

## СТАБИЛЬНОСТЬ МОРФОГЕНЕЗА И УСТОЙЧИВОСТЬ ЛЕЩА К ЛИГУЛИДОЗАМ

Ю. Г. Изюмов, А. Н. Касьянов

Институт биологии внутренних вод АН СССР, Борок Ярославской области

Анализируется связь между генетически обусловленной стабильностью морфогенеза, загрязнением и экстенсивностью лигулидной инвазии леща.

Исследованиями паразитологов установлены определенные закономерности зараженности рыб лигулидами (*Ligula intestinalis* и *Digramma interrupta*), связанные с формированием фауны водохранилищ (Изюмова, 1977). В первые годы после заполнения водохранилища экстенсивность инвазии снижается вследствие уменьшения удельной численности планктона, в частности копепод, являющихся промежуточными хозяевами ремнецов, и пространственной разобщенности рыб. На 3—5-й годы существования водохранилища зараженность рыб ремнецами растет, нередко

приобретая характер эпизоотий, что связано с развитием зоопланктона, расселением рыбоядных птиц (окончательных хозяев лигулид) и увеличением плотности популяций рыб. В дальнейшем вспышки лигулидоза возникают при сочетании следующих факторов: ненормально высокой плотности рыб, восприимчивых к ремнецам, низкой биомассы бентоса и вследствие этого переходом рыб на питание планктоном, близости колоний рыбоядных птиц — окончательных хозяев лигулид. Накопленный материал достаточно точно характеризует зависимость экстенсивности заражения от абиотических и биотических факторов среды. Известна также специфичность лигулид по отношению к их вторым промежуточным хозяевам. Процеркоиды, попадая в кишечник несвойственных им хозяев, как правило, перевариваются (Дубинина, 1966). Вместе с тем ничего не известно о роли организма рыб, облигатно инвазируемых лигулидами, в формировании очагов лигулидозов и динамики зараженности популяции.

В настоящем исследовании мы сделали попытку сопоставить степень сбалансированности морфогенеза леща с экстенсивностью лигулидной инвазии. Согласно Уоддингтону (1970), гомеостаз развития представляет собой стабилизированный поток определенных траекторий, контролируемых естественным отбором. Стабильность морфогенеза может быть нарушена внешними воздействиями, выходящими за пределы обычного существования особей и популяций. О стабильности морфогенеза можно судить по величинам коэффициентов корреляции между признаками (Рокицкий, 1974) или по значениям флуктуирующей асимметрии билатеральных структур (Mather, 1953; Thoday, 1958). Под флуктуирующей асимметрией понимаются отклонения от строгой билатеральной симметрии (Ludwig, 1939). При этом направление отклонений не обусловлено генотипом, хотя сам уровень асимметрии находится под его контролем и может быть изменен отбором (Reeve, 1960). Применимость показателя флуктуирующей асимметрии в эколого-популяционных исследованиях обоснована работами Захарова (1979). Им же предложен показатель флуктуирующей асимметрии

$$\sigma_a^2 = \frac{\sum (V - M)^2}{n - 1},$$

где  $V$  — значение признака на левой или правой сторонах,  $M$  — среднее значение признака на 2 сторонах,  $n$  — объем выборки. Оба показателя использованы в данной работе.

Материалом для исследования послужили 2 выборки леща (*Abramis brama*) из Новодевичинского плеса Куйбышевского водохранилища и затона Ураково Волгоградского водохранилища. Экстенсивность инвазии в Новодевичинском плесе составляла 36%, в районе Ураково — 16%.

Были проанализированы следующие признаки: число чешуй в боковой линии, число лучей в анальном плавнике, число позвонков в туловищном отделе, число позвонков в переходном отделе, число отверстий сенсорного канала в *dentale* и *praeperculum*, число отверстий лицевого нерва в *operculum*. Отверстия в *dentale*, *praeperculum* и *operculum* учитывались как раздельно на правой и левой сторонах, так и суммарно. Все перечисленные признаки закладываются на эмбриональных этапах развития до момента возможной инвазии и в онтогенезе не изменяются. Для ряда рыб, в том числе карповых, показана высокая степень генетической обусловленности числа позвонков, числа лучей в плавниках, числа чешуй в боковой линии (Ненашев, 1966; Кирпичников, 1979; Ali, Lindsey, 1973). Следовательно, степень скоррелированности этих признаков может служить показателем зависимо от генотипа гомеостаза развития. В табл. 1 приводятся значения коэффициентов корреляции между признаками у зараженных и незараженных рыб, пойманных в Новодевичинском плесе.

