

На правах рукописи

Новохацкая
Ольга Викторовна

**ПАЗАРИТОФАУНА РЫБ
ЭВТРОФИРУЕМЫХ ОЗЁР
(на примере Сязозера)**

03.00.19 – паразитология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург – 2008

Работа выполнена в лаборатории паразитологии животных и растений
Института биологии Карельского научного центра
Российской Академии Наук

Научный руководитель: доктор биологических наук,
профессор **Е. П. Иешко**

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
профессор **Ю. А. Стрелков**

кандидат биологических наук,
Б. С. Шульман

Ведущая организация: кафедра зоологии и экологии
эколого-биологического факультета
Петрозаводского государственного
университета

Защита состоится 11 ноября в 14 часов на заседании диссертационно-
го совета Д 002.223.01 при Зоологическом институте РАН по адресу:
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1.

Факс (812)328-29-41
E-mail: brach@zin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического ин-
ститута РАН

Автореферат разослан 1 октября 2008 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук

О. Г. Овчинникова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. Современные представления о сукцессии озёр основываются на данных об эвтрофировании водоёмов центральной и северной Европы. Общепринятая концепция предполагает, что водоёмы проходят последовательно разные по трофности стадии, от олиготрофных и заканчивая эвтрофными. Данный подход является развитием идей Тинемана и Герда, которые дали понятию «водная экосистема» преимущественно трофо-динамическое толкование (Герд, 1947, 1949; Thienemann, 1925, 1926; и др.). Однако не все исследователи согласны, что переход от олиготрофности к эвтрофности идет через мезотрофность и является единственным возможным путем развития водоёмов. В последние годы появляются работы, характеризующие процессы деэвтрофикации или реолиготрофирования водоёмов (Решетников, 2004). Кроме того, существуют палеоэкологические свидетельства того, что водоём может становиться эвтрофным, а затем возвращаться к олиготрофии, и подобный цикл может повторяться несколько раз (Анциферова, 2000, 2005).

Эвтрофирование пресных водоёмов – одна из актуальных проблем современности. Под действием антропогенных факторов (сельское хозяйство, бытовые и промышленные стоки) наблюдается избыточное поступление биогенов, которые существенно изменяют структуру экосистемы, начиная от бактерио-, фито-, зоопланктона, заканчивая бентосом и рыбами. Трофический статус водоёма, определяющий разнообразие и продуктивность гидрофауны, является важным фактором в формировании паразитофауны рыб (Быховская, 1935; Шульман и др., 1974; Казаков, 1980; Иешко и др., 1982; Жохов, Тютин, 1994; Пугачева, Жохов, 1996; Румянцев, 1996, 2000, 2007; Куперман, Жохов, 1997; Петрова, 2003; Петухов, 2003; Esch, 1971; Hartmann, Numann, 1977; Balling, Pfeifer, 1997; Valtonen et al., 1997). В большинстве случаев исследования закономерностей изменения фауны паразитов озёр характеризуют особенности зараженности рыб из разнотипных озёр, имеющих разную историю развития. Показано, что в пресноводных водоёмах, помимо сезонных и локальных колебаний, фауна паразитов претерпевает направленные изменения за длительный (многолетний) период времени, что свидетельствует об исключительной лабильности паразитарных систем, чутко откликающихся на любые изменения в гидрологическом и гидробиологическом режиме водоёмов (Румянцев, 1996).

Сведения о тенденциях изменений фауны паразитов рыб за многолетний период имеют в настоящее время особую значимость в связи с расширением рекреационных зон на водосборе и побережье водоёмов, а так же возросшей антропогенной нагрузкой, обусловленной развитием садкового форелеводства.

Кроме того, серьёзные последствия для пресноводных сообществ связаны с проникновением чужеродных видов (Кудерский, 1967; Тютин, Медянцева, 2003; Барская и др., 2006; Жохов, Пугачева, 2006; Тютин, Слынько, 2006; Johnsen, Jensen, 1986; Duggan et al., 2003). Расселение паразитов за пределами естественного ареала практически не поддается регулированию. Эпизоотии приводят к резкому снижению численности хозяев. Эффект в борьбе с паразитами достигается очень редко и с большими затратами. Поэтому проблема антропогенной инвазии видов относится к одному из важнейших направлений фундаментальных и прикладных исследований.

Для изучения закономерностей динамики паразитофауны рыб в условиях значительных изменений экосистемы нами было выбрано оз. Сямозеро – третий по величине водоем Южной Карелии (бассейн Онежского озера, водосбор р. Шуя). Уникальные гидрологические, гидробиологические, ихтиологические и ихтиопаразитологические данные охватывают более чем 50-летний период. Комплексные многолетние данные позволяют дать наиболее полную характеристику процессов, происходящих в паразитофауне рыб эвтрофируемого водоема.

Цель исследований – изучить современное состояние паразитофауны рыб Сямозера. Выявить основные закономерности формирования паразитофауны рыб и динамики численности отдельных видов паразитов в условиях эвтрофируемого водоёма.

В задачи исследований входит:

1. Определить современный видовой состав и встречаемость паразитов рыб Сямозера
2. Выявить многолетние изменения видового состава и зараженности рыб паразитами, связанные с изменением трофического статуса водоёма, выявить виды-индикаторы для оценки темпов и направления сукцессий водоёмов
3. Установить закономерности формирования паразитофауны в зависимости от структуры ихтиофауны и численности доминирующих видов рыб
4. Дать характеристику становления паразитофауны вида-вселенца – корюшки
5. Оценить эпизоотическую ситуацию Сямозера

Научная новизна. Изучена современная фауна паразитов рыб оз. Сямозера. Уточнён видовой состав инфузорий и трематод рода *Diplostomum*. Пять видов паразитов впервые обнаружены в исследуемом водоёме (*Glugea sp.*, *Henneguya sp.*, *Myxobolus improvisus*, *Apatemon annuligerum*, *Oswaldocruzia filiformis*). Трематода *A. annuligerum* впервые выявлена для фауны паразитов рыб Карелии. Для 36 видов паразитов показано расширение круга хозяев-рыб в Сямозере. Впервые исследованы закономерности формирования фауны паразитов рыб, обусловленные эвтрофировани-

ем, выявлены виды-индикаторы для оценки эвтрофирования. Показаны этапы становления паразитофауны нового для водоёма вида рыб – корюшки. Впервые дан анализ развития эпизоотии корюшки, вызванной микроспоридией *Glugea hertwigi* за 25-летний период.

Практическая значимость. Полученные данные позволяют оценить состояние экосистемы и дать прогноз паразитологической ситуации на водоёме. Результаты могут быть использованы при разработке мероприятий по рациональному использованию рыбных запасов в Сямозере и других водоёмах Северо-Запада. Сведения по паразитам рыб представляют интерес для медицинской и ветеринарной служб, рыбоводов. Материалы диссертации могут быть применены в лекционных курсах для студентов ВУЗов по специальностям «Зоология», «Паразитология» и «Рыбоводство».

Апробация работы. Материалы работы были представлены на Международной конференции «Основные достижения и перспективы развития паразитологии» (Москва, 2004), Всероссийской конференции «Сибирская зоологическая конференция» (Новосибирск, 2004), Первом и Втором съездах Скандинаво-Балтийского общества паразитологов (Вильнюс, 2005; Рованиemi, 2007), Международной научной конференции «Фауна, биология, морфология и систематика паразитов» (Москва, 2006), XXVIII Международном симпозиуме Европейского общества нематологов (София, 2006), IX Съезде гидробиологического общества (Тольятти, 2006), IV Международной школе по теоретической и морской паразитологии (Калининград, 2007).

Благодарности. Автор выражает благодарность своему научному руководителю д.б.н., профессору Е.П. Иешко. Приношу благодарность д.б.н Л.В. Аникиевой, к.б.н. Н.В. Евсеевой, к.б.н. Ю.Ю. Барской, и всем сотрудникам лаборатории паразитологии животных и растений ИБ КарНЦ РАН за внимание и интерес к работе. Благодарю к.б.н. Д.И. Лебедеву за помощь в обработке материала. Отдельная признательность д.б.н. О.П. Стерлиговой и всем сотрудникам лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных за предоставленный ихтиологический материал и его обработку. Выражаю признательность сотрудникам Корзинского стационара за оказанное содействие при проведении полевых исследований. Автор благодарит В.Ф. Никитина и В.М. Никитину за помощь в добыче рыбы для исследования.

