

УДК 576.895

Б.К. ЖУМАБЕКОВА

ДИНАМИКА ПАРАЗИТОВ РЫБ В ПОПУЛЯЦИЯХ ОКУНЯ ОБЫКНОВЕННОГО *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1766 В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ПОЛА И ВОЗРАСТА ХОЗЯИНА

(Павлодарский государственный педагогический институт)

Рассматривается распределение паразитов окуня в зависимости от пола и возраста хозяина.

Возраст и пол животного относится к тем биологическим характеристикам, которые, как правило, отражают специфические биологические особенности изучаемого вида. Как указывал В. А. Догель [1], с возрастом увеличивается экстенсивность и интенсивность заражения организмов паразитами; при этом было отмечено, что имеются данные, свидетельствующие о том, что с возрастом возможно и снижение зараженности рыб.

Различия в паразитофауне между особями разного пола встречаются реже среди холоднокровных, и чаще – среди теплокровных хозяев, и причины их менее ясны – по причине большого числа экофизиологических факторов, предопределяющих предпочтение паразитами самцов или самок.

К. Кеннеди [2] связывает разницу в зараженности самцов и самок с экологическими и поведенческими особенностями животных разного пола, то есть различия в распределении паразитов между самками и самцами не имеют какой-то одной причины, а обусловлены различиями в их питании и физиологии; З.К. Леутская [3] – с различиями в иммунной системе, в частности, с недостатком у половозрелых самцов Т-лимфоцитов и положительным влиянием андрогенов и кортикостероидов на приживаемость гельминтов. Приуроченность большинства гельминтов к животным старших возрастов часто объясняется тем, что у старых особей было больше времени для контакта с инвазионным началом [2], или же тем, что паразит с длительным сроком жизни может накапливаться с возрастом хозяина [4]. Снижение зараженности некоторыми видами гельминтов у старых животных может быть обусловлено либо возрастным иммунитетом,

либо тем, что данным паразитом по тем или иным причинам могут заражаться только молодые животные [5].

Исследование половозрастной динамики зараженности паразитами холоднокровных животных представляет интерес уже в том плане, что, во-первых, показывает взаимодействие паразита с организмом хозяина при медленных темпах метаболизма хозяина, зависящих от температуры окружающей среды; во-вторых, именно у пойкилотермных животных с их менее реактивной иммунной системой на полевых данных можно более уверенно отделить действие экологических факторов от физиологических.

Материалы и методы

Материалом для изучения половозрастной динамики численности паразитов у рыб послужили объединенные выборки окуня обыкновенного *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1766 из различных биотопов р. Иртыш и связанных с ней водоемов.

Видовая идентификация паразитов проводилась на свежем материале, по глицерин-желатиновым препаратам, а также по окрашенным препаратам, заключенным в бальзам. Определение видов паразитов проведено с помощью световых микроскопов “МБИ - 6”, “МБИ - 15”, “Motic DMВ1-223” по “Определителю паразитов пресноводных рыб фауны СССР”, под ред. Бауера О. Н. (1984, 1985, 1987) [6-8].

Из показателей зараженности использовали экстенсивность и интенсивность инвазии, а также индекс обилия (показатель, введенный В.Н. Беклемишевым [9], который является более экологичным по сравнению с традиционной интенсивностью инвазии, так как более адекватно показывает нагрузку паразита на всю популяцию

хозяина). Количественные данные обрабатывали статистическими методами; показатели зараженности сравнивали с помощью критерия Стьюдента [10].

Результаты

Зараженность рыб паразитами в зависимости от пола хозяина. Анализ приуроченности обилия гельминтов к полу рыб показал, что самки окуня оказались сильнее инвазированы метацеркариями трематод *Diplostomum commutatum* по сравнению с самцами (рис. 1).

