс: по оси ординат – длина, по оси абсцисс – ширина; Б – присоски: по оси ординат – диаметр боковых присосок, по оси абсцисс – диаметр апикальной присоски; В – половозрелый сегмент: по оси ординат – длина, по оси абсцисс – ширина; Г – семенники: по оси ординат – длина, по оси абсцисс – число; Д – бурса цирруса: по оси ординат – длина, по оси абсцисс – отношение длины бурсы цирруса к ширине сегмента; Е – яичник: по оси ординат – размах крыльев яичника, по оси абсцисс – высота.

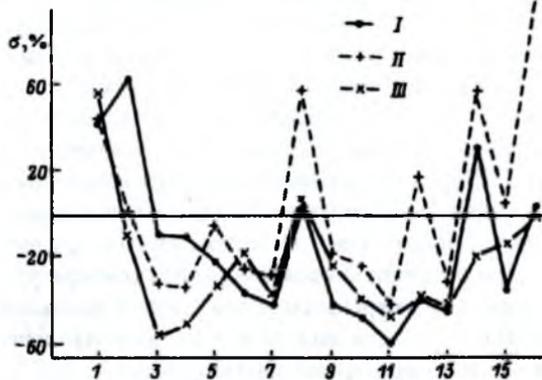


Рис. 9. Морфологический профиль отдельных популяций *P. percae* (по: Аникиева, 1993).

I – из ламбы; II – из оз. Урос; III – из оз. Риндозеро; эталон – из оз. Вендорского); по оси абсцисс – признаки: 1 – длина сколекса, 2 – ширина

сколекса, 3 – длина боковой присоски, 4 – ширина боковой присоски, 5 – длина апикальной присоски, 6 – ширина апикальной присоски, 7 – длина сегментов, 8 – ширина сегментов, 9 – число семенников, 10 – длина семенников, 11 – ширина семенников, 12 – длина бурсы цирруса, 13 – ширина бурсы цирруса, 14 – размах крыльев яичника, 15 – высота крыльев яичника, 16 – длина стробилы.

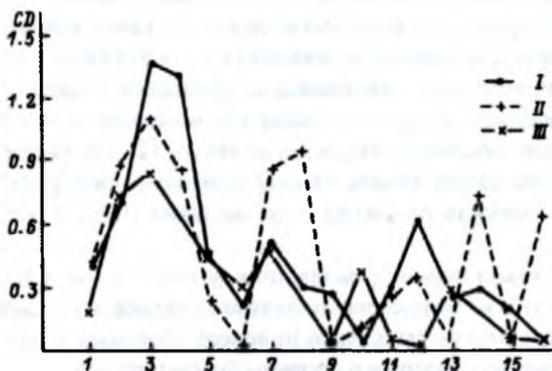


Рис. 10. Межпопуляционные различия *P. percae* (по: Аникиева, 1993)

I – из ламбы, II – из оз. Урос; III – из оз. Риндозеро; эталон – из оз. Вендорского); по оси абсцисс – признаки: 1 – длина сколекса, 2 – ширина

сколекса, 3 – длина боковой присоски, 4 – ширина боковой присоски, 5 – длина апикальной присоски, 6 – ширина апикальной присоски, 7 – длина сегментов, 8 – ширина сегментов, 9 – число семенников, 10 – длина семенников, 11 – ширина семенников, 12 – длина бурсы цирруса, 13 – ширина бурсы цирруса, 14 – размах крыльев яичника, 15 – высота крыльев яичника, 16 – длина стробилы.

6. 2. Изменчивость *P. percae* в разных точках ареала

Изучение морфологии *P. percae* из разных частей ареала вида: центральной части – Ботнического залива Балтийского моря и двух периферийных – северной (р. Пелятка, полуостров Таймыр) и южной (оз. Азас, Тувинская котловина) показало, что в резко различающихся условиях норма реакции вида проявляется неодинаково. Анализ качественной разнородности (Майр, 1971) и достоверности характера изменчивости по критерию Фишера выявил максимальное морфологическое разнообразие популяции *P. percae* из оз. Азас, расположенного в среднегорном поясе Тувы с затяжной и холодной весной (средняя температура мая составляет 5-8° С) и коротким умеренным летом с нестабильными условиями: частыми возвратами холодов весной и возможностью ночных заморозков в любом месяце года (кроме июля) (Ефимцев, 1957). Популяция *P. percae* из р. Пелятка, находящаяся под воздействием типично восточно-сибирского климата со сравнительно высокими для этих широт летними температурами (средняя температура июля до 10-11°С), по степени морфологической разнородности близка к популяции *P. percae* из оз. Азас. Минимальные показатели разнообразия были характерны для популяции из Ботнического залива – северной части Балтийского моря со слабой соленостью (0.2 -0.3 %) и хорошо прогревающимися (до 18 ° С.) верхними слоями воды. Выраженные различия между выборками были обнаружены в количестве вариаций качественных признаков (формы сколекса, семенников, ячничка), их частотном распределении и модальных классах количественных признаков. Взвешенный индекс суммы признаков трофики – генеративного комплекса в выборке цестод из оз. Азас составил 96%, в р. Пелятке – 72, в Ботническом заливе – 60%, взвешенный индекс суммы признаков прикрепительного комплекса у выборки цестод из оз. Азас составил 100%, в Ботническом заливе – 66%.

При попарном сравнении параметров средних признаков было выявлено, что выборка цестод из Ботнического залива отличается от двух других выборок более крупными размерами присосок (боковых и апикальной), стробилы, сегментов, ячничка и ширины бурсы цирруса.

Различия между выборками были обнаружены в расположении коэффициента изменчивости в потоке изменчивости признаков. Все признаки прикрепительного комплекса *P. percae* из оз. Азас по сравнению с выборкой из Ботнического залива находились на верхней границе потока изменчивости, а трофики-генеративного комплекса, за исключением высоты долей ячничка – на нижней. По показателям изменчивости при-

знаки трофико-генеративного комплекса *P. percae* из р. Пелятки были близки к выборке из оз. Азас.

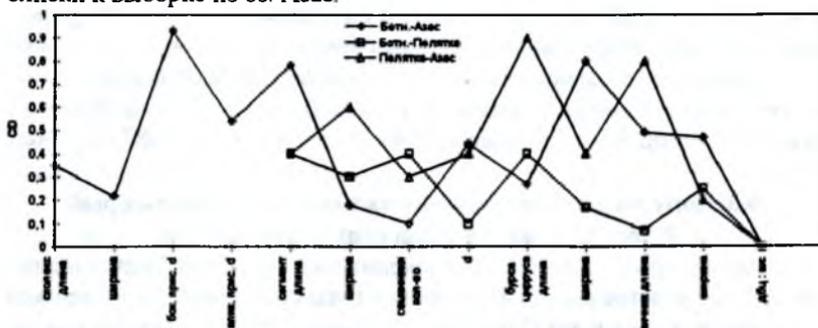


Рис. 11. Межпопуляционные различия паразита окуня *Proteocephalus percae*

Коэффициент межпопуляционных различий *P. percae*, учитывающий различия между средними значениями признаков и характером их варьирования, был невысоким и варьировал от 0.1 до 0.9 (рис. 11). Это значительно ниже принятого подвидового различия 1.28 (Майр, 1971).

Проведенные нами исследования *P. percae* показывают, что адаптационная структура вида направлена на соответствие морфологических параметров популяции условиям ее обитания. В связи с чем популяции *P. percae* обладают специфическими показателями качественной разнообразности, уровня и характера изменчивости. В разных частях ареала — центральной части и на границах (северная и южная периферийные части) характер изменчивости *P. percae* различается.

Сравнение имеющихся в нашем распоряжении данных о морфологии *P. percae* из водоемов Карелии, Кольского полуострова, Ботнического залива, оз. Азас и р. Пелятки с опубликованными материалами по размерным показателям *P. percae* из водоемов Чехословакии, Монголии и оз. Байкал показало, что морфологические параметры и характер изменчивости *P. percae* в разных частях ареала неодинаковы. Европейские популяции *P. percae* из Ботнического залива, Карелии и Чехословакии, расположенные в центральной части ареала, морфологически сходны. Периферийные популяции отличаются от центральных более высоким качественным разнообразием и усилением изменчивости преимущественно признаков прикрепительного комплекса. Параметры трофико-репродуктивного комплекса признаков в периферийных популяциях в целом снижены. Своеобразна монгольская популяция, которая выделя-

ется наиболее длинным сколексом и минимальными показателями отношения длины бурсы цирруса к ширине членика, и байкальская, отличающаяся также длинным сколексом и семенниками небольших размеров (Аникиева, 1995). Ранее в этих же районах были обнаружены морфологические особенности у паразитов карповых и сиговых рыб: цестод *P. torulosus* и *P. exiguus* и моногенеи *Dactylogyrus phoxini* (Казаков, Перейленджамц, 1985; Аникиева и др., 1987; Русинек, 1987; Пугачев, 1988).

6.3. Популяционная морфология паразита карповых рыб *P. torulosus* на северной периферии ареала.

Северная граница карповых проходит по территории Кольского полуострова, где встречаются язь, голянь и голавль. *P. torulosus* обнаружен единично и только у язя (Митенев, Шульман, 1988). В Карелии (на северной периферии ареала) обитает 18 видов карповых рыб. Паразит зарегистрирован у 8 видов рыб. У 5 из них (плотвы, голавля, густеры, леща, синца) *P. torulosus* встречается единично. У остальных трех (ельца, язя, уклей) численность паразита обычно невелика: индекс обилия в ельце из разных озер 0.4-3.0 экз., язе – 0.2-10.0 экз., уклее – 0.4-1.9 экз. (Румянцев, Иешко, 1997).

В изученных нами трех разнотипных водоемах Карелии морфологическая структура популяций *P. torulosus*, характер и уровень их морфологической изменчивости неодинаковы. В оз. Пяозере – крупном олиготрофном водоеме северной Карелии, язь – единственный окончательный хозяин *P. torulosus*. В силу его низкой численности и невысокой зараженности (экстенсивность – 60%, интенсивность 1-24 экз., индекс обилия – 5.5 экз.) здесь существует единая популяция гельминта. Ее фенетическая структура включает все 3 фенотипа по форме сколекса и два фенотипа по форме стробилы. Среди них доминируют особи со вздутой ядровидной формой сколекса и стробилами с короткими и широкими сегментами.

