

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Карельский филиал

На правах рукописи

ИЕШКО Евгений Павлович

ОПЫТ ЭКОЛОГО-ПУПЛЯЦИОННОГО АНАЛИЗА
ПАРАЗИТОФАУНЫ РЫБ СЕВЕРНЫХ БИОЦЕНОЗОВ

03.00.16 - экология

03.00.19 - паразитология

АВТОРЕЗЮМЕ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Петрозаводск - 1981

Работа выполнена в Институте биологии Карельского филиала Академии наук СССР.

Научный руководитель: заслуженный деятель науки КАССР
доктор биологических наук А.С.ДУТТА

Официальные оппоненты: доктор биологических наук С.С.МУХОМАН
кандидат биологических наук В.А.РОЙТМАН

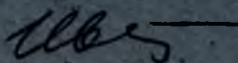
Ведущее учреждение: лаборатория болезней рыб Государственного научно-исследовательского института озерного и речного хозяйства, г.Ленинград.

Защита диссертации состоится "14" апреля 1981 г.
в 14 часов на заседании специализированного Совета К.003.27.01
по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата
биологических наук при Карельском филиале Академии наук СССР
по адресу: 185610, г.Петрозаводск, Пушкинская, 11.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Карельского филиала АН СССР.

Автореферат разослан "14" апреля 1981 г.

Ученый секретарь специализированного
Совета, кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник



Т.В.ИВАНТЕР

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. Экологический подход к сложным взаимоотношениям типа паразит-хозяин имеет большое теоретическое и практическое значение. Использование популяционного анализа позволяет выявить структурную организацию биоценоза и установить место и роль в нем паразита и хозяина. Правильное выделение популяций, а не случайных группировок организмов, стандартизирует методы сбора и делает результаты исследований более сопоставимыми. Относительная стабильность и устойчивость популяционных отношений паразита и хозяина позволяют широко применять математические методы от простой статистики до моделирования. Количественное определение таких важных параметров популяции как численность, структура и знание механизмов их определяющих, должно облегчить нашу задачу по борьбе со многими, подчас опасными для здоровья человека и животных гельминтами.

Цель работы. Провести популяционный анализ биологии паразитов рыб с целью познания механизмов, определяющих динамику численности и структуру популяции ихтиопаразитов. Изучить морфологическую изменчивость организмов, относящихся к различным систематическим группам, для выяснения структуры вида паразитов рыб и причин, обуславливающих их высокий полиморфизм. Выявить видовой состав паразитов рыб озер системы р. Каменной; охарактеризовать сложившуюся паразитологическую ситуацию и установить направление возможных изменений в паразитофауне рыб, связанных с промышленным освоением данного района.

Научная новизна. Получены данные о фауне паразитов рыб крупной озерно-речной системы на северо-западе Карелии. Обнаружены редкие для фауны СССР виды. По собранным паразитологическим материалам дана характеристика состояния экосистемы и определены тенденции ее изменений. Установлено значительное влияние возрастной структуры хозяев на динамику численности и возрастную структуру популяций паразитов. Предлагается моделировать численность ихтиопаразитов с помощью негативного биомассового распределения. Показано, что видовой полиморфизм паразитов рыб в значительной степени обязан экологическим особенностям в биологии хозяев и популяционной структуре обитате-

щих на них паразитов.

Практическое значение. Проведенные исследования позволили выявить виды паразитов, опасные для человека и патогенные для рыб. Кроме того, указаны виды, отрицательная роль которых в ходе эвтрофикации, усиленной деятельности человека, будет возрастать. Экспериментально показано влияние личинок диплостомид на остроту зрения рыб и установлены пороговые значения интенсивности инвазии. Результаты проведенных исследований могут быть использованы санэпидемстанциями Министерства здравоохранения КАССР, а также при проведении работ, связанных с вселением рыб и интенсификацией рыбного хозяйства на этих водоемах.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались на региональных и всесоюзных конференциях в Петрозаводске (1976, 1978 гг.), Ленинграде (1979 г.), Москве (1976 г.), Борке (1979 г.), Львове (1980 г.).

Объем работы. Материал диссертации изложен на 100 страницах машинописного текста и состоит из введения, обзора литературы, 4-х глав, заключения и выводов. В конце приводится список цитируемой литературы: 134 отечественных и 64 иностранных автора. Текст иллюстрирован 24 рисунками и 27 таблицами.

Глава I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для диссертации послужили паразитологические сборы, проведенные в составе Костомукшской комплексной экспедиции Карельского филиала АН СССР на озерах системы р.Кименной (Северная Карелия). За период с мая по октябрь изучали паразитофауну и биологию массовых видов паразитов рыб в озерах: Мувозеро (1975 г.), Кимасозеро (1974, 1975 гг.) и Нюк (1977 г.). Для уточнения некоторых закономерностей изменения зараженности рыб под влиянием эвтрофикации собирався материал на Сямозере (Южная Карелия) в период с мая по октябрь 1978-1979 гг.