Т а б л и ц а 1  
Значения коэффициентов корреляции между признаками  
у зараженных и незараженных рыб

Группа рыб	Пары признаков			
	число чешуй в боковой линии — число лучей в анальном плавнике	число позвонков в туловищном отделе — число позвонков в переходном отделе	число отверстий в dentale — число отверстий в праеорегулюм	число отверстий в dentale слева — число отверстий в dentale справа
Зараженные рыбы, $n=32$	+0.21	-0.52 *	+0.03	+0.28
Незараженные рыбы, $n=39$	+0.32 *	-0.60 *	+0.42 *	+0.39 *

Примечание. Звездочкой отмечены значения коэффициентов корреляции, достоверно отличных от 0.

Отчетливо видна разница между коэффициентами корреляции у больных и здоровых рыб. У зараженных рыб только 1 коэффициент из 4 оказался достоверным, в то время как у здоровых достоверны все 4. Таким образом, можно заключить, что лигулиды в большей степени поражают рыб с несбалансированным морфогенезом, чем рыб, у которых закладка признаков протекала скоррелированно.

Как указано выше, вторым показателем гомеостаза развития может служить дисперсия по асимметрии ( $\sigma_a^2$ ). Значения  $\sigma_a^2$  разных признаков у зараженных и незараженных рыб приведены в табл. 2.

Т а б л и ц а 2  
Значения дисперсий по асимметрии разных признаков у зараженных  
и незараженных лещей

Место сбора	Группа рыб	Признаки		
		число отверстий в dentale	число отверстий в праеорегулюм	число отверстий в регулюм
Новодевичинский плес	Зараженные ( $n=37$ )	0.694	0.924	0.169
	Незараженные ( $n=54$ )	0.478	0.457	0.103
Ураково	Зараженные ( $n=11$ )	0.425	0.675	—
	Незараженные ( $n=55$ )	0.241	0.305	—

Как показывают эти данные, связь между зараженностью и показателем гомеостаза развития та же: зараженные рыбы характеризуются несбалансированным морфогенезом. Обращает на себя внимание тот факт, что показатели флуктуирующей асимметрии у здоровых рыб, пойманных в Новодевичинском плесе, выше, чем у здоровых рыб из Уракова. Мы полагаем, что это связано с тем, что лещ в Новодевичинском плесе подвергается воздействию бытовых и промышленных стоков. Такое предположение находится в соответствии с теоретическими положениями Уоддингтона (1970) и экспериментальными данными, полученными на трехиглой колюшке (Захаров, 1979). Вместе с тем зараженность рыб лигулидами в Новодевичинском плесе выше, чем в районе Уракова (36% против 16). Вероятно, загрязнение является провокационным фоном, на котором происходит нарушение стабильности морфогенеза и потеря устойчивости к лигулидозу. Проведенный дисперсионный анализ, в котором в качестве факторов, влияющих на зараженность леща лигулидами, рассматривались внешняя среда (загрязненность) и степень сбалансированности морфогенеза (значение  $\sigma_a^2$ ), показал, что влияние этих факторов достоверно и примерно одинаково. Таким образом, можно говорить о следующей

связи: загрязнение—несбалансированность морфогенеза—лигулидоз. Без постановки скрещиваний нельзя точно вычислить показатель наследуемости ( $h^2$ ) уровня флуктуирующей асимметрии, однако, оценку его верхнего предела (коэффициента внутрикласовой корреляции —  $r_w$ ) можно получить, используя дисперсионный анализ. Вычисления показали, что  $r_w$  в среднем равно 0.40, что говорит о значительной степени генетической обусловленности гомеостаза развития, а следовательно, и возможности заражения леца лигулидами. Полученные данные говорят о необходимости рассматривать признак «устойчивость к лигулидозам» как генетически заданный, хотя и находящийся под значительным влиянием среды. В таком случае существует возможность отбора, направленного в сторону повышения стабильности морфогенеза и устойчивости леца к лигулидным инвазиям. Эффективность такого отбора должна быть достаточно высокой, так как лигулиды вызывают, как правило, кастрацию инвазированных рыб.

