

УДК 556.576.89

DOI: 10.7868/S0031184718050025

**ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИЗМЕНЕНИЙ  
ПАРАЗИТОФАУНЫ РЫБ КРАСНОЯРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА  
ЗА МНОГОЛЕТНИЙ ПЕРИОД**

**© Ю. К. Чугунова,\* Е. Н. Шадрин**

Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов  
ул. Парижской Коммуны, 33, Красноярск, 660097

\* E-mail: jhermann@mail.ru

Поступила 18.01.2018

На примере Красноярского водохранилища дается описание изменений паразитофауны рыб, обусловленных сменой гидрологического режима, вымиранием аборигенных реофильных рыб-хозяев, обеднением бентосных сообществ и бурным эвтрофированием водоема. В процессе формирования биоты водохранилища водоем из осетрово-лососевого превратился в окунево-плотвичный. Современная паразитофауна сохранившихся видов рыб претерпела заметные изменения: сократилось число видов, цикл развития которых связан с бентосом, из миксоспоридий сохранилось 6 видов, трематоды представлены только одним видом, полностью утрачена фауна скребней. Эвтрофирование водоема привело к увеличению роли зоопланктона в пищевом рационе рыб и, как следствие, к росту зараженности рыб цестодами. Наблюдается высокая встречаемость *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781), появились и заняли ведущее положение в составе паразитофауны опасные в эпизоотическом отношении цестоды *Ligula intestinalis* (Linnaeus, 1758) и *Digramma interrupta* (Rudolphi, 1810). Плерицеркоиды лентеца широкого *Dibothriocephalus latus* (Linnaeus, 1758) Lühe, 1899 до зарегулирования отсутствовали, в настоящее время в водохранилище сформировался мощный очаг диботрицефалеза, в результате чего отмечается высокий уровень заболеваемости местного населения.

**Ключевые слова:** р. Енисей, Красноярское водохранилище, рыбы, эвтрофикация, паразитофауна, гельминтозы.

Красноярское водохранилище, образованное при перекрытии р. Енисей плотиной Красноярской ГЭС в феврале 1967 г., по своим размерам занимает 2-е место в России и 6-е в мире. Водоем имеет ярко выраженный русловой характер, его длина — 386 км, средняя ширина — 5.8 км (максимум — 15 км), площадь водного зеркала составляет 2 тыс. км<sup>2</sup>. Средняя глубина водохранилища — 36.7 м, максимальная в приплотинном участке — 105 м, глубины свыше 10 м занимают более 84 % всей площади, мелководья практически отсутствуют (Космаков, 1980; Вышегородцев и др., 2005).

На начальный период существования водохранилища его трофический статус определялся как олиготрофный (Чайковская, 1975), а через 25 лет отмечено увеличение трофности, и водоем становится гипертрофным (Кожевникова, 2000). В настоящее время статус водохранилища соответствует мезотрофному типу с чертами эвтрофии (Кожевникова, 2000; Иванова, 2004).

В структуре зоопланктона водохранилища произошло переформирование речных сообществ (Ольшанская и др., 1977). В начальный период (1967—1971 гг.) биомасса зоопланктона резко возросла от 0.28 до 0.75 г/м<sup>3</sup> (Червинская, 1975), что превышало таковую в 2—5 тыс. раз в р. Енисей до зарегулирования (Грезе, 1957). В последующие годы биомасса планктона снизилась до 0.5 г/м<sup>3</sup> (Gold et al., 2000), сохранив эти значения в настоящее время. В структуре планктонных сообществ доминирующей группой по численности стали копеподы — 63.8 %, по биомассе кладоцеры — 53.4 %.

Видовой состав бентоса р. Енисея насчитывал 180 видов (Грезе, 1957), но уже в первый год существования водохранилища число видов сократилось до 75 (Вершинин, 1975). В настоящее время бентос Красноярского водохранилища крайне беден как по видовому составу (28—30 видов), так и количественно: средняя биомасса по водоему составляет 0.75 г/м<sup>2</sup>.

Формирование ихтиофауны водохранилища происходило как за счет рыб, обитавших в р. Енисее, так и обитателей водоемов, вошедших в зону затопления. С созданием водохранилища произошло сокращение видового состава рыбного населения — исчезли нельма (*Stenodus leucichthys*), валец (*Prosopium cylindraceum*), линь (*Tinca tinca*), два вида голянов (*Phoxinus perenurus*, *Phoxinus czekanowskii*), три вида бычков подкаменщиков (*Paracottus knerii*, *Cottus kesslerii*, *Cottus poecilopus*). Резко снизилась численность (их можно считать исчезающими) таких ценных видов рыб, как осетр (*Acipenser baerii*), стерлядь (*Acipenser ruthenus*), таймень (*Hucho taimen*), ленок (*Brachymystax lenok*), хариус (*Thymallus arcticus*), тугун (*Coregonus tugun*) и сиг (*Coregonus lavaretus*) (Вышегородцев и др., 2005; Чугунова, Вышегородцев, 2012).

В речной период щука (*Esox lucius*) и налим (*Lota lota*) имели промысловое значение, вылов составлял 0.5 и 1.4 тонн в год соответственно. С образованием водохранилища их численность сократилась. Причиной снижения численности популяций щуки и налима стали неблагоприятные условия воспроизводства (значительные колебания уровня водохранилища, отсутствие нерестового субстрата) (Вышегородцев и др., 2005).

В 1964 и 1966 гг. с целью формирования промысловых запасов леща (*Abramis brama*) в зоне будущего водохранилища в р. Енисей было выпущено 37.5 тыс. экз. разновозрастного леща, а в 1968 и 1970 гг. непосредственно в водохранилище — 11.3 тыс. экз. (Ольшанская и др., 1977). Лещ в водохранилище успешно натурализовался и как промысловый вид отмечается с 1972 г. В настоящее время его вылов достигает 200 т, что составляет 15—20 % от общего вылова рыб.

Другим интродуцентом является пелядь (*Coregonus peled*), которую вселяли в водохранилище на стадиях личинок и малька в разные годы (1967—1978 и 2007—2009 гг.) (Будин и др., 2013). В настоящее время в водохранилище сформировалась устойчивая жилая популяция пеляди (Будин и др., 2016), годовой вылов в 2016 г. составил 130.1 т. Из случай-

ных акклиматизантов полностью натурализовались сазан (*Cyprinus carpio*) и верховка *Leucaspis delineatus* (Чугунова, Вышегородцев, 2012). Характеризуя современную ихтиофауну водохранилища, которая представлена 25 видами рыб и 1 видом бесчелюстных (Чугунова, Вышегородцев, 2012), следует выделить доминирование окуня *Perca fluviatilis* и плотвы *Rutilus rutilus*, которые вместе с акклиматизированным лещом формируют основу рыбного населения. Окунь в водохранилище является самым многочисленным видом, объем вылова которого превышает 1000 т.