Методом полного паразитологического вскрытия (Быховская-Павловская, 1969) исследованы 1106 экз. рыб, относящихся к 7 семействам: лососевые (лосось), хариусовые (хариус), сиговые

(сиг, ряпушка), карповые (плотва, елец, язь, укля, гольян, лещ), тресковые (налим), окуневые (окунь, ерш), щуковые (щука) (табл. I). Изучали все группы паразитов, включая простейших крови. Обнаруженных паразитов собирали и фиксировали согласно общепринятым методам (Быховская-Павловская, 1969) с дополнениями для сбора апиозом (Банина, 1968, 1970; Банина, 1968), триходин (Кашковский, 1974; Лом, 1961), моногеной (Гусев, 1978), метацирকারий трематод (Судариков, Шигин, 1965; Шигин, 1968; 1976), микоспоридий (Донец, Шульман, 1973), диплозооноз (Хотеновский, 1974). Для выявления кровепаразитов, наряду с приготовлением тонких мазков (Быховская-Павловская, 1969), применяли метод концентрации центрифугированием (Меньшиков, 1974). Препараты с трипанозомами окрашивали способом Романовского-Гимза и толуюдиновым синим по Эпштейну (Кудрявцев и др., 1969).

Таблица I

Рыбы, исследованные методом полного паразитологического вскрытия в озерах системы р. Каменной

№	Вид рыбы	Кимасозеро		Луваозеро	Нык	Всего
		1974	1975	1975	1977	
1.	Лосось	6	4	2	9	21
2.	Ряпушка	35	25	11	67	138
3.	Сиг	25	29	6	67	127
4.	Хариус	-	-	5	1	6
5.	Щука	25	25	25	31	106
6.	Плотва	25	39	25	75	164
7.	Елец	25	15	15	15	70
8.	Язь	25	15	15	15	70
9.	Гольян	-	-	11	-	11
10.	Укля	25	15	15	15	70
11.	Лещ	7	25	-	26	56
12.	Налим	7	8	5	18	38
13.	Окунь	25	45	25	66	161
14.	Ерш	25	20	2	19	66

Всего: 225 265 162 424 1106

В целях изучения состояния репродуктивной системы диплозонов и других моногеней (*Discoscoylea sagittata*, *Tetrahymena monenteron*) использовали метод окрашивания по Рейнольду (Хотеновский, 1974). Для анализа возрастной структуры популяции паразитов разбивали на группы. Цестод условно делили на: 1 - гилероцеркоиды (мелкие черви с развитыми присосками и несегментированной стробилой), 2 - молодые половозрелые черви без яиц, 3 - половозрелые черви с яйцами в петлях матки. У моногеней *Dactylogyrus crucifer* применяли форму дополнительную пластинки, которая в онтогенезе изменяется от прямоугольной (с малым основанием и большой высотой) до трапециевидной.

С помощью интерференционного метода и микроскопа Biolar PJ (PZO, Польша) получены данные об удельной плотности содержимого спор миксоспоридий. Паразитов микроскопировали в 2-х длинах волн, далее вычислялась разность хода $\bar{x}$, затем по формуле (с введением поправочных коэффициентов) рассчитывали удельную плотность спор - $C/S = \bar{x} \cdot 0,04 \cdot 10^{-11}$ г/см².

Все количественные данные обработаны статистически (Урбах, 1975). Присчитывали и анализировали следующие параметры: M - математическое ожидание, S - дисперсия, M_x - ошибка средней,

V - коэффициент вариации, A_s - показатель асимметрии, E_x - показатель эксцесса. Достоверность различий средних определяли по Стьюденту, а дисперсий по критерию Фишера. При анализе характера распределения численности паразитов ряпушки применяли негативное биномиальное распределение (Брессе, 1972) с использованием программы, составленной для ЭВМ "Мир-1" (Крутовский, 1978).

Глава 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОЗЕР СИСТЕМЫ р. КАМЕННОЙ (Луговозеро, Кимасозеро, Нюк)

Характеристика района работ дается по литературным материалам (Лазаревская, Попенко, 1969; Соколова и др., 1977; Первоуланский и др., 1977; Данилов и др., 1977). Рекой Каменной названа система озер и рек, расположенных между оз. Каменным и устьем рек Хями и Растас, втекающих из оз. Нюк и впадающих в

р.Чирке-Камь. Общее протяжение р.Каменной - 119 км, из них на долю 3-х озерных участков (Лувозеро, Кимасозеро, Нюк) приходится 70,6 км. Перепад высот между Лувозером (148 м) и Нюкозером (135 м) составляет 13 м. Озера системы р.Каменной отличаются по площади, наименьшее из них Лувозеро (13,4 км²), далее идут Кимасозеро (33,6) и Нюк (220,9 км²). Бассейн р. Каменной входит в состав бассейна р.Кеми с общей площадью 3000 км², имеет вытянутую в широтном направлении форму с кинообразным сужением в своей восточной части.

Физические свойства и химический состав воды в озерах определяется притоками, несущими богатые гуминовыми веществами болотные воды. Активная реакция, прозрачность воды и цветность меняются незначительно, имеют для различных озер довольно близкие значения. Высшая водная растительность представлена 38 видами. Наибольшее распространение имеет тростник, хвощ, рдесты, кубышка, ежеголовник. Макрофиты произрастают на глубинах до 2-х метров. Ширина зарослей, идущих вдоль берега, обычно 10-30 метров, в заливах достигает 100-150 м. Зоопланктон озер характеризуется сходством его видового состава и носит клadoцерно-ротаторный характер. Ведущую роль играют северные, эвритермные виды, среди которых отмечаются *Bosmina obtusirostris*, *Daphnia cristata*, *Kellicottia longispina*, *Asplanhna priodonta*. Особенно богат и разнообразен зоопланктон зарослей рдеста, здесь биомасса достигает 4,7 г/м³, при численности 71,4 тыс. экз/м³. Доминирующей группой бентоса являются хиромиды, численность и биомасса которых велика как в прибрежной (0-4 м), так и в глубоководной зоне. Среди моллюсков чаще встречаются представители рода *Pisidium*, на долю которых приходится 10% биомассы бентоса этой группы.