С точки зрения генетики, можно представить следующую картину изменения генофондов популяций рыб при образовании водохранилищ. Залитие водохранилища сопровождается резким изменением условий существования рыб и, как следствие, появлением в популяции рыб с «несбалансированными» генотипами. Эти рыбы в первую очередь подвержены воздействию вредных факторов среды, в том числе и лигулидных инвазий. Следовательно, наблюдаемые на первом этапе существования водохранилища эпизоотии лигулидозов можно отнести к закономерным неизбежным последствиям смены условий существования рыб, разумеется при наличии источников заражения. В дальнейшем «несбалансированные» генотипы элиминируются отбором, причем не последнюю роль играют здесь лигулидные инвазии. Генетический гомеостаз популяции может быть сдвинут новым возмущающим воздействием, в частности загрязнением, и тогда вновь возникнут вспышки лигулидоза, носящие уже локальный характер. Генетический подход к проблеме лигулидозов дополняет уже известные закономерности динамики зараженности и позволяет с большей точностью ее прогнозировать.

#### Л и т е р а т у р а

- Д у б и н и н а М. Н. Ремнецы фауны СССР. М.—Л., Наука, 1966. 260 с.  
 З а х а р о в В. М. Флуктуирующая асимметрия билатеральных структур животных в природных популяциях. — Автореф. канд. дис. М., 1979. 19 с.  
 И з ю м о в а Н. А. Паразитофауна рыб водохранилищ СССР и пути ее формирования. Л., Наука, 1977. 283 с.  
 К и р п и ч н и к о в В. С. Генетические основы селекции рыб. Л., Наука, 1979. 390 с.  
 Н е в а ш е в Г. А. Наследуемость некоторых морфологических (диагностических) признаков рошпинских карпов. — Изв. ГосНИОРХ, 1966, т. 61, с. 125—135.  
 Р о к и ц к и й П. Ф. Введение в статистическую генетику. Минск, Высшая школа, 1974. 446 с.  
 У о д д и н г т о н К. Х. Основные биологические концепции. — В кн.: На пути к теоретической биологии. М., 1970, с. 11—31.  
 A l i M. Y., L i n d s e y C. C. Heritable and temperature-induced meristic variation in the medaka *Oryzias latipes*. — *Canad. J. Zool.*, 1973, vol. 52, N 8, p. 959—976.  
 L u d w i g W. Symmetrieforschung im Tierreich. — *Studium Generale*, 1939, Bd 2, S. 231—239.  
 M a t h e r K. Genetical control of stability in development. — *Heredity*, 1953, vol. 7, N 3, p. 297—336.  
 R e e v e E. C. R. Some genetic tests on asymmetry of sternopleural chaeta number in *Drosophila*. — *Genet. Res.*, 1960, vol. 1, N 1, p. 151—172.  
 T h o d a y J. M. Homeostasis in a selection experiment. — *Heredity*, 1958, vol. 12, N 3, p. 401—415.

STABILITY OF MORPHOGENESIS AND RESISTANCE OF ABRAMIS BRAMA  
TO LIGULIDOSES

Ju. G. Iziunov, A. N. Kasjanov

S U M M A R Y

The relation between the stability of morphogenesis of the bream and the infection rate with ligulids has been studied. The stability of morphogenesis has been estimated by the value of coefficients of correlation between meristic characters and by the level of fluctuating asymmetry. The fishes with non-balanced morphogenesis were found to be subjected to ligulid infection to a greater extent. The stability of morphogenesis and resistance of the bream to ligulid infection can be diminished by changing the conditions of habitat — the creation of water reservoirs, pollution. The resistance of bream to ligulidoses is to a considerable extent under the check of genotype and is raised by selection during the formation of a water reservoir. Genetic approach to the problem of ligulidoses is a good supplement to the known regularities of the infection dynamics and enables its more precise predicting.

---