

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЧЕРНОМОРСКИХ ВИДОВ МОНОГЕНЕЙ ПО ЖАБРАМ РЫБ. МЕЖ- И ВНУТРИВИДОВЫЕ ОТНОШЕНИЯ КАК ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ИХ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

Проанализировано распределение 5 видов черноморских моногеней по жабрам рыб. Показано, что сила водного потока влияет на первичное распределение моногеней по жаберным дугам, в то время как распределение по секторам и зонам жабр определяется внутривидовыми отношениями, ведущими к увеличению шансов спаривания моногеней. В то же время межвидовые отношения не оказывают влияние на распределение моногеней. По-видимому, выбор моногеней тех или иных микролокализаций генетически детерминирован и может рассматриваться как видовой признак.

Сам факт неравномерного и неслучайного распределения моногеней по жабрам хозяев описан еще в конце 19 века [3]. С тех пор опубликовано большое количество статей, посвященных этому вопросу. В них большое внимание уделяется обсуждению факторов, влияющих на пространственное распределение моногеней. Так, Левеллин [10] высказал предположение, что главным фактором, определяющим распределение моногеней на жабрах рыбы, является неоднородность водного потока, проходящего через них. Сопоставление особенностей распределения моногеней с особенностями распределения водного потока в жаберной полости рыб выявило неоднозначные результаты. Ряд данных говорит о том, что распределение моногеней находится в прямой зависимости от

Таблица 1 Распределение двух видов *Lamellodiscus* по жабрам ласкиря *Diplodus annularis*

Table 1 Two species *Lamellodiscus* distribution on gill

Локализация	Количество особей		Критерий Фишера	
	экз.	% $\pm$ Sx/ σ	Fф	*
Части жаберного аппарата:				
правая	546	52 $\pm$ 12/50	0,06	—
левая	504	48 $\pm$ 12/50		
Жаберные дуги:				
I	325	30,9 $\pm$ 11/46	0,38	—
II	425	40,5 $\pm$ 12/49		
III	260	24,8 $\pm$ 10/43	3,59	+
IV	40	3,8 $\pm$ 12/19		
Сектора жабр:				
1	72	6,9 $\pm$ 6/25	3,47	+
2	310	29,5 $\pm$ 11/45		
3	570	54,3 $\pm$ 12/50	11	+
4	98	9,3 $\pm$ 7/29		
Зоны жабр:				
дистальная	687	65 $\pm$ 11/48	3,5	+
проксимальная	363	35 $\pm$ 11/48		

* - достоверными (+) считались различия при $F_{\text{ф}} > F_{\text{ст}}$ для 5% уровня значимости

силы водного потока [1, 14 и др.]. Другие данные показывают, что моногеней избегают сильных токов воды [1, 7 и др.]. Распределение некоторых видов моногеней занимает промежуточный характер между этими двумя типами [11]. Кеннеди [6] же вообще считает, что локализация моногеней не зависит от направления токов воды.

В данной работе мы поставили перед собой цель выяснить в какой мере на распределение моногеней по жабрам рыб влияет сила водного потока, а в какой - иные причины.

Материал и методика. Нами проанализировано распределение по жабрам 5 видов моногеней: *Diplectanum aculeatum* Parona et Perugia, 1889 и *D. similis* Bychowsky, 1957 на 15 экз. горбыля, *Axine belones* Abildgaard, 1794 на 8 экз. саргана и *Lamellodiscus elegans* Bychowsky, 1957 и *L. fraternus* Bychowsky, 1957 на 18 экз. морского карася. Полученные данные обработаны статистически. Для определения

© Е. В. Дмитриева, 2000

Экология моря. 2000. Вып. 53

достоверности различий в распределение особей по участкам жаберного аппарата использован критерий Фишера.

Результаты и обсуждение. Моногеней родов *Lamellodiscus* и *Diplectanum* встречаются на правых и левых жабрах в равной степени (табл.1,2); в противоположность им особи *Axine belones* в большей степени поражают левую половину жаберного аппарата (табл.3). Показатели инвазии саргана *A.belones* невысоки: у 7 зараженных хозяев встречено по 1-4 экз. и только на одном саргане было 15 экз. моногеней. Эти паразиты очень неравномерно распределены по жабрам хозяина, образуя скопления по 3 и даже 6 особей. Такое агрегированное обитание, видимо, обеспечивает при низкой интенсивности инвазии наибольшую вероятность перекрестного оплодотворения. И именно этот фактор, вероятно, и определяет распределение данного вида моногеней по жабрам, которое носит столь несимметричный характер.

