

УДК 574.34 : 595.121

**СУКЦЕССИОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ
И СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ЦЕСТОДЫ
PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS (ZEDER, 1800)
(CESTODA: PROTEOCEPHALIDAE)**

© Л. В. Аникиева, Е. П. Иешко, О. П. Стерлигова

Институт биологии КарНЦ РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910
E-mail: Anikieva@krc.karelia.ru
Поступила 18.04.2007

Исследована динамика численности и изменения структуры популяции специфического паразита лососевидных рыб цестоды *Proteocephalus longicollis* из ряпушки *Coregonus albula* L. Сязозера за более чем 40-летний период. Установлена относительная стабильность значений зараженности паразитом вне зависимости от существенных изменений в численности и структуре популяции ряпушки. Показано, что изменения распределения численности и структуры популяции *P. longicollis* связаны с изменением статуса водоема, обусловленного эвтрофированием, и являются надежными показателями оценки сукцессии пресноводных водоемов.

Ключевые слова: цестода, *Proteocephalus longicollis*, Proteocephalidae, ряпушка, *Coregonus albula*, динамика численности, структура популяции.

Эвтрофирование пресноводных водоемов является одной из серьезных проблем современности. В Центральной Европе интенсивное эвтрофирование озер началось уже в 1950-х годах, в Карелии — несколько позже, спустя 30 лет. Наиболее подробно этот процесс исследован на примере Сязозера (Южная Карелия). Вырубка лесов, осушение болот, интенсификация и химизация сельского и лесного хозяйства, усиление рекреационной нагрузки и рост численности населения привели к значительному увеличению органических веществ в водоеме и его эвтрофированию. За 75-летний период исследований продукция фитопланктона выросла с 270 до 760 г/м², зоопланктона — с 35 до 190 г/м², рыб планктофагов с 15 кг/га до 30—45 кг/га, хищных рыб (из-за доли хищной корюшки) — с 4 до 9 кг/га. Практически неизменной осталась продукция зообентоса (85—90 г/м²) и рыб бентофагов (11—13 кг/га). На смену сиговым рыбам пришли корюшка, окунь, плотва, уклея, ерш. Изменилась структура трофических связей в водоеме. Исследования показали, что раньше в озере было 2 равноценных потока: зоопланктон—планктофаги—хищные рыбы и бентос—рыбы бентофаги—хищные рыбы. В настоящее время первый путь явно преобладает над вторым (Криксунов и др., 2005; Стерлигова и др., 2005).

Эвтрофирование и связанное с ним интенсивное заиление нерестилищ привели к резкому снижению выживаемости сиговых рыб. Другим мощным фактором, определившим сокращение численности сиговых рыб и в первую очередь ряпушки, стало спонтанное вселение в 1970-е годы корюшки *Osmerus eperlanus* (Решетников и др., 1982; Стерлигова и др., 2002).

Наблюдаемые процессы в состоянии водоема нашли свое отражение в изменении видового разнообразия и состава доминирующих видов паразитов рыб. Эвтрофирование обусловило нарастание зараженности сиговых рыб паразитами, цикл развития которых связан с планктоном (*Triaenophorus crassus*, *Diphyllbothrium dendriticum*), и метацеркариями трематод, главным образом диплостомидами. За наблюдаемый отрезок времени сокращение численности сигов и ряпушки сопровождалось практически утратой целого ряда специфических паразитов (*Henneguya zschokkei*, *Discocotyle sagittata* и др.). Однако, несмотря на серьезные изменения в состоянии популяций сиговых рыб и особенно ряпушки, показатели заражения большинством видов паразитов остались относительно стабильными (Новохацкая и др., 2005). В связи с этим нами предпринята попытка оценить изменения популяционных параметров специфического паразита лососевых цестоды *Proteocephalus longicollis* из ряпушки в условиях эвтрофируемого водоема.