Таким образом, с зарегулированием р. Енисей изменился качественный состав ихтиофауны, упростилась структура ихтиоценоза, ценные виды осетровых, лососевых, сиговых, ранее составлявшие основу промысла, сменились на представителей лимнофильного комплекса и добавились акклиматизанты.

Сведения о паразитах рыб р. Енисей немногочисленны. Основная сводка информации по паразитофауне рыб среднего и нижнего течения Енисей (от г. Красноярск до пос. Усть-Порт) представлена в работе О. Н. Бауера (Бауер, 1948). Исследования по отдельным группам паразитов или по видам рыб р. Енисей и водоемов его бассейна описаны в работах: Спасский, Ройтман, 1960 а, б; Флоринская, 1974, 1976, 1979; Лукьянцева, 1976, 1981, 1982; Лукьянцева, Лимонова, 1990; Лукьянцева, 2000; Пронин и др., 1999; Герман, Вышегородцев, 2004; Рудковский, 2009; Чугунова, Пронин, 2009, 2011; Герман, Пронин, 2010; Поляева, 2016. Однако все эти материалы страдают разной степенью неполноты.

Паразитофауна рыб Красноярского водохранилища ранее не изучалась. Имеются лишь фрагментарные данные о встречаемости гельминтов рыб, имеющих эпидемиологическое значение, полученные в начальный период существования водохранилища (Лукьянцева, 1981; Романенко и др., 1986; Плющева и др., 1987; Плющева, и др., 1989) и в последние годы (Гольд, Бочарова, 1998; Герман, Вышегородцев, 2004; Чугунова, Вышегородцев, 2009).

Цель данного исследования состоит в изучении основных направлений изменения видового разнообразия паразитов рыб Красноярского водохранилища за многолетний период, выяснении роли экологических факторов в становлении лимнофильной паразитофауны и формировании очагов гельминтозов рыб и человека.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа подготовлена по материалам полных и специальных паразитологических вскрытий рыб, выполненных в 2008 и 2010 гг. и частично опубликованных (Чугунова, Вышегородцев, 2009; Чугунова, Вышегородцев, 2015). Всего методами полного и специального паразитологического вскрытия (Быховская-Павловская, 1985) исследовано 558 экз. рыб восьми видов: плотва (271), лещ (66), елец *Leuciscus leuciscus* (28), карась серебряный *Carassius auratus* (10), окунь (148), ерш *Gymnocephalus cernuus* (21), щука (10) и пелядь (4). Для видовой идентификации паразитов использовали определители паразитов пресноводных рыб в 3 томах (Шульман 1984; Гусев, 1985; Бауер, 1987), классификация скребней дается на основе

работы: Amin, Heckmann et al., 2015, а видовое название широкого лентеца приведено в соответствии с работой А. Вашенбаха с соавт. (Waeschenbach et al., 2017).

Для оценки современной кормовой базы рыб в 2008 г. был проведен отбор проб зоопланктона и зообентоса в различных участках водохранилища. Отбор и анализ проб проводился по общепринятым методикам (Методические..., 1983; Методические..., 1984). Сведения по объемам добычи рыбы в настоящее время приведены по материалам промысловой статистики Енисейского территориального управления Росрыболовства.

В настоящей работе цестоды *L. intestinalis* и *D. interrupta* рассматриваем как самостоятельные виды. Планируется проведение работ по уточнению валидности этих видов, так как согласно Luo et al., 2003 они рассматриваются как синонимы.

Анализ изменений фауны паразитов основан на данных о зараженности видов рыб, обитавших в р. Енисей до создания водохранилища (щука, окунь, ерш, плотва, елец) и появившихся в результате затопления прилегающих водоемов (карась серебряный), а также интродуценты (пелядь и лещ). Сведения о паразитофауне рыб, исчезнувших после зарегулирования (осетровые, лососевые, сиговые и непромысловые карповые), в данной работе не рассматриваются.

В основу характеристики паразитофауны рыб речного периода положены материалы исследований О. Н. Бауера в 1941 г., проведенные на участке Енисея от г. Красноярска до пос. Атаманово (исключение — щука, отловленная в районе с. Ярцево) (Бауер, 1948), гельминтологические исследования рыб А. А. Спасского и В. А. Ройтмана, 1956—1957 гг. на участке Верхнего Енисея (Спасский, Ройтман, 1960 а, б) и результаты изучения фауны паразитических инфузорий у рыб р. Енисей (озера не включены), выполненные Е. Н. Лукьянцевой в 1968—1972 гг. (Лукьянцева, 2000).

Несмотря на то что эти районы не попали в зону затопления (Красноярское водохранилище находится между ними), считаем, что не будет ошибкой использование этих данных, поскольку гидрологические и гидробиологические параметры реки здесь существенно не отличаются, и все обнаруженные виды паразитов вполне могли присутствовать у рыб, обитавших на данном участке р. Енисея.

Дополнительно для уточнения видового состава паразитов речного периода использованы материалы исследований рыб, выловленных в устье р. Ангары (правый приток) и р. Каче (левый приток Енисея) (Пронин и др., 1999; Герман, Вышегородцев, 2004).

Для анализа тенденций изменения паразитофауны рыб в начальный период существования Красноярского водохранилища приведены результаты исследований гельминтофауны рыб, выполненные З. Г. Гольд и Т. А. Бочаровой в 1986—1988 гг. (Гольд, Бочарова, 1998).

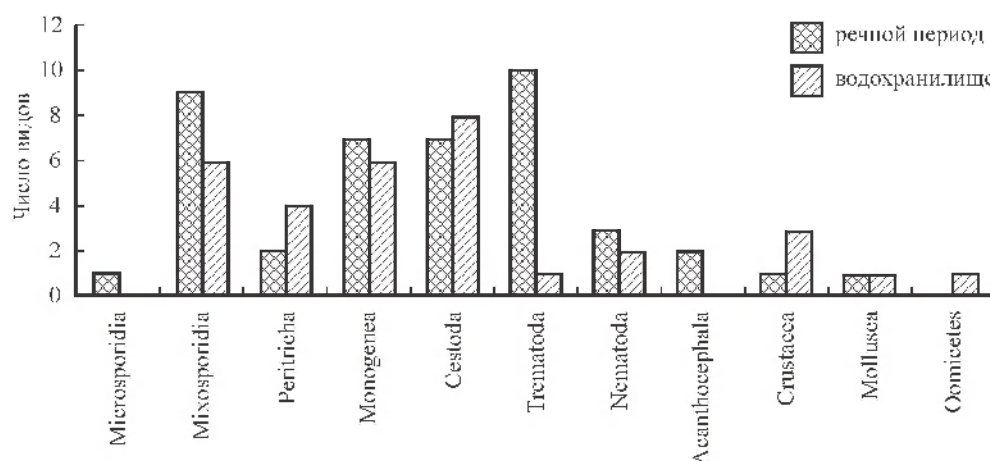
## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Видовой состав паразитов рыб (щука, окунь, ерш, плотва, елец, карась) в р. Енисее

На основании цитируемых источников можно предположить, что фауна паразитов исследуемых видов рыб р. Енисей отличалась богатством и разнообразием и была представлена 85 видами, относящимися к 11 систематическим группам: микроспоридии, миксоспоридии, инфузории, моногенеи, цестоды, трематоды, нематоды, скребни, пиявки, ракообразные и моллюски (см. рисунок).