Публикации. Всего опубликовано 30 работ, в том числе по теме диссертации – 21, из них 4 статьи в рецензируемых журналах.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 164 страницах, включая 17 таблиц, 40 рисунков. Работа состоит из введения, восьми глав, заключения, выводов и списка литературы, содержащего 210 публикаций, из них 63 источника на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Характеристика Сямозера

Сямозеро является третьим по величине водоёмом Южной Карелии (бассейн Онежского озера, водосбор р. Шуя). В озере обитает 24 вида рыб, относящихся к 11 семействам, среди которых массовыми являются корюшка, ёрш, окунь, судак (Стерлигова и др., 2002).

Весь период исследований оз. Сямозера можно условно разделить на три отрезка, соответствующих этапам развития озера (Криксунов и др., 2005). В первый период (1954-1956 гг.), когда антропогенное влияние было незначительное, преобладал процесс естественного эвтрофирования водоёма. В ихтиофауне доминировали ряпушка, окуневые рыбы и лещ. Второй период (1973-1985 гг.) связан со значительным антропогенным воздействием на Сямозеро, которое наблюдалось с конца 1970-х вплоть до конца 1980-х годов. Резко увеличилось поступление биогенов, в результате мелиорации произошло снижение уровня воды и сокращение литоральной зоны озера. В питании рыб возросла роль планктона (Фрейндинг и др., 1977). Сократилась численность сиговых рыб и леща, увеличилась роль карповых и окунёвых рыб. Значительные перестройки в ихтиофауне Сямозера вызвало вселение корюшки. Современный период (с 1990-х годов) характеризуется снижением антропогенной нагрузки, намечаются тенденции к замедлению процессов эвтрофикации. Ведущую роль в ихтиофауне играют корюшка, окунь, ёрш, судак и лещ.

Глава 2. Материал и методика

Материалом для настоящей работы послужили собственные паразитологические исследования рыб в южной (Эссойльская губа) и юго-западной (Сяргилахта) частях оз. Сямозера, проводившиеся с июля по сентябрь 2003 – 2007 гг. Кроме того, анализировались ранее опубликованные результаты (Шульман, 1962; Малахова, Иешко, 1977; Иешко, Малахова, 1982; Аникиева и др., 1983; Голицына, 1985; Евсеева и др., 1999; Иешко и др., 2000) и архивные данные лаборатории паразитологии животных и растений Института биологии КарНЦ РАН за 1979-1991 гг.

Всего исследовано 432 экземпляра рыб 12 видов, относящихся к 11 родам, 6 семействам. Изучена паразитофауна рыб с различным типом питания: планктофаги, бентофаги, хищники, детритофаги и рыбы со смешанным типом питания. Не исследовались редкие и единично встречающиеся виды рыб. Рыба для исследования отлавливалась с помощью сетей (ячея 25-40 мм) и удочки.

Сбор и обработка паразитологического материала проводились методом полного паразитологического вскрытия (Догель, 1933; Быховская-Павловская, 1985) с учетом модификаций, предложенных для изучения

микоспоридий (Донец, Шульман, 1973), дактилогирид и гиродактилид (Гусев, 1983), метацеркарий трематод (Судариков, Шигин, 1965; Шигин, 1986; Судариков и др., 2002).

Методом полного паразитологического вскрытия исследовано 202 экз. рыб: ряпушка (*Coregonus albula*) – 30 экз., сиг (*Coregonus lavaretus pallasii*) – 24, европейская корюшка (*Osmerus eperlanus*) – 15, щука (*Esox lucius*) – 10, лещ (*Abramis brama*) – 18, укляя (*Alburnus alburnus*) – 18, елец (*Leuciscus leuciscus*) – 1, плотва (*Rutilus rutilus*) – 15, налим (*Lota lota*) – 15, ёрш (*Gymnocephalus cernuus*) – 15, окунь (*Perca fluviatilis*) – 23, судак (*Stizostedion luciopercae*) – 18.

Методом неполного паразитологического вскрытия исследовано 230 рыб. Для изучения влияния возраста рыб на паразитофауну были проведены неполные вскрытия 36 экз. ряпушки трех возрастных групп из Сяргилахты. Из Эссойльской губы и из Сяргилахты были проведены дополнительные вскрытия корюшки на зараженность микроспоридиями *Glugea hertwigi* (120 рыб, из них для 90 рыб учитывалась фауна паразитических Metazoa). На наличие *Triaenophorus crassus* дополнительно вскрыто 6 сигов, на *Ligula intestinalis* исследовано 15 лещей, 1 укляя и 33 плотвы из Эссойльской губы, 13 экз. плотвы из Сяргилахты.

Препараты просматривались с помощью микроскопов МБИ-3, МБС-9. Рисунки выполнены с помощью рисовальных аппаратов РА-4 и РА-7.

Основными пособиями при определении паразитов служили «Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР» (1984, 1985, 1987), для идентификации трематод – «Метацеркарии трематод – паразиты гидробионтов России», т. 1. (Судариков и др., 2002). Систематика инфузорий приводится по А.В. Янковскому (2007); микроспоридий – по Исси, Воронин, 2007; микоспоридий – по Пугачев, Подлипаев, 2007, цестод – по Халил с соавторами (Khalil et al., 1994) и Шольц и Ханзелова (Scholz, Hanzelova, 1998), трематод – по Гибсону с соавторами (Gibson, 1996; Gibson et al., 2002; Jones et al., 2005), нематод – по Моравецу (Moravec, 1994), скребней – по Амину (Amin, 1985).

Для характеристики зараженности рыб использовались следующие показатели: экстенсивность, интенсивность инвазии и индекс обилия. Для оценки разнообразия паразитов применялся коэффициент Жаккара, характеризующий степень различий (сходства) фауны (Мэгарран, 1992). Для оценки меры доминирования использовался индекс Бергера-Паркера (d) (Мэгарран, 1992). При изучении динамики зараженности рыб паразитами анализировался тип распределения (Бреев, 1972). Статистическая обработка материалов проводилась с помощью программ EXCEL, QUANTITATIVE PARASITOLOGY 2.0 (Rozsa et al., 2000), STATISTICA v. 5.5., BIODIV 4.1.

Глава 3. Систематический обзор паразитов рыб

В главе приводится список паразитов рыб Сямозера, обнаруженных нами, а так же выявленных ранее – по литературным источникам (Шульман, 1962; Малахова, Иешко, 1977; Иешко, Малахова, 1982; Аникиева и др., 1983; Голицына, 1985; Евсева и др., 1999; Иешко и др., 2000) и архивным данным лаборатории паразитологии животных и растений Института биологии КарНЦ РАН за 1979-1991 гг. Список паразитов 16 видов рыб насчитывает 165 видов, относящихся к следующим систематическим группам: Mastigophora – 3, Microsporidia – 4, Muxosporidia – 35, Ciliophora – 24, Monogenea – 28, Cestoda – 14, Trematoda – 30, Nematoda – 13, Acanthocephala – 3, Hirudinea – 3, Mollusca – 1, Crustacea – 7. Для каждого вида приводится круг хозяев, локализация, интенсивность и экстенсивность инвазии в различные годы, принадлежность к фаунистическим комплексам. Для малоизученных или впервые описанных для водоёма видов дано описание, морфометрия, сделаны оригинальные рисунки и фотографии.

Впервые для паразитофауны рыб Сямозера обнаружены микроспоридии *Glugea sp.* (судак), микроспоридии *Muxobolus improvisus* (елец) и *Heneguya sp.* (уклея), трематода *Apatemon annuligerum* (окунь, щука), нематода *Oswaldocruzia filiformis* (налим). Уточнён видовой состав инфузорий, включающий 24 вида, в том числе 11 ранее не отмеченных в Сямозере. С учётом современной систематики (Судариков и др., 2002) выполнена ревизия фауны метацеркарий трематод рода *Diplostomum*, выявлено 9 видов.

Глава 4. Эколого-фаунистический анализ паразитофауны отдельных видов рыб Сямозера

Глава содержит обзор фауны паразитов каждого из исследованных видов рыб с указанием экстенсивности, интенсивности инвазии и индекса обилия для всех обнаруженных видов паразитов. Выявлены экологические особенности паразитофауны отдельных видов хозяев (зависимость паразитофауны от типа питания рыб, образа жизни, возраста).

Влияние возраста хозяина на формирование фауны паразитов отражено на примере корюшки и ряпушки. В паразитофауне ряпушки в возрасте от +2 до +5 наиболее многочисленны и разнообразно представлены трематоды. Для двух обнаруженных видов трематод рыбы являются окончательными хозяевами, остальные четыре вида встречаются у рыб на стадии личинки. Динамика зараженности ряпушки паразитами показывает, что с возрастом роль цестод в паразитофауне снижается, а трематод – увеличивается, что обусловлено уменьшением доли планктона и увеличением роли бентоса в питании более взрослых особей. Возрастные изменения паразитофауны корюшки

проявляются в увеличении заражения рыб метацеркариями и цестодами *Diphyllbothrium ditremum*.