В водоемах системы р.Каменной, образованной чередованием озерных и речных участков, складываются благоприятные условия для обитания озерно-речных (лосось, сиг), озерных (ряпушка, сиг, лещ) и речных (хариус) рыб. Во всех озерах велика численность окуня. Карповые рыбы, особенно плотва, в среднем (Кимасозеро) и нижнем участках системы (Нюк), также получили значительное распространение. Перспективны в рыбохозяй-

ственном отношении являются сиги, ряпушка, лещ. Хариус и лосось - важные объекты любительского и спортивного рыболовства.

Из наземных позвоночных, главным образом, птицы определяют распространение и поддержание очагов некоторых гельминтозов рыб. Водные и околоводные птицы составляют вместе с болотными видами 22% от общего числа видов (182). Можно выделить такие гнездящиеся виды как: гагары, утки, крохали. Чайки не отличаются видовым разнообразием и встречаются редко на озерах системы р.Каменной.

Глава 3. ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПАРАЗИТОВ РЫБ ОЗЕР ЛУВОЗЕРО, КИМАСОЗЕРО И НЮК

Естественный процесс старения водоемов за последние годы, благодаря вмешательству человека, резко ускорился. Изучение естественных биоценозов, не затронутых еще хозяйственной деятельностью человека, и накопление подобных паразитологических данных является важным этапом в разработке методов экологического прогнозирования. В силу того, что паразитические организмы, особенно виды со сложным циклом развития, охватывают почти все звенья биоценоза, эти данные довольно точно и наглядно отражают качественные и количественные перестройки в водоеме.

В условиях олиготрофных водоемов, к которым можно отнести в первую очередь Нюк, а также Кимасозеро и Лувозеро, обеспечивающих существование разнообразного комплекса лососевидных рыб и их паразитов, ведущая роль принадлежит паразитам карповых рыб. Из 145 видов, найденных на рыбах системы р.Каменной, значительная часть принадлежит миксоспоридиям и моногенейм (30 и 32 вида соответственно). Наиболее высокую зараженность дают эвритермные виды - представители родов *Myxidium*, *Zschokkella*, *Dactylogyrus*.

Адаптация к условиям обитания паразитов данной группы имеет ряд особенностей. Установлено, что у моногеней с продвижением на Север наблюдается нарушение специфичности. Это объясняется совпадением мест обитания и нагула у многих карповых, а также особенностями термического режима северных озер, которые определяют сближение сроков нереста отдельных видов рыб (плотва, лещ, язь). Имеется ввиду сам период нереста и пред-

и посленерестовые скопления. Указанные причины благоприятствуют высокому межвидовому контакту, способствующему обмену паразитами. Нарушение специфичности для некоторых паразитов связано с малочисленностью их облигатных хозяев. Поэтому они в качестве резервуарного хозяина используют другой родственный вид, но более звитермный, каковым является в исследованных озерах плотва. Обнаружение на ней *Dactylogyrus fallax*, *D. similis*, *D. wunderi* подтверждает сказанное и объясняет более высокую встречаемость этих гельминтов в Кимасозере и Лувозере, меньших по площади, чем оз. Нюк. Подобная закономерность отмечена и для моногеней ерша. Межвидовой контакт карповых рыб - уклей, ельца, язя играет решающую роль в поддержании высокой численности многих миксоспоридий рода *Chlorodinium*, *Myxobolus*, *Thelohanellus*.

Из паразитов со сложным циклом развития массовыми являются только 12 видов. Обеднение их фауны и снижение инвазированности по сравнению с рыбами Южной Карелии связано с изменением в видовом составе и численности планктона и бентоса (Соколова и др., 1977). Наибольшее распространение получили те виды, которые связаны с бентосом - трематоды, нематоды. Зоопланктон по сравнению с водоемами умеренных широт играет меньшую роль в питании рыб данной системы озер. Слабая зараженность метацирকারиями дигенетических сосальщиков рода *Diplostomum*, *Cotylurus* и ленточными червями родов *Diphylobothrium*, *Ligula* объясняется также малочисленностью окончательных хозяев - рыбоядных птиц, в частности, чаек. На островах озер системы р. Каменной гнездится один вид чайка - крачка (Данилов и др., 1977).