Микроспоридии были представлены одним специфичным для ерша видом (*Pleistophora acerinae* Vaney et Conte, 1901). Характеризуя особенности паразитофауны рыб в речной период, следует отметить высокое видовое разнообразие миксоспоридий (13 видов), среди которых чаще всего встречались специфичные для щуки *Myxidium lieberkuehni* (Bütschli, 1882) — 87.0 %, *Henneguya creplini* (Gurley, 1894) — 47.0 %, *H. psorospermica* (Thelohan, 1895) — 33.0 %, *H. lobosa* (Cohn, 1895) 31.3 — 50.0 %, *Myxosoma anurum* (Cohn, 1895) — 33.3 % и широко распространенные у карповых рыб *Mixidium rhodei* (Leger, 1905) — 21.4 % и *Myxobolus bramae* (Reuss, 1906) — 20.0 % (Баер, 1948; Пронин и др., 1999).

Среди паразитических инфузорий наиболее распространенной группой в р. Енисее является подотряд Sessilina, включающий 14 видов рода *Apiosoma* и 1 вид рода *Epistilis*. Кроме того, у рассматриваемых нами видов рыб зарегистрировано 2 вида хилодонелл: *Chilodonella hexasticha* (Kiernik, 1909), *Ch. piscicola* (Zacharias, 1894; Jankowski, 1980) и ихтиофтириус (*Ichthyophthirius multifiliis* Fouquet, 1876) (Лукьянцева, 2000).



Распределение видов паразитов по систематическим группам до и после зарегулирования р. Енисей.

The distribution of parasite species in systematic groups before and after adjustment of the Enisey River.

Круглоресничные инфузории являются слабо изученной группой. В р. Енисее отмечены *Trichodina* sp. и *T. domerguei* (Wallengren, 1897) и 3 вида: *T. nigra* Lom, 1960, *T. urinaria* Dogiel, 1940, *Trichodinella epizootica* (Raabe, 1950) у рыб р. Качи (Бауер, 1948, Герман, Вышегородцев, 2004).

Фауна моногеней включала 10 видов, из них 4: *Dactylogyrus crucifer* Wagener, 1857, *D. cordus* Nybelin, 1937 (у О. Н. Бауера — *D. leucisci*), *D. amphibothrium* Wagener, 1857 и *Tetraonchus monentheron* Wagener, 1857 специфичны для своих хозяев. Зараженность моногеней была невысокой, максимум — 31.6 % (*T. monentheron*) у щук Енисея (Бауер, 1948, Спасский, Ройтман, 1960б), снижаясь в притоках до 25.0 и 18.8 % у щук рек Качи и Ангары соответственно (Пронин и др., 1999; Герман, Вышегородцев, 2004).

Фауна цестод была представлена 11 видами, для большинства из которых отмечалась единичная встречаемость (виды рода *Proteocephalus*), что связано с низкой температурой, быстрым течением Енисея и соответственно невысокой ролью копепоид в рационе рыб. Максимальная зараженность щуки наблюдалась специфичными цестодами *T. nodulosus* — от 73.0 до 78.5 % в р. Енисее и 41.6 % в р. Каче.

Трематодофауна рыб в речной период была наиболее разнообразной и включала 17 видов, с некоторым преобладанием видов паразитов (58.8 %), для которых рыбы являлись дефинитивными хозяевами. По встречаемости доминировали *Azygia lucii* (Müller, 1776) (47.3 %), *Allocreadium isoporum* (Looss, 1894) (41.9 %), заражение которыми происходит при заглатывании церкарий, и *Bunodera luciopercae* (Mueller, 1776) (40—50 %), инвазирование которыми происходит при поедании зараженного планктона (Бушман, Иешко, 1987). Среди трематод, паразитирующих у рыб на личиночной стадии и заражающих рыб перкутанно, доминируют *Diplostomum spathaceum* (Rudolphi, 1819) и *D. commutatum* (Diesing, 1850). Причем заражение рыб метацеркариями значительно выше в притоках (устье р. Ангара), чем в русле Енисея, что обусловлено наиболее благоприятными условиями для первых промежуточных хозяев.

Паразитические нематоды представлены 4 видами, наиболее массовые из них — *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779), зарегистрированные у щуки (13.0 % в р. Енисее и 25.0 — 58.3 % в притоках), *Camallanus lacustris* (Zoega, 1776) — 33.0 (р. Енисей) и реофильная *Rhabdochona denudata* (Dujardin, 1845), обнаруженная у плотвы р. Енисея, ерша из устья р. Ангары — 7.1 % и ельца р. Кача — 47.2 %. Личинки нематод, определенные О. Н. Бауером как *Agamopeta* sp., вероятнее всего, являются *R. acus*, однако мы не можем утверждать этого достоверно. Наиболее часто личинки *Agamopeta* sp. встречались в печени, брыжейке и других внутренних органах ерша (47.0 %), единично у ельца (7.0 %) и плотвы (частота встречаемости неизвестна).

Скребни в речной период отмечались у 4 видов хозяев (щуки, плотвы, окуня, ельца) и представлены 2 видами: *Echinorhynchus cinctulus* (Porta, 1905) (в литературе *Echinorhynchus clavula* и *Pseudoechinorhynchus clavula*) и *Neoechinorhynchus rutili* (Müller, 1780). Зараженность рыб была невысокой — от 1.3 до 5.0 %.

Из паразитических ракообразных были найдены только *Ergasilus sieboldi* Nordman, 1832, единично встречавшийся на жабрах ерша и щуки в р. Ени-

сее, и специфичный для окуня *Achtheres percarum* Nordmann, 1832 в устье р. Ангары.

Глохидии моллюсков сем. Unionidae встречались у плотвы (процент инвазии не известен), ельца (40.0 %) и ерша (53.0 %).

Разумеется, это далеко не полный состав речной паразитофауны, однако хотелось бы подчеркнуть преобладание (хоть и незначительное — 55.3 %) видов со сложным циклом развития, большинство из которых имели жизненные циклы, связанные с бентосными беспозвоночными, а также встречаемость глохидий моллюсков.