Выявлено низкое сходство зараженности ряпушки ($C_j=0.189$) и корюшки ($C_j=0.380$) из разных районов озера паразитами. Отличия зараженности ряпушки значимы для трематод *Phyllodistomum umblae*, *Diplostomum gasterostei* и *Ichthyocotylurus erraticus* ($p<0.05$). Зараженность корюшки из Эссойльской губы трематодами *Diplostomum gasterostei*, *D. chromatophorum* и *I. erraticus* также достоверно выше таковой в Сяргилахте ($p<0.05$). Эти данные свидетельствуют о различной степени эвтрофирования отдельных участков озера и о наличии локальных стад этих рыб.

Глава 5. Современное состояние паразитофауны рыб Сямозера как пример паразитофауны эвтрофируемого водоема

Паразитофауна рыб Сямозера богата в видовом отношении и включает 165 видов. Из всех видов паразитов 64 имеют простой жизненный цикл, среди которых преобладают моногении. Остальные 101 развиваются со сменной хозяев, наиболее многочисленны среди них миксоспоридии и трематоды. Преобладают паразиты, первыми промежуточными хозяевами для которых служат бентосные организмы (77 видов). Для 18 видов паразитов первыми промежуточными хозяевами являются представители зоопланктона. Трипаносомы развиваются в пиявках, а заражение налима нематодой *Oswaldocruzia filliformis* связано, вероятно, с питанием амфибиями. Рыбы являются окончательными хозяевами для 73 видов паразитов со сложным жизненным циклом. Значительно меньше паразитов (25 видов) завершают свое развитие в рыбадных птицах и млекопитающих.

Тип Mastigophora представлен двумя классами – Kinetoplastidea и Diplomonadea, включающими два (*Trypanosoma carassi*, *Trypanosoma sp.*) и один (*Hexamita truttae*) вид паразитов, соответственно. Тип Microsporidia насчитывает четыре вида: *Glugea sp.* обнаружена у судака, *Glugea hertwigi* специфична для корюшки, *G. fennica* – для налима, *Pleistophora acerinae* – для ерша.

Наиболее разнообразно в видовом отношении представлена фауна миксоспоридий, половина из которых являются специфичными для карповых рыб (18 видов). Для щуки специфичны 6 видов, налима – 4, сиговых – 2, окунёвых – 1, подкаменщика обыкновенного – 1, гольца – 1 вид.

Характер зараженности рыб инфузориями варьировал значительно. Наибольшего разнообразия и высокой численности достигала фауна инфузорий окунёвых рыб, налима и щуки (по 3-4 вида). Для щуки характерны *Apiosoma esocinum* и *Trichodina esocis*, у налима были выявлены *Apiosoma megamicronucleatum*, *Trichodinella lotae*. Инфузории *Trichodina*

perca и *Trichodina urinaria* преимущественно инвазируют представителей окунёвых рыб, тогда как *Trichodina acuta* была отмечена лишь в паразитофауне судака. Вид *Paratrichodina alburni* специфичен для уклей.

Разнообразие моногеней в исследуемом водоёме обеспечивается за счет видов, специфичных для карповых рыб (21 вид). Для окунёвых специфичны 4 вида: *Dactylogyrus amphibothrium*, *Ancyrocephalus paradoxus*, *A. percae*, *Gyrodactylus cernuae*. Из паразитов лососевидных рыб отмечен лишь один вид – *Discocotyle sagittata*. Моногенея *Tetraonchus monenteron* – характерный паразит щуки.

Менее многочисленны по количеству видов цестоды. Заражение рыб этой группой происходит различными путями. Большая часть видов приобретает при питании зоопланктоном, для некоторых видов (*Caryophyllaeus laticeps*, *Caryophyllaeides fennica*) промежуточными хозяевами являются олигохеты и другие бентосные организмы. В результате хищничества щука приобретает цестод рода *Triaenophorus*.

Для карповых рыб специфичны цестоды *C. laticeps*, *C. fennica*, *Ligula intestinalis*, для сиговых – *Diphyllobothrium dendriticum*, *D. ditremum*, *Proteocephalus longicollis*. Для окунёвых характерны *Proteocephalus cernuae*, *P. percae*. Дефинитивными хозяевами цестод рода *Triaenophorus* является щука, вторыми промежуточными хозяевами для *T. crassus* являются сиговые рыбы, а для *T. nodulosus* – окуневые и налим. Цестода *Eubothrium rugosum* инвазирует ерша и налима. Плероцеркоиды *Diphyllobothrium latum* были выявлены у 6 видов рыб, принадлежащих к различным семействам. Типичный паразит подкаменщика обыкновенного – цестода *Schistocephalus solidus*.

Трематоды представлены 30 видами. Инвазия рыб этой группой осуществляется различными способами. Большая часть (20) активно инвазирует рыб, паразитируя на личиночной стадии. В тех случаях, когда рыбы являются окончательными хозяевами, заражение происходит различными путями: при заглатывании церкарий (*Azigia lucii*), поедании зараженных моллюсков, личинок насекомых, содержащих спороцисты и церкарии (трематоды рода *Phyllodistomum*, *Allocreadium isoporum* и *Crepidostomum farionis*), характеризуя тем самым бентосный тип питания. При питании планктонными организмами происходит заражение трематодами *Bunodera luciopercae*. Некоторые виды рыб (налим, судак, щука и окунь) являются резервуарными хозяевами, аккумулируя паразитов (например, трематод *B. luciopercae*) в результате хищного питания.

Наиболее разнообразно трематоды представлены в паразитофауне налима, окуня, ерша, леща, сига и плотвы – рыб, приуроченных к литоральной зоне озера, благоприятной для существования моллюсков, являющихся промежуточными хозяевами этих паразитов. Массовыми среди трематод

являются виды, паразитирующие в рыбе на личиночной стадии – метацирии родов *Diplostomum*, *Tylodelphys* и *Ichthyocotylurus*.

Среди трематод для карповых рыб специфичны 4 вида: *Allocreadium isporum*, *Phyllodistomum elongatum*, *Diplostomum gaviium*, *D. rutili*. Трематоды *Phyllodistomum folium*, *Sanguinicola inermis* приурочены к карповым рыбам и щуке. Виды *Phyllodistomum simile* и *Apatemon gracilis* – характерные паразиты подкаменщика обыкновенного. Окунёвые рыбы были инвазированы *Tylodelphys attenuata*, *Posthodiplostomum brevicaudatum*, *Apatemon annuligerum*, *Phyllodistomum pseudofolium*. Трематода *A. annuligerum* так же единично была выявлена и у щуки. Для *B. luciopercae* облигатными хозяевами служат окунёвые, для *Azygia lucii* – щука, однако эти паразиты отмечены у многих видов хищных рыб. Три вида паразитов специфичны для лососевидных рыб (*Ichthyocotylurus erraticus*, *Crepidostomum farionis*, *Phyllodistomum umblaе*).

Фауна нематод насчитывает 14 видов. Наиболее широко распространёнными являются *Rhabdochona denudata*, *Camallanus lacustris*, *C. truncatus*, *Pseudocapillaria tomentosa*. Для карповых рыб специфичны *Philometra ovata*, *Ph. rischta*. Нематода *Ichthyobronema hamulatum* является специфичным паразитом налима, *Rhabdochona ergensi* – гольца. Для щуки облигатны *Raphidascaris acus* и *Philometra obturans*. Нематода *Desmidocercella numidica*, была выявлена у окунёвых рыб и налима. Кроме того, у последнего была зарегистрирована нематода *Oswaldocruzia filiformis* – паразит амфибий (Дубинина, 1950; Рыжиков и др., 1980). Заражение нематодами осуществляется при питании рыб планктонными ракообразными (*Camallanus lacustris*, *C. truncatus*, *Philometra ovata*, *Ph. rischta*), олигохетами, моллюсками, поденками и другими бентосными беспозвоночными (*Raphidascaris acus* и *Rhabdochona denudata*). В результате хищничества приобретаются такие паразиты как *C. lacustris*, *C. truncatus*, *R. acus*, *O. filiformis*.

Скребни представлены тремя видами. Наиболее широкой специфичностью характеризуется *Acanthocephalus lucii*, встречавшийся у 10 видов рыб Сямозера. Виды *Acanthocephalus anguillae* и *Neoechinorhynchus rutili* в основном инвазируют карповых рыб, однако, были отмечены и у рыб других семейств. Промежуточными хозяевами для этих видов скребней являются бентосные беспозвоночные.