Во втором из изученных нами северном водоеме Карелии – оз. Корпийярви, входящем в состав сложной озерно-речной системы р. Писты, *P. torulosus* встречается в трех видах карповых рыб: язе, уклее, ельце со сходной интенсивностью заражения (25-28%, интенсивность 1-28, индекс обилия 1.4-2.6) (Малахова, 1976). Поэтому возможности фенотипа *P. torulosus* реализуются более полно. Популяция представлена особями трех гостальных экоформ, включающих все фенотипы по форме сколекса и форме стробилы. Вклад отдельных фенотипов в структуру популяции *P. torulosus* неодинаков: преобладают особи с дифференцированной (вздутой ядровидной и вздутой удлинённой) формой сколекса;

особи с недифференцированной формой сколекса встречаются единично и только у уклей (38%, 46 % и 15 % соответственно). Из 4 выделенных нами фенотипов стробил *P. torulosus* в оз. Корпийярви присутствуют 3, из них резко доминирует один, характерный для всех трех гостальных экоформ фенотип. Невысокая интенсивность заражения хозяев в условиях небольшого по размерам озера не позволяют сформироваться отдельным популяциям гельминта, хотя существование форм популяционного ранга теоретически возможно.

В малом мезотрофном оз. Риндозере (южная Карелия) структуру популяции *P. torulosus* формируют две гостальные экоформы: из уклей и ельца. Оба хозяина высоко заражены гельминтом. В плотве *P. torulosus* не обнаружен (Аникиева, Иешко, 1988). Основу популяции *P. torulosus* составляют фенотипически разнообразные особи из уклей, преобладающей по численности в составе карповых рыб этого озера и имеющей крупные по сравнению с обычными размеры тела и массу (Первозванский, 1986). Елец – очень редкая рыба в этом озере. В связи с низкой численностью ельца сомнительно образование отдельной группировки паразита, связанной только с этим видом хозяина. Логичнее предположить существование единой популяции *P. torulosus*, в которой укля играет доминирующую роль в формировании ее фенотипа.

Морфометрические показатели *P. torulosus* в каждой из трех изученных нами популяций, также как и качественная структура вида, были связаны с представленностью хозяев в изучаемых водоемах, поскольку экоформы *P. torulosus* в каждом из трех видов хозяев обладали специфическими параметрами признаков: размахом изменчивости, средними значениями и коэффициентом варьирования. Выраженную приспособительную направленность реакции паразита к конкретному виду хозяина отражали и высокие коэффициенты эксцесса (Anikieva, 1992). Важно отметить, что системы изменчивости (коррелятивные связи между морфологическими признаками) оставались неизменными.

Установлены межпопуляционные различия в выраженности количественных признаков *P. torulosus* из разных водоемов: экоформы из уклей и ельца оз. Риндозера и оз. Корпийярви различались пределами значений отдельных признаков, их средними значениями и коэффициентом вариации. Риндозерская экоформа из уклей достоверно отличалась от корпийярвской более крупными размерами стробилы, сегментов и семенников. Для нее же были характерны и более высокие коэффициенты варьирования признаков. Наиболее существенные различия установлены для экоформы из ельца разных озер: выборки достоверно различались по всем анализируемым признакам, за исключением 3-х: длины сегмен-

тов, количества семенников и длины бурсы цирруса. Однако коэффициент межпопуляционной изменчивости CD (Майр, 1971), рассчитанный для одинаковых экоформ из разных озер был невысоким и не превышал подвидовой уровень (рис. 12).

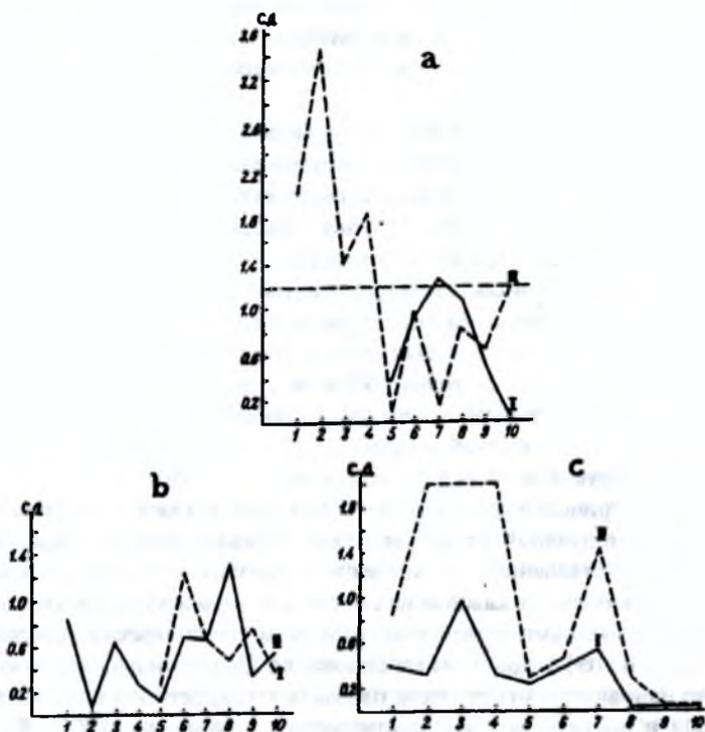


Рис. 12. Межпопуляционные различия *P. torulosus* (по: Anikieva, 1992)

а – из уклей оз. Корпьярви и оз. Риндозеро (I), из ельца оз. Корпьярви и оз. Риндозеро (II); б – из уклей и ельца оз. Корпьярви (I), из уклей и ельца оз. Риндозера (II); с – из язя оз. Пяозера и ельца оз. Корпьярви (I), из из язя оз. Пяозера и уклей оз. Риндозеро; по оси абсцисс – признаки: 1 – длина сколекса, 2 – ширина сколекса, 3 – длина боковой присоски, 4 – ширина боковой присоски, 5 – длина сегментов, 6 – ширина сегментов, 7 – число семенников, 8 – диаметр семенников, 9 – длина бурсы цирруса, 10 – ширина бурсы цирруса.

Таким образом проведенные исследования показали, что ключевую роль в формировании морфологии популяции полигостальных видов паразитов играет ее пространственная структура, которая определяется экологически неоднородными различными группировками рыб-хозяев и их неодинаковой ролью в поддержании численности паразита.

В целом установленные закономерности морфологической изменчивости *P. torulosus* в изучаемых нами водоемах свидетельствуют об адаптированности отдельных популяций к конкретным условиям среды. Важнейшим фактором, определяющим направленность адаптации является среда I порядка, т.е. условия, которые предоставляет паразиту гостальная экологическая ниша. Ее специфические особенности в каждом отдельном случае формируют проявление и выраженность признаков паразитов. Сопоставление параметров признаков отдельных гостальных экоформ *P. torulosus* из водоемов, отличающихся соотношением численности хозяев показывает, что адаптированность популяции паразита к доминирующему виду хозяина вызывает смещение выраженности признаков у экоформ из рецессивных видов хозяев. Полученные данные позволяют также считать, что внутрипопуляционная гостальная радиация, направленная на сохранение генетической разнокачественности популяции, в условиях Карелии на краю ареала карповых рыб способствует устойчивости популяции *P. torulosus* и поддержанию ее численности.

Глава 7. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРОТЕОЦЕФАЛИД В НЕТИПИЧНЫХ УСЛОВИЯХ

Для освоения паразитом нового хозяина необходимо сочетание целого ряда условий и факторов. При изучении цестод рода *Proteocephalus* из обыкновенной щуки Вохтозерско-Вендорских водоемов (озер Урос и Риндозеро) было установлено, что попадание в щуку того или иного вида паразита определяется его способностью к преодолению защитных механизмов хозяина и характером трофических связей отдельных категорий хозяев, которые связаны с доступностью и численностью того или иного вида жертвы, а также совпадением биотопов хозяина и жертвы. Различия между озерами в структуре ихтиоценоза, численности и распределении отдельных видов рыб, спектре их питания, темпах роста и размерах обуславливают преимущественное питание щуки в оз. Урос ряпушкой – видом, доминирующим и распространенным по всей акватории озера. В оз. Риндозере, где ряпушка немногочисленна и встречается только в центральной части озера, основу пищевого спектра щуки

составляют карповые (плотва, укляя) и мелкий окунь. Ерш, как придонный вид рыбы с жестким вооружением, малодоступен щуке. Разные трофические связи определяют преимущественное попадание в щуку оз. Урос паразита ряпушки *P. exiguus*, а в щуку оз. Риндозеро – паразита окуня *P. percae*. Паразит карповых рыб *P. torulosus*, несмотря на то, что в оз. Риндозере щука регулярно питается уклейей, зараженность которой здесь достигает 100% с высокой численностью, ни разу не был обнаружен в щуке (Аникиева, 1994).

Сравнение морфологических особенностей протеоцефалосов из щуки с *P. exiguus* и *P. percae* двух озер показало, что от цестод из типичных хозяев (ряпушки и окуня) гельминты отличались резко суженным размахом варьирования признаков и расположением показателей на нижней границе их значений.

Характер изменения отдельных признаков цестод из щуки по сравнению с “морфологической нормой” из облигатных хозяев – ряпушки и окуня неодинаков. Наиболее существенно изменяются размеры стробилы, а также размеры и форма половозрелых сегментов. Максимальные значения длины и ширины стробилы снижаются в 2.5 раза, сегментов – 1.5-2 раза, обычное соотношение длины и ширины члеников 1:2-1:3 заменяется на 1:1. Соответствующие изменения происходят и во внутренних структурах, скореллированных с половозрелыми сегментами: размерами яичника и количеством семенников. Из всех признаков трофико-генеративного комплекса наиболее консервативна длина бурсы цирруса. Отклонения от нормы прикрепительного комплекса признаков (размеров сколекса и присосок), а также размеров апикального органа значительно слабее.

Установлены межвидовые различия в изменении морфологических структур цестод при паразитировании в факультативном хозяине. Для *P. percae* характерно более резкое уменьшение ширины стробилы, половозрелых сегментов, количества семенников, а также размеров сколекса, присосок и апикального органа, чем для *P. exiguus*. У *P. exiguus* более выражены уменьшение длины стробилы и увеличение длины половозрелых члеников.