Сходство и обедненность паразитофауны чаще всего наблюдается у рыб с узким спектром питания. Некоторые отличия зависят от типа питания в тот или иной период времени. В рационе налима сиговые и окуневые рыбы играют основную роль. Расхождение в зараженности *Camallanus lacustris* в Кимасозере 87,1% и.о. - 11,6 и Нюке - 16,5% и.о. - 0,6, а для *Raphidascaris acus* 73,7 - 10,3 и 11,0-17,8 соответственно, свидетельствует о различном участии их в питании налима. Различная зараженность щуки *Triacanthophorus nodulosus*, *T. crassus*, *Raphidascaris acus*, *Azygia lucii* также объясняется

особенностями рациона в отдельных водоемах. В оз.Кимас щука, судя по паразитологическим данным, в большой степени потребляет окуневых, а в оз.Нюк и Лувозере ведущую роль играют сиговые (ряпушка и сиг). Изменение типа питания по сезонам и в зависимости от водоема наблюдается не только у хищников. Установлена строгая корреляция в зараженности ельца цестодами *Caryophyllaeides fennica* и *Proteocephalus torulosus*. Первый имеет цикл развития, включающий бентос (олигохеты), а второй - планктон (веслоногие ракообразные). Паразитологические данные наглядно демонстрируют смену типа питания у рыб в зависимости от конкретных условий. В тех случаях, когда в рационе ельца доминируют планктонные организмы, увеличивается инвазированность *P. torulosus*, а встречаемость *C. fennica* не превышает 10%. Когда в питании доминирует бентос, картина заражения носит иной характер (табл.2).

Таблица 2

Встречаемость цестод в кишечнике ельца озер системы
р.Каменной (% заражения/индекс обилия)

Вид паразита	Кимас 1974	Кимас 1975	Лувозеро 1975	Нюк 1977
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	8,0/0,36	40,2/2,4	6,7/0,1	-
<i>Proteocephalus torulosus</i>	20,0/0,4	6,7/1,1	53,6/2,7	53,9/3,2

Была сделана попытка выявления взаимосвязи между зараженностью сигов некоторыми гельминтами и морфологическими признаками хозяина (число жаберных тычинок). Наличие связи ($r = 0,5$; r 95% уровня значимости 0,3) показало, что изменение количества тычинок в пределах вида хозяина обуславливает соответствующие изменения в потреблении планктона и соответственно в зараженности цестодами. Анализ возраста и инвазии сигов *P. exiguus* определил существующую тенденцию к снижению зараженности цестодой с возрастом рыбы ($r = -0,3$). Это свидетельствует о том, что с возрастом, при достижении значительного веса и размеров сига, даже многотычинковые, переходят на питание более крупными, неботобентическими организмами, а

доля копеподного зоопланктона уменьшается. Другой вид цестод *Syathoscephalus truncatus* (цикл развития связан с бокоплавами) имеет отрицательную корреляцию с числом тычинок ($r = -0,31$) и находки паразита приурочены, главным образом, к малотычинковым сигам. Зараженность тем или иным гельминтом или даже целым набором является следствием наличия стойких трофических связей между рыбой и гидробионтом. Поэтому анализ будет иметь положительные значения коэффициентов корреляции между численностью видов со сходным циклом развития и отрицательные для видов с иным развитием. Между гельминтами планктонного "происхождения" *P.exiguus* и *Cotylurus erraticus* коэффициент корреляции положительный ($r = 0,27$), а между инвазией *P.exiguus* и *S.truncatus* - отрицательный ($r = -0,21$).

В целом, анализ паразитов рыб со сложным жизненным циклом не позволил выявить существенных различий в зараженности рыб в пределах озер системы р.Каменной, особенно таких рыб как окуневые, сиговые, налим, елец. Доминирующим видом в фауне исследованных рыб является нематода *Raphidascaris acus*, встречающаяся почти у всех рыб и нередко в большом количестве (табл.3). Личиночные стадии приурочены, главным образом, к сиговым и карповым, из которых основную роль промежуточных хозяев играет ряпушка, мелкий сиг, плотва, елец, уклея. Половозрелые *R.acus* обнаружены у щуки, окуня, налима, ерша. Такая трофическая связь между названными рыбами обеспечивает успешное существование данного паразита.

Комплекс обнаруженных паразитов соответствует северным озерным биоценозам. Найдены паразиты арктического пресноводного комплекса, приуроченные к своим промежуточным хозяевам - реликтам *Pontoporeia affinis* и *Palaeoa quadricarinosa* - *Cystidicola farionis*, *Syathoscephalus truncatus*. Фауна паразитов озер системы р.Каменной является переходной от водоемов Южной и Средней Карелии (Шульман и др., 1974) к озерам Северной, приполярной Карелии (Румянцев и др., 1979). В Пяозеро и Топозеро имеется ряд общих северных видов паразитов рыб, однако в них уже отмечается отсутствие микроспоридий,

моногоней и цестод южного происхождения. Бедность фауны скребней и полное отсутствие *Metechinorhynchus salmonis*, *Echinorhynchus borealis* (несмотря на присутствие всех звеньев цикла) и находки таких паразитов как *Sphaerospora pestipasea*, *Eustrongylus excisus* и *Philonema sibirica* позволяет судить о существовании различий фаун этих двух относительно близко расположенных районов Карелии.