Из трех видов пиявок *Piscicola geometra* в Сямозере была выявлена только у налима, однако она может встречаться у широкого круга хозяев (Румянцев, Иешко, 1997). *Cystobranchus mammillatus* – специфичный паразит налима, *Hemiclepsis marginata* – специфичен для подкаменщика обыкновенного.

Из 7 видов ракообразных 4 отмечались у широкого круга хозяев: *Ergasilus sieboldi*, *Paraergasilus rylovi*, *Argulus foliaceus*, *Caligus lacustris*.

Salmincola extensus – специфичный паразит сига, *Achtheres percarum* – окунёвых рыб.

Таким образом, 74% видов паразитов имеют выраженную на уровне семейства рыб специфичность. Среди них ведущая роль принадлежит паразитам карповых и окунёвых рыб, представленных 57 (35%) и 18 (11%) видами, соответственно. Эти же хозяева доминируют и по показателям зараженности. У щуки найдено 15 специфичных паразитов (9%), у налима – 10 или 6%, сиговых рыб – 12 или 7%, подкаменщика обыкновенного – 5 (3%), гольца – 2 (1%), корюшки – 1 (0.5%). Широкоспецифичные паразиты насчитывают 44 вида (26%). Соотношение видов, специфичных для отдельных семейств рыб, отражает особенности исследуемого водоёма, где доминирующую роль в ихтиоценозе играют карповые и окуневые рыбы.

Анализ видового состава паразитов рыб различных семейств показал, что наибольшее количество видов охватывает фауна паразитов карповых рыб – 82 вида. Меньшее число паразитов было обнаружено у окунёвых рыб – 55, у налима, щуки и сиговых рыб – 47, 44 и 32, соответственно.

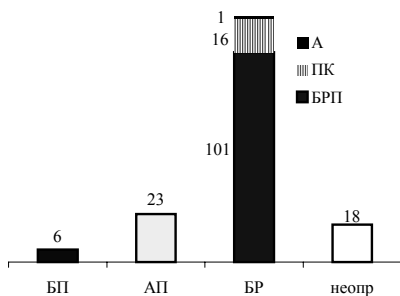


Рис. 1. Распределение паразитов рыб Сямозера по фаунистическим комплексам (БП – бореальный предгорный комплекс; АП – арктический пресноводный комплекс, БР – бореальный равнинный комплекс (БРП – палеарктическая группа, ПК – понто-каспийская, А – амфибореальная), неопр. – виды, чья принадлежность к фаунистическим комплексам не определена)

Основу фауны паразитов рыб Сямозера формируют представители бореального равнинного фаунистического комплекса – 118 видов (72%) (рис. 1). Среди них палеарктическая группа насчитывает 101 вид, наиболее часто встречаются широкоспецифичные паразиты (инфузории, *Triaenophorus nodulosus*, *Proteocephalus torulosus*, *Bunodera luciopercae*, *Rhipidocotyle campanula*, трематоды родов *Diplostomum* и *Ichthyocotylurus*, *Tylodelphys clavata*, *Camallanus lacustris*, *Acanthocephalus lucii* и др.). Понто-каспийская группа менее многочисленна – 16 видов, из них большая часть (9) относится к классу Monogenea. Численность некоторых паразитов имеет высокие показатели (*Ancyrocephalus paradoxus*, *Caryophyllaeus laticeps*). Амфибореальная группа представлена одним видом – это миксоспоридия *Muxobolus macrocapsularis*.

Арктический пресноводный комплекс насчитывает 23 вида (14%). Все паразиты этого комплекса приурочены к лососевым и сиговым рыбам,

корюшке, налиму, бычку-подкаменщику и гольцу. Для некоторых характерна высокая зараженность (свыше 50%): *Glugea hertwigi*, *Myxobolus lotae*, *Trienophorus crassus*, *Eubothrium rugosum*, *Diphyllobothrium ditremum*, *Proteocephalus longicollis*, *Ichthyocotylurus erraticus*, *Phyllodistomum umblae*, *Ichthyobronema hamulatum* и др. Это в основном паразиты налима и наиболее эврибионтные паразиты лососевидных рыб.

Наименьшее количество видов насчитывает бореальный предгорный комплекс. На его долю приходится 4% (6 видов) – это паразиты, специфичные для налима и лососевидных рыб (*Hexamita truttae*), подкаменщика обыкновенного (*Myxobilatus fragilicaudatus*, *Apatemon gracilis*, *Hemiclepsis marginata*) и усатого гольца (*Thelohanellus fuhrmanni*, *Rhabdochona ergensi*). Из них только *A. gracilis* и *Rh. ergensi* встречались наиболее часто.

Для 18 видов паразитов принадлежность к фаунистическим комплексам не определена.

В отличие от паразитофауны рыб крупных олиготрофных водоёмов, таких как Онежское и Ладожское озера (Румянцев, 2002), фауна паразитов рыб Сязозера представлена меньшим видовым богатством. Это связано с обеднением арктического пресноводного и бореально-предгорного, и отсутствием солоновато-водного фаунистических комплексов.

Глава 6. Многолетние изменения паразитофауны основных семейств рыб Сязозера

В данной главе анализируются изменения паразитофауны рыб Сязозера за многолетний период с 1954 по 2007 гг.

Семейство Сиговые (Coregonidae)

Отмечено увеличение видового разнообразия паразитов сиговых рыб за счет включения широкоспецифичных видов. Выявлена тенденция к снижению доли паразитов лососевидных рыб в паразитофауне.

Семейство Корюшковые (Osmeridae)

Показано, что для формирования устойчивой фауны паразитов вселенной в водоём корюшки потребовалось 25 лет. Паразитофауна представлена девятью широко специфичными видами, тремя видами, характерными для широкого круга лососевидных рыб и одним специфичным видом, который попал в водоём вместе с корюшкой (*Glugea hertwigi*). Динамика заражения корюшки микроспоридиями *G. hertwigi* будет рассмотрена в 8 главе.

Семейство Щуковые (Esocidae)

Выявлено уменьшение количества специфичных видов паразитов щуки, что свидетельствует, вероятно, о снижении численности хозяина. Изменения численности паразитов, для которых щука является окончательным хозяином и приобретает их в результате хищничества, отражают изменения в пи-

щевом рационе рыб (*Triaenophorus crassus*, *T. nodulosus*, *Raphidascaris acus*, *Rhipidocotyle campanula*). Паразитологические данные показывают, что доля окунёвых и карповых рыб в питании хищника увеличивается, тогда как доля сиговых рыб незначительна.

Семейство Карповые (*Cyprinidae*)

Паразитофауна карповых рыб претерпевает многолетние изменения видового состава и экстенсивности заражения, отражающие динамику численности первых промежуточных хозяев. Зараженность паразитами, развивающимися при участии планктонных беспозвоночных, в период максимального эвтрофирования растёт (*Ligula intestinalis*, *Proteocephalus torulosus*, *Philometra ovata*, *Ph. rishta*, *Camallanus lacustris*, *C. truncatus*).

Семейство Налимовые (*Lotidae*)

Зараженность налима трематодами *Azygia lucii* значительно выше, чем это указывается в предыдущих данных. Встречаемость цестод *Triaenophorus nodulosus* на протяжении всего периода исследований находится на высоком уровне. Увеличивается зараженность нематодами *Camallanus lacustris* и *C. truncatus*, трематодами *Bunodera luciopercae* и *Rhipidocotyle campanula*, то есть наблюдаются те же тенденции, что и для щуки – окунёвые и карповые рыбы в питании налима приобретают более существенную роль.

Семейство Окуневые (*Percidae*)

Выявлено увеличение числа и доли видов паразитов, приуроченных к окунёвым рыбам. Зараженность рыб цестодами *Proteocephalus cernua*, *P. persae* растёт, что свидетельствует о возрастании доли мелкоразмерных рыб в структуре популяции и их преимущественном питанием зоопланктоном.

Для рыб всех семейств характерно увеличение зараженности метацеркариями трематод родов *Diplostomum*, *Tylodelphys*, *Ichthyocotylurus*.

Глава 7. Экологический анализ многолетних изменений паразитофауны рыб в условиях эвтрофируемого озера

Анализ многолетних изменений паразитофауны рыб проведен по трем временным отрезкам, соответствующим этапам развития озера (см. гл. 1). Учитывалась паразитофауна 12 видов рыб, определяющих основные сукцессионные изменения структуры рыбного населения озера за исследуемый период (ряпушка, сиг, корюшка, щука, лещ, уклея, елец, плотва, налим, ёрш, окунь, судак). Анализировались видовой состав и численность ключевых систематических групп паразитов: Muxosporidia, Monogenea, Cestoda, Trematoda (трематоды рода *Diplostomum* были объединены в *Diplostomum* spp.), Nematoda, Acanthocephala, Hirudinea, Mollusca, Crustacea.