Условия, которые предоставляют паразиту разные категории хозяев, неодинаковы. Соответственно различаются и реакции паразитов, изменчивость отдельных признаков и всего организма в целом. Щука далеко отстоит в экологическом и систематическом отношении от облигатных хозяев *P. exiguus* и *P. percae* – ряпушки и окуня. Из всех видов рыб класса Osteichthyes она обладает наиболее низким уровнем гетерозиготности (Nevo, 1978). Отдельные ее популяции генетически сходны (Heely,

Mulcahy, 1980). Неполная реализация нормы реакции, низкие коэффициенты варьирования параметров отдельных признаков свидетельствуют об общем морфофункциональном угнетении особей паразитов при их попадании в нетипичные условия обитания. Жесткая направленность морфологических изменений паразита отражает несбалансированность паразито-хозяйственных отношений и превалирование влияния хозяина на паразита.

Известно, что широта нормы реакции признаков (и целостных фенотипов) обеспечивает экологическую и эволюционную пластичность популяции и вида в целом (Шмальгаузен, 1968, 1969; Северцев, Сурова, 1981). Полученные нами данные показали, что разные виды протеоцефалюсов обладают неодинаковой нормой реакции на диапазон биотических условий обитания. Из трех видов протеоцефалюсов, часто встречающихся в озерах Вохтозерско-Вендюрской группы, наименее пластичен паразит карповых рыб *P. torulosus*, который ни разу не был встречен нами в нетипичном для него хозяине, наиболее пластичен *P. exiguus*, морфометрические отклонения признаков от нормы у которого были менее значительны, чем у *P. percae*.

Полученные нами материалы о направленности морфологической изменчивости цестод в нетипичном хозяине – щуке подтверждаются изменением морфометрических показателей *P. percae* из оз. Маткъярви при его переходе на интродуцированных в этот водоем сиговых рыб (сига и омуля). Сопоставление особенностей развития и морфологии *P. percae* из типичного хозяина – обыкновенного окуня и сиговых рыб оз. Маткъярви показало, что переход паразита на нетипичных хозяев сопровождается ухудшением его биологических показателей. Лишь 50 % цестод достигали половой зрелости. Цестоды из сига имели сходные размеры с *P. percae* из окуня, но отличались более крупными органами прикрепления (сколексом и присосками), удлинённой формой половозрелых сегментов и более высокой вариабельностью количества семенников. Цестоды из омуля были мельче, имели достоверно меньшие размеры бурсы цирруса и более вытянутую форму сколекса. Параметры остальных признаков *P. percae* из омуля были сдвинуты к нижней границе значений.

Как неспецифичные паразиты других видов рыб *P. percae* и *P. exiguus* были обнаружены у широкого круга хозяев, относящихся не только к разным семействам, но и подотрядам и даже отрядам (Фрезе, 1965). В частности *P. exiguus* был обнаружен у озерной расы западноевропейского вида сем. Сельдевых – *Alosa fallax* в оз. Маджори (Италия) (Ресогини, 1959), при искусственном разведении форели в водоемах

Западной Европы (Priemer, Golltz, 1986; Hanzelova, Scholz, 1992), у щуки в ряпушковых водоемах Карелии (Аникиева, 1995), у европейской корюшки (Аникиева, 1998), у озерного гольяна из оз. Кривое (о. Колгуев, Печорское море), при экспериментальном заражении хариуса (Руси-нев, 1987). Во все видах хозяев за исключением хариуса паразит достигал половой зрелости. Лишь в хариусе его рост был сильно замедлен, а в сегментах наблюдались лишь начальные этапы закладки половой системы. Проведенное нами сопоставление морфометрических показателей *P. exiguus* из типичного хозяина (сига) и разных видов нетипичных хозяев выявило различия в характере варьирования параметров отдельных признаков паразита. Изменчивость трофико – генеративного комплекса признаков представляла собой «турессоновский ряд» (рис. 13), в начале которого располагалась экоформа паразита из типичного хозяина – сига, обладающая максимальными размерами стробилы и максимальной выраженностью признаков. По мере ослабления облигатности хозяина и отклонения условий, которые он предоставляет паразиту, от нормальных, ухудшались морфометрические и физиологические показатели соответствующих экоформ паразита: уменьшались размеры стробилы, снижались параметры трофико-генеративного комплекса признаков вплоть до потери экоформы способности к воспроизводству (в корюшке и хариусе). Параметры комплекса прикрепительных признаков *P. exiguus* в маргинальных условиях варьировали более широко, чем в оптимальных (рис. 14).

Изучение изменчивости паразитических организмов при попадании в маргинальные (нетипичные) условия позволяет понять отношения между паразитом и хозяином как биологическое явление, выявить реакцию обоих партнеров, а также направленность процессов изменчивости, состоящих в приспособлении организмов к переменам во внешней среде. Два основных комплекса признаков: прикрепления и репродукции, различающихся функционально, в эволюционном плане играют разную роль. Первый комплекс используется для расселения особей, второй – воспроизводства. Полученные нами данные показывают, что в экстремальных условиях проявляется более высокая пластичность и способность к изменению прикрепительного комплекса признаков паразитов, обеспечивающая расселение вида в новых хозяевах. На начальном этапе видообразования паразитов при их гостальной радиации эволюция идет по линии дифференциации прикрепительного аппарата. Трофико-генеративный комплекс признаков более консервативен, его изменчивость более жестко зависит от хозяина. Снижение воспроизводительной

функции в неподходящих для паразита условиях в данном случае может рассматриваться как один из механизмов сохранения вида.

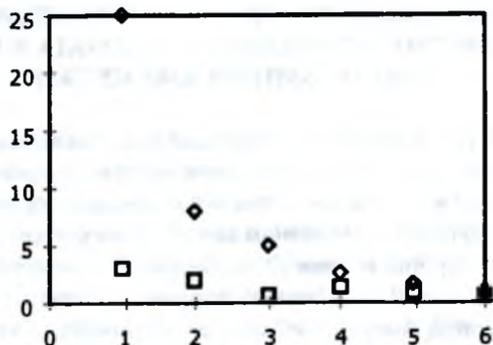


Рис. 13. Размеры стробилюсы (◆ – длина, см; □ – ширина, мм) *P. exiguus* в разных видах хозяев: 1 – сиге, 2 – форели, 3 – сельди, 4 – щуке, 5 – корюшке, 6 – хариусе.

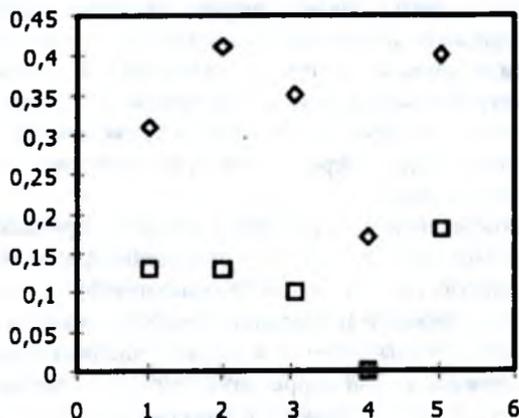


Рис. 14. Размеры органов прикрепления *P. exiguus* (◆ – ширина сколекса, мм; □ – диаметр боковых присосок, мм) из разных хозяев (обозначения, как на рис. 13).

В целом в устанавливающихся паразито-хозяинных отношениях при экстремальных условиях обитания паразитов реакция хозяина направ-

лена на снижение численности и воспроизводства популяции паразита, паразит же пытается колонизировать нового хозяина.

Глава 8. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИОННО-МОРФОЛОГИЧЕСКОГО ПОДХОДА ДЛЯ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ЦЕЛЕЙ

8.1. Изменчивость признаков и их взаимосвязи

Проведенное нами изучение изменчивости и внутренних взаимосвязей признаков 22 видов (в том числе и невалидных) протеоцефалосов с апикальной присоской на головном конце, 10 из которых распространены в водоемах Европы и Азии (*P. neglectus*, *P. scoriciovi*, *P. thymalli*, *P. fallax*, *P. pollanicola*, *P. osculatus*, *P. cernuae*, *P. dubius*, *P. plecoglossi*), 9 видов – в Северной Америке (*P. arcticus*, *P. parallacticus*, *P. pussilus*, *P. tumidocollis*, *P. pinguis*, *P. pugetensis*, *P. pearsei*, *P. fluviatilis*, *P. osburni*) и три вида – бирегинальны (*P. exiguus*, *P. macrocephalus*, *P. percae*) установило широкий диапазон варьирования параметров всех признаков. По уровню изменчивости признаки распались на три группы. В первую – с максимальными показателями изменчивости – вошли четыре признака: длина стробилы, длина и ширина сколекса и количество семенников (коэффициент изменчивости составил от 75 до 89%). Во вторую – с высоким уровнем изменчивости (43-55%) – 3 признака: ширина стробилы, диаметр боковых и апикальной присосок. В третью – с повышенным уровнем изменчивости (28-38%) – также вошли 3 признака: диаметр семенников, длина бурсы цирруса и отношение длины бурсы цирруса к ширине членика.

Квадрат множественной корреляции каждого признака со всеми другими признаками варьирует от 0.57 (отношение длины бурсы цирруса к ширине членика) до 0.77 (диаметр семенников). Длина и ширина стробилы, сколекса, диаметр апикальной присоски, диаметр семенников и отношение длины бурсы цирруса к ширине членика взаимосвязаны. Коэффициент множественной корреляции этих 7 признаков был высоким и составил от 0.7 до 0.9. Размеры присосок, количество семенников и длина бурсы цирруса связаны с остальными признаками в меньшей степени.

Факторный анализ, отражающий внутреннюю структуру взаимосвязей признаков, показал, что они группируются в три фактора. В первом факторе объединились 7 признаков, во втором - 4 и в третьем – 3 признака (табл.). Первый фактор ведущий. Сочетание выделенных в первом факторе признаков с положительными оценками нагрузок можно представить в качестве показателя формы структуры вида (оценка экстерьера

вида). Положительные оценки значений фактора соответствуют степени выражения у вида этого непосредственно не измеряемого показателя. Отрицательные оценки значений фактора описывают через 10 признаков (отношение длины бursы цирруса к ширине членика) степень конформности вида паразита к хозяину. Это очень важная, но в данном факторе не основная характеристика вида. Основная роль фактора отражена в сочетаниях признаков с положительными оценками нагрузок.