Паразитофауна рыб водохранилища  
(щука, окунь, ерш, плотва, елец, карась серебряный)  
и интродуцент (пелядь и лещ)

Паразитологические исследования, выполненные спустя 40 лет с момента существования Красноярского водохранилища, позволили обнаружить у изученных рыб только 31 вид паразитов, относящихся к 8 систематическим группам. В современной фауне паразитов исследованных видов рыб отсутствуют микроспоридии, скребни и пиявки, сократился до единственного представителя видовой состав трематод (табл. 1).

Число видов микроспоридий в сравнении с речным периодом сократилось до 6. При этом только специфичный для ерша паразит *H. creplini* имел встречаемость 42.8 %, остальные отмечались единично.

Паразитические инфузории представлены 4 видами. Встречаемость и численность инфузорий в водохранилище единичная, максимальная зараженность отмечена для окуня специфичным видом выделительной системы *T. urinaria* — 22.4 %.

Видовое разнообразие моногеней в водохранилище обеспечивается преимущественно за счет специфичных видов: *T. monentheron*, *Dactylogyrus formosus* Kulwiec, 1927, *D. amphibothrium*, *D. crucifer*, *Gyrodactylus cernuae* Malmberg, 1957 и широкоспецифичного вида *Paradiplozoon homoiom* (Bychowsky et Nagibina, 1959). Состав фауны моногеней в реке и в водохранилище близок по количеству видов, значительных колебаний экстенсивности заражения общими видами не выявлено, однако следует отметить, что в речных условиях несколько выше была зараженность рыб представителями рода *Gyrodactylus*, а в водохранилище — рода *Dactylogyrus*.

Цестоды в водохранилище стали доминирующей группой паразитов по числу видов. Трансформация речной биоты и развитие процессов эвтрофирования способствовали увеличению зараженности рыб гельминтами. Уже через 5 лет после заполнения водохранилища зарегистрирована вспышка лигулеза. Зараженность плотвы плероцеркоидами *L. intestinalis* в верховьях водохранилища (зал. Сарагаш) составляла 85.0 %, в других районах колебалась от 2.5 до 5.0 % (Лукьянцева, 1981).

В 1984—1988 гг. зараженность окуня плероцеркоидами *D. latus* по участкам водохранилища варьировала от 11.4 до 17.5 %, щуки — от 86.7 до 95.0 % (Плющева и др., 1987), а в отдельных заливах достигала 61.7 % у окуня и 30.8 % у щуки (Гольд, Бочарова, 1998). В этот период встречаемость *T. nodulosus* у щуки достигла 46.2 %, малочисленным видом были

Таблица 1

Видовое разнообразие паразитов рыб Красноярского водохранилища, 2008—2010 гг.

Table 1. Species diversity of fish parasites of the Krasnoyarsk reservoir 2008—2010

| Вид паразита                                                       | Вид хозяина | Локализация                            | ЭИ, % | ИО, экз. |
|--------------------------------------------------------------------|-------------|----------------------------------------|-------|----------|
| <i>Myxidium rhodei</i> Leger, 1905                                 | Елец        | Почка                                  | 10.0  | 4.0      |
| <i>Mixobolus nemeczeki</i> Schulman, 1962                          | »           | Жаберные лепестки                      | 10.0  | 3.2      |
| <i>M. donecae</i> Kashkovsky in: Schulman, 1966                    | Плотва      | Мышцы                                  | 6.25  | 0.2      |
| <i>Mixobolus</i> sp.                                               | Лещ         | Жаберные лепестки                      | 20.0  | 1.9      |
| <i>Myxosoma dujardini</i> Thelohan, 1899                           | Окунь       | Основание жаберных лепестков           | 3.4   | 0.08     |
| <i>Henneguya creplini</i> (Gurley, 1894)                           | Ерш         | Жаберные лепестки                      | 42.8  | 1.71     |
| <i>Apiosoma</i> sp. I                                              | Лещ         | То же                                  | 10.0  | 0.6      |
| <i>Apiosoma</i> sp. II                                             | Окунь       | Ротовая полость                        | 12.1  | 0.9      |
| <i>Trichodina urinaria</i> (Dogiel, 1940)                          | »           | Мочевой пузырь, мочеточники            | 22.4  | 14.1     |
| <i>Trichodinella epizootica</i> (Raabe, 1950)                      | Елец        | Носовые ямки, покровы                  | 20.0  | 0.5      |
|                                                                    | Лещ         | Жаберные лепестки                      | 30.0  | 2.4      |
|                                                                    | Окунь       | Покровы, ротовая полость, носовые ямки | 3.4   | 2.5      |
| <i>Gyrodactylus cernuae</i> Malmberg, 1957                         | Ерш         | Ротовая полость                        | 4.7   | 0.9      |
| <i>Dactylogyrus crucifer</i> Wagener, 1857                         | Плотва      | Жаберные лепестки                      | 18.7  | 0.8      |
| <i>D. amphibothrium</i> Wagener, 1857                              | Ерш         | То же                                  | 38.1  | 1.7      |
| <i>D. formosus</i> Kulwiec, 1927                                   | Карась      | » »                                    | 20.0  | 0.3      |
| <i>Tetraonchus monentheron</i> Wagener, 1857                       | Щука        | » »                                    | 20.0  | 3.3      |
| <i>Paradiplozoon homoion homoion</i> (Bychowsky et Nagibina, 1959) | Плотва      | » »                                    | 6.2   | 0.07     |
| <i>Triaenophorus nodulosus</i> (Pallas, 1781)*                     | Окунь       | Печень                                 | 36    | 0.03     |
|                                                                    | Щука        | Печень, кишечник                       | 60.0  | 1.0      |
|                                                                    | Ерш         | Печень, на желудке                     | 80.9  | 3.0      |
| <i>Caryophyllaeus laticeps</i> (Pallas, 1781)                      | Лещ         | Кишечник                               | 10.0  | 0.1      |
| <i>P. percae</i> (Müller, 1780)                                    | Окунь       | »                                      | 5.2   | 0.08     |
| <i>Khawia parva</i> (Zmejev, 1936)                                 | Карась      | »                                      | 20.0  | 0.2      |
| <i>Cyathocephalus truncatus</i> (Pallas, 1781)                     | Окунь       | Пилорические придатки, желудок         | 6.9   | 0.1      |
|                                                                    | Ерш         | Кишечник                               | 4.7   | 0.04     |
| <i>Dibothriocephalus latus</i> (Linnaeus, 1758) (pl.)              | Окунь       | Стенка желудка, мышцы, гонады          | 37.1  | 0.7      |
|                                                                    | Ерш         | Мышцы, печень                          | 19.0  | 0.19     |
|                                                                    | Щука        | Стенка желудка, мышцы, гонады          | 100.0 | 13.4     |
| <i>Ligula intestinalis</i> (Linnaeus, 1758) (pl.)                  | Плотва      | Полость тела                           | 16.6  | 0.6      |
|                                                                    | Лещ         | То же                                  | 4.5   | 0.08     |
|                                                                    | Елец        | » »                                    | 21.4  | 0.7      |
| <i>Digramma interrupta</i> (Rudolphi, 1810) (pl.)                  | Лещ         | » »                                    | 36.0  | 0.55     |
|                                                                    | Плотва      | » »                                    | 1.5   | 0.02     |
| <i>Ichthyocotylurus variegatus</i> (Creplin, 1825) (met.)          | Окунь       | Стенка плавательного пузыря, на почке  | 62.1  | 7.12     |
|                                                                    | Ерш         | То же                                  | 42.8  | 13.1     |