Биология *P. longicollis* хорошо изучена. Цикл развития включает одного промежуточного хозяина — представителей отряда Calanoida и Cyclopoida. Типичный хозяин *P. longicollis* — европейская ряпушка *Coregonus albula* L. Паразит встречается в ряпушке круглогодично и имеет сложную возрастную структуру (Аникиева и др., 1983).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использовались данные ихтиологических и паразитологических сборов, проводившихся в период сентябрь—октябрь 1970—2005 гг. Материал обрабатывали по общепринятым методикам (Чугунова, 1959; Правдин, 1966; Решетников, 1980; Быховская-Павловская, 1985). Для паразитологического анализа вскрыто 225 экз. рыб и собрано 225 экз. червей. Изучали следующие показатели *P. longicollis*: экстенсивность и интенсивность заражения рыбы, индекс обилия (ИО), стадию развития паразита и его размеры. Различали молодых (неполовозрелых) и взрослых особей (половозрелых — со сформированными репродуктивными органами и зрелых — с яйцами). Среди взрослых гельминтов были выделены 4 размерные группы: мелкие — до 1.5 см дл., средние (1.6—2 см), крупные (2.1—2.5 см) и очень крупные (2.6—3.0 см). Особенности частотного распределения численности паразита в популяции хозяина оценивались согласно Иешко и др. (1987) и Иешко (1988).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Ряпушка Сямозера — в прошлом основная промысловая рыба. Учетные уловы ряпушки с 1932 по 2005 гг. колебались от 0.05 до 105 т (Стерлигова и др., 2002). С 1972 г. наблюдалось резкое снижение ее численности, связанное с ростом численности вселившейся корюшки. Длина ряпушки за многолетний период исследований колебалась от 7 до 22 см и масса от 3 до 126 г. Более мелких размеров она была в 1932—1936, 1954—1962, 1969—1972 гг., а более крупных, — начиная с 1973 г. и по настоящее время (рис. 1,

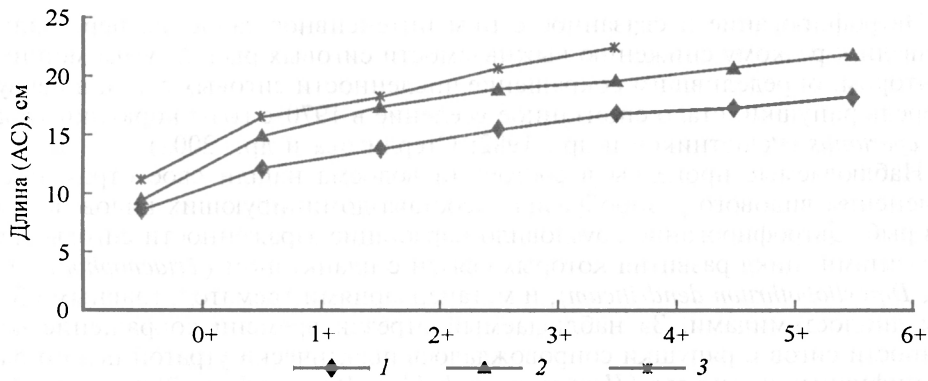


Рис. 1. Средние размеры ряпушки в разные годы.
Годы: 1 – 1954–1962, 2 – 1973–1979, 3 – 2002.

Fig. 1. Mean size of the vendace in different years.

2). Некоторые авторы также отмечали, что при падении численности ряпушки в озере всегда шло увеличение ее среднего размера и массы (Беляева, Покровский, 1958; Потапова, 1978, и др.).

Встречаемость и интенсивность заражения ряпушки цестодой *P. longicollis* в период с 1954 г. до начала 1970-х годов отличались низкими значениями (Шульман, 1962), которые соответствовали трофическому статусу водоема. Эвтрофирование и рост биомассы зоопланктона обеспечили уже в 1973 г. резкое повышение показателей зараженности ряпушки, которые достигли максимума в 1985 г. В настоящее время, несмотря на то что численность ряпушки достигла критических значений, встречаемость цестод в целом достаточно высока, хотя резко снизилась интенсивность инвазии (см. таблицу).