Период 1954-1956 гг. характеризовался высоким разнообразием паразитов, насчитывающим 92 вида (Шульман, 1962). Значительную долю в пара-

зитофауне составляли миксоспоридии, моногенеи и трематоды. Среди миксоспоридий часто встречались *Myxidium rhodei*, *Zschokkella nova*, *Myxobilatus legeri*, *Myxobolus bramae*, *M. muelleri*, в основном это специфичные паразиты карповых рыб. Зараженность миксоспоридиями налима (*Chloromyxum dubium*, *Ch. mucronatum*) и щуки (*Myxidium lieberkuehni*, *Chloromyxum esocinum*, *Myxosoma anurum*) имела высокие значения. Разнообразие фауны моногеней обеспечивалось в основном за счет карповых паразитов (14 из 19).

Из гельминтов наиболее часто встречающимися видами были цестоды *Tri- aenophorus crassus* (как у сиговых рыб, так и у щуки), *T. nodulosus* и *Eubothrium rugosum* (у налима), *Diphyllobothrium latum* (у щуки и налима), *Proteocephalus longicollis* (у сиговых рыб). Среди трематод отметим различные виды, паразитирующие в рыбах на личиночной стадии, – диплостомиды, ихтиокотилурусы. Нематоды насчитывали 10 видов, из которых *Pseudocapillaria tomentosa*, *Ichthyobronema hamulatum*, *Camallanus lacustris* наиболее многочисленны. Класс Acanthocephala представлен тремя видами, два из которых (*Acanthocephalus anguillae* и *A. lucii*) встречались довольно часто у широкого круга хозяев. Наиболее массовым среди паразитических ракообразных были *Ergasilus sieboldi* и паразит окунёвых рыб – *Achtheres percarum*.

В целом около половины видов паразитов представлено специфичными паразитами карповых рыб – 41 вид (рис. 2). Специфичные паразиты окунё- вых и щуки были вторыми по значимости, 14 и 13 видов, соответственно. Количество паразитов сиговых рыб и налима составило 9 и 7 видов.

По принадлежности к фаунистическим комплексам преобладали пред- ставители бореально-равнинного комплекса (83%), арктический пресно- водный комплекс составил 16% (рис. 3).

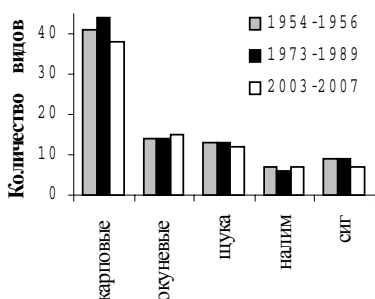


Рис. 2. Многолетние изменения количества специфичных видов паразитов рыб в общей паразитофауне (по оси Y – количество видов)

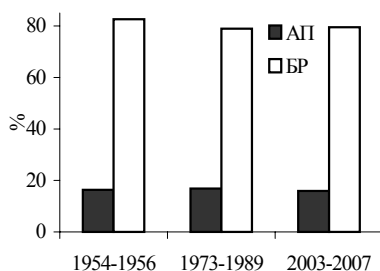


Рис. 3. Распределение паразитов рыб Сямозера по фаунистическим комплексам и его многолетние изменения (АП – арктический пресноводный фаунистический комплекс, БР – бореально-равнинный)

Второй период исследований (1973-1989 гг.), сопровождаемый интенсивным эвтрофированием, характеризовался существенными изменениями в паразитофауне рыб (Малахова, Иешко, 1977; Иешко, Малахова, 1982). Видовое разнообразие отдельных систематических групп паразитов было затронуто незначительно. На фоне общей стабильности картины видового состава и роли специфичных видов в формировании паразитофауны (рис. 2) установлены изменения интенсивности заражения отдельными видами.

Выявлено значительное снижение встречаемости миксоспоридий *Zschokkella nova*, *Chloromyxum dubium*, *Ch. mucronatum*, *Myxobilatus legeri*, *Myxosoma anurum*, *Myxobolus bramae*, *M. diversicapsularis*, *M. muelleri*. Показано не только уменьшение зараженности отдельных видов рыб, но так же и сокращение круга хозяев. Наиболее значимо снижение встречаемости специфичных паразитов сиговых рыб – *Chloromyxum coregoni*, *Discocotyle sagittata*, *Crepidostomum farionis* – представителей арктического пресноводного комплекса. Однако, в связи с общим снижением числа видов паразитов в этот период их доля практически не меняется (рис. 3). Обеднение фауны паразитов рыб Сямозера в отношении арктического пресноводного комплекса обусловлено в большей степени ростом эвтрофирования водоёма и резким падением численности сиговых рыб. Подобные изменения фауны паразитов отмечались Е.А. Румянцевым (1996) для многих озёр Карело-Кольской лимнологической области.

Учитывая тот факт, что при эвтрофировании озера повышается роль зоопланктона в питании рыб, то паразиты, развивающиеся при его участии (цестоды, некоторые нематоды и трематоды), являются индикаторами этого процесса. Средняя биомасса зоопланктона в водоёме возросла в несколько раз (1973-1985 гг.) (Бушман, 1982), поэтому отмечается значительное увеличение зараженности рыб цестодами *Ligula intestinalis* (лещ), *Triaenophorus crassus* (сиг), *T. nodulosus* (многие виды рыб), *Diphyllobothrium dendriticum* (сиг), цестодами рода *Proteocephalus* и нематодами *Camallanus lacustris* (многие виды рыб), *Philometra ovata*, *Ph. rishta*.

Увеличение зараженности паразитами, развивающимися через планктон, косвенно также характеризует и изменения размерно-вещного состава популяций рыб. Обилие планктона в водоёме и его доступность является одним из факторов, препятствующим переходу не только молоди, но и более взрослых рыб на питание бентосом. Питание планктоном, как энергетически малоценным видом корма, неблагоприятно сказывается на росте рыб (Жаков, 1984). В частности, по данным 1970-х годов весовой и линейный рост рыб со смешанным типом питания (ерша, окуня), и бентофагов (лещ) снизился, тогда как для типичных планктофагов (уклея) выявлено улучшение показателей роста и численности (Титова, Стерлигова, 1977).

В фауне трематод установлено обеднение видового состава и снижение уровня зараженности паразитами, цикл развития которых связан с бентосом. У сиговых рыб не выявлен *Crepidostomum farionis*, у окунёвых рыб – *Phyllodistomum pseudofolium*, у карповых – *Ph. folium*, реже встречается *Allocreadium isoporum*. Из скребней в паразитофауне не отмечен ранее многочисленный *Neoechinorhynchus rutili*, встречаемость остальных видов значительно сократилась (*Acanthocephalus licii*, *A. anguillae*). Эти изменения характеризуют уменьшение роли бентоса в питании рыб.

Второй период характеризуется значительным увеличением встречаемости метацеркарий рода *Diplostomum* практически у всех видов рыб (см. гл. 8). Они так же являются индикаторами эвтрофирования.

Некоторые виды ракообразных являются показателями зарастания водоёма. Выявлено снижение встречаемости *Ergasilus sieboldi* в Сямозере, обусловленное угнетающим действием высшей водной растительности на этих паразитов (Шульман и др., 1974). Обратная картина отмечена для *Paraergasilus rylovi*: хорошо прогреваемые участки с растительным биотопом наиболее благоприятны для развития этого вида (Костарев, Новоселов, 1979).

Современный период исследований (2003-2007 гг.) характеризуется снижением видового разнообразия паразитов (88 видов). Существенно уменьшилось количество видов микроспоридий – не были выявлены *Myxidium macrocapsularis*, *Chloromyxum coregoni*, *Myxobilatus legeri*, *Myxobolus exiguus*, *M. ellipsoides*, *M. macrocapsularis*, *Henneguya lobosa*.

Не были отмечены специфичные паразиты сиговых рыб – моногенея *Discocotyle sagittata* и цестода *Diphyllobothrium dendriticum*. В остальном, видовой состав Monogenea и Cestoda не изменился. Численность некоторых видов цестод (рода *Proteocephalus*, *Triaenophorus nodulosus* у окуня и ерша, *Diphyllobothrium ditremum* у сиговых рыб и корюшки) находится примерно на том же уровне. Наблюдаемое снижение зараженности рыб паразитами, развивающимися при участии зоопланктона (*Triaenophorus crassus*, *T. nodulosus*, *Ligula intestinalis*), вероятно, обусловлено снижением доли планктонных организмов в питании рыб. По полученным нами данным численность их приближается к показателям 1954-1956 гг. Особенно ярко прослеживается снижение встречаемости и индекса обилия паразитов, зараженность которыми носила характер эпизоотии в предшествующий период (*L. intestinalis*, *T. crassus*).