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

| Вид паразита                                  | Вид хозяина | Локализация                              | ЭИ, % | ИО, экз. |
|-----------------------------------------------|-------------|------------------------------------------|-------|----------|
| <i>Camallanus lacustris</i> (Zoega, 1776)     | Щука        | Пилорические придатки, желудок, кишечник | 40.0  | 1.0      |
|                                               | Окунь       | Пилорические придатки, кишечник, печень  | 27.6  | 0.5      |
| <i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779)       | Ерш         | Кишечник, печень                         | 19.0  | 0.38     |
|                                               | Щука        | Кишечник                                 | 10.0  | 0.1      |
| <i>Ergasilus briani</i> Markewitsch, 1932     | Окунь       | Покровы                                  | 1.7   | 0.05     |
|                                               | Плотва      | Жаберные лепестки                        | 2.2   | 0.3      |
| <i>E. sieboldi</i> Nordman, 1832              | Лещ         | То же                                    | 20.0  | 0.2      |
|                                               | Щука        | » »                                      | 50.0  | 1.0      |
|                                               | Ерш         | Покровы                                  | 42.8  | 0.8      |
| <i>Paraergasilus rylovi</i> Markewitsch, 1937 | Карась      | Носовые ямки                             | 20.0  | 0.6      |
| <i>Unionidae</i> gen. sp.                     | Окунь       | Жаберные лепестки                        | 1.7   | 0.03     |

Примечание. \* — *T. nodulosus* в кишечнике щуки представлен половозрелыми гельминтами, в печени щуки, окуня и ерша — на стадии плероцеркоиды.

цестоды, определенные как *Proteocephalus esocis* (Schneider, 1905), обнаруженный у щуки (15.4 %) и окуня (11.6 %), а *Cyathocephalus truncatus* (Pallas, 1781), жизненный цикл которого проходит с участием зообентоса, имел единичную встречаемость (щука, 7.7 %) (Гольд, Бочарова, 1998).

В настоящее время только *Proteocephalus percae* (Müller, 1780) у окуня является единственным видом с планктонным путем развития, не получившим массового распространения в процессе формирования водохранилища, сохранив экстенсивность инвазии на уровне 5.2 %. Однако встречаемость других видов цестод в современных условиях заметно возросла в сравнении с 1980-ми годами. В частности, зараженность окуня широким лентецом *D. latus* составляет 37.1 %, ерша — 19.0 %, а щуки достигла 100.0 %. Заметно увеличилась встречаемость *T. nodulosus* (ерш — 80.0 %, щука — 60.0 %, окунь — 3.6 %).

Отмечается высокая встречаемость ремнеца *D. interrupta* у леща (36.0 %) и единично у плотвы (1.5 %). Цестода *L. intestinalis* расширила круг хозяев, регистрируется у ельца (21.4 %), плотвы (16.6 %) и леща (4.5 %). Ремнецы *L. intestinalis* и *D. interrupta*, массовые виды в современном водохранилище, скорее всего, были занесены рыбаками, поскольку лигулез был зарегистрирован у карповых рыб на многих пограничных водоемах, нередко вызывая массовую гибель рыб. Имеются данные о заражении плотвы *L. intestinalis* в озерах Белое, Фыркал, Черное, *D. interrupta* — у карася из оз. Малый Кызыкуль (Лукьянцева, 1982). Нельзя также исключать возможность заноса лигулид вместе с посадочным материалом леща.

С другой стороны, встречаемость цестод, развивающихся с участием бентосных беспозвоночных, осталась низкой: *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas, 1781) (лещ, 10.0 %), *Khawia parva* (Zmejev, 1936) (карась, 20.0 %). Ис-

ключительно редким является обнаружение цестоды *C. truncatus* у окуня (14.3 %) и ерша (4.7 %) (табл. 1), промежуточными хозяевами которой служат бокоплавы рода *Gammarus*, отсутствующие в водохранилище. Возможным местом заражения рыб могут быть приустьевые зоны притоков, где рачки обитают и в настоящее время.

Цестоды *T. nodulosus*, *P. percae* и *C. truncatus* являются общими как для паразитофауны р. Енисей, так и для водохранилища. Несмотря на то что для р. Енисея с его низкой температурой и быстрым течением характерна закономерно низкая встречаемость и численность цестод, зараженность щуки *T. nodulosus* в реке была несколько выше, чем в водохранилище. По-видимому, это связано с более широким кругом промежуточных хозяев в речной период, когда плероцеркоиды встречались у язя *Leuciscus idus* (55.8 %), окуня (16.6 %), налима (26.3 %), тайменя (5.3 %), ленка (6.5 %) и у сига (2.0 %) (Спасский, Ройтман, 1960а).

Современное состояние биоты Красноярского водохранилища характеризуется исключительной бедностью видового состава трематод рыб. Уже спустя 20 лет существования водохранилища видовой состав трематод сократился в 2 раза по сравнению с речными условиями и был представлен 5 видами: *A. isoporum*, *Ichthyocotylurus variegatus* (Creplin, 1825), *D. spathaceum*, *D. helveticum* Dubois, 1929 и *Tylodelphys clavata* (Nordmann, 1832) (Гольд, Бочарова, 1998). Причем только для *A. isoporum* окончательным хозяином служит рыба, остальные паразитируют на стадии метацеркария и завершают свое развитие в рыбадных птицах. В настоящее время из трематод сохранился только *I. variegatus*, поражающий окуня и ерша с экстенсивностью инвазии 62.1 и 42.8 % соответственно. Несмотря на высокий процент инвазии средняя интенсивность заражения низкая (7.12—13.09 экз.), что, видимо, связано с низкой численностью первых промежуточных хозяев — моллюсков рода *Valvata*.

Современная фауна нематод рыб водохранилища представлена двумя видами: *R. acus* и *C. lacustris* (Zoega, 1776). Нематода *R. acus*, цикл развития которой проходит преимущественно с участием бентосных организмов, встречается единично, тогда как *C. lacustris*, развивающийся с участием зоопланктона, имеет широкое распространение, встречаясь у щуки, окуня и ерша с экстенсивностью 40.0, 27.6 и 19.0 % соответственно (табл. 1). По сравнению с речными условиями из состава нематодофауны утрачены речные *Rh. denudata*, промежуточным хозяином которой являются бентосные насекомые отряда Ephemeroptera.