Анализ распределения численности цестод в популяции ряпушки выявил его соответствие негативно-биномиальному типу. Наиболее близкое согласование эмпирических и теоретических частот распределения отмечено в 1970 г. В последующие годы согласование постепенно снижалось, а наблюдения 1983 и 2003 гг. указывают на то, что распределение паразита перестало быть агрегированным. При этом значения интенсивности инвазии

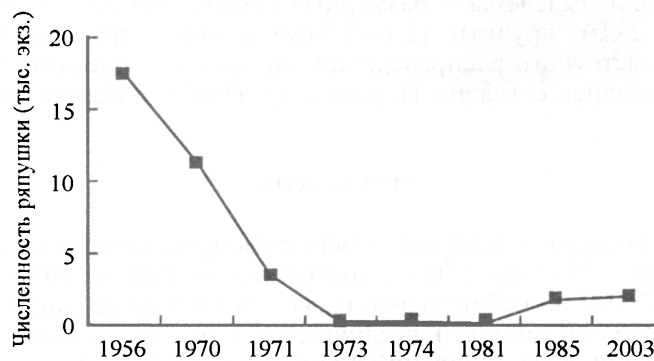


Рис. 2. Многолетняя динамика численности ряпушки.

Fig. 2. Long-term dynamics of the abundance of vendace.

Показатели встречаемости *P. longicollis* в ряпушке Сямозера
 Induces of *Proteocephalus longicollis* occurrence in the vendace from the Syamozero Lake

Годы	Встречаемость, %	Интенсивность, экз.	Индекс обилия, экз.	k	Соответствие НБР, %
1956	40.0	1–5	1.0		
1970	40.0	1–7	1.1	0.388	50–60
1971	37.7	1–43	1.9	0.189	30–40
1973	81.9	1–24	7.0	0.757	20–30
1974	65.0	1–12	2.5	0.751	30–40
1985	70.0	1–38	6.0	0.474	10–20
2003	62.5	2–9	2.4	0.976	5–10

не имели выраженных временных трендов, тогда как показатель (k) достиг максимальных значений (см. таблицу; рис. 3).

В структуре популяции цестод в период с 1971 по 1981 г. преобладали неполовозрелые особи (от 62 до 90 %), а в 1985 и 2003 гг. основу популяции составляли половозрелые цестоды (60–90 % от общей численности). Уста-

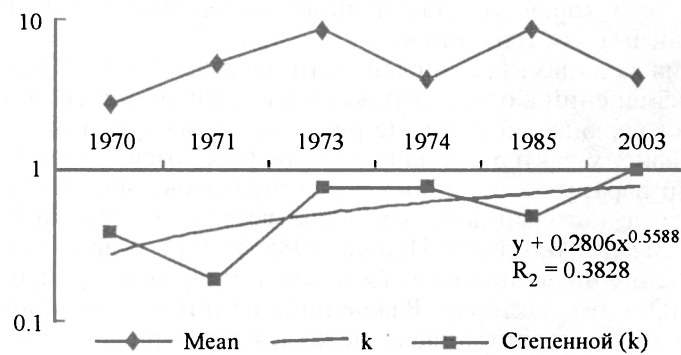


Рис. 3. Динамика средней численности и параметра агрегированности к *P. longicollis*.
 Fig. 3. Dynamics of mean abundance and the index of aggregation k for *Proteocephalus longicollis*.

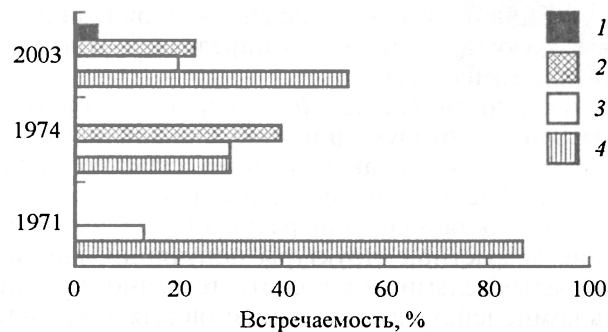


Рис. 4. Динамика размерных классов *P. longicollis*.
 1 – 2.6–3.0; 2 – 2.1–2.5; 3 – 1.6–2.0; 4 – до 1.5.
 Fig. 4. Dynamics of the *Proteocephalus longicollis* size classes.