Таблица 2 Распределение двух видов *Diplectanum* по жабрам *Sciaena umbra*

Table 2 Distribution of two species *Diplectanum* on *Sciaena umbra* gill

Локализация	<i>D.aculeatum</i>					<i>D.similis</i>				
	Кол-во особей		Крит. Фишера			Кол-во особей		Крит. Фишера		
	экз	% + Sx/ σ	Fφ	*		экз	% + Sx/ σ	Fφ	*	
Части жаберного аппарата:										
правая	499	47±13/50	0,11	—		172	49±13/50	0,01	—	
левая	562	53±13/50				178	51±13/50			
Жаберные дуги:										
I	125	11,8±8/32	5,5	+		61	17,4±10/38	0,5	+	
II	505	47,6±13/50				98	28±11,6/45			
			0,5	—				1,3	—	
III	370	34,9±12/48	4,5	+		168	48±13/50	8,2	+	
IV	61	5,7±12/23				23	6,6±6/25			
Сектора жабр:										
1	122	11,5±8/32	7,9	+		37	10,6±8/30	0,6	—	
2	578	54,5±13/50				72	20,6±10/40			
			2,8	+				4,5	+	
3	272	25,6±11/44	1,6	+		195	55,7±13/50	7,5	+	
4	89	8,4±7/28				46	13,1±9/34			
Зоны жабр:										
дистальная	966	91±7,4/29	60	+		—	—			+
проксимальная	95	9±7,4/29				350	100			

* - достоверными (+) считались различия при Fф > Fст для 5% уровня значимости

Анализ распределения *Diplectanum* spp. и *Lamellodiscus* spp по жаберным дугам показал, что первые наиболее многочисленны на II и III дугах, а вторые на I-III (табл. 1,2), и все эти виды явно избегают IV жаберную дугу.

Поскольку максимальные потоки воды проходят между I и II, II и III жабрами [1], то, очевидно, распределение данных видов моногеней находится в прямой зависимости от степени омываемости жабр. В то же время, в распределении *Axine belones* не отмечено достоверного предпочтения какой-либо жаберной дуги.

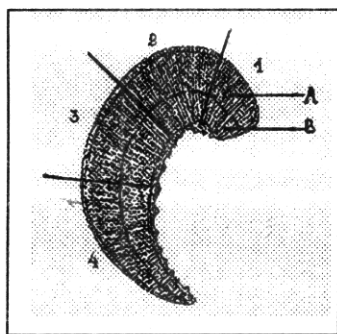


Рис. 1 Схема деления жабры. Сектора: 1-спинной; 2-сектор изгиба; 3-средний; 4-брюшной. Зоны: А -дистальная; В - проксимальная

Fig. 1 Scheme of gill selection. Gill region: 1- dorsal; 2-section of curve; 3-middle; 4-ventral. Gill zone: А-distal; В-proximal

изгиба жабры, во 2 секторе, который также довольно сильно омывается водой. Все особи *D. similis* локализуются в проксимальной зоне жабр, в отличие от *D. aculeatum*, предпочитающего дистальную зону. Подобное распределения двух видов рода *Diplectanum*, по-видимому, определяется не только силой потока воды через тот или иной участок жабры (в целом, они демонстрируют прямую зависимость своего распределения от силы водного потока), но и меж- и внутривидовыми отношениями.

В соответствии с традиционной теорией ниш два близкородственных вида для своего сосуществования должны оккупировать различные ниши [5]. Межвидовая конкуренция препятствует сосуществованию экологически близких видов, которое возможно только благодаря разделению ресурсов. Последнее же возможно не только в пространстве, но и во времени. Однако временное перекрывание встречаемости многих видов моногеней высоко, поэтому наиболее реальным путем разделения ресурсов представляется использование паразитами различных микролокализаций.

Роде [13] выделяет две группы факторов, влияющих на ограничение ниш у морских паразитов. Внешние факторы (для двух близкородственных

Мы проанализировали распределение, отмеченных выше моногеней по секторам и зонам жабры. В литературе принято деление жабр в основном на 3 сектора: спинной, средний и брюшной [1]. Мы выделили на каждой жабре 4 сектора и 2 зоны, поделив спинной сектор на два и выделив при этом "сектор изгиба" (2 сектор) (рис.1). По нашим наблюдениям, этот участок жабры, разительно отличающийся от соседних участков численностью локализующихся здесь моногеней, естественно выделяется.