Два вида скребней, паразитировавших у рыб в речной период, вымерли при образовании водохранилища, что обусловлено чрезвычайной бедностью бентоса и литоральной биоты, вызванной значительными колебаниями уровня воды в водоеме.

Паразитические ракообразные в настоящее время представлены 3 видами: *Ergasilus briani* Makewitsch, 1932, *E. sieboldi* и *Paraergasilus rylovi* Makewitsch, 1937. Лимнофильный *E. sieboldi* является наиболее распространенным, встречаясь у щуки, ерша и леща с экстенсивностью 50.0, 42.8 и 20.0 % соответственно, тогда как до зарегулирования этот рачок встречался единично.

Примером трансформации бентосной биоты является вымирание двусторчатых моллюсков рода *Unio*, личинки которых паразитируют на жаб-

Таблица 2

Относительное видовое разнообразие паразитов у исследуемых видов рыб  
в водохранилищах разного типа

Table 2. Relative species diversity of parasites, studied fish species in different types of reservoirs

| Таксон         | Водохранилище                    |                                                                  |                                       |                                       |                                                     |
|----------------|----------------------------------|------------------------------------------------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|-----------------------------------------------------|
|                | Красноярское<br>(наши<br>данные) | Саяно-<br>Шушенское<br>(по:<br>Лукьянцева,<br>Лимонова,<br>1990) | Братское (по:<br>Флоринская,<br>1976) | Ириклинское<br>(по: Изюмова,<br>1977) | Новосибирское<br>(по: Соусь,<br>Ростовцев,<br>2006) |
| Ichthyospora   | 0                                | 1                                                                | 1                                     | 0                                     | 0                                                   |
| Coccidiomorpha | 0                                | 0                                                                | 0                                     | 1                                     | 0                                                   |
| Microsporidia  | 0                                | 0                                                                | 0                                     | 0                                     | 0                                                   |
| Mixosporidia   | 6                                | 2                                                                | 1                                     | 23                                    | 7                                                   |
| Ciliophora     | 4                                | 3                                                                | 1                                     | 7                                     | 4                                                   |
| Monogenea      | 6                                | 2                                                                | 15                                    | 18                                    | 8                                                   |
| Cestoda        | 8                                | 2                                                                | 8                                     | 6                                     | 7                                                   |
| Trematoda      | 1                                | 1                                                                | 1                                     | 8                                     | 9                                                   |
| Nematoda       | 2                                | 1                                                                | 3                                     | 3                                     | 3                                                   |
| Acanthocephala | 0                                | 0                                                                | 1                                     | 0                                     | 1                                                   |
| Hirudinea      | 0                                | 0                                                                | 0                                     | 1                                     | 2                                                   |
| Bivalvia       | 1                                | 0                                                                | 0                                     | 1                                     | 1                                                   |
| Crustacea      | 3                                | 0                                                                | 4                                     | 3                                     | 2                                                   |
| Arachnida      | 0                                | 0                                                                | 1                                     | 0                                     | 0                                                   |
| Всего видов    | 31                               | 12                                                               | 36                                    | 71                                    | 44                                                  |

рах и плавниках рыб. Массовое заражение рыб глосидиями регистрировалось в речной период, а в настоящее время они фактически отсутствуют. Различия состава паразитофауны рыб водохранилища и речного периода по систематическим группам представлены на рисунке.

Прямое сравнение состава паразитофауны рыб Красноярского водохранилища с другими водохранилищами бассейна Енисея провести не удастся ввиду разного возраста водохранилищ. В настоящем сообщении мы не рассматриваем паразитов рыб Усть-Илимского водохранилища, которое обследовалось в начале заполнения и по сути фауна паразитов рыб р. Ангара еще не претерпела изменений (Флоринская, 1979).

Результаты исследований паразитов рыб Саяно-Шушенского водохранилища (Лукьянцева, Лимонова, 1990) можно рассматривать как пример начального этапа формирования фауны паразитов и Красноярского водохранилища, поскольку оба водохранилища созданы на одном участке «материнского» водотока — Верхнем Енисее. Резкое обеднение паразитофауны по сравнению с речным периодом (у окуня, щуки, плотвы и ельца было зарегистрировано всего 12 видов) объясняется, очевидно, тем, что еще проходил процесс наполнения водоема, а вместе с ним и дальнейшее разрушение связей между паразитами и их промежуточными хозяевами. С другой стороны, на шестой год заполнения в приплотинной зоне уже отмечается рост зараженности карповых *L. intestinalis* (плотва — 42,8,

елец — 21.7 %) и щуки *T. nodulosus* — 43.7 % (Лукьянцева, Лимонова, 1990), что свидетельствует о росте продуктивности зоопланктона (в 1981 г. уровень развития зоопланктона водохранилища был более чем в 20 тыс. раз выше, чем в Верхнем Енисее) (Гольд и др., 1985).

Паразитофауна рыб Братского водохранилища на 8—10-й год (Флоринская, 1976) характеризовалась доминированием видов с прямым циклом развития (15 видов моногеней и 4 вида рачков), увеличением видового разнообразия и ростом зараженности рыб цестодами (роды *Proteocephalus*, *T. nodulosus*, *L. intestinalis*). Произошло резкое сокращение видового состава паразитов, цикл развития которых проходит с участием бентосных организмов и отсутствием моллюсков (табл. 2).

Сравнение состава паразитофауны рыб енисейских водохранилищ с аналогичными искусственными водоемами руслового типа, в частности с горным Ириклинским водохранилищем, показывает, что специфика паразитофауны рыб обусловлена своеобразием гидрологических условий и суровыми климатическими факторами. В сравнении с чрезвычайно глубокими Красноярским и Саяно-Шушенским водохранилищами, в Ириклинском наиболее часто встречаемыми видами паразитов рыб являются миксоспоридии и моногеней, фауна трематод насчитывает 8 видов, редко встречаются цестоды и нематоды, цикл развития которых связан с зоопланктоном (Исюмова, 1977).

Напротив, в водохранилищах равнинного типа (Новосибирское) с обширными мелководными участками, заросшими растительностью, в преимущественном положении оказываются паразиты со сложным циклом развития, особенно трематоды, и возрастает уровень зараженности представителями других систематических групп (Исюмова, 1977).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате трансформации речных сообществ и формирования лимнофильной биоты при создании Красноярского водохранилища паразитофауна рыб потеряла более 50 видов паразитов, не считая тех, которые были утрачены вместе с вымершими рыбами. Следует отметить, что в современной фауне не сохранился ни один из специфичных видов паразитов, обитавший на исчезнувшем виде хозяина.

С образованием водохранилища изменился качественный состав паразитофауны рыб: сократилось число видов миксоспоридий, инфузорий, цестод, особенно обеднела фауна трематод. Фактически отсутствуют глохийи, не обнаружены пиявки и полностью утрачены скребни.