Однако для некоторых паразитов (*Proteocephalus cernua* (ёрш), *P. perscae* (окунь)) отмечается возрастание зараженности. Эти данные показывают, что планктон остается необходимым компонентом питания окуня и ерша и подтверждает ихтиологические данные о том, что численность рыб младших возрастных групп увеличивается (Стерлигова и др., 2002).

В фауне трематод рыб Сямозера впервые обнаружен паразит – *Apatemon annuligerum*. Этот гельминт в своем жизненном цикле связан с птицами, поэтому наиболее вероятно, что он проник в водоём с окончательными хозяевами. Список хозяев для различных видов метацеркарий трематод продолжает увеличиваться: *Tylodelphys podicepina* впервые отмечен у налима, ерша и окуня, *Ichthyocotylurus erraticus* – у налима, *I. platycephalus* – у корюшки, ельца, плотвы, *I. variegatus* – у щуки, уклей, налима. Наметившиеся тенденции увеличения численности активно инвазирующих трематод во втором периоде по нашим данным сохраняются, более того, зараженность рыб растёт.

В фауне скребней нами не был обнаружен *Neoechinorhynchus rutili* – специфичный паразит карповых рыб. Два других вида скребней – *Acanthocephalus anguillae* и *A. lucii* по-прежнему немногочисленны и не так широко распространены, как это было в первый период.

Анализ соотношения специфичных видов в паразитофауне показал уменьшение количества видов, приуроченных к карповым, сиговым рыбам и щуке (рис. 2). В основном нами не были выявлены ранее редко встречающиеся паразиты (*Chloromyxum coregoni*, *Myxobilatus legeri*, *Myxobolus macrocapsularis*, *Henneguya lobosa*, *Dactylogyrus parvus*, *Tylodelphys attenuata*, *Crepidostomum farionis*, *Philometra obturans*). Количество специфичных паразитов окунёвых рыб увеличилось за счет обнаруженного для Сямозера *Apatemon annuligerum*. Соотношение видов, относящихся к различным фаунистическим комплексам, практически не меняется (рис. 4).

Глава 8. Оценка многолетней динамики численности паразитов, имеющих эпизоотическое значение в эвтрофируемом водоёме

Установлено, что процессы, происходящие в озере, обусловили рост численности паразитов, заражение которыми может вызывать заболевания и гибель рыб, стать причиной эпизоотий или привести к снижению товарных качеств (микроспоридии *Glugea hertwigi*, плероцеркоиды цестод рода *Triaenophorus* и *Ligula intestinalis*, метацеркарии трематод рода *Diplostomum* и *Ichthyocotylurus*, ракообразные *Ergasilus sieboldi*, *Argulus foliaceus*, *Paraergasilus rylovi*). Некоторые виды паразитов представляют опасность для здоровья людей (цестоды рода *Diphyllobothrium*).

Исследована динамика заражения корюшки микроспоридией *G. hertwigi*. Являясь специфичным паразитом, *G. hertwigi* была занесена в Сямозеро вместе с хозяином при случайном вселении, и вызвала эпизоотию. Многолетние исследования позволили выявить 4 этапа развития эпизоотического процесса (рис. 4). Первый период, «скрытый», можно условно выделить с момента вселения корюшки в водоём до первого

обнаружения паразита в 1980 г. у 1 из 200 исследованных рыб. Второй этап – резкий подъем зараженности рыб до максимальных значений в период высокой численности хозяина (рис. 5).

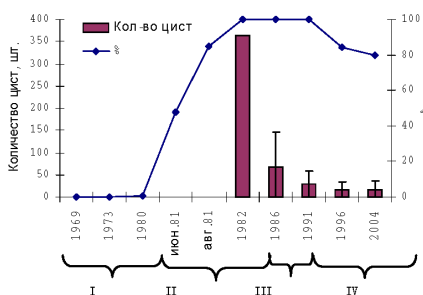


Рис. 4. Многолетняя динамика заражения корюшки микроспоридией *Glugea hertwigi*

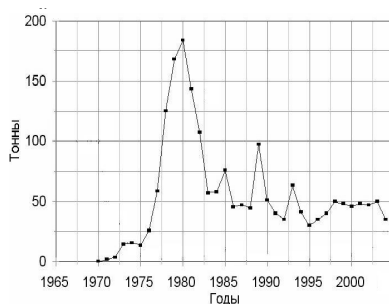


Рис. 5. Динамика промысловых уловов корюшки Сязозера (Стерлигова и др., 2002).

В 1982 г. встречаемость составила 100%, а количество цист достигло в среднем 364 на особь хозяина. Рыба имела внешние признаки заболевания (вздутия кожи, бугорки и т.п.) (Иешко, Малахова, 1982). Корюшка в этот период характеризовалась не только максимальной зараженностью, но и практически равномерной и высокой восприимчивостью к паразиту. Третий этап – снижение интенсивности инвазии при сохраняющейся высокой экстенсивности инвазии. Падение численности корюшки в 1983-1985 гг. (рис. 5) привело не только к снижению процента заражения, но и к уменьшению интенсивности заражения микроспоридиями (рис. 4). В 1986 году все исследованные рыбы были инвазированы, однако количество цист резко снизилось и составило в среднем 66.77 (1-770).

Данные 1991, 1996 и 2004 гг. по зараженности корюшки микроспоридией *G. hertwigi* свидетельствуют о стабилизации эпизоотической ситуации в отношении этого паразита. После массовой эпизоотии паразит сохраняет высокую встречаемость, при низкой интенсивности инвазии, распределение паразита имеет агрегированный характер.

В период максимального эвтрофирования (с 1973 по 1985 гг.) произошло увеличение числа видов и интенсивности заражения паразитами, использующими планктонных организмов в качестве первых промежуточных хозяев (*Triaenophorus nodulosus*, *T. crassus*, *Ligula intestinalis*, цестоды родов *Diphyllobothrium*, нематоды рода *Camallanus*). Зараженность рыб некоторыми из них носила характер эпизоотии – это в первую очередь цестоды *L. intestinalis* и *T. crassus*.

Динамика заражения цестодой *L. intestinalis* отражает изменения, происходящие не только в популяции рыб, но и в экосистеме в целом. Согласно исследованиям 1954-1956 гг. *L. intestinalis* не была выявлена у рыб Сямозера (Шульман, 1962).

В период с 1973 по 1979 гг. зарегистрировано значительное увеличение зараженности леща этим паразитом (рис. 6). Обеднение бентоса при богатстве зоопланктона в 1970-е гг. привели к увеличению доли копепод, промежуточных хозяев этого паразита, в питании леща, что способствовало заражению его паразитом. Динамика численности *L. intestinalis* отражает характер питания леща – его изменения с бентосного на планктонный во время активного эвтрофирования водоёма. Преимущественное и продолжительное питание леща зоопланктоном, как энергетически малощадным кормом, привело к снижению темпов роста рыб (рис. 7) (Гитова, Стерлигова, 1977).

Наши исследования показали, что зараженность рыб лигулой значительно снизилась, что так же косвенно свидетельствует о возрастании роли бентоса в питании и улучшении состояния популяции одного из важнейших промысловых видов рыб – леща.

Массовое заражение сига цестодами *Triaenophorus crassus* так же приходится на период активной эвтрофикации водоёма (рис. 8). Как и для *L. intestinalis* нами выявлено значительное снижение встречаемости этого паразита. Ряпушка, являющаяся основным вторым промежуточным хозяином *T. crassus* в олиготрофных водоёмах, в Сямозере заражается крайне редко. В связи с этим сиг несет основную нагрузку в поддержании численности паразита на уровне вторых промежуточных хозяев.

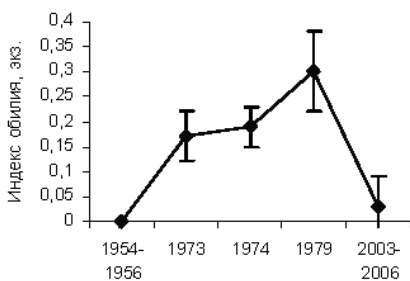


Рис. 6. Динамика зараженности леща цестодами *Ligula intestinalis*

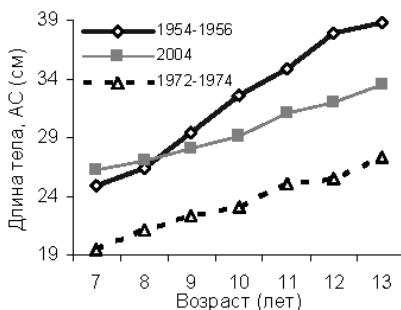


Рис. 7. Линейный рост леща Сямозера 1954-1956 гг. – Потапова (1962), 1972-1974 гг. – Ассман, Дгебуадзе (1977), 2004 – наши данные.

