

А.В. Аникиева, Р.П. Малахова, Е.П. Иешко

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПАРАЗИТОВ СИГОВЫХ РЫБ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
КАРЕЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

Л. В. Аникиева, Р. П. Малахова, Е. П. Иешко

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПАРАЗИТОВ СИГОВЫХ РЫБ

Ответственный редактор
С. С. ШУЛЬМАН



ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1983

Аникиева Л.В., Малахова Р.П., Иешко Е.П. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. - Л.: Наука. 1983. 167 с.

Дается обзор современных представлений о паразитофауне сиговых рыб. Анализируется динамика состава паразитов и их численности у сига *Coregonus lavaretus* и ряпушки *C. albula* и их экоформ в зависимости от факторов внешней среды. На популяционном уровне рассмотрены паразито-хозяйинные отношения широко распространенного паразита - цестоды *Proteocephalus exiguus* на всех этапах ее жизненного цикла. Изучен полиморфизм *P. exiguus*. Обсуждаются вопросы высокой изменчивости паразитов сиговых рыб. Лит. - 320 назв., ил. - 48, табл. - 41.

Р е ц е н з е н т ы:

В.А. БЕРЕСТОВ, И.А. БОЛОТНИКОВ

Лариса Васильевна Аникиева, Раиса Петровна Малахова,
Евгений Павлович Иешко

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПАРАЗИТОВ СИГОВЫХ РЫБ

Утверждено к печати

Институтом биологии Карельского филиала
Академии наук СССР

Редактор издательства Е.И. Васьковская

Художник Ю.П.Амбросов

Технический редактор В.В. Шиханова

Корректор О.М. Бобылева

ИБ № 29688

Подписано к печати 27.07.83. М-19174. Формат 60х90 1/16.

Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Усл. печ. л. 10.50. Усл. кр.-отт. 10.62. Уч.-изд. л. 11.66. Тираж 1000.. Тип. зак. № 331. Цена 1р.80к.

Издательство „Наука“. Ленинградское отделение.
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1.

Ордена Трудового Красного Знамени

Первая типография издательства „Наука“.

199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12.

ВВЕДЕНИЕ

Сиговые как важная в экономическом отношении группа рыб привлекают к себе большое внимание исследователей. Обладая высокой экологической пластичностью, быстрым темпом роста, хорошими пищевыми качествами, они являются перспективным объектом рыбного промысла и рыбоводства. Разработка рациональных способов ведения хозяйства, увеличение численности рыб требуют знания систематики, экологии, зоогеографии и других вопросов. Одной из серьезных проблем рыбоводства является изучение паразитофауны рыб: оно дает необходимые сведения об эпизоотическом статусе исследуемых стад. Наличие паразитологических данных и знание условий водоема позволяют использовать паразитов для оценки состояния рыбных запасов, их кормовой базы и условий обитания.

Интенсивное исследование паразитов сиговых рыб только начинается. Наиболее полные сведения имеются по их видовому составу, кругу хозяев и распространению в пределах Голарктики (Бауер, 1970; Lawler, 1970; Kennedy, 1974; Margolis, Arthur, 1979). Выявлена паразитофауна при искусственном разведении рыб (Богданова, 1977). На повестке дня стоит вопрос изучения взаимоотношений паразитов с окружающей средой, решение которого связано с расширением экологических исследований и их переходом на популяционный уровень.

В водоемах разного типа численность паразитов и механизмы ее регуляции могут быть неодинаковыми. Поэтому необходимы одновременные наблюдения на нескольких водоемах, а также исследования в течение длительного периода времени. В этом отношении удобным местом являются водоемы Карелии — северо-западной озерной части СССР. Обилие водоемов (более 60 тыс.), расположенных в одной климатической зоне, но отличающихся по площади, глубинам, составу рыбного населения и другим показателям, создает благоприятные предпосылки для проведения экологических исследований. Не случайно в истории экологической паразитологии Карелия занимает одно из ведущих мест. Именно здесь впервые были выявлены основные закономерности формирования паразитофауны рыб, зависимость ее от миграций, возраста хозяина, размеров водоема (Догель, Петрушевский, 1933, 1935; Быховская, 1936а, 1936б; Горбунова, 1936; Быховская-Павловская, 1940). Полный экологический анализ паразитов рыб Карелии был сделан С.С. Шуль-

маном с соавторами (Шульман и др., 1959, 1974; Шульман, Рыбак, 1961, 1964; Шульман, 1962). Были установлены возрастные и сезонные изменения паразитофауны рыб, влияние на нее размеров озера, его проточности, химического состава воды, зарастания. Важными для понимания направленности процессов изменения паразитофауны рыб в водоемах оказались первые наблюдения над колебаниями зараженности рыб в годы с разными метеорологическими условиями, а также исследования изменений паразитофауны за длительный период времени.