Последовавшее после зарегулирования р. Енисея быстрое эвтрофирование привело к росту продукции зоопланктона и увеличению его роли в питании рыб. В результате произошло заметное увеличение зараженности рыб цестодами, которое было отмечено в начальный период формирования биоты водохранилища и сохраняется в настоящее время. Появились и стали массовыми паразиты рыб, опасные в эпизоотическом (*L. intestinalis*, *D. interrupta*) и эпидемиологическом (*D. latus*) отношении. Формирование очагов диботрицефалеза и лигулеза в Красноярском водохранилище связано как с эвтрофированием водохранилища, так и с последствиями дея-

тельности человека — акклиматизацией рыб и загрязнением водоема хозяйственно-бытовыми стоками.

Как было показано ранее (Бауер, Столярова, 1958; Изюмова, 1977; Авдеева, 1989), в начальный период формирования водохранилища происходит резкое обеднение реофильной фауны, которая в дальнейшем сменяется новой, приближающейся по составу и по численности к лимнофильной. Паразитологические исследования Красноярского водохранилища указывают, что спустя 40 лет в водоеме не сформировались литоральные и бентосные комплексы, основным фактором, тормозящим их развитие, является небольшая мелководная зона и неустойчивость уровня режима водохранилища, связанная со значительными колебаниями в течение года. Эти особенности, по-видимому, и определяют специфику и отличия глубоководных русловых водохранилищ, когда в паразитофауне рыб чрезвычайно беден видовой состав паразитов, цикл развития которых связан с бентосом.

### Список литературы

- Авдеев Е. В. 1989. Своеобразный характер формирования паразитофауны рыб водохранилищ реки Даугава. Паразитология. 23 (3): 244—249.
- Бауер О. Н. 1948. Паразиты рыб реки Енисей. В кн.: Известия ВНИОРХ. 27: 97—156.
- Бауер О. Н., Столяров В. П. 1958. Формирование паразитофауны и паразитарные болезни рыб в водохранилищах. В кн.: Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: Ленинградский университет. 247—255.
- Бауер О. Н. (отв. ред.). 1987. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3. Паразитические многоклеточные (вторая часть). Л.: Наука. 583 с.
- Будин Ю. В., Заделенов В. А., Назаров А. В. 2013. К натурализации пеляди *Coregonus peled* Gmelin в Красноярском водохранилище. В кн.: Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб. Матер. докл. 2-й Междунар. науч. конф. СПб. 58—61.
- Будин Ю. В., Вышегородцев А. А., Заделенов В. А., Белов М. А. 2016. Первые сведения о естественном нересте пеляди (*Coregonus peled* (Gmelin, 1789)) в среднем участке Красноярского водохранилища. Биология внутренних вод. 2: 63—67.
- Бушман Л. Г., Иешко. 1987. Роль суточного рациона питания молоди окуня (*Perca fluviatilis*) в заражении *Bunodera luciopercae* (Trematoda, Allocreadiidae). Паразитология. 21 (3): 489—495.
- Быховская-Павловская И. Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. 120 с.
- Вершинин Н. В. 1975. Зообентос Красноярского водохранилища и его продуктивность. В кн.: Биологические исследования Красноярского водохранилища. Новосибирск: Наука. 138—147.
- Вышегородцев А. А., Космаков И. В., Ануфриева Т. Н., Кузнецова О. А. 2005. Красноярское водохранилище. Новосибирск: Наука. 212 с.
- Герман Ю. К., Вышегородцев А. А. 2004. Оценка эпидемиологической ситуации в водоемах бассейна Енисея. Вестн. Красноярского госуниверситета. 7: 77—81.
- Герман Ю. К., Пронин Н. М. 2010. Паразитофауна и особенности сообщества паразитов гольяна обыкновенного *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus) рек Енисей и Кача. Паразитология. 44 (1): 3—11.
- Гольд З. Г., Бочарова Т. А. 1998. К паразитофауне рыб Красноярского водохранилища. В кн.: Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования. Матер. науч. чтений, посвященных памяти профессора Б. Г. Иоганзена. Томск: Томский госуниверситет. 260—261.
- Гольд З. Г., Дубовская О. П., Лужбин О. В. 1985. Формирование гидробиологического режима Саяно-Шушенского водохранилища в первые годы его наполнения

- (1979—1982). В кн.: Комплексные исследования экосистемы бассейна реки Енисей. Красноярск: Красноярский университет. 102—125.
- Грезе В. Н. 1957. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование. В кн.: Известия ВНИОРХ. М.: Пищепромиздат. 41: 235 с.
- Гусев А. В. (отв. ред.). 1985. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 2. Паразитические многоклеточные (1-я часть). Л.: Наука. 425 с.
- Иванова Е. А. 2004. Динамика и функциональная роль фитопланктона в экосистемах водохранилищ бассейна верхнего Енисея. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск. 32 с.
- Изымова Н. А. 1977. Паразитофауна рыб в водохранилищах СССР и пути ее формирования. Л.: Наука. 284 с.
- Кожевникова Н. А. 2000. Формирование и современное состояние фитопланктона глубоководного Красноярского водохранилища. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск. 22 с.
- Космаков И. В., Петров М. В., Андреева Т. Г. 1980. Некоторые особенности гидрологического режима Красноярского водохранилища в период нормальной эксплуатации. В кн.: Биологические процессы и самоочищение Красноярского водохранилища. Красноярск: Красноярский государственный педагогический университет. 3—26.
- Лукьянцева Е. Н. 1976. Инфузории семейства Urceolariidae Stein, 1867, обнаруженные у рыб водоемов Минусинской впадины. Тезисы Всесоюз. науч. конф. зоологов педвузов. Пермь: Пермский государственный педагогический институт. 97—98.
- Лукьянцева Е. Н. 1981. Лигулез и диаграммоз рыб водоемов Минусинской впадины. В кн.: Эколого-фаунистические исследования Сибири. Томск: Томский государственный университет. 120—123.
- Лукьянцева Е. Н. 1982. Паразиты и болезни рыб в озерных рыбхозах. В кн.: Зоопаразитология Забайкалья АН СССР. Улан-Удэ. 32—39.
- Лукьянцева Е. Н., Лимонова Л. В. 1990. Паразиты рыб Саяно-Шушенского водохранилища. В кн.: Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. Новосибирск: Наука. 74—81.
- Лукьянцева Е. Н. 2000. Видовой состав и сезонная динамика некоторых видов инфузорий с рыб из водоемов Минусинской впадины. Паразитология. 34 (3): 220—227.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция. 1983. Л.: ГосНИОРХ. ЗИН АН СССР. 52 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. 1984. Л.: ГосНИОРХ. ЗИН АН СССР. 51 с.
- Ольшанская О. Л., Вершинин Н. В., Толмачев В. А. и др. 1977. Рыбхозхозяйственное использование Красноярского водохранилища. В кн.: Известия ГосНИОРХ. Л.: ГосНИОРХ. 115: 97—138.
- Поляева К. В. 2016. Паразитофауна тугуна *Coregonus tugun* (Pallas) рек Енисей и Хатанги. В кн.: Труды Центра паразитологии. Фауна и экология паразитов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 49: 197—108.
- Плющева Г. Л., Романенко Н. А., Герасимов И. В. и др. 1987. Становление очагов дифиллоботриоза на Красноярском водохранилище. Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 1: 64—67.
- Плющева Г. Л., Клебановский В. А., Герасимов И. В. и др. 1989. Распространение и оценка возможностей формирования новых очагов описторхоза и дифиллоботриоза в бассейне Енисея. Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 6: 54—60.
- Пронин Н. М., Пронина С. В., Руднева Н. А. 1999. Рыбы и ихтиопатологическая ситуация в нижнем течении Ангары. В кн.: Биоразнообразие Байкальской Сибири. Новосибирск: Наука. 99—120.
- Романенко Н. А., Клебановский В. А., Плющева Г. Л. и др. 1986. Возникновение и современное состояние очага дифиллоботриоза на Красноярском водохранилище. Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 1: 69—73.