новлены изменения в размерной структуре взрослых гельминтов, модальных классах и соотношении разноразмерных групп. В 1971—1973 гг. размерная структура *P. longicollis* была представлена первыми двумя классами. Более 80 % особей принадлежали к 1 классу (мелкие гельминты). В 1974 г. цестоды входили в 3 размерные класса приблизительно в равном соотношении (30, 30 и 40 %). В 2003 г. наблюдалась максимальная гетерогенность размерного состава цестод, впервые были отмечены цестоды 4-го класса (рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

В истории исследований состояния рыбного населения Сямозера выделяют несколько периодов. 1-й период (до 1960-х годов) характеризует водоем как сигово-окуневый с доминированием ряпушки. 2-й период, который охватывает 1970—1980-е годы, отражает резкое снижение численности сиговых рыб и увеличение доли корюшки, плотвы, ерша и окуня. 3-й период (1990—2002 гг.) соответствует преобладанию в озере окуня, плотвы, леща, судака и стабилизации численности корюшки, вызванной *Glugea hertvigi* (Иешко и др., 2000; Стерлигова, 2004; Криксунов и др., 2005). 4-й период (начиная с 2003 г.) связан с увеличением численности ряпушки и уменьшением численности корюшки. Дальнейшие исследования должны показать сохранится или нет эта тенденция.

Наблюдения за динамикой численности цестоды *P. longicollis* охватывают все периоды изменений в озере. Зараженность ряпушки цестодой *P. longicollis* до вселения корюшки и в начале роста ее численности поддерживалось на низком уровне, характерном для олиготрофных озер. Устойчивый характер отношений паразит—хозяин доказывает агрегированный характер распределения паразита, который достоверно соответствовал кривой НБР. Нашими исследованиями (Аникиева, Иешко, 1985; Иешко и др., 1987) показано, что распределение численности *P. longicollis* в популяции ряпушки контролируется комплексом факторов. Важнейшие из них — иммунное состояние хозяина и характер его питания, а также температурные условия водоема. Роль хозяина как регулятора численности и структуры популяции паразита проявляется в хорошем согласовании с кривой НБР.

В возрастной структуре популяции гельминта в начальный период преобладали неподовозрелые особи. Основу размерной структуры составляли цестоды длиной до 1.5 см, что также характерно для мелкой формы ряпушки (Аникиева и др., 1983). Высокая численность ряпушки в озере компенсировала ее невысокую зараженность и определяла относительно высокую численность популяции паразита.

Наращение численности *P. longicollis* в период активного эвтрофирования озера определило некоторую динамику показателей зараженности ряпушки, но в целом сохранился закономерный характер распределения численности паразитов. Высокая продуктивность водоема создавала условия для увеличения темпа роста и средних размеров рыб, а также изменения параметров размерно-возрастной структуры популяции паразита. Увеличение размеров половозрелых гельминтов и соответственно повышение их плодовитости явились компенсирующим механизмом выживаемости паразита при резком падении численности специфичных хозяев.

Изучение состояния популяции цестоды в 1985 и 2003 гг. выявило выраженные отличия от данных предыдущих лет не только в слабом соответствии НБР, но и в размерно-возрастной структуре *P. longicollis*. Основу попу-

ляции составили крупные половозрелые особи. Особенности распределения численности, размерная и возрастная структура популяции *P. longicollis* в 1985 и 2003 гг. позволяют характеризовать ее состояние, как качественно отличающееся от периода пятидесятых годов. Анализ параметров распределения численности и структуры популяции *P. longicollis* свидетельствует о неблагоприятном состоянии паразита и его хозяина в условиях эвтрофируемого водоема. Критический уровень численности специфичных хозяев (сига и ряпушки), видимо, в дальнейшем не способен поддерживать устойчивое состояние паразитарной системы *P. longicollis*.

Наблюдаемая в настоящее время невысокая зараженность ряпушки сходна с данными 1950-х годов (Шульман, 1962). Однако популяция паразита характеризуется качественно иными параметрами. В первую очередь иной размерно-возрастной структурой — важнейшим показателем ее состояния и способностью к размножению. Преобладание взрослых половозрелых гельминтов в структуре популяции и более крупные их размеры повышают репродуктивный потенциал популяции. Отсутствие выраженного согласования распределения численности цестод с НБР отражает нарушение устойчивых отношений взаимодействия популяций паразита и хозяина. Наблюдаемый рост значений параметра k свидетельствует о том, что распределение численности паразита становится не агрегированным.