Таблица 3

Встречаемость *Raphidascaris acus* у рыб
системы р.Каменной

Вид рыбы	Кимас 1974	Кимас 1975	Лувозеро 1975	Нюк 1977
Лосось	-	-	-	*27,5/0,6
Ряпушка	14,5/0,5	68,0/3,5	18,2/0,4	52,5/2,5
Сиг	92,0/9,04	91,8/20,1	-	60,0/5,1
Щука ⁺⁺	16,0/0,76	64,0/4,8	72,0/3,1	85,2/41,8
Плотва	32,0/0,52	12,0/1,6	23,1/0,7	20,8/0,6
Елец	20,0/1,8	33,5/4,4	53,6/3,1	77,0/14,1
Язь	32,0/0,72	53,6/14,0	49,9/2,0	85,2/41,8
Уклея	4,0/0,04	26,8/0,53	40,2/0,87	-
Лещ	-	32,0/0,52	-	48,0/1,96
Налим ⁺⁺	73,7/10,3	-	-	11,0/17,8
Окунь ⁺⁺	-	8,0/0,08	8,0/0,08	9,0/0,2
Ерш ⁺⁺	64,0/3,16	90,0/6,25	-	95,4/14,1

Эпизоотическое состояние водоемов системы р.Каменной можно определить как благополучное. В исследованных озерах встречены опасные для рыб паразиты - трематоды родов *Tylodelphys* и *Diplostomum*. Озера Кимас, Лувозеро и Нюк в скором будущем окажутся в зоне действия Костомукшского горнообогатительного комбината и строящегося города. Связанное с этим возможное загрязнение водоемов промышленными и бытовыми стоками вызовет изменения в гидрологическом и гидрохимическом режимах водоемов, ускорится процесс эвтрофикации. Это может привести к

значительным изменением в фауне и флоре озер Кимас, Лувозеро и Нюк и обеспечит возрастание роли вышеуказанных паразитов. Влияние личинок трематод р. *Diplostomum*, обитающих в хрусталике глаз, изучалось экспериментально на гольянах - *Phoxinus phoxinus*. Было установлено, что при интенсивности заражения более 30 экземпляров отмечается значительное снижение остроты зрения, а при 60 экз. и выше рыба практически слепнет.

Глава 4. ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПАЗАРИТОВ РЫБ

4.1. Популяционная изменчивость

Анализ полиморфизма позволяет выявить популяционную структуру вида паразита, оценить характер изменчивости и степень его приспособленности к конкретному хозяину. Вид, объединяя различные популяции, является полиморфной системой. Так, *Proteocephalus exiguus*, обитая в различных видах сиговых образует подчас значительно различающиеся популяции в пределах одного водоема. Экспериментально проведенное заражение неинвазированных сигов цестодами, взятыми из ряпушки и сига, показало, что существующие различия носят модификационный характер. Размеры цестод, сколекса и крошечев онкосфер *P. exiguus* находятся в прямой зависимости от вида хозяина и контролируются его биоморфологическими показателями (Иешко, 1980; Иешко, Аникиева, 1980).

Приуроченность микоспоридий *Zschokkella nova* к тому или иному хозяину определяется скоростью оседания спор. Паразиты из уклей имеют минимальные размеры и удельную плотность и достоверно отличаются от спор *Z. nova* из леща, который заражается микоспоридиями, оседающими на дно водоема, тогда как первый хозяин (уклей) ведет пелагический образ жизни. Большое сходство слизистых створиков из плотвы и леща и отсутствие достоверных различий говорит о том, что эти две популяции тесно контактируют и возможность обмена паразитами у них высока (табл. 4). Изучение вариабельности некоторых гельминтов и простейших показало, что их полиморфизм определяется непосредственно условиями обитания, либо той нитью, где геронтность заражения наиболее высока. В связи с этим, популяция

паразита характеризуется выраженной изоморфностью морфологических признаков.

Таблица 4

Изменчивость удельной плотности спор *Zschokkella nova* (I)

Хозяин	n	M	σ_M	S	G	As	Ex	V
Уклея	40	103,9	1,5	86,3	9,2	-1,0	0,38	8,9
Плотва	40	101,9	2,5	260,4	16,1	-0,4	-1,0	15,8
Лещ	40	119,8	2,7	295,6	17,1	0,5	-0,8	14,3

4.2. Возрастная структура популяций

Согласно нашим данным возрастная структура паразитов зависит от биологии рыб-хозяев. Анализ соотношения различных возрастных групп паразитов позволяет понять механизм приспособления паразитических организмов к обитанию на том или ином виде рыб. В условиях Карелии для многих гельминтов отмечено 2 подъема численности, в одном случае это обеспечивается половозрелыми гельминтами, продуцирующими яйца, а во втором - молодыми неполовозрелыми червями. На примере *Discocotyle sagittata* показано, что состав популяции моногеней зависит от возрастной структуры стада рыб и чем она разнообразней, тем более растянутый характер имеет динамика встречаемости различных возрастных групп паразитов. Установлено, что зрелых червей отмечали на ряпушке с августа по сентябрь, они продуцировали инвазионные яйца в течение 1 месяца, тогда как на сигах они выделяли яйца с июля по сентябрь (рис.1). По-видимому это связано с тем, что стадо ряпушки представлено 2-3 возрастными группами, в то время как сиг имеет сложную возрастную структуру, включающую до II групп (Первозванский, 1960). В силу тех же причин, моногеней плотвы *Dactylogyrus crucifer* имеет сложную возрастную структуру популяции. На протяжении всего периода исследований наряду с молодыми особями отмечались половозрелые черви, продуцирующие яйца.