Некоторые исследователи также делили жабру на 4 сектора [9], но принципиальным отличием нашего деления является выделение именно "сектора изгиба". В распределении *A. belones* не выявлено достоверного предпочтения какого-либо сектора жабр (табл.3), но, как и большинство крупных моногеней, крепятся они исключительно в проксимальной зоне жабр. Моногеней *Lamellodiscus spp.* и *Diplectanum similis* предпочитают 3 жаберный сектор, омываемый водой наиболее интенсивно. Большинство же особей *D. aculeatum* было сосредоточено в месте

Таблица 3 Распределение *Axine belones* по жабрам саргана *Belone belone*

Table 3 *Axine belones* distribution on *Belone belone* gill

Локализация	Количество особей		Критерий Фишера	
	экз.	% ± Sx/ σ	Fφ	*
Части жаберного аппарата:				
правая	7	27±11,5/33	8	+
левая	19	73±11,5/33		
Жаберные дуги:				
I	4	15,4±13/36	1,95	—
II	12	46,2±18/51		
III	6	23±14,8/42	0,15	—
IV	4	15,4±13/36		
Сектора жабр:				
1	7	27±15,7/44	0,03	—
2	6	23±14,8/42		
3	5	19,2±14/40	0,3	—
4	8	30,8±16/45		
Зоны жабр:				
дистальная	—	—		+
проксимальная	26	100		

* - как в табл. 1

видов это - межвидовая конкуренция и укрепление репродуктивного барьера) и внутренние факторы, из которых основным, по [13], является увеличение шансов перекрестного оплодотворения. Анализируя все факторы, Роде приходит к выводу, что основным механизмом ограничения ниш являются внутривидовые отношения, ведущие к увеличению шансов спаривания. Данные других авторов о том, что микролокализация близкородственных видов моногеней одинакова при смешанных и одновидовых инвазиях, подтверждают отсутствие конкурентных отношений между ними [2, 4]. Вместе с тем, в ряде работ указывается на наличие конкуренции между видами моногеней и вытеснение одного вида другим [9,12].

Таким образом, авторы, рассматривавшие вопросы взаимодействия жаберных сообществ моногеней, придерживались двух крайних точек зрения на проблему существования между последними антагонистических конкурентных отношений. Коскивара с соавторами [7,8] показали, что модель такого взаимодействия зависит от сезона и жизненного цикла моногеней. Так, дактилогиридные сообщества на жабрах плотвы могут считаться изолированными в течение некоторых сезонов и взаимодействовать в течение других. Для некоторых пар видов рода *Dactylogyrus* при росте их численности было установлено уменьшение степени перекрывания ниш при увеличении ширины самих ниш. Это может быть следствием возникшей конкуренции в период высокого разнообразия и численности видов.

Сторонники теории конкурентных отношений дулетных видов моногеней основывают свои выводы в том числе и на том, что один из двух видов многочисленен и имеет более широкое распространение на жабрах хозяина [2,4]. Наши данные о встречаемости двух видов *Diplectanum* показывают, что, действительно, один из них - *D.aculeatum*, более многочисленен (ИО.=71), чем другой - *D.similis* (ИО.=23). Однако нам это не кажется доказательством "вытеснения" одного вида другим. Более вероятно, что их различная численность является приспособлением к двум различным нишам, имеющим разную емкость. Анализ распределения этих видов по жабрам показал их пространственную разграниченность. Так, *D.aculeatum* предпочитает локализоваться на II жаберной дуге, во 2 секторе и дистальной зоне, а *D.similis* - на III жаберной дуге, в 3 секторе и проксимальной зоне жабр (табл.2). Кроме того, нами установлено, что репродуктивный барьер усиливается временным разграничением сроков размножения. Так, на исследованных в апреле 1996 г. горбылях, отмечалось большое количество яиц и молодых особей *Diplectanum aculeatum* и в то же время все особи *D.similis* были взрослые, но не имели зрелых яиц. Таким образом, мы считаем, что межвидовая конкуренция среди исследованных видов моногеней отсутствует.

Таким образом, мы выявили две модели распределения моногеней по жабрам рыб. В случае с *Axine belones*, микролокализация моногеней определяется силой водного потока, при этом паразиты предпочитают места с наименьшим током воды. В то же время распределяются они по жаберной дуге крайне неравномерно, образуя скопления, что увеличивает шансы перекрестного оплодотворения. Распределение видов *Diplectanidae* по жаберным дугам также зависит от силы водного потока, но при этом прямо пропорционально последней, что, возможно, связано с пассивным распределением личинок и их последующей миграцией преимущественно в пределах жаберной дуги, на которую они первично осели. Постларвальная же миграция к строго определенным участкам жаберной дуги определяется, по-видимому, как и в случае с *Axine belones*, внутривидовыми отношениями, ведущими к увеличению шансов спаривания.