По сочетанию признаков с положительными (диаметр семенников, длина бursы цирруса и ее отношение к ширине членика) и отрицательными (ширина стробилы) оценками нагрузок второй фактор определен нами как показатель особенности мужской половой системы, характеризующей воспроизводительную функцию видов.

Третий фактор по проявлению такого сочетания признаков, как размеры сколекса, характеризует различие видов по одной из компонент функции прикрепления паразита.

8.2. Распределение видов в пространстве внутренней структуры взаимосвязей признаков

Анализ группировок видов в пространстве внутренней структуры взаимосвязей признаков (факторном пространстве) показал, что они имеют сложную таксономическую структуру (рис.15). По внутренним взаимосвязям они распадаются на евроазиатскую и североамериканскую группировки. В евроазиатскую группировку вошли и бирегинальные виды. Исключение составили лишь *P. fallax* и *P. dubius*. Расположение *P. dubius* и *P. fallax* в левой стороне графика показывает, что они имеют слабо выраженный экстерьер и иные связи между признаками по сравнению со всеми остальными европейскими видами, что подтверждает правильность их отнесения к невалидным видам (Ройтман, 1993). Все североамериканские виды составили вторую группу.

Каждая из выделенных нами совокупностей включает подгруппы видов. Евроазиатские виды разделились на две подгруппы. В первую вошли 4 вида: паразиты сиговых *P. exiguus* и *P. pollanicola*, окуня *P. percae*, хариуса *P. thymalli* и европейского сома *P. osculatus*. Паразиты рыб других отрядов объединились во вторую подгруппу, среди них оказался и паразит ручьевой форели - *P. neglectus*. Характер связей *P. skoricovi* по сравнению с *P. osculatus* (усиление трофической функции за счет репродуктивной) демонстрирует типичную картину перехода *P. osculatus* на нового хозяина и позволяет считать высказанное Анненковой - Хлопиной предположение об идентичности этого вида с *P. osculatus* из сомов правильным (цит. по: Фрезе, 1965). Распределение

подгрупп североамериканских видов в целом имело сходный характер с евроазиатским, но было более четким.

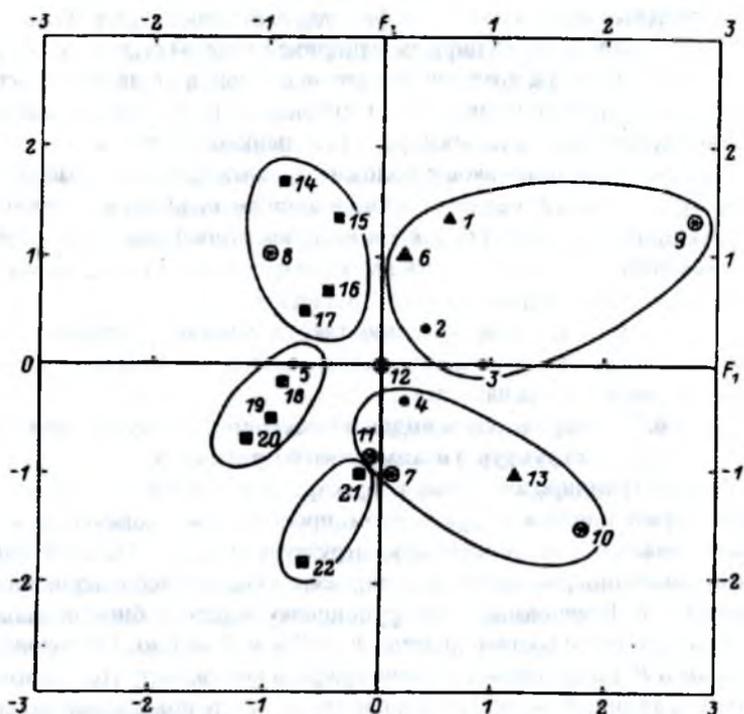


Рис. 15. Распределение видов в пространстве основных факторов (по: Аникиева, Харин, 1997).

Кружки – евроазиатские виды, квадраты – североамериканские, треугольники – бореальные виды; черные значки – паразиты лососевых и сиговых рыб. 1 – *P. exiguus*; 2 – *P. thymalli*; 3 – *P. pollanicola*; 4 – *P. neglectus*; 5 – *P. fallax*; 6 – *P. percae*; 7 – *P. cernuae*; 8 – *P. dubius*; 9 – *P. osculatus*; 10 – *P. skoricovi*; 11 – *P. longicollis*; 12 – *P. plecoglossi*; 13 – *P. macrocephalus*; 14 – *P. arcticus*; 15 – *P. parallacticus*; 16 – *P. tumidocollis*; 17 – *P. pussilus*; 18 – *P. fluviatilis*; 19 – *P. osburni*; 20 – *P. pugetensis*; 21 – *P. pinguis*; 22 – *P. pearsei*; по оси абсцисс – F_1 , по оси ординат – F_2 .

Анализ признаков отдельно европейских и североамериканских видов показал, что своеобразие структуры их взаимосвязей определяется разными факторами. Для европейских видов она формируется двумя факторами. В первый фактор (основной: 63% общей дисперсии) с высокими положительными нагрузками входят ширина стробилы и все признаки головного конца (размеры сколекса и боковых присосок) и с меньшими отрицательными нагрузками – длина бурсы цирруса и отношение длины бурсы цирруса к ширине членика. Он отражает преимущественно функцию прикрепления цестод, вероятно, связанную с трофикой хозяина. Второй фактор дополнительный (37% общей дисперсии). В него входит количество и диаметр семенников, размер апикальной присоски, длина стробилы и длина бурсы цирруса. Он определяет рост и воспроизводство вида. В пространстве двух факторов сформировалась одна группа: *P. exiguus*, *P. percae*, *P. thymalli* – сочетающая относительно высокие показатели роста и воспроизводства (по экстерьеру) со слабым прикреплением (небольшие размеры сколекса, боковых присосок и ширины стробилы). Остальные виды объединяются меньшим количеством признаков.

Своеобразие североамериканских видов обусловлено тремя факторами. В первый фактор (40% общей дисперсии) входят 4 признака (соотношение длины бурсы цирруса и ширины членика, диаметр боковой присоски и диаметр семенников). Он обеспечивает преимущественно копулятивную изоляцию видов. Второй фактор (30% общей дисперсии) определяет преимущественно функцию прикрепления (размеры сколекса). Третий фактор – экстерьерные признаки и частично воспроизводство (длина стробилы, диаметр апикальной присоски, количество семенников). По первому фактору все североамериканские виды разделились на две группы: в первую вошли паразиты лососевых и сиговых рыб, во вторую паразиты остальных рыб. Все 4 вида лососевых паразитов (*P. parallacticus*, *P. arcticus*, *P. pusilus* и *P. tumidocollis*) составили одну группу видов, которые сходны преимущественно характером связей между репродуктивными признаками (отношение длины бурсы цирруса к ширине членика, диаметр семенников) и отличаются взаимосвязями прикрепительного комплекса признаков. Из них *P. parallacticus* и *P. tumidocollis* различаются лишь размерами сколекса. При сочетании первого и второго, а также первого и третьего, второго и третьего факторов из группы лососевых рыб выпадает *P. arcticus*, а из группы окуневых – *P. fluviatilis*, что подтверждает их невалидность (Margolis, Arthur, 1979; Ройтман, 1993).

Таким образом примененный нами популяционно-морфологический подход, опирающийся на оценку соответствия морфологических показателей особи ее морфофункциональному состоянию, позволил критически рассмотреть таксономию группы цестод рода *Proteocephalus* с апикальной присоской на головном конце, выявить невалидные виды и выделить группы сходных видов.

Глава 9. КОЭВОЛЮЦИЯ ПРОТЕОЦЕФАЛИД И ИХ ХОЗЯЕВ

Вопрос об исходной форме для филогенеза группы сложен. Наиболее примитивными признаками в отряде *Proteocephalidea* обладает род *Proteocephalus*. Он же ближе других групп расположен к анцестральному корню отряда (Фрезе, 1965; Ройтман, 1993).

При поиске исходной формы необходимо опираться на два основных эволюционных фактора: приспособленность паразитов к определенному кругу хозяев и морфологические особенности самих паразитов (Фрезе, 1965). Первый – как функция времени, отражает определенный этап эволюции паразито-хозяинных отношений, является экологически обусловленным явлением и реализуется в форме встречаемости паразитов в дефинитивных хозяевах (Догель, 1962). Он также проявляется в принадлежности паразитов к определенному исторически сложившемуся комплексу (Шульман, 1958). Сравнительный морфофункциональный анализ признаков паразитов позволяет выделить среди них предковые и производные признаки и воссоздать генезис изучаемой группы. В связи с тем, что наиболее полные сведения имеются, в основном, только по трем видам: *P. exiguus*, *P. percae* и *P. torulosus*, а остальные виды изучены крайне неравномерно, в настоящее время можно лишь рассмотреть основные подходы к решению этого вопроса.

Протеоцефалосы обнаружены на наиболее древних представителях водных позвоночных – миногах и всех четырех отрядах ганоидных. У миног с их своеобразным способом добывания пищи находки протеоцефалосов единичны, а сами паразиты (*P. percae* и *P. laruei*) – случайны. Из 10 видов протеоцефалосов ганоидных рыб только 3 вида (*P. manjuariphilus*, *P. elongatus*, *P. australis*) специфичны к хозяину – длиннорылому панцирнику, и один – *P. gaspari* – мексиканскому панцирнику, остальные встречаются на других систематических группах хозяев. Протеоцефалосы ганоидных морфологически разнообразны. По выраженности отдельных признаков они формируются в разные группы. Например, по состоянию апикальной присоски они объединяются в 4 группы (без апикальной присоски – 4 вида, с зачатками апикальной

присоски – 2 вида, с развитой апикальной присоской – 2 и с железистым апикальным органом – 1 вид), по числу семенников можно выделить три группы (с большим числом – более 100 (5 видов), средним – от 75 до 100 (3 вида) и малым числом семенников (30–40) (1 вид), по отношению длины бурсы цирруса к ширине членика – три группы: 1:2 (1 вид), 1:3 (2 вида), 1:3 (6 видов). По сочетанию выраженности двух признаков: отсутствию апикальной присоски или ее зачаточному состоянию и большому числу семенников 4 вида (*P. sulcatus*, *P. australis*, *P. elongatus*, *P. perplexus*) образуют одну группу. *P. majuariphilus* отличается от них меньшим числом семенников. Остальные виды сходны по сочетанию иной выраженности этих же признаков. *P. ambloplitis* по этим признакам не объединяется ни с одним из оставшихся 8 видов, хотя существует мнение (Wardle, McLeod, 1952; Amin, 1990), что морфологически он сходен с *P. perplexus*. Морфологическая близость протеоцефалосов, считающихся видоспецифичными к древним формам, на наш взгляд, указывает на необходимость ревизии видов и отсутствие надежных данных о наличии предковой формы у современных ганоидных рыб.