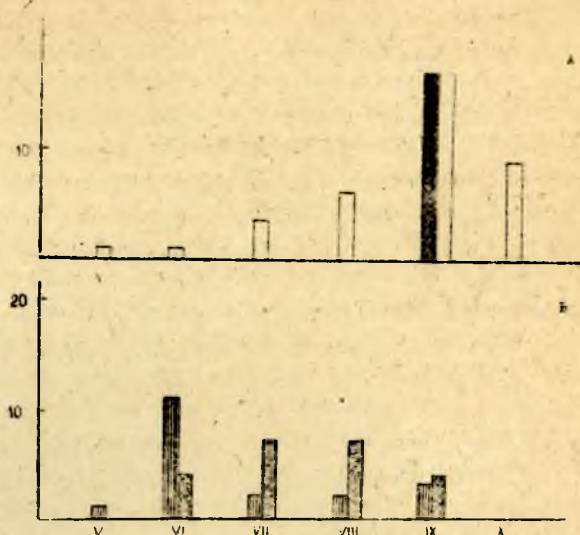


Рис.1. Состояние половозрелых и молодых червей в язюшковой (А) и сиговой (Б) популяциях



 молодые черви
  половозрелые

Для многих гельминтов, имеющих сложный цикл развития, не следует исключать влияние рациона на периодичность встречаемости и созревания гельминтов. У рыб, не меняющих пищевой спектр в течение сезона, чаще можно обнаружить постоянное присутствие паразита. Так *Triacnophorus nodulosus* у щуки и *Proteocephalus exiguus* у сига и язюшки отмечаются круглый год. Структура популяций этих паразитов находится в тесной связи с биологией хозяев. Период, в течение которого основную популяцию составляет половозрелые черви, чаще всего совпадает со временем нереста рыб.

4.3. Сезонная динамика численности паразитов

Установлена характерная для Северо-Западной Карелии общая закономерность динамики численности паразитов, обнаруженных у рыб озер системы р. Каменной. Во всех случаях отмечена одновершинная кривая изменения встречаемости и интенсивности заражения. Для большинства паразитов отсутствовал второй пик численности, который хорошо прослеживается у рыб южных районов (Р.Е. Шульман, 1979). Моногенки рыб озер системы реки Каменной имели некоторое увеличение встречаемости в осенний период, что связано, видимо, с отходом червей первой генерации. В зависимости от биологии хозяев и их паразитов, происходит смещение периода максимальной численности. У рыб, нерестящихся весной, он отмечается чаще всего с марта по июнь, а у осенне-нерестующих хозяев пик зараженности приурочен, в основном, к концу лета - началу осени.

Изучение корреляции между численностью *Dactylogyrus stucifer* и температурой воды в озере, показало отсутствие линейной связи ($r = 0,098$ при стандартном значении 95% уровня $r = 0,24$). Однако, когда оценивалась связь со стадией зрелости рыб, зависящей от температуры в водоеме, корреляция была положительной и значимой $r = 0,40$. Температура, влияя прямо и опосредованно через хозяина, воздействует на численность паразита и обеспечивает тем самым совпадение основных этапов биологии обоих членов системы (паразит-рыба).

4.4. Распределение паразитов в популяции хозяев

Изучение возрастной структуры, динамики численности и морфологического полиморфизма показало значительную зависимость этих параметров популяции паразита от структуры стада рыб-хозяев. Обнаружено, что различные возрастные группы рыб выполняют не одинаковую роль в поддержании существования паразита в данном водоеме. Поэтому, при анализе их численности, нужно строго учитывать популяционную структуру паразитов и их хозяев. Распределение численности является важным моментом при анализе данной системы отношений. Как отмечает К. Кеннеди (1978), концентрация внимания на средних значениях численности на одну особь хозяина может привести к ошибочным выводам. Это связа-

но с тем, что поток паразитов через всех особей, составляющих популяцию хозяина, не одинаков (с.104).

Для анализа в качестве хозяина нами выбрана ряпушка, популяция которой имеет наиболее простую возрастную структуру в водоемах Севера. Параметры распределения численности *Raphidascaris acus*, *Discocotyle sagittata*, *Diphyllobothrium ditremum*, *Cotylurus erraticus*, в силу ряда экологических причин, изменились в значительных пределах. Соответствие эмпирического и теоретического распределений оценивали по критерию "хи-квадрат". Анализ показал, что для паразитов ряпушки характерен негативный биномиальный тип распределения. Вероятность совпадения превышает 25 процентов. Средний уровень численности (М) гельминтов, несмотря на обитание в различных озерах, имеет близкие значения. Однако, дисперсия различна в сравниваемых озерах. Установлены отличия и в агрегированности (К), которая определяет меру рассеивания паразитов в популяции хозяина. Тип распределения и соответствие кривых численности находятся в тесной связи с экологией вида паразита. Численность *C.erraticus* и *D.ditremum* имеет низкую вероятность совпадения $30 > P > 25$ с кривой негативного бинома, а близость значений математического ожидания и дисперсии связано с тем, что их распределение более равномерное. Это, по-видимому, объясняется малочисленностью члеников — окончательных хозяев этих гельминтов — на озерах Кимас и Нюк (Данилов и др., 1977). Нематода *R. acus* и моногенея *D.sagittata*, для которых исследованная возрастная группа ряпушки выполняет основную роль в поддержании численности, имеет высокую достоверность совпадения эмпирических и теоретических кривых (рис.2).