Выводы: Сила водного потока проходящего через тот или иной участок жабр, оказывает влияние только на первичное распределение моногеней по жаберным дугам. Постличиночные же стадии активно перемещаются в поисках наиболее благоприятных мест и выбор ими микролокализаций генетически детерминирован и может рассматриваться как видовой признак.

1. Герасев П.И., Старовойтов В.К. О методах изучения распределения моногеней по жабрам рыб // Паразитология. - 1994. - 28, вып.4. - С. 303 - 308.
2. Buchmann K. Microhabitats of monogenean gill parasites on european eel (*Anguilla anguilla*) // J.Fish.Biol. - 1989. - 35, N4. - P. 599 - 601.
3. Cerfontaine P. Contribution a l'etude des Octocotylides. IV. Nouvelles observation de *Dactylocotyle luscaei* // Arch.Biol. - 1898. - 15,N2. - P.301-328
4. Euzet L., Sanfilippo D. *Ligophorus parvicirrus* n.sp. (Monogenea, Ancyrocephalidae) parasite de *Liza ramada* (Risso, 1826) (Teleostei, Mugilidae) // Ann. Parasitol. Hum. Comp. - 1983. - 58, N4. - P. 325 - 335.
5. Hutchinson G.E. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? // American Naturalist. - 1959. - N93. - P. 76 - 82.
6. (Kennedy C.R.) Кеннеди К.Р. Экологическая паразитология. - М.: Мир, 1978. - 231 с..
7. Koskivaara M., Valtonen E. *Dactylogyrus* (Monogenea) communities on the gills of roach in three lakes in central Finland // Parasitol. - 1991. - 104. - P. 263 - 272.
8. Koskivaara M., Valtonen E., Vuori K.-M. Microhabitat distribution and coexistence of *Dactylogyrus* species (Monogenea) on the gills of roach // Parasitol. - 1992. - 104. - P. 273 - 281.
9. Lambert A., Maillard C. Repartition branchiale de deux Monogenes: *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) Diesing, 1985 et *Diplectanum laubieri* Lambert et maillard, 1974 (Monogenea, monopisthocotylea) parasites simultanes de *Dicentrarchus labrax* (Teleosteen) // Ann.Parasitol. - 1975. - 50, N6. - P. 691 - 699.
10. Llewellyn J. The host-specificity, micro-ecology, adhesive, attitudes and comparative morfology of some trematode gill parasites // J.Mar.Biol.Ass.U.K. - 1956. - 35. - P. 19 - 30.
11. Llewellyn J., Macdonald S. Host-specificity and speciation in Diclidophoran (Monogenean) gill parasites of Trisopterian (Gadoid) fishes at Plymouth // J.Mar.Biol.Ass.U.K. - 1980. - 60. -P. 73 - 79
12. (Oliver G.) Оливер Г. Новые наблюдения над биологией и экологией некоторых Diplectanidae (Monogenea, Monopisthocotylea) // Исследования моногенетических сосальщиков: Тр. биолого-почвенного института. - 1976. - 34. - С. 104 - 108.
13. Rohde K. Ecology of marine parasites. - Queensland, 1982. - 180 p.
14. Wootten R. The spatial distribution of *Dactylogyrus amphibothrium* on the gills of ruffe *Gymnocephalus cernua* and its relation to the relative amounts of water passing over the pars of the gills // J.Helminthol. - 1974. - 48. - P. 167 - 174.

Институт биологии южных морей НАНУ,
г.Севастополь

Получено 20.03.2000

E.V. DMITRIEVA

DISTRIBUTION OF THE BLACK SEA MONOGENEANS ON FISH GILLS. INTER- AND INTRASPECIFIC RELATIONSHIPS AS CAUSE OF THEIR DISTRIBUTION

Summary

Distribution of five Black Sea monogenean species on fish gills are analysed. It is revealed that force of the gill ventilating current influences on originally distribution of monogeneans among gill-arches. Distribution on gill regions and zones is determinated by intraspecific relationships leading to enhancement of chances to mate. Interspecific relationships don't essentially influence on the distribution of monogenean. Choice of microhabitats by monogeneans is genetically determinated and is species characters.

* - В список цитированной литературы включена только часть проанализированных автором источников, что обусловлено ограниченным объемом статьи.