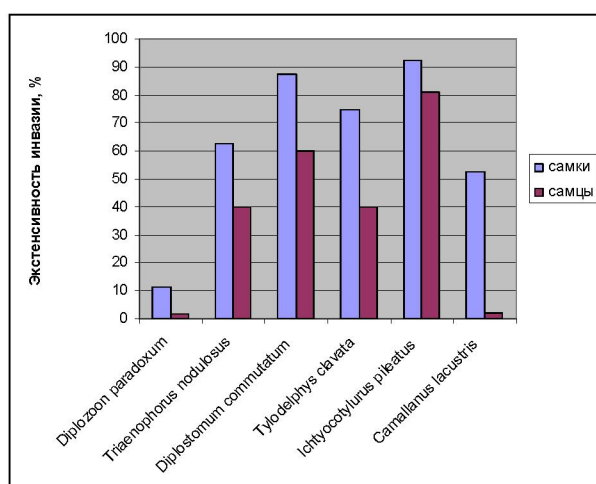


Рис. 1. Динамика зараженности окуня обыкновенного гельминтами в зависимости от пола хозяина

Зараженность самцов и самок окуня трематодами *Tyloodelphys clavata* не показали существенных различий, т.е. распределение между

полами рыб было равномерным. Единственное отличие: у самцов численность метацеркарий трематод рода *Tyloodelphys* достигала до 125 экз./рыбу, что нельзя сказать о самках, притом, что экстенсивность инвазии у самок и самцов оказалась одинаковой. Видимо, самцы как наиболее подвижная часть популяции интенсивнее накапливает инвазионное начало и отличается более агрегированным и перерасеянным распределением паразитов, но в то же время именно самцы (в силу большей зараженности и подвижности) чаще становятся жертвами рыбацкого хищника, периодически элиминируются наиболее инвазированные экземпляры, а в итоге формальные показатели инвазии, особенно численности паразитов на особь хозяина, у самцов и самок часто выравниваются.

Зараженность самок метацеркариями трематоды *Ichtyocotylurus pileatus* у окуня несколько выше (ЭИ-92%) по сравнению с самцами (ЭИ-81%).

Половозрелыми формами (цестодой *T.nodulosus* и нематодой *C.lacustris*) значительно выше заражены самки. Довольно редко встречающимся видом моногеней (спайник парадоксальный) инвазированы также преимущественно самки (табл. 1). По-видимому, самки более активны весной и в начале лета, когда идет поиск мест нереста и когда наиболее интенсивно происходит заражение многими видами паразитов. К тому же, возможно, самки окуня чаще питаются планктоном по сравнению с самцами, в связи с чем они выше заражены половозрелыми гельминтами, промежуточными хозяевами которых являются водные беспозвоночные.

Таблица 1. Показатели зараженности окуня обыкновенного (400 самок и 250 самцов) гельминтами в зависимости от пола хозяина

Паразиты	Экстенсивность инвазии (%)		Интенсивность инвазии		Индекс обилия	
	самка	самец	самка	самец	самка	самец
<i>Diplozoon paradoxum</i>	11,50±1,59	1,60±0,79	1,2	1,0	0,125±0,07	0,016±0,010
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	62,5±2,42	40,0±3,10	3,2	7,5	2,03±0,11	3,15±0,26
<i>Diplostomum commutatum</i>	87,5±1,65	60,0±3,10	41,71	16,0	36,5±5,14	9,6±1,25
<i>Tyloodelphys clavata</i>	75,0±2,16	40,0±3,10	15,3	63,0	11,5±2,12	25,2±3,74
<i>Ichtyocotylurus pileatus</i>	92,50±1,32	81,2±2,47	13,0	12,25	11,375±1,07	9,8±1,02
<i>Camallanus lacustris</i>	52,50±2,50	2,0±0,885	1,75	1,6	0,875±0,012	0,032±0,021

Зараженность окуня обыкновенного паразитами в зависимости от возраста хозяина. Как правило, чем старше хозяин, тем больше у него контактного с паразитом времени [1]. Поэтому экстенсивность и интенсивность инвазии для многих видов паразитов изменяются, повышаясь с возрастом хозяина. Помимо этого, возрастные изменения часто связаны с изменениями в строении тела хозяина, его поведения или спектра питания, что приводит и к изменению вероятности заражения.

Образ жизни хозяина часто очень тесно связан с его возрастом, и во многих случаях именно образ жизни определяет паразитофауну. Во многих случаях увеличение числа паразитов объясняется просто большим объемом пищи, поглощаемой животным [2] – особенно у животных с неограниченным линейным ростом и значительными сроками жизни, каковыми являются рыбы, у которых старые особи в несколько раз крупнее половозрелых особей младших возрастов.

Обширные исследования изменений паразитофауны в связи с возрастом хозяина провел В.А. Догель [1, 11, 12], высказавший предположение, что в большинстве случаев с возрастом рыбы численность и разнообразие ее паразитов увеличивается.