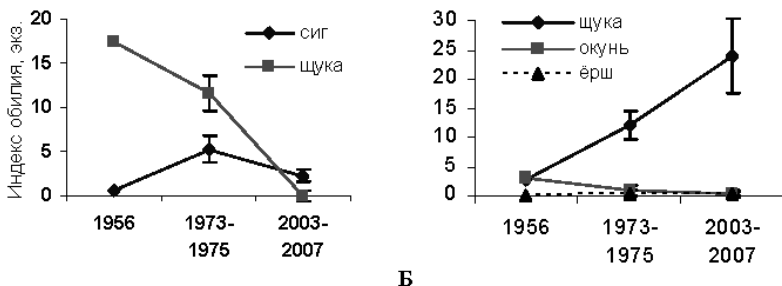


Рис. 8. Зараженность вторых промежуточных хозяев (сиг, окунь, ёрш) и окончательного хозяина (щука) цестодами
 А – *Triaenophorus crassus*, Б – *T. nodulosus* (по оси Y – индекс обилия, экз.)

Изменения численности паразитов у хищных рыб, в особенности щуки, являющейся окончательным хозяином для многих видов гельминтов, отражает процессы, происходящие в ихтиоценозе. Несмотря на высокую встречаемость *T. crassus* у сига, по последним данным щука крайне слабо инвазирована им (рис. 8А). Это свидетельствует о снижении доли сиговых рыб в питании хищника, в связи с сокращением их численности в водоёме. В то же время зараженность щуки цестодой *T. nodulosus* и другими паразитами, связанными в жизненном цикле с окунёвыми рыбами (*Camallanus lacustris*, *C. truncatus*), увеличивается. Поскольку зараженность вторых промежуточных хозяев изменяется с годами незначительно (рис. 8Б), то усиление инвазированности щуки происходит в основном за счет увеличения доли окунёвых рыб в питанию хищника и, соответственно, в ихтиоценозе.

В водоёме отмечено 8 видов метацеркарий рода *Diplostomum*, которые, являясь патогенными паразитами, представляют наиболее высокую опасность для рыб. Кроме того, выявлено 3 вида рода *Tylodelphys*, 2 вида рода *Apatemon*, 4 вида рода *Ichthyocotylurus* и *Rhipidocotyle campanula*.

Численность диплостомид, способных при высокой инвазии влиять на выживаемость и темп роста рыб, значительно возросла по сравнению с 1950-ми гг. в результате эвтрофикации литоральной зоны Сязозера (рис. 9). Поступление биогенов, в первую очередь фосфора, приводит к зарастанию литоральной зоны озера и увеличению численности моллюсков – первых промежуточных хозяев этих паразитов. В период исследования в водоёме не отмечено эпизоотий рыб, связанных с метацеркариями трематод. Однако в определенных условиях при создании рыбоводных хозяйств имеется вероятность возникновения диплостомозов и других заболеваний,

поэтому для их профилактики необходим постоянный контроль над уровнем зараженности рыб метацеркариями трематод, особенно в условиях эвтрофирования водоёма (Иешко, Лебедева, 2007).

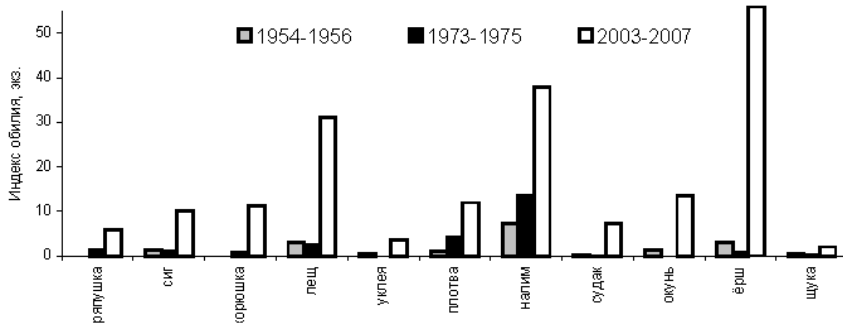


Рис. 9. Изменение зараженности рыб метацеркариями трематод рода *Diplostomum* 1954-1956 гг. – Шульман, 1962; 1973-1975 гг. – Малахова, Иешко, 1977; 2003-2007 гг. – наши данные

Среди паразитических ракообразных многие представляют опасность для рыб при сильном заражении (*Ergasilus sieboldi*, *Paraergasilus rylovi*, *Argulus foliaceus*). Наряду с *E. sieboldi*, *P. rylovi* стал самым распространенным представителем Crustacea. При высокой интенсивности инвазии рыб рачком *P. rylovi* отмечалось обильное выделение слизи из носовых ямок. Увеличение встречаемости других видов (*A. foliaceus*, *Achtheres percarum*) незначительное и не представляют угрозы для популяций рыб.

Из паразитов, опасных для человека и животных, в Сязозере отмечен один вид – цестода *Diphyllobothrium latum*. Встречаемость этого паразита у налима значительно снизилась по сравнению с предыдущими данными, у щуки дифиллоботриум обнаружен не был. Эти данные свидетельствуют об улучшении санитарно-эпизоотического состояния водоёма в связи с повышением общей культуры населения и снижением поступления в озеро неочищенных бытовых стоков. В целом эта тенденция характерна для многих водоёмов Северо-Запада (Румянцев, 2007).

Таким образом, для профилактики заболеваний рыб и человека необходим постоянный контроль видового состава и зараженности рыб паразитами. При организации рыбоводных хозяйств на акватории Сязозера следует обратить внимание на встречаемость таких паразитов, как *Tri- aenophorus crassus*, *T. nodulosus*, *Ligula intestinalis*, *Diplostomum spp.* Они представляют потенциальную опасность для здоровья рыб, поэтому необ-

ходимо предварительное обследование районов, в которых предполагается организация рыбоводных хозяйств. Указанные выше виды паразитов приводят либо к снижению товарного качества рыб (*Triaenophorus crassus*, *T. nodulosus*, *L. intestinalis*), либо представляют угрозу для выращиваемых рыб, особенно для молоди (*T. nodulosus*, *Diplostomum spp.*).

Заключение

Выявлены основные закономерности формирования паразитофауны рыб и динамики численности отдельных видов паразитов в условиях эвтрофируемого водоёма. Полученные паразитологические данные подтверждают современные представления о динамике состояния пресноводных сообществ и свидетельствуют о том, что периоды эвтрофирования могут сменяться деэвтрофикацией (Решетников, 2004).

На фоне стабильности видового состава и соотношения специфических видов паразитов показаны преимущественные изменения в интенсивности заражения и встречаемости индикаторными видами паразитов рыб. Эти виды гельминтов имеют сложный цикл развития и поэтому отражают процессы, обусловленные эвтрофированием водоёма, в первую очередь связанные с изменением численности и биомассы зоопланктона и возрастом его роли в пищевом рационе рыб. Следует отметить, что зараженность индикаторными видами характеризует общие тенденции изменений паразитофауны эвтрофируемых водоёмов, как Северо-Запада, так и средней полосы России (Казаков, 1980; Пугачева, Жохов, 1996; Митенев, 1997; Румянцев, 1996, 1997; Жохов, 2001; Петухов, 2003; Лебедева, 2006 и др.).

Наблюдаемое относительное благополучие водоёма, с паразитологической точки зрения, носит неустойчивый характер и при увеличении поступления биогенов, обусловленном возрастающей антропогенной нагрузкой на водоём, возможны случаи вспышек массовых заболеваний рыб (лигуллёз, тренофороз, диплостомоз). Поэтому использование индикаторных видов паразитов позволит осуществлять мониторинг и контроль паразитологической ситуации в условиях повышения поступления биогенных элементов, в том числе, при создании рыбоводных хозяйств.

Выводы

1. Получены новые данные о современном видовом составе паразитов рыб озера Сямозера. Паразитофауна 16 видов рыб Сямозера включает 165 видов (*Mastigophora* – 3, *Microsporidia* – 4, *Myxosporidia* – 35, *Ciliophora* – 24, *Monogenea* – 28, *Cestoda* – 14, *Trematoda* – 30, *Nematoda* – 13, *Acanthocephala* – 3, *Hirudinea* – 3, *Mollusca* – 1, *Crustacea* – 7). Впервые выявлено 5 видов паразитов (*Glugea sp.*, *Myxobolus improvisus*, *Henneguya sp.*, *Apatemon*

annuligerum, *Oswaldocruzia filiformis*). Уточнен видовой состав паразитических инфузорий и метацеркарий трематод рода *Diplostomum*.