- Рудковский А. И. 2009. Гельминтозоонозы омуля и корюшки в низовьях Енисея. В кн.: Биологические ресурсы Крайнего Севера: изучение и использование. СПб.: ГУАП. 100—110.
- Спасский А. А., Ройтман В. В. 1960а. Фауна трематод, цестод и скребней рыб верховьев Енисея. Вопросы ихтиологии. (15): 173—192.
- Спасский А. А., Ройтман В. А. 1960б. Гельминты класса Monogenoidea от рыб Тувинской Автономной области. В кн.: Труды гельминтологической лаборатории. М.: Академия наук СССР. 10: 198—211.
- Флоринская А. А. 1974. Паразитофауна рыб Ангары в зоне будущего Усть-Илимского водохранилища. В кн.: VI Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб. М. 276—279.
- Флоринская А. А. 1976. Паразиты и болезни рыб Братского водохранилища. В кн.: Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск: Средне-Уральское книжное издательство. 27—42.
- Флоринская А. А. 1979. Паразитофауна рыб бассейна р. Ангары. В кн.: Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Томск. 34—39.
- Чайковская Т. С. 1975. Фитопланктон реки Енисей и Красноярского водохранилища. В кн.: Биологические исследования Красноярского водохранилища. Новосибирск: Наука. 43—91.
- Червинская Т. В. 1975. Зоопланктон Красноярского водохранилища. В кн.: Биологические исследования Красноярского водохранилища. Новосибирск: Наука. 132—137.
- Чугунова Ю. К., Вышегородцев А. А. 2009. Паразитофауна рыб Красноярского водохранилища (видовой состав, эпизоотическая ситуация). В кн.: Проблемы и перспективы использования водных биоресурсов Сибири в XXI веке. Матер. Всерос. конф., посвящ. 100-летию Енисейской ихтиологической лаборатории (ФГНУ «НИИЭРВ»). Красноярск: ИПК СФУ. 366—370.
- Чугунова Ю. К., Пронин Н. М. 2009. Распределение метацеркарий *Diplostomum phoxini* (Faust, 1918) (Trematoda: Diplostomidae) в популяциях гольяна обыкновенного рек Енисей и Кача. Вестн. Бурятского государственного университета. 4: 174—176.
- Чугунова Ю. К., Вышегородцев А. А. 2009. Паразитофауна рыб Красноярского водохранилища (видовой состав, эпизоотическая ситуация). В кн.: Проблемы и перспективы использования водных биоресурсов Сибири в XXI веке. Матер. Всерос. конф., посвящ. 100-летию Енисейской ихтиологической лаборатории (ФГНУ «НИИЭРВ»). Красноярск: ИПК СФУ. 366—370.
- Чугунова Ю. К., Пронин Н. М. 2011. Компонентные сообщества паразитов и взаимодействие паразитофаун непромысловых рыб реки Кача (бассейн Енисея). Сибирский экологический журнал. 18 (1): 77—85.
- Чугунова Ю. К., Вышегородцев А. А. 2012. Современное состояние ихтиофауны и паразитофауны Красноярского водохранилища. Вестн. Томского государственного университета. 365: 218—222.
- Чугунова Ю. К., Вышегородцев А. А. 2015. Зараженность цестодами отряда Pseudophyllidea Carus, 1863 рыбы Красноярского водохранилища. Вестн. Сыктывкарского университета. 2 (5): 47—54.
- Шульман С. С. (отв. ред.). 1984. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 1. Паразитические простейшие. Л.: Наука. 431 с.
- Amin O. M., Heckmann R. A., Baldanova D. R. 2015. Revisiting Echinorhynchid Acanthocephalans in Lake Baikal with the Use of Scanning Electron Microscopy, with some Taxonomic Reconsiderations. Comparative Parasitology. 82 (1): 29—39.
- Gold Z. G., Anufrieva T. N., Muchkina E. Y. et al. 2000. The Dynamics of structural characteristics of the biota of the ecosystem in the Krasnoyarsk deep-water reservoir (1977—1999). In: Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia. Novosibirsk, 5 (1): Water ecosystems of North Eurasia. 125—127.
- Luo H. Y., Nie P., Yao W. J., Wang G. T., Gao Q. 2003. Is the genus *Digramma* synonymous to the genus *Ligula* (Cestoda: Pseudophyllidae)? Parasitology Research. 89: 419—421.

Waeschenbach A., Brabec J., Scholz T., Littlewood D. T. J., Kuchta R. 2017. The catholic taste of broad tapeworms — multiple routes to human infection. *International Journal for Parasitology*. 47 (13): 831—843.

## THE MAIN PATTERNS OF LONG-TERM CHANGES OF THE FAUNA OF FISH PARASITES IN THE KRASNOYARSK RESERVOIR

Yu. K. Chugunova, E. N. Shadrin

*Key words:* Yenisei River, Krasnoyarsk Reservoir, fishes, eutrophication, parasites, helminthoses.

### SUMMARY

The paper describes changes in the parasite fauna of fishes of the Krasnoyarsk Reservoir determined by changes in the hydrological regime, extinction of native rheophilous host fish, impoverishment of benthic communities, and eutrophication of the reservoir. The number of parasite species with life cycle associated with benthos has strongly decreased. Only six species of Myxosporidia and a single species of Trematoda were revealed, whereas species of Acanthocephales were completely lacking. *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781) was frequently found. Dangerous to carp species parasites *Ligula intestinalis* (Linnaeus, 1758) and *Digramma interrupta* (Rudolphi, 1810) had appeared. Plerocercoids of *Dibothriocephalus latus* (Linnaeus, 1758) were absent in the Yenisei River, but at present a strong focus of dibothriocephalosis was formed in the Reservoir. This focus is the reason of the high degree of morbidity of the local population.