Возрастные различия в инвазированности рыб объясняются также не только морфофизиологическими особенностями организма, но и его за-

щитными механизмами, лимитирующими приживаемость паразитов. У взрослых карпов не все проникшие в покровы церкарии диплостом достигают нормальной локализации – хрусталика глаз; большинство их оседает в различных органах и тканях с последующим фагоцитированием. Тем самым, эти рыбы играют определенную роль в снижении напряженности очагов диплостомозов, являясь в значительной степени элиминаторами инвазии в прудовых биоценозах [13]. И, вероятно, аналогичным образом у взрослых рыб любого вида фагоцитарные реакции в большей мере снижают численность личиночных форм, нежели у молодняка с его несформированной иммунной системой.

Как видно из таблицы 2, зараженность окуня всеми тремя видами метацеркарий снижается с возрастом, и особенно – глазами (*D. commutatum*, *T. clavata*). Моногенейми (*D. paradoxum*) заражен преимущественно молодняк. Численность двух половозрелых форм гельминтов – цестоды *T. nodulosus* и нематоды *C. lacustris* – снижается с возрастом хозяина. Причиной этого, по-видимому, также является возрастная резистентность, поскольку по мере увеличения календарного возраста рыбы должны накапливаться и паразиты, которые к тому же попадают в ее организм при питании промежуточными хозяевами: крупная взрослая рыба потребляет больший абсолютный объем пищи по

Таблица 2. Динамика зараженности окуня гельминтами в зависимости от возраста хозяина

Паразиты	Возраст (в годах)					
	До 2-х лет, 550 экз.			С 2 до 4-х лет, 100 экз.		
	ЭИ (%)	ИО	ИИ	ЭИ (%)	ИО	ИИ
<i>Diplostomum commutatum</i>	81,81±1,64	30,72±6,12	37,55	27,0±4,44	0,62±0,345	2,3
<i>Tylodelphys clavata</i>	63,63±2,05	19,45±4,42	30,57	52,0±5,0	2,15±0,87	4, 13
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	55,82±2,12	2,73±0,65	4,89	32,0±4,66	0,39±0,13	1,22
<i>Camallanus lacustris</i>	28,18±1,92	0,54±0,12	1,92	56,0±4,96	1,3±0,37	2,32
<i>Diplozoon paradoxum</i>	8,73±1,20	0,096±0,025	1,11	Не инвазированы данным видом		
<i>Ichtyocotylurus plathycephalus</i>	92,0±1,16	11,54±1,54	12,54	47,0±4,99	6,5±0,97	13,8

сравнению с более мелким молодняком до двух лет. Однако с учетом того, что крупные взрослые окуни – главным образом хищники, а молодняк нередко питается зоопланктоном, то, видимо, именно у молодняка накапливаются паразиты, попадающие через промежуточных хозяев – беспозвоночных.

Обсуждение

Причины отмеченной половой приуроченности метацеркариев, на наш взгляд, следующие:

1. Более высокая зараженность самок многими видами, в том числе редко встречающимися, является свидетельством их большей активности, возможно в поисках пищи (в связи с более

высокими затратами энергии на репродуктивные нужды) или мест нереста, а также особенностей спектра питания (о чем свидетельствует преимущественная инвазия гельминтами, промежуточными хозяевами которых являются водные беспозвоночные).

2. Не исключена еще одна причина: слишком зараженные особи (среди которых могут быть самцы) элиминируются хищниками или (что менее вероятно) патогенностью самих личинок. Более того: специфическая патогенность ассоциаций глазных метацеркариев не столько снижает общую жизнеспособность рыбы, сколько дезориентирует ее движения за счет частичной

Таблица 3. Совокупность и взаимодействие экологических, физиологических и поведенческих факторов распределения гельминтов между хозяевами разного пола