В паразитофауне миноги и древних представителей рыб, сохранившихся с перми и мела (ильной рыбы и длиннорылого панцирника), почти полностью отсутствуют специфичные виды и преобладают паразиты с широким кругом хозяев, преимущественно окуневых и сомовых рыб связанные с их хищным образом жизни (Шульман, 1957; Margolis, Arhur, 1979). Особенности паразитофауны и данных по морфологии группы протеоцефалосов заставили нас отказаться от поисков исходной для протеоцефалосов формы среди ганоидных.

Наибольшее число видов протеоцефалосов – на костистых рыбах. По характеру встречаемости в костистых рыбах протеоцефалосы распадаются на несколько неравнозначных групп, которые неравномерно распределены в разных отрядах (система рыб дана по: Расс, Линдберг, 1971). Представители рода *Proteocephalus* зарегистрированы в 17 отрядах и 36 семействах рыб Евразии, Америки и Африки. Однако большинство видов преимущественно распространены в 4-х отрядах: лососеобразных, окунеобразных, сомообразных и карпообразных. В двух из них (сомообразных и лососеобразных) протеоцефалосы освоили почти все семейства рыб, но диаметрально различаются распределением по зоогеографическим областям и специфичностью к хозяевам.

Протеоцефалосы сомообразных встречаются в обоих полушариях. 11 из 13 видов распространены в реках Южной Америки, Южной Азии и Африки. Все они строго специфичны к виду хозяина. Остальные 2

вида – паразиты Евразии: *P. osculatus* распространен повсеместно в ареале обыкновенного сома, зарегистрирован также у осетровых и имеет довольно широкий круг факультативных хозяев; *P. parasiluri* – специфичный паразит амурского сома.

В отряде Лососеобразных протеоцефалосы (14 видов) встречаются в 3-х пресноводных подотрядах рыб северного полушария (лососевидных, корюшковидных, щуковидных). В 4-ом подотряде рыб – Галаксиевых, особенно многочисленном в Австралии, Тасмании и Новой Зеландии протеоцефалосы отсутствуют.

Наибольшее разнообразие (7 видов), максимальное освоение хозяев и полное отсутствие специфичных к виду хозяина паразитов – в подотряде Лососевидных. Наиболее широкий круг хозяев у паразита лососевых и сиговых рыб *P. exiguus* (Ройтман, 1993).

В подотряде щуковидных число видов протеоцефалосов довольно большое (6). Из них типичным паразитом щуки является лишь один – *P. pinguis*, имеющий широкий круг резервуарных хозяев. Для остальных видов щука – факультативный хозяин. Они попадают в щуку при хищничестве и встречаются редко.

Набор протеоцефалосов у представителей подотряда Корюшковых своеобразен. Он включает строго специфичного к хозяину *P. tetraostomus* (Willemse, 1968), *P. plecoglossi* – паразита единственного вида рыбы сем. Аювых, морфологически очень близкого *P. exiguus*, и таких широко распространенных паразитов как *P. exiguus* и *P. percae* (Аникиева, 1997).

В отряде Окунеобразных – самом обширном отряде рыб, включающем приблизительно 150 семейств, 20-21 подотряд и 6 тыс. видов рыб зарегистрировано 13 видов р. *Proteocephalus*. Они обнаружены в 3-х подотрядах: окуневидных, бельдюговидных и бычковидных. Наибольшее количество видов протеоцефалосов в 2-х семействах подотряда окуневидных: окуневых (7 видов) и центрарховых (6 видов) – широко распространенных в пресных и солоноватых водах северного полушария. Специфичны к хозяину только 2 вида – *P. bivitellatus* и *P. microscopicus*, которые встречаются у рыб семейства цихловых, замещающих окуневых и центрарховых в пресноводных водоемах тропических областей (Margolis, Arthur, 1979). Остальные виды имеют относительно широкий круг хозяев. Так среди хозяев протеоцефалосов отряда Окунеобразных зарегистрированы представители Перкопсообразных, Трескообразных, Амиеобразных, Панцирничкообразных, Лососеобразных, Колюшкообразных, Карпообразных, Угреобразных. Паразит центрарховых *P. pearsei* обнаружен у всех исследованных рыб этого семей-

ства. Практически все виды *Proteocephalus*, встречающиеся у центрарховых рыб, зарегистрированы у малоротого окуня *Micropterus dolomieu* (Margolis, Arhtur, 1979). Кроме того как неспецифичные паразиты они встречаются у Круглоротых и Ганоидных.

Рыбы отряда Карпообразных занимают особое место в распределении представителей *Proteocephalus*. В этом отряде встречается только два вида протеоцефалосов – *P. torulosus* и *P. regoi*. В 2-х подотрядах (Харациновых и Гимнотовидных), населяющих пресные водоемы тропической Америки и Африки, протеоцефалосы не обнаружены. В самом большом и разнообразном подотряде Карповидных *P. torulosus* освоил только два семейства – карповых и вьюновых, причем в семействе карповых преимущественно подсемейство *Leuciscinae* – эволюционно более молодую группу рыб, лишенных усиков с однорядными и двурядными глоточными зубами: ельцов, плотвы, голянов, жерехов и др., распространенных в Европе и Азии на север от горных хребтов Центральной Азии и бас. Амура и Северной Америке (Никольский, 1955). Из вьюновых протеоцефалосы обнаружены лишь у двух видов рыб. *P. regoi* недавно описан в южной Америке у хищной рыбы сем. Эритриновых подотряда Харациновидных (Rego, 1994).

В систематике отряда в настоящее время большое внимание уделяется органам прикрепления. Эволюция протеоцефалят идет по линии усиления фиксаторного аппарата (Фрезе, 1965). Проведенные нами исследования также показали, что из трех комплексов признаков, характеризующих прикрепительную и трофико-репродуктивную функцию протеоцефалосов, наиболее адаптивен к хозяину комплекс признаков прикрепления. По строению головного конца род распадается на три группы: с железистым органом, апикальной присоской и без апикальной присоски. Анализ морфологических рядов по состоянию этого признака позволяет выделить в качестве исходных в эволюции протеоцефалид группы с простым строением сколекса (без апикальной присоски) и с апикальным железистым органом. Эти группы преимущественно приурочены к сомовым рыбам тропических областей, сравнительно многочисленны они в Северной Америке и только один вид – *P. torulosus* отмечен для Евразии. Группа видов с апикальной присоской является филогенетически более продвинутой. Цестоды с апикальной присоской встречаются только в пределах Голарктики. Они зарегистрированы в 9 отрядах и 17 семействах рыб. Наибольшее видовое разнообразие отмечено в двух отрядах: лососеобразных (семейства лососевых и сиговых) и окунеобразных (сем. окуневых).

Распределение *Proteocephalus* в географическом отношении крайне неравномерно. Наибольшее количество видов встречается в Северной Америке (20), в Европе -14, Северной Азии -13, Африке -7 и 6 видов в южной Америке. На рыбах Австралии представители рода *Proteocephalus* отсутствуют. Южноамериканским, африканским и североамериканским видам свойственна наиболее строгая приуроченность к континентам. Наименее специализированы (по 1 виду) Европа и Северная Азия. Эти же области имеют и наибольшее количество общих видов (9).

Анализ распределения *Proteocephalus* по хозяевам показал, что расцвет рода связан с эволюцией костистых рыб северного полушария (окуневых, лососевых), о чем свидетельствует большое количество видов паразитов, их приуроченность к Голарктике, слабая специфичность и высокая численность.

Видообразование и расселение протеоцефалюсов совпадает с радиацией и дифференциацией хозяев. Наиболее компактную группу видов образуют цестоды с апикальной присоской на головном конце. Проведенный нами анализ морфологических особенностей этой группы цестод подтверждает мнение О.Т.Русинек (1990) о ее палеарктическом происхождении и свидетельствует о генетическом единстве группы.

Результаты проведенного нами дискриминантного анализа показали, что по специфическому набору взаимосвязей признаков евроазиатские виды, включая бирегинальные, распадаются на 3 группы. В первую входят паразиты сома и утря (*P. osculatus* и *P. macrocephalus*), принадлежащие к понтокаспийскому комплексу. Вторая представлена сборной группой видов, связанных с окуневыми (*P. percae*, *P. cernuae*), корюшковидными (*P. longicollis*, *P. plecoglossi*) и экоформа *P. exiguus* из форели. Третья включает паразитов сиговых и хариуса (*P. exiguus* и *P. thymalli*) – представителей арктического пресноводного и бореально-предгорного комплексов. Эти данные позволяют предположить, что становление протеоцефалид Евразии с апикальной присоской могло начаться с *P. percae*, принадлежащего к бореально-равнинному комплексу, возникшему в условиях теплого климата и незначительных сезонных колебаний температуры. Его становление связывают с Сибирью во 2-й половине олигоцена (Пугачев, 1984). Наиболее благоприятные условия для сохранения и расселения *P. percae* сложились, вероятно, в Европе, где в настоящее время он широко распространен. Этому способствовало отсутствие выраженных преград и существование моря, занимавшего большую часть Средней Европы, через опресненные участки которого шло распространение паразита.

В истории флор и фаун первая фаза их развития отличается отсутствием резко выраженной специализации (Серебровский, 1937). Высокая пластичность фенотипа *P. percae* позволяет предположить, что этот вид обладал широкими потенциальными возможностями к освоению разных видов хозяев и мог быть исходным для других эволюционно более молодых видов рода *Proteocephalus*, относящихся к бореально-предгорному и арктическому комплексам паразитов. В первую очередь это относится к паразиту хариуса *P. thymalli* и паразиту сиговых рыб *P. exiguus*, параметры которых полностью укладываются в пределы варьирования показателей признаков *P. percae* (Аникиева, 1996).