2. Основу фауны паразитов формируют представители бореального равнинного фаунистического комплекса – 118 видов (72%). Среди них палеарктическая группа насчитывает 101 вид (62%), понто-каспийская – 16 (10%), амфибореальная – 1 вид (0.6%). Арктический пресноводный комплекс составляет 14% (23 вида), бореальный предгорный – 4% (6 видов).

3. Основную роль в формировании фауны играют специфичные паразиты карповых – 57 видов (35%), окунёвых рыб – 16 видов (10%), щуки – 15 видов (9%), сиговых рыб – 7% (12 видов). Соотношение доли видов паразитов, специфичных для отдельных семейств рыб, отражает особенности исследуемого водоёма, где доминирующую роль в ихтиоценозе играют карповые и окуневые рыбы. Широкоспецифичные виды насчитывают 43 вида (26%).

4. Выявлена стабильность видового состава паразитов рыб на протяжении 50-летнего периода. Установлено, что процесс эвтрофирования водоёма характеризуется изменением зараженности рыб индикаторными видами паразитов:

- a) увеличением встречаемости цестод *Ligula*, *Triaenophorus*, *Diphyllobothrium*, *Proteocephalus*, нематод *Camallanus*, вызванным возрастанием роли планктона в питании рыб
- b) снижением зараженности скребнями *Acanthocephalus licii*, *A. anguillae*, *N. rutili*, трематодами *Allocreadium isoporum*, обусловленным сокращением потребления рыбами бентосных организмов
- c) увеличение зараженности рыб метацеркариями трематод рода *Diplostomum*, свидетельствует об интенсивном зарастании литоральной зоны озера
- d) паразиты арктического пресноводного комплекса (*Chloromyxum coregoni*, *Discocotyle sagittata*, *Crepidostomum farionis*) находятся на грани исчезновения в связи с сокращением численности сиговых рыб

5. Паразитофауна хищных рыб отражает изменения в ихтиофауне и численности доминирующих видов рыб. Замена в рационе сиговых на карповых и окунёвых рыб сопровождается снижением встречаемости *Triaenophorus crassus*, и широкому распространению *T. nodulosus*, *Bunodera luciopercae*, *Camallanus lacustris*.

6. Паразитологические данные свидетельствуют о различной степени эвтрофирования отдельных участков озера и о наличии локальных стад корюшки и ряпушки. На примере ряпушки и корюшки показаны возрастные изменения паразитофауны. С возрастом роль цестод в паразитофауне снижается, а трематод – увеличивается, что обусловлено уменьшением доли планктона в питании более взрослых особей.

7. Для формирования устойчивой фауны паразитов вселенной корюшки потребовалось около 25 лет. Паразитофауна включает девять абортинных широкоспецифичных вида, три вида характерны для широкого круга лососевидных рыб. Специфичный паразит корюшки – микроспоридия *Glugea hertwigi*, попала в водоём вместе с вселенцем и стала причиной эпизоотии. Современное распространение *G. hertwigi* характеризуется высокой встречаемостью при низкой интенсивности заражения, что свидетельствует об устойчивости рыб к заражению паразитом.

8. Эпизоотическая ситуация по паразитам рыб в исследованном районе Сямозера не вызывает опасений. Зараженность рыб паразитами, представляющими опасность для человека, в частности *Diphyllobothrium latum*, незначительная.

Список работ, опубликованных по материалам диссертации:

1. Новохацкая О.В., Иешко Е.П. Паразитофауна япушки *Coregonus lavaretus* (L.) озера Сямозера (Южная Карелия) // Всерос. конф. с уч. заруб. ученых «Сибирская зоологическая конференция». Новосибирск, 2004. С. 394-395.

2. Новохацкая О.В., Иешко Е.П. Паразитофауна корюшки *Osmerus eperlanus* (L.) озера Сямозера // Матер. междунар. конф. «Основные достижения и перспективы развития паразитологии». М., 2004. С. 216-218.

3. Новохацкая О.В., Иешко Е.П., Лебедева Д.И. Многолетние изменения паразитофауны сиговых (Coregonidae) рыб Сямозера (Южная Карелия) // Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. С. 97-102.

4. Novokhatskaya O.V., E.P. Ieshko. The dynamics of Coregonidae fish parasite fauna in the circumstances of trophic waterbody changes // Proceedings of the 1st Symposium of the Scandinavian-Baltic society for parasitology. Lithuania, 2005. Vol. 14. P. 115-116.

5. Новохацкая О.В. Фауна паразитов судака *Stizostedion lucioperca* (L.) и ее многолетние изменения // Матер. V Всерос. Симп. с междунар. уч. «Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции». Улан-Удэ, 2006. С. 165-167.

6. Новохацкая О.В. Паразитические ракообразные рыб озера Сямозера // Тез. докл. IX Съезда гидробиологического общества. Тольятти, 2006. Т. 2. с. 67.

7. Новохацкая О.В. Распространение цестод рода *Triaenophorus* в Сямозере // Матер. Междунар. конф. "Северная Европа в XXI веке: природа, культура, экономика". Петрозаводск, 2006. с. 165-167.

8. Новохацкая О.В. Сукцессионные изменения паразитофауны карповых рыб озера Сямозера // Матер. междунар. науч. конф. «Фауна, биология, морфология и систематика паразитов». М., 2006. С. 216-217.

9. Novokhatskaya O.V. The occurrence of *Oswaldocruzia filiformis* Goeze, 1782 (Nematoda: Molineidae) in burbot *Lota lota* (Linnaeus, 1758) // Abstracts XXVIII International Symposium of ESN. Sofia-Moscow, 2006. P. 161-162.

10. Новохацкая О.В. Влияние состава ихтиоценоза на фауну паразитов окуна *Perca fluviatilis* L. Сямозера // Сб. докл. Всерос. конф. «Теоретические и практические вопросы паразитологии». Кемерово, 2006. С. 160-163.

11. Лебедева Д.И., Новохацкая О.В. Первый случай обнаружения метацеркарий трематоды *Apatemon annuligerum* (Nordmann, 1832) Odening, 1970 в водоёмах Карелии // Зоологический журнал. 2006. Т. 85, № 12. С. 1484-1485.

12. Novokhatskaya O.V. Nematode fauna of Fish from The Sjamozero Lake // Russian Journal of Nematology, 2007, 15(2), P.170-171.

13. Новохацкая О.В., Иешко Е.П. Анализ зараженности локальных стад корюшки Сямозера паразитами // Матер. IV Всеросс. Школы по теоретической и морской паразитологии. Калининград, АтлантНИРО. 2007. С. 160-162.

14. Иешко Е.П., Новохацкая О.В. Экологические аспекты динамики фауны паразитов рыб озерных сообществ // Сб. науч. тр. ГОСНИИОРХ Вып. 337. 2007. С. 295-306.

15. Новохацкая О.В. Обнаружение нематоды *Oswaldocruzia filiformis* (Molineidae) у налима (*Lota lota*) // Зоологический журнал. 2007. Т. 86, № 7. С. 891-892.

16. Новохацкая О.В. Нематодофауна рыб Сямозера // Нематоды естественных и трансформированных экосистем. Сб. науч. ст. Петрозаводск: ПИН. 2007. С. 71-73.

17. Novokhatskaya O.V., E.P. Ieshko. Long-term trends in the fish parasite fauna in Lake Syamozero // Proceedings of the 2d Symposium of the Scandinavian-Baltic society for parasitology. Finland, 2007. Vol. 14. P. 115-116.

18. Аникиева Л.В., Новохацкая О.В. Фенотипическая пластичность – основа устойчивого существования популяции паразитов в условиях флуктуирующей среды // Матер. межд. конф. «Биология: Теория, практика, эксперимент», Саранск, 2008. С. 130-132.

19. Новохацкая О.В. К вопросу о встречаемости нематоды *Oswaldocruzia filiformis* (Strongylida: Molineidae) в Карелии // Паразитология. 2008. Т. 42. Вып. 3. С. 204-209.

20. Иешко Е.П., Новохацкая О.В. Закономерности сукцессии паразитофауны рыб эвтрофируемых водоёмов // Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48. № 5. С. 696-701. (Journal of Ichthyology. 2008. Vol. 48. № 8. pp. 665–670.)

21. Новохацкая О.В. Изучение динамики эпизоотического процесса на примере паразита корюшки *Glugea hertwigi* (Microsporidia) // Матер. IV Всеросс. Съезда Паразитологического общества при РАН «Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения». Том 3. СПб: «Лема». 2008. С. 13-16.