Тот факт, что даже в пределах одной возрастной группы хозяев зараженность отдельных особей различна, приводит к перерасеянному распределению численности паразитов в популяции хозяев. Наиболее адекватной моделью данного распределения является разложение негативного бинома (Grofton, 1971; Pennyquick, 1971; Фрисман и др., 1975; Henricson, 1977; Skorpning, 1980). Главный вывод из этой модели заключается в том, что большая часть паразитов распределена в меньшей части популяции рыб. Паразитические организмы достигают максимальных значений численности лишь на единичных особях хозяев, тем самым

Таблица 5

Параметры распределения численности некоторых паразитов рыбки
озер системы р.Кеменной

№	Вид паразита	Водоем	n	Заражен- ность %/ индекс обилия	M	σ_M	z	k	σ_k	χ^2	(p) (%)
1.	<i>Cotylurus erraticus</i>	Нюк	51	24,0/1-10/	0,93	0,39	7,7	0,17	0,06	1,9	25
		Кимас	35	37,7/1-5/	0,91	0,25	2,3	0,42	0,10	1,2	25
2.	<i>Diphyllobothrium ditremum</i>	Нюк	53	24,0/1-5/	1,2	0,28	4,1	0,3	0,12	2,4	25
		Кимас	34	55,1/1-3/	1,1	0,21	1,5	1,8	1,4	1,6	25
3.	<i>Discocotyle sagittata</i>	Нюк	52	45,0/1-7/	1,2	0,2	2,9	0,7	0,3	0,9	60
4.	<i>Raphidascaris acus</i>	Нюк	51	52,5/1-32/	2,5	0,6	16,1	0,49	0,15	1,3	60
5.	<i>Raphidascaris acus</i>	Нюк+Кол- чик-ярви	64		2,7	0,69	30,1	0,29	0,07	1,6	25

оказывая на популяцию рыб минимальное воздействие.

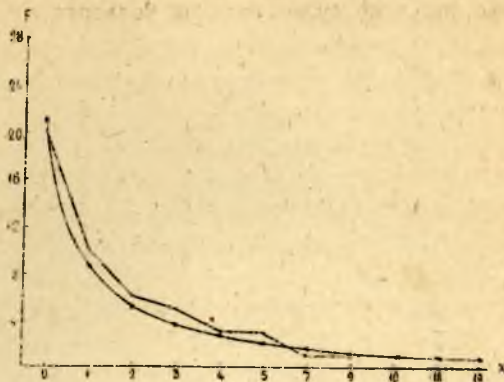


Рис.2. Теоретическое (— x —) и эмпирическое (—)
распределение *Raphidascaris acus* в ряпушке
оз.Нюк ($\chi^2 = 1,36$, $75 > P > 60$).
F — частоты, X — численность

Изучение характеристик численности (M, S, K) и знание типа распределения делает возможным применение их при сравнении паразитологических данных, полученных при различных уровнях заражения. Накопление таких результатов имеет большое значение в экологическом прогнозировании и при разработке методов регуляции численности опасных для рыб и человека паразитов.

ВЫВОДЫ

I. В ходе полевых исследований, проведенных на водоемах системы р.Каменной — Кимасозеро, Лувозеро, Нюк — обнаружено 145 видов паразитов, относящихся к 8 систематическим группам: Protozoa — 45, Monogeneoidea — 34, Cestodoidea — 18, Trematoda — 23, Nematoda — 16, Acanthocephala — 1, Crustacea — 6, Herudinea — 2. Паразитофауна рыб, населяющих озера системы р.Каменной, имеет типичный для северных экосистем набор видов, в котором преобладают паразиты с прямым циклом разви-

тия.

2. Установлены некоторые особенности формирования фауны паразитов рыб системы р.Каменной. Своеобразие условий озер обеспечило успешное существование большого количества видов карповых рыб, которые сохранили, кроме массовых видов миксопородий, дактилогирисов, целый ряд типично южных видов - *Ligula intestinalis*, *Sanguinicola*, нематоды рода *Philometra*. Обилие и видовое разнообразие паразитов карповых рыб поддерживается тесным внутри-и межвидовым контактом хозяев. Этому способствует термический режим озер системы, обуславливающий сближение сроков нереста, а также ограниченность мест пригодных для нереста.

3. Из паразитов, опасных для человека, обнаружен один вид-личинки *Diphyllobothrium latum*. Распространение и встречаемость этого паразита зависит от степени антропогенного воздействия на водоем. Наиболее высокая зараженность рыб плероцеркоидеи *D. latum* отмечена в оз.Кимасозеро, на берегах которого расположен населенный пункт. Случаев массовой гибели рыб не наблюдали, однако, обнаружен один экземпляр ряпушки 4+, в полости тела которой найдено более 300 экз. *Philometa sibirica*; у рыбы отмечена полная атрофия внутренних органов и значительное снижение веса. Определенную опасность для сиговых рыб в озерах системы р.Каменной представляют личинки цестод *Triacnophorus crassus*. Явную угрозу для рыб и их молоди составляют личинки трематод рода *Diplostomum*, встречающиеся на многих видах хозяев и в некоторых случаях с высокой интенсивностью. Роль этих паразитов и их опасность будут возрастать в ходе эвтрофикации водоемов.