ФАКТОРЫ ПОЛОВОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ГЕЛЬМИНТОВ		
Зависящие от хозяина		Зависящие от самих гельминтов
Эколого-поведенческие	Физиологические	
Более высокая активность и подвижность самцов в поисках самок	Различные затраты вещества и энергии на репродуктивные нужды (более высокие у самок).	Связь гельминтов с тем или иным пищевым субстратом, преимущественно потребляемым самками либо самцами
Большая подвижность самок в поисках пищи или мест нереста	Различные темпы метаболизма у зрелых самцов и самок (обычно более высокие у самцов)	Развитие через облигатных промежуточных хозяев, в разной степени потребляемых особями разного пола.
Элиминация хищниками наиболее зараженных рыб хищниками (особенно при специфической патогенности личиночных стадий): более подвижная половая группировка интенсивнее заражается и быстрее элиминируется хищником.	Влияние гормонального фона на резистентность организма (фагоцитарные реакции и антителогенез); самки обычно более резистентны	Использование разных половых группировок хозяина как экологических ниш для расхождения конкурирующих видов паразитов (таксономически близких или с одинаковой локализацией).
Преферентность самцов и самок в питании (сезонная, связанная с энергозатратами на репродукцию и т.д.).	Различная скорость кровотока и распределение крови по организму (в связи с формированием половых продуктов)	
Предпочтение самцами и самками разных мест обитания (в том числе и в связи с репродуктивным поведением).		
Разное участие в заботе о потомстве.		

Таблица 4. Роль экофизиологических и этологических факторов на формирование возрастной динамики численности паразитов

ФАКТОРЫ ВОЗРАСТНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ГЕЛЬМИНТОВ		
Зависящие от хозяина		Зависящие от самих гельминтов
Эколого-поведенческие	Физиологические	
Разная подвижность и радиус индивидуальной активности (обычно зрелые особи мобильнее молодняка)	Возрастная зрелость иммунной системы, выраженность специфической и неспецифической резистентности	Возможность проникновения в хозяина и преодоления иммунных барьеров у особей хозяев разного возраста в связи с анатомо-физиологическими и иммунологическими особенностями
Размеры частиц питательного субстрата, которые могут одолеть особи разного возраста и разных размеров (если с этим субстратом или промежуточными хозяевами связана инвазия каким-либо паразитом)	Общие размеры и абсолютные энергетические потребности особей (особенно у животных с неограниченным линейным ростом, как пойкилотермные позвоночные)	Использование различных возрастных группировок хозяина как экологических ниш для расхождения конкурирующих видов паразитов (таксономически родственных или с одинаковой локализацией).
Увеличение вероятности контакта с инвазионным началом с возрастом хозяина, то есть с большим отрезком прожитого времени.	Общие ресурсы организма хозяина (которые больше у взрослых крупных особей по сравнению с мелким молодняком).	Проникновение паразитов с каким-то пищевым субстратом, в разной степени потребляемым хозяевами разного возраста.
Возможность заражения каким-либо паразитом лишь на определенной стадии жизненного цикла (при существенных различиях экологических ниш зрелых особей и молодняка).	Различные темпы метаболизма и возобновления пластических и энергетических субстанций (обычно более высокие у молодняка).	Питание резервуарными или промежуточными хозяевами паразитов, зависящее от возрастных физиологических или размерных особенностей животных.

или полной слепоты, из-за чего наиболее зараженные рыбы становятся жертвами рыбацких сетей в первую очередь. Спонтанная гибель хозяина от патогенности самих ларвальных стадий вряд ли выгодна паразиту: последний, по всем экологическим соображениям, должен дожить и сохранить в себе жизнеспособных личинок до встречи с хищником – дефинитивным хозяином.

3. Половые и возрастные группы могут играть роль экологических ниш для конкурирующих видов метацеркариев, в частности, *Diplostomum commutatum*, резко приурочен к самкам окуня, *Tylodelphys clavata* тяготеет к самцам (по ИО и ИИ). (Тот факт, что ЭИ *Tylodelphys clavata* у самцов ниже, а ИИ выше, чем у самок, может свидетельствовать об элиминации высоко зараженных особей). Оба вида метацеркариев встречаются у рыб старших возрастов. Дело в том,

что отмеченные виды глазных метацеркариев, хотя и паразитируют преимущественно в разных частях глаза, но имеют не строгую локализацию, могущую расширяться при высокой интенсивности инвазии. Поэтому происходит разделение экологических ниш паразитов с близкой локализацией на популяционном уровне – с предпочтением разных половозрастных группировок хозяев в качестве экологических ниш.

В целом различные стороны влияния пола хозяев на распределение паразитов можно обобщить в виде следующей схемы (табл. 3).

Причины отмеченной возрастной динамики численности паразитов у исследованных многочисленных видов рыб могут быть следующие:

1. Накопление личинок с возрастом (они, в отличие от кишечных гельминтов, не имеют выхода из организма). Уничтожение личинок за

счет фагоцитарных реакций рыбы происходит чаще всего не в глазах, а по пути их миграции по кровяному руслу, так что большинство попавших в глаза метацеркариев обычно кумулируются там до конца жизни рыбы.