Распространение исходных видов для североамериканской группы цестод с апикальной присоской – *P. percae* и *P. exiguus*, связано со сложной историей расселения и эволюции как самих паразитов, так и их хозяев. Окунь и щука через Берингию прошли еще в третичном периоде (Решетников, 1986). Вероятно, вместе с хозяевами в Америку проник и их паразит *P. percae*. Древнейшие находки лососевидных относятся к эоцену и связаны с амфипацифической сушей, в состав которой входили Азия и Северная Америка. Родовой состав сиговых, предположительно, сложился к началу неогена (Сычевская, 1988). *P. exiguus*, как представитель более молодого арктического комплекса появился в Америке позднее. Первые вселенцы протеоцефалосов с апикальной присоской дивергировали в Америке в “плоскостной эволюции” и образовали “букет видов”.

Формирование отдельных групп связано с общностью территории, а также историей происхождения флоры и фауны Палеарктики и Неоарктики (Яковлев, 1964). Исходные виды протеоцефалид в Евразии населяли медленно текущие и стоячие водоемы с озерной ихтиофауной. Их жизненные циклы формировались как относительно простые – промежуточный и окончательный хозяин. Смена ихтиофауны на озерно-речную проходила в резко меняющихся геологических условиях и суровом климате. Ихтиофауна Северной Америки изначально была озерно-речной и формировалась в относительно спокойной геологической обстановке. В жизненные циклы протеоцефалид, окончательными хозяевами которых были преимущественно хищные рыбы, широко включались резервуарные и дополнительные хозяева. Особенности морфологической структуры, меньшие размеры североамериканских цестод по сравнению с евроазиатскими позволяют считать их менее адаптированными к окончательному хозяину. По-видимому, заселение Северной Америки протеоцефалидами произошло позднее, чем Евразии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной работе на примере цестод рода *Proteocephalus* были представлены разные аспекты и подходы изучения морфологической изменчивости паразитов рыб: изменчивости на индивидуальном (организменном уровне) как нормы реакции и популяционном как отражение паразито-хозяйинных отношений на воздействие внешних факторов; изучение разнородности популяций методами фенетики, биометрии и специальными методами популяционной морфологии.

Анализ признаков протеоцефалид в зависимости от абиотических и биотических факторов среды выявил наличие структурной и функциональной типов изменчивости, которые имеют временной, меристический и полиморфный характер и существуют в форме возрастной, биотопической и хронографической изменчивости. Эти типы и формы изменчивости свойственны и свободноживущим видам животных и растений (Яблоков, 1966; Мамаев, 1972).

Наибольший интерес в исследовании представляла попытка понять биологические явления, происходящие в популяции паразитов, с помощью морфологического подхода. Литературные данные и собственные материалы показывают, что более высокая морфологическая изменчивость, чем у свободноживущих видов, закономерна для паразитических организмов. Она связана со спецификой их существования и отражает высокую адаптивную способность к обитанию в широком диапазоне условий внешней среды. Принципиальная разница между этими двумя резко различающимися экологическими группами заключается в неограниченной обеспеченности паразитов питательными веществами и, следовательно, отсутствием лимита для энергетических затрат. Поскольку энергетическая сторона приспособления для паразитов играет значительно меньшую роль, чем для свободноживущих видов, можно предположить, что их адаптация к среде обитания связана с расширением нормы морфо-физиологических реакций, позволяющих виду существовать в широком диапазоне условий. "Избыточная" морфологическая изменчивость паразитов, отражающая большой запас генетической изменчивости (Mackiewicz, 1983; Petkeviciute, Ieshko, 1991; Евланов, 1992; Hanzelova e. a., 1995 и др.), может являться причиной как низких темпов эволюции и в ряде случаев слабой морфологической дифференциации видов, так и высоких темпов их адаптации к условиям среды.

Согласно современным представлениям паразитизм рассматривается как форма отношений между живыми организмами, а паразиты представляют собой своеобразную экологическую группу. Изучение популя-

ций паразитов рыб методами популяционной морфологии позволило определить морфологическую изменчивость паразитов как феномен экологической изменчивости. Наличие отдельных экоформ в структуре вида у паразитических организмов можно рассматривать как своеобразные адаптивные типы, аналогичные «адаптационным типам» у рыб (Павлов, Савваитова, 1999). «Они представляют норму биологической реакции на комплекс условий окружающей среды и обеспечивают состояние равновесия популяций с этой средой» (с. 110).

На основе популяционно-морфологической концепции стало возможным по-новому рассмотреть паразито-хозяйинные взаимоотношения. Выраженность количественных признаков (пределы, средние значения, дисперсия, коэффициенты асимметрии и эксцесса) и их динамика отражает обе стороны паразито-хозяйинных взаимоотношений. Средние фенотипы полигенных признаков имеют оптимальный уровень генного разнообразия. Они наиболее устойчивы в онтогенезе, и определяют процесс нормального развития, обеспечивая максимальную жизнеспособность развивающегося организма и его гомеостаз к разнообразным неблагоприятным внешним условиям (Алтухов, 1995; Алтухов и др., 1996). Сдвиг средних значений, которые биологически детерминированы, коэффициентов асимметрии и эксцесса определяют степень влияния хозяина на паразита, а изменение пределов значений и их дисперсии – реакцию особей паразита. Чем выше дисперсия, тем более высока морфологическая разнородность особей по данному признаку. Характер изменчивости качественных признаков сколекса, стробилы, сегментов и их внутренних структур у изученных нами видов цестод оказался видоспецифичным.

Изучение широко распространенных в Голарктике паразитов пресноводных рыб показало, что особенности популяционно-морфологической изменчивости вида и ее характер определяются общностью исторической судьбы паразита и хозяина и отражают коэволюционные связи между паразитом и хозяином. *Proteocephalus exiguus* – паразит лососевидных, *P. percae* – паразит окуневых и *P. torulosus* – паразит карповых, принадлежат к разным фаунистическим комплексам (Шульман, 1958), формирование которых происходило в разные геологические эпохи (Яковлев, 1964). Они различаются специфичностью, т.е. приуроченностью к определенным видам хозяев, что связано с древностью отношений между паразитом и хозяином (Догель, 1962) и обладают разной экологической валентностью к основному абиотическому фактору – температуре. Их изменчивость на внутривидовом уровне видоспецифична: виды различаются нормой реакции (изменчивостью на орга-

низменном уровне) и популяционно-морфологическими характеристиками как отражением их паразито-хозяйственных отношений.

По происхождению карповые – наиболее древняя группа рыб. Однако основная дивергенция карповых проходила лишь на грани олигоцена, а расселение – еще позже. Морфологическая эволюция группы шла быстро, но генетические дистанции между видами очень короткие. Поэтому паразит карповых *P. torulosus* – наиболее стенотопный и стенобионтный вид из изученных нами, смог освоить лишь эволюционно молодую группу этого отряда – подсемейство *Leuciscinae*. Сочетание экологической пластичности и стабильности в развитии карповых наглядно отражается в параметрах морфологической изменчивости их паразита. Для *P. torulosus* характерно сочетание высокой полиморфности, наличие сравнительно четких различий в качественном проявлении репродуктивных признаков у отдельных экологических форм и высокой изменчивости количественных признаков. Морфологическая пластичность *P. percae* отражает особенности становления борельно-равнинного комплекса, к которому он принадлежит. Высокая внутривидовая изменчивость его хозяина – окуня, простая видовая структура, представленная лишь местными экологическими формами, свидетельствуют о параллельной эволюции паразита и хозяина. Наиболее изменчив представитель арктического комплекса – паразит лососевидных рыб *P. exiguus*. Его хозяева характеризуются неустойчивым видообразованием и обладают чрезвычайно высокой пластичностью.

Известно, что «организмы являют собой живые следствия собственного прошлого. Они абаптированы своим прошлым» (Бигон и др., 1989. С. 17). Характер и степень внутривидового разнообразия отдельных гостальных экоформ *P. torulosus* из типичных планктофагов – уклей и плотвы (в условиях Севера) и рыб с другим типом питания, среди которых особенно четкая картина складывается по экоформам *P. torulosus* из хищников, а также *P. exiguus* из рыб с разным типом питания позволяют проследить главное направление освоения хозяев: первичными хозяевами были рыбы с планктонным типом питания. Основной путь освоения хозяев шел через планктофагию, хищничество – удлиняет сформировавшуюся ранее цепь трофических связей между промежуточными и окончательными хозяевами.

Особый интерес в изучении популяционной изменчивости паразитов представляет выяснение влияния внешних факторов на популяционные параметры в пределах зон экологического оптимума и пессимума (Grabda-Kazubska, 1981; Протасова, 1997). Проведенные нами исследования по изменчивости паразита карповых *P. torulosus* показали, что

устанавливающаяся иерархия в поддержании численности паразита отдельными экоформами и фенотипическое разнообразие на краю ареала вида приводят к усложнению структуры популяции и максимальному использованию возможностей вида в данных условиях. Полученные данные позволяют считать, что в условиях обитания паразита и хозяина на краю ареала гостальная радиация паразита направлена на сохранение разнокачественности вида и поддерживает устойчивость его популяции.

Определенные преимущества для сохранения вида в природе создает временное нахождение паразита в неспецифичном виде хозяина (факультативный паразитизм). Появление дополнительного уровня (подсистемы) повышает устойчивость системы в целом и создает определенные преимущества для сохранения вида в природе. Приобретение нового хозяина также способствует восстановлению потерь на предыдущих стадиях развития паразита, увеличивает продолжительность генерации. Поэтому с экологической точки зрения факультативный паразитизм, при котором хозяева взаимодействуют по типу хищник-жертва, может рассматриваться как один из факторов стабилизации численности паразита (изымание части популяции, ослабление конкуренции). С эволюционной точки зрения факультативный паразитизм можно рассматривать как одно из первых звеньев адаптивной радиации: освоения паразитом нового хозяина и внедрение в новую экологическую нишу.

ВЫВОДЫ

1. Обоснована популяционно-морфологическая концепция применительно к паразитам рыб. Разработаны методологические принципы изучения популяционной морфологии гельминтов. Основными положениями являются: выбор признаков, характеризующих экологический тип приспособления организмов к среде, анализ взаимосвязей признаков и их функциональной роли, организация признаков в комплексы соответственно важнейшим жизненным системам; структура вида, определение категорий хозяев (основных, дополнительных, второстепенных, факультативных и т.д.) и их значимости в поддержании существования вида; структура популяции (возрастная и пространственно-временная); корректные и статистически достоверные выборки. Установлено, что морфологическая изменчивость является тестом для определения паразито-хозяинных отношений и может быть использована для оценки состояния популяции.