4. Изучение биологии массовых видов паразитов рыб позволило установить, что распределение их численности носит не случайный характер. В первую очередь, это связано с тем, что возрастные группы хозяев играют различную роль в сохранении и поддержании численности паразитических организмов. Индивидуальные особенности хозяев, обусловленные различной резистентностью, и неравномерное распределение инвазионного начала, обеспечивают агрегированный тип распределения большинства гельминтов в популяциях хозяев. Наиболее точное описание данной кривой численности дает негативное биномиальное распреде-

ление. Значение коэффициента агрегированности (K) в значительной степени зависит от биологии и от экстенсивности инвазии рыб гельминтами.

5. Динамика численности популяций паразитов рыб и ее характер определяется видом паразита и температурными условиями данного района. Наблюдается одновершинная кривая изменения встречаемости и интенсивности заражения. Прямое влияние температуры на динамику численности установить не удалось. Воздействие данного фактора, как и других, необходимо рассматривать только применительно к системе паразит-хозяин.

6. В ходе исследований показано, что популяция паразитов качественно не однородна. В различные сезоны встречаемость и соотношение возрастных групп паразитов меняется. Данная характеристика популяции наглядно демонстрирует согласование биологии паразита и хозяина. Для изучения возрастной структуры популяции гельминтов, кроме известных морфологических методов, применяли тотальное окрашивание червей для оценки состояния яичников, а для *Dactylogyrus crucifer* удобным признаком оказалась форма срединной пластинки.

7. Паразиты рыб характеризуются в большинстве случаев высоким полиморфизмом. Анализ варибельности морфологических признаков таких изменчивых видов, как цестоды *Proteocephalus exiguus* и некоторых миксоспоридий, показал, что отмечающиеся популяционные отличия имеют модификационный характер. В зависимости от вида полиморфизм паразитов определяется либо условиями паразитирования-влияние хозяина и его морфофизиологических особенностей, либо местом обитания в водоеме, экологической нишей, где происходит заражение хозяина данным видом. Изменчивость паразитов рыб служит надежным методом при анализе структуры вида в конкретном водоеме. По характеру полиморфизма цестод и миксоспоридий можно оценить направление микро-эволюционного процесса, осуществляемого на популяционном уровне.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Иешко Е.П., Малахова Р.П. Паразитофауна рыб Кимасозера (Карелия). - В кн.: Вторая Всесоюзная конференция молодых ученых по вопросам сравнительной морфологии и экологии животных

(тезисы докладов) М., "Наука", 1976, с.63.

2. Иешко Е.П., Малахова Р.П., Аникиева Л.В. Особенности биологии двух видов цестод рода *Proteocephalus*. - В кн.: Биологические проблемы Севера. VII симпозиум. Зоология беспозвоночных, паразитология, физиология и биохимия животных (тезисы докладов). Петрозаводск, 1976, с.30-31.

3. Малахова Р.П., Иешко Е.П. Паразитологический тест как один из методов изучения состояния водоема. - В кн.: XIX научная конференция по изучению и освоению водоемов Прибалтики и Белоруссии, (тезисы докладов). Минск, 1977, с.104-105.

4. Малахова Р.П., Иешко Е.П. Паразитофауна рыб водоемов системы р. Каменной (бас. Белого моря). - В кн.: Биологические ресурсы района Костомукши, пути освоения и охраны. Петрозаводск, 1977, с.175-179.

5. Малахова Р.П., Иешко Е.П. Изменение паразитофауны рыб Сямозера за прошедшие 20 лет. - В кн.: Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск, 1977, с.186-199.

6. Malachova R.P., Anikieva L.V., Ijeshko E.P. (The biology and Ecology of the cestodes of the genus *Proteocephalus* in the Northern conditions). - Fourth international Congress of Parasitology. Short communications, section H. Warszawa, 1978, p.31.

7. Иешко Е.П. Биология *Discoscotyle sagittata* - массового паразита сиговых. - В кн.: Сперативно-информационные материалы. Комплексные исследования биоресурсов Карелии. Петрозаводск, 1978, с.27-29.

8. Иешко Е.П. Популяционные особенности биологии монотипных родов *Discoscotyle* и *Diplozoon*. - VII Всесоюзное совещание по паразитам и болезням рыб (тезисы докладов). Л., "Наука", 1979, с.42-43.

9. Иешко Е.П., Чеботарева Н.В. Паразитические простейшие рыб озер системы реки Каменной (Северная Карелия). - В кн.: Республиканская конференция по проблемам рыбохозяйственного использования внутренних водоемов Карелии (тезисы докладов). Петрозаводск, 1979, с.176-177.

Ю. Мешко Е.П. Полиморфизм эмбриональных кречей cestod родов *Proteocephalus* и *Eubothrium*. - Паразитология, т. I4, вып. I, 1900, с. 56-60.

II. Мешко Е.П. О популяционном подходе к изучению моногеней (*Discocotyle*, *Diplozoen*, *Discocotylidae*). - Зоологический журнал, т. 59, вып. 4, 1900, с. 617-620.

12. Мешко Е.П., Аникиева Л.Б. Полиморфизм *Proteocephalus exiguus* (*Cestodoidea: Proteocephalidae*) - массового паразита сиговых рыб. - Паразитология, т. I4, вып. 6, 1900, с. 422-426.

13. Мешко Е.П. Роль температуры в биологии моногеней (на примере *Dactylogyrus crucifer*) , - В кн.: IX Конференция Украинского паразитологического общества. Тезисы докладов, ч. 2, Киев, "Наукова думка", 1900, с. 84-86.

Мешко