2. Избирательная элиминация рыб, инвазированных слишком большим числом метацеркариев.

3. Разные места обитания молоди и взрослых рыб с разными шансами инвазии диплостоматидами.

4. У рыб разного возраста могут быть в различной степени выражены иммунные реакции. И, хотя у холоднокровных животных способность к антителогенезу выражена слабее, чем у теплокровных [2], у рыб и амфибий внедрение инородных тел, и особенно тканевых паразитов, вызывает бурные фагоцитарные реакции. Д.М. Жатканбаева [13] указывала, что далеко не все метацеркарии трематод достигают у рыб дефинитивного места локализации, значительная часть их фагоцитируется при движении по кровяному руслу. Очевидно, что у рыб зрелого возраста клеточные иммунные реакции развиты сильнее, чем у молодняка с незрелой иммунной системой.

5. Возрастные группы, как и половые, часто играют роль экологических ниш, в которые расходятся конкурирующие виды паразитов.

Обобщая влияние возраста хозяина на распределение паразитов в его популяции, можно выстроить следующую схему (табл. 4).

Выводы

Половозрастная динамика зараженности рыб гельминтами формируется под влиянием нескольких взаимодействующих факторов: экологии, поведения, образа жизни и физиологических особенностей отдельных половозрастных групп, а также экологических особенностей самих гельминтов. Кроме того, высоко зараженные диплостоматидами особи (чаще самцы) элиминируются рыбаками в первую очередь ввиду специфической патогенности метацеркариев. У окуня большинством гельминтов сильнее заражены самки, что может быть связано с их повышенными энергетическими потребностями на репродуктивные нужды и активностью в поисках мест нереста. Снижение показателей инвазии большинством гельминтов у окуней старше 2 лет может быть обусловлено возрастной резистентностью. Виды паразитов со сходной локализацией могут использовать разные половозра-

стные группы хозяев как экологические ниши.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает большую признательность д.б.н., академику Гвоздеву Е.В. (Институт зоологии НАН РК, Казахстан), д.б.н. Тарасовской Н.Е. (Павлодарский государственный педагогический институт, Казахстан) и к.б.н. Соусь С.М. (Институт систематики и экологии животных СО РАН, Россия) за помощь и ценные советы при написании статьи.

ЛИТЕРАТУРА

1. Догель В.А. Курс общей паразитологии. - Л.: Учпедгиз, 1941. - 287 с.
2. Кеннеди К. Экологическая паразитология. - М.: Мир, 1978. - 230 с.
3. Леутская З.К. Некоторые аспекты иммунитета при гельминтозах. - М.: Наука, 1990. - 210 с.
4. Дубинина М.Н. Экологическое исследование паразитофауны озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) в дельте Волги // Паразитологический сборник. - XII. - Л.: изд-во АН СССР, 1950. - С. 340-350.
5. Марков Г.С., Рогоза М.Л. Возрастная динамика паразитофауны травяной лягушки // Доклады Академии Наук СССР. - 1953. - Т. XXIII, № 3. - С. 213-218.
6. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 1. Паразитические простейшие. - Л.: Наука, 1984. - 428 с.
7. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 2. Паразитические многоклеточные. - Л.: Наука, 1985. - 425 с.
8. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3. Паразитические многоклеточные. - Л.: Наука, 1987. - 583 с.
9. Беклемшев В.Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. - М.: Наука, 1970. - 502 с.
10. Лакин Г. Ф. Биометрия. - М.: Высшая школа, 1990. - 352 с.
11. Догель В. А. Возрастные изменения паразитофауны угря в связи с вопросом о его миграциях // Проблемы экологической паразитологии: уч. зап. Лен. гос. ун-та. - 7. - Сер. биол. - 3. - 1936. - С. 115-122.
12. Догель В.А. Общая паразитология. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 1962 - 464 с.
13. Жатканбаева Д. Трематоды подотряда Strigeata La Rue, 1926 и биологические основы профилактики вызываемых ими заболеваний рыб в Казахстане: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. - 03.00.19. - М., 1992.

Резюме

Алабұға балықтарында иесінің жынысы мен жасына байланысты паразиттердің таралуы қарастырылады.

Summary

In the article the distribution of perch parasites depending on the sex and age of the hosts is considered.