2. Впервые у цестод установлено наличие полиморфизма со шкалой непрерывной изменчивости полиморфных признаков. Установлено, что

вид хозяина, как экологическая ниша, обеспечивает морфологические различия одного и того же вида паразита в пространстве. Показано, что спектр гостальности паразита влияет на количество полиморфных признаков, а историческая судьба хозяев и коэволюционные связи паразита и хозяина определяют характер их изменчивости. Наиболее пластичен паразит лососевидных рыб *P. exiguus*, стенотопен – паразит карповых *P. torulosus*.

3. На примере цестод рода *Proteocephalus* выделены признаки, характеризующие функционально различающиеся системы: прикрепления, трофики и воспроизводства. Впервые выявлено, что характер и направленность изменчивости количественных признаков неоднозначно реагируют на факторы внешней среды. В рамках гостальных экоформ из облигатных хозяев комплекс признаков прикрепления более жестко регулируется хозяином и имеет меньший диапазон изменчивости; комплекс признаков, характеризующих трофику и репродукцию, имеет более широкие границы изменчивости. В неблагоприятных условиях характер изменчивости диаметрально противоположен: комплекс прикрепительных признаков более пластичен, чем трофико-репродуктивный.

4. Впервые на примере паразита окуня *Proteocephalus percae* показано, что отдельные периоды формирования популяции неравноценны по степени проявления признаков и характеру их варьирования и соответствуют ее возрастной, пространственной и временной структуре. Изменчивость популяции определяется стратегией паразита, численностью отдельных группировок и их ролью в функционировании системы.

5. Впервые установлено, что периферийные и краевые популяции паразитов рыб отличаются от центральных качественным разнообразием и усилением изменчивости преимущественно признаков прикрепительного комплекса. Параметры трофико-репродуктивного комплекса признаков в периферийных и краевых популяциях снижены. Выдвинута гипотеза о том, что на краю ареала полигостальных видов паразитов гостальная радиация служит одним из факторов поддержания устойчивости популяции.

6. Показана неодинаковая значимость прикрепительного и репродуктивного комплекса признаков в эволюции цестод. При гостальной радиации эволюция цестод рода *Proteocephalus* идет по линии дифференциации прикрепительного комплекса признаков. Более высокая пластичность комплекса признаков прикрепления на первых этапах видообразования обеспечивает колонизацию новых хозяев. Трофико-генеративный комплекс признаков в этот период более консервативен,

его реакция проявляется в задержке или исчезновении воспроизводительной функции.

7. Показана применимость популяционно-морфологического метода для видовой диагностики цестод рода *Proteocephalus*. На его основе ряд видов признаны невалидными и рассматриваются в качестве экоформ соответствующих видов.

8. Впервые выполнен анализ приуроченности протеоцефалюсов к хозяевам. Предложена гипотеза происхождения цестод рода *Proteocephalus* с апикальной присоской.

Список основных публикаций

1. Малахова Р.П., Аникиева Л.В. О годовых изменениях количественного состава паразитофауны крупной ряпушки южной Карелии // Лимнология Северо-Запада СССР. Таллин, 1973. С. 125-128.

2. Малахова Р.П., Аникиева Л.В. К биологии *Proteocephalus exiguus* из рыб семейства Coregonidae // Паразитологические исследования в Карельской АССР и Мурманской обл. Петрозаводск, 1976. С. 168-175.

3. Малахова Р.П., Аникиева Л.В. Особенности развития *Proteocephalus exiguus* в водоемах разного типа // Тезисы докладов Всесоюзного совещания по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Тюмень, 1977. С. 10-11.

4. Аникиева Л.В., Лутта А.С. Запасные питательные вещества на разных фазах развития *Diphyllobothrium latum* и *Proteocephalus exiguus* // Сравнительная биохимия рыб и их гельминтов. Петрозаводск, 1977. С. 116-127.

5. Малахова Р.П., Аникиева Л.В. Биология и экология цестод рода *Proteocephalus* в условиях Севера // IV Международный паразитологический конгресс. Варшава. 1978. С. 118.

6. Куликов В.А., Аникиева Л.В. Факторы неспецифического иммунитета в системе «паразит – хозяин» при дифиллоботриозе песцов // Новое в физиологии и биохимии пушных зверей. Петрозаводск, 1977. С. 36-43.

7. Аникиева Л.В., Чеботарева Н.Б., Беспятова Л.А., Аниканова В.С. Материалы по эпизоотологии томаскаридоза песцов клеточного содержания в условиях Карелии // Там же. С. 50-53.

8. Куликов В.А., Аникиева Л.В. Гуморальные неспецифические факторы иммунитета при гельминтозах у песцов // Там же. С. 53-63.

9. Аникиева Л.В., Аниканова В.С. Особенности развития и внутри-видовые взаимоотношения *Diphyllbothrium latum* при разной интенсивности заражения песцов // Клинико-биохимические аспекты нормы и патологии пушных зверей. Петрозаводск, 1979. С. 131-138.

10. Аникиева Л.В., Голицына Н.Б., Аниканова В.С. Особенности развития нематоды *Toxascaris leonina* в условиях Карелии // Там же. С. 146-150.

11. Аникиева Л.В. Межвидовые взаимоотношения гельминтов у песцов клеточного содержания // Там же. С. 139-145.

12. Аникиева Л.В. Модификационная изменчивость цестоды *Proteocephalus exiguus* // 7 Всесоюзное совещание по паразитам и болезням рыб. Л., 1979. С. 10-11.

13. Аникиева Л.В., Тютюнник Н.Н., Аниканова В.С., Куликов В.А., Осташкова В.В. Материалы по патогенезу токскаридоза песцов // Адаптационные реакции пушных зверей. Петрозаводск, 1980. С. 129-142.

14. Аникиева Л.В., Аниканова В.С., Грабовик А.В. Сапробиотические нематоды в зверохозяйствах Карелии // Там же. С. 142-150.

15. Иешко Е.П., Аникиева Л.В. Полиморфизм *Proteocephalus exiguus* – массового паразита сиговых рыб // Паразитология. 1980. Т. 14, N. 5. С. 422-426.

16. Голицына Н.Б., Харин В.Н., Аникиева Л.В. Изучение инвазии на морфологию *Diphyllbothrium latum* (L., 1758) с применением анализа связи // Паразитология. 1981. Т. 15, N. 4. С. 313-317.

17. Иешко Е.П., Малахова Р.П., Аникиева Л.В. Динамика паразитофауны сигов *Coregonus lavaretus* в связи с эвтрофикацией // П Всесоюзное совещание по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Петрозаводск, 1981. С. 50-52.

18. Иешко Е.П., Аникиева Л.В., Бушман Л.Г. Использование паразитологических данных для оценки пищевых потребностей ряпушки // Вопросы ихтиологии. 1981. Т. 21. Вып.2 (127). С. 377-380.

19. Аникиева Л.В. Влияние сточных вод Сегежского ЦБК на гельминтофауну рыб Выгозера // Экология паразитических организмов в биогеоценозах Севера. 1982. С. 83-94.

20. Аникиева Л.В. Использование гельминтологических данных при оценке состояния водоема // Там же. С. 72-83.

21. Аникиева Л.В. Развитие *Proteocephalus exiguus* в промежуточных хозяевах // Там же. С. 114-128.

22. Аникиева Л.В., Аниканова В.С., Осташкова В.В. Паразито-хозяйинные взаимоотношения в системе «*Toxascaris leonina* – песец» // II Всесоюзный съезд паразитологов. Киев. 1983. С. 27-29.

23. Аникиева Л.В., Малахова Р.П. Распределение цестоды *Proteocephalus exiguus* в зависимости от возраста и пола хозяина // Гельминты в пресноводных биоценозах. 1982. С. 68-73.

24. Аникиева Л.В., Малахова Р.П., Бушман Л.Г. Динамика численности *Proteocephalus exiguus* в популяции ряпушки Вохтозерской группы озер // Лососевые Карелии. 1983. С. 167-178.

25. Аникиева Л.В., Аниканова В.С. Изучение эффективности некоторых антгельминтиков и дезинфицирующих средств при токскаридозе песцов // Адаптационные реакции пушных зверей. Петрозаводск. 1982. С. 127-134.

26. Аниканова В.С., Аникиева Л.В. Изучение кокцидий у пушных зверей // Физиологическое состояние пушных зверей и пути его регуляции. Петрозаводск, 1982. С. 134-139.

27. Anikieva L.V. Intra- species relationships between helminths of caged *Alopex lagopus* // Scientifur. 1983. N.4. P. 65.

28. Аникиева Л.В., Малахова Р.П., Иешко Е.П. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Наука. Л., 1983. 168 с.

29. Anikieva L.V. Dynamics of the number of *Proteocephalus exiguus* in water reservoirs with different thermal regimes // Parasites and parasitic diseases of fish. Ceske Budejovice. 1983. P. 2.

30. Аникиева Л.В., Аниканова В.С. Численность и структура *Toxascaris leonina* при разных уровнях заражения хозяина // Механизмы адаптационных реакций пушных зверей. Петрозаводск. 1984. С. 144-155.

31. Аникиева Л.В., Берестов В.А., Куликов В.В., Осташкова В. В. // Токскаридоз песцов. Петрозаводск. 1984. 110 с.

32. Аникиева Л.В., Берестов В.А., Аниканова В.С. Применение нилверма (тетрамизола) при токскаридозе песцов. Наука производству. Петрозаводск. 1986. 10 с.

33. Anikieva L.V., Anikanova V.S. The abundance and structure of *Toxascaris leonina* with different leves of infection // Scientifur. 1985. Vol. 9. N. 3. P. 189.

34. Аникиева Л.В., Иешко Е.П. Особенности распределения цестоды *Proteocephalus exiguus* в популяциях ряпушки // Экология паразитических организмов. Петрозаводск. 1985. С. 18-25.

35. Аникиева Л.В., Аниканова В.С. Изменчивость ооцист *Isospora buriatica* // Там же. С. 83-92.