Список литературы

- Аникиева Л. В., Иешко Е. П. 1985. Особенности распределения цестоды *Proteocephalus exiguus* в популяции ряпушки. В сб.: Экология паразитических организмов. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. 18—25.
- Аникиева Л. В., Малахова Р. П., Иешко Е. П. 1983. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л.: Наука. 16 с.
- Беляева К. И., Покровский В. В. 1958. Крупная ряпушка озер Карелии как объект искусственного разведения. Рыбное хозяйство Карелии (7). Петрозаводск. 25—67.
- Быховская-Павловская И. Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л. 121 с.
- Иешко Е. П. 1988. Популяционная биология гельминтов рыб. Л.: Наука. 118 с.
- Иешко Е. П., Аникиева Л. В., Павлов Ю. Л. 1987. Моделирование паразито-хозяйинных отношений на примере системы *Proteocephalus exiguus* и ряпушки *Coregonus albula*. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 161 : 63—72.
- Иешко Е. П., Евсеева Н. В., Стерлигова О. П. 2000. Роль паразитов рыб в пресноводных экосистемах на примере паразитов корюшки (*Osmerus eperlanus*). Паразитология. 34 (2) : 118—124.
- Криксунов Е. А., Бобырев А. Е., Бурменский В. А., Павлов В. Н., Ильмаст Н. В., Стерлигова О. П. 2005. Балансовая модель биотического сообщества Сямозера. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. 54 с.
- Новохацкая О. В., Иешко Е. П., Лебедева Д. И. 2005. Многолетние изменения паразитофауны сиговых (Coregonidae) рыб Сямозера (Южная Карелия). В сб.: Лососевидные рыбы Восточной Финноскандии. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. 97—102.
- Потапова О. И. 1978. Крупная ряпушка *Coregonus albula* L. Л.: Наука. 132 с.
- Правдин И. Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром. 376 с.
- Решетников Ю. С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука. 301 с.
- Решетников Ю. С., Попова О. А., Стерлигова О. П. 1982. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука. 234 с.
- Стерлигова О. П. 2004. Последствия случайного проникновения корюшки в экосистему Сямозера. В сб.: Экологические проблемы северных регионов и пути их решения. Апатиты. 49—51.
- Стерлигова О. П., Павлов В. Н., Ильмаст Н. В., Павловский С. А., Комулайнен С. Ф., Кучко Я. А. 2002. Экосистема Сямозера (биологический режим, использование). Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. 119 с.

- Стерлигова О. П., Павловский С. А., Ильмаст Н. В. 2005. Итоги изучения биологической продуктивности Сямозера. В сб.: Вопросы гидробиологии в XXI веке. СПб. 95 с.
- Чугунова Н. И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР. 162 с.
- Шульман С. С. 1962. Паразитофауна рыб Сямозерской группы озер. Тр. Сямозерск. компл. экспед. Петрозаводск. Карельск. фил. АН СССР. 173—244.

SUCCESSIONAL FEATURES OF THE DYNAMICS OF ABUNDANCE
AND POPULATION STRUCTURE OF THE CESTODE
PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS (ZEDER, 1800)
(CESTODA: PROTEOCEPHALIDAE)

L. V. Anikieva, E. P. Ieshko, O. P. Sterligova

Key words: cestode, *Proteocephalus longicollis*, Proteocephalidae, vendace, *Coregonus albula*, dynamics of abundance, population structure.

SUMMARY

Dynamics of abundance and changes of populations structure were investigated in a hostspecific parasite of salmonids, cestode *Proteocephalus longicollis* from the vendace *Coregonus albula* L. of the Syamozero Lake during the period of more than forty years. A relative stability of the values of infestation indices independently of significant changes in the abundance and population structure of the vendace is established. Changes in the distribution of abundance and population structure of *P. longicollis* are shown to be connected with the change of the water body's status resulting from eutrophication. These changes can be considered as reliable indices of the succession in freshwater bodies.