36. Аникиева Л.В., Малахова Р.П. Межгодовые колебания паразитов ряпушки *Coregonus albula* // VIII Всесоюзное совещание по паразитам и болезням рыб. 1985. Астрахань. С. 8-9.

37. Иешко Е.П., Л.В.Аникиева, Малахова Р.П. Эволюция паразитарных систем в северных водоемах // Тезисы докладов XI Всесоюзного симпозиума «Биологические проблемы Севера». Якутск. 1986. С. 135-136.

39. Аникиева Л.В. Факторный анализ цестоды *Proteocephalus torulosus* // X конференция Украинского общества паразитологов. Киев. 1986. Ч.2. С. 24.

40. Аниканова В.С., Аникиева Л.В. Популяционная биология кокцидии *Isospora buriatica* в условиях искусственного разведения песцов // Современные проблемы протозоологии. Л., 1987. С. 186.

41. Аникиева Л.В., Иешко Е.П. Динамика паразитарных систем в озерных биоценозах // Abstracts of reports V International Helmint. Symp. 1986. Kosice. P. 27.

42. Anikieva L.V. Analysis of the variability of *Proteocephalus torulosus* cestoda // Actual problems in fish parasitology. 1987. Tihany. Hungary. P. 2.

43. Аникиева Л.В., Аниканова В.С. Диагностика, лечение и профилактика токсаскаридоза песцов. Информационный листок. Петрозаводск. 1987. 2 с.

44. Аникиева Л.В., Иешко Е.П. Закономерности распределения численности *Proteocephalus exiguus* в популяции ряпушки // Материалы ВОГ. 1986. М., Вып. 36. С. 7-19.

45. Аникиева Л.В., Пугачев О.Н., Пэрэнлейжамц Ж. Цестоды рода *Proteocephalus* от алтайского османа (*Oreoleuciscus* : *Cyprinidae*) // Систематика, фаунистика, морфология паразитических организмов. Труды ЗИН АН СССР. Ленинград, 1987. Т. 161. С. 94-106.

46. Иешко Е.П., Аникиева Л.В., Павлов Ю.Л. Моделирование паразито-хозяйственных отношений на примере системы *Proteocephalus exiguus* - ряпушка // Там же. С. 63-72.

47. Аникиева Л.В., Берестов В.А., Берестов А.А., Гурьянова С.Д., Осташкова В.В. Дифиллоботриоз песцов. Петрозаводск. 1988. 141 с.

48. Аникиева Л.В. Паразитофауна разных экоформ ряпушки как индикатор состояния водоема // Современные состояние исследований лососевидных рыб. Тольятти. 1988. С. 15-16.

49. Аникиева Л.В. Популяционная изменчивость гельминтов рыб // Факторы регуляции популяционных процессов у гельминтов. Пушино. М., 1990. С. 5-6.

50. Иешко Е.П., Аникиева Л.В. Популяционные параметры паразитов рыб на примере цестоды *Proteocephalus percae* из окуня // Там же. С. 54.

51. Аникиева Л.В., Иешко Е.П. Антропогенное влияние на паразитологическую ситуацию озера Риндозера // Эколого-популяционный анализ паразито-хозяйственных отношений. Петрозаводск. 1988. С. 21-36.

52. Аникиева Л.В., Аниканова В.С. Динамика и интенсивность выделения ооцист *Isospora buriatica* при разных дозах заражения хозяина // Там же. С. 136-145.

53. Ieshko E.P., Anikieva L.V. The effect of water body succession on the number and distribution of perch helminths // 5 European Multicolloquium of Parasitology. Budapest. 1988. P. 111.

54. Anikieva L.V., Anikanova B.S., Ostashkova V.V. Parasite-host relation with toxascariidosis of polar foxis // Там же. P. 145.

55. Аникиева Л.В., Аниканова В.С., Осташкова В.В. Изучение паразитарного процесса при экспериментальном заражении песцов *Diphyllbothrium latum* // Тезисы докладов научной конференции «Гельминтология сегодня: проблемы и перспективы». М., 1989. С. 18-19.

56. Anikieva L.V. Morphological variability of helminths as one of the methods for assessing a parasite system // Parasites of freshwater fishes of north-west Europe. Petrozavodsk. 1989. P. 5-13.

57. Ieshko E.P., Anikieva L.V., Evseyeva N.V. Characteristics of the parasite fauna of the perch in small lakes // Там же. P. 54-61.

58. Аникиева Л.В., Аниканова В.С., Осташкова В.В. Паразито-хозяйственные отношения при токсаскаридозе песцов // Паразитология. 1990. Т. 24. N. 3. С. 225-231.

59. Аникиева Л.В. Некоторые аспекты изучения популяционной морфологии паразитов рыб // Тезисы докладов IX Всесоюзного совещания «Паразиты и болезни рыб». Л., 1990. С. 7-8.

60. Аникиева Л.В. Использование морфологических показателей *Proteocephalus pollanicola* (Cestoda: Proteocephalidea) для уточнения происхождения его хозяина – ирландского сига *Coregonus pollan* Thompson // Паразитология. 1991. Т. 25. N. 3. С. 228-233.

61. Аникиева Л.В. Принципы и методологические подходы к изучению популяционной морфологии гельминтов // Эколого-популяционный анализ паразитов и кровососущих членистоногих. Петрозаводск. 1991. С. 30-50.

62. Аникиева Л.В. Изучение популяционной морфологии паразитов на основе традиционных методов // Эволюция паразитов. Тольятти. 1991. С. 136-143.

63. Аникиева Л.В. Морфологическая изменчивость популяции *Proteocephalus percae* в озере Риндозере // Паразитология. 1992. Т. 26. Вып. 5. С. 389-395.

64. Ieshko E.P., Anikieva L.V. Life tables of fish helminths and their analysis with the cestode *Proteocephalus percae* a specific parasite of the perch *Perca fluviatilis* lake as an example // Ecology of parasitology. 1992. St-P.-Petrozavodsk. V. 1. P. 30-41.

65. Anikieva L.V. Population morphology of *Proteocephalus torulosus* from cyprinids of the Karelian lakes // Ecology of parasitology. 1992. St-P.-Petrozavodsk. V.2. P. 135-149.

66. Аникиева Л.В. Морфологическая разнородность популяции *Proteocephalus percae* в водоемах Карелии // Паразитология. 1993. Т. 27. Вып. 3. С. 260-268.

67. Аникиева Л.В., Аниканова В.С. Особенности восприимчивости песцов к заражению лентецом широким // Проблемы экологической физиологии пушных зверей. Петрозаводск. 1994. С. 145-153.

68. Аникиева Л.В. Роль щуки в паразитарных системах цестод р. *Proteocephalus* // Экологическая паразитология. Петрозаводск. 1994. С. 85-96.

69. Евсева Н.В., Аникиева Л.В. Промежуточные хозяева цестоды *Proteocephalus exiguus*: структура, динамика численности, зараженность // Экологическая паразитология. Петрозаводск. 1994. С. 112-124.

70. Аникиева Л.В. Использование морфологических показателей гельминтов для изучения биологии сиговых рыб // Пятое Всероссийское совещание «Биология и биотехника разведения сиговых рыб». С-Петербург. 1994. С. 7-8.

71. Anikieva L.V. The population morphology of *Proteocephalus percae* a parasite of the perch *Perca fluviatilis* // Abstracts of reports of symposium «Parasites and diseases of Fishes and Hydrobionts of the Glacial Prowince. Ulan-Ude. 1993. P. 4-5.

72. Anikieva L.V. Population aspect of morphologically variability of fish parasites // Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology. Proceedings of the XVII symposium of the scandinavian society for Parasitology. 1995. Vol. 5. No 2. P. 80.

73. Аникиева Л.В. Изменчивость паразита окуня цестоды *Proteocephalus percae* в ареале хозяина // Паразитология. 1995. Т. 29. Вып. 4. С. 279-288.

74. Аникиева Л.В., Иешко Е.П., Евсева Н.В. Современные проблемы изучения протеоцефалид в естественных условиях и при искусствен-

ном разведении рыб // Материалы конференции «Систематика, таксономия и фауна паразитов». М. 1996. С. 8-9.

75. Аникиева Л.В., Харин В.Н. Межвидовые различия цестод рода *Proteocephalus* в пресноводных рыбах Голарктики // Паразитология. 1997. Т. 31. Вып. 1. С.72-80.

76. Аникиева Л.В. Принципы популяционной морфологии в систематике цестод // Тез. докл. II съезда паразитологического общества. С.Петербург. 1997. С. 132-134.

77. Аникиева Л.В., Румянцев Е.А. Морфологические показатели цестоды *Proteocephalus percae* (Cestoda, Proteocephalidae) – паразита окуня из двух видов сиговых рыб // Тез. докл. II съезда паразитологического общества. С.Петербург. 1997. С. 134-135.

78. Аникиева Л.В. Систематика и филогения отряда *Proteocephalidea* // Теоретические и прикладные проблемы гельминтологии. М. 1998. С. 81-91.

79. Аникиева Л.В. Принципы популяционной морфологии в систематике цестод // Проблемы цестодологии. С. - Петербург. 1998. С. 33- 40.

80. Аникиева Л.В. Цестоды рода *Proteocephalus* из корюшки *Osmerus eperlanus* // Паразитология. 1998. Т. 32. Вып. 2. С. 134-140.

81. Аникиева Л.В., Валтонен Т.Е. Географическая изменчивость *Proteocephalus percae* – паразита окуня *Perca fluviatilis* // VI Всероссийский симпозиум по популяционной биологии паразитов. М. 1995. С. 4-5.

82. Аникиева Л.В. Морфологическое разнообразие *Proteocephalus exiguus* (Cestoda: Proteocephalidea) из лососевых рыб Палеарктики // Тез. докл. Всероссийск. научн. конфер. «Взаимоотношения паразита и хозяина». М. 1998. С. 4.

83. Аникиева Л.В., Иешко Е.П. Популяционная морфология паразитов рыб // Тез. докл. междунар. конфер. и выездной сессии ООБ РАН «Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова восточной Фенноскандии». 1999. Петрозаводск. С. 111.

84. Аникиева Л.В. Фенетическая структура паразита окуня цестоды *Proteocephalus percae* // Тез. докл. всерос. науч. конфер. «История развития и современные проблемы гельминтологии в России». М. 1999. С. 4.