При изучении паразитофауны водоемов Карелии проводились вскрытия и сеговых рыб. Специальные паразитологические исследования сеговых появились лишь в 50–60-е гг. нашего столетия в связи с усилением работ по их разведению и акклиматизации. В первую очередь внимание привлекали типичные места обитания этих рыб: крупные олиготрофные водоемы – Онежское и Ладожское озера. Был выяснен состав паразитов, сезонные изменения в зараженности хозяев (от лета к осени), влияние возраста хозяина и взаимоотношения некоторых видов гельминтов (Петрушевский, 1940, 1955; Барышева, Бауер, 1957; Бауер, Никольская, 1957).

Обилие водоемов с разнообразными условиями позволило использовать данные паразитологических исследований для разработки типологической классификации водоемов (Шульман и др., 1974). С.С. Шульман и Р.Е. Шульман-Альбова (1953) показали, что по набору паразитов у ледовитоморского сига *Coregonus lavaretus pidschian* можно судить о степени опреснения воды в разных губах Белого моря. В частности, у сига из Гриндинской губы преобладали морские виды, у сига из Онежского залива (Вирьмская и Колежомская губы) их было меньше, сига из Усть-Двинья были заражены почти исключительно пресноводными и эстуарными паразитами.

Л.Н. Винниченко (1964) исследовала паразитофауну сига разных экологических форм (многотычинкового и среднетычинкового из оз. Сямозера, малотычинкового проходного из р. Шуи, глубоководного из оз. Сегозера и ряпушки из озер бассейна р. Шуи). Она установила, что в обследованных водоемах фауна паразитов неодинакова и в значительной степени зависит от спектра питания и миграции хозяев.

Е.А. Румянцевым (1964, 1965, 1966а, 1966б, 1967) была исследована паразитофауна ряпушки в водоемах Северной Карелии (система озер Куйто). Он сравнил состав паразитов и степень заражения ими хозяина в шести водоемах разного типа. Наблюдая за динамикой зараженности ряпушки в течение первых месяцев ее жизни, Румянцев установил, что у нее вначале появляются паразиты со сложным циклом развития (цестоды родов *Proteocephalus*, *Diphyllbothrium*), а затем – с простым. В 3-месячном возрасте происходит смена паразитов: расширение пищевого спектра и мест нагула приводит к обогащению паразитофауны и усилению зараженности цестодами и трематодами; исчезают „детские“ паразиты *Glosatella piscicola*, *Trichodina* sp.; годовики вливаются

в общем с взрослой ряпушкой стадо и заражаются от нее специфическими паразитами *Henneguya zschokkei* и *Discocotyle sagittata*. В этот период процесс формирования паразитофауны в основном завершается.

Ряпушка крупной формы, используемая в качестве базовой для интродукции и акклиматизации, была подробно обследована Р.П. Малаховой. У разных популяций ряпушки были выявлены сезонные и межгодовые колебания зараженности паразитами (Малахова, Андреева, 1966, 1968а, 1968б; Малахова, 1967, 1969, 1976). В настоящее время изучение паразитофауны сиговых рыб проводится в разных направлениях. Устанавливается паразитологическая ситуация в новых водоемах, перспективных для рыбоводного использования: в озерах Насоновское, Риндозеро (Потапова и др., 1972а; Стерлигова и др., 1973), Пяозеро (Румянцев и др., 1979). Начавшееся строительство Костомукшского горнообогатительного комбината в северо-западной части Карелии привлекло внимание к не затронутым еще хозяйственной деятельностью человека водоемам системы р. Каменной (Малахова, Иешко, 1977б; Иешко и др., 1982). Продолжены наблюдения за паразитофауной сиговых в течение длительного периода, что позволило выявить колебания в зараженности рыб при изменении режима водоемов (Румянцева, 1966б; Малахова, Аникиева, 1972, 1973; Малахова, Иешко, 1977а; Аникиева, 1982б; Иешко, Малахова, 1982; Пермяков, Румянцев, 1982). Выясняются особенности паразитофауны сиговых при акклиматизации (Румянцев, 1973, 1976, 1978). Проводится изучение биологии массовых паразитов сиговых рыб (цестоды *Proteocephalus exiguus*, монogeneи *Discocotyle sagittata*) и их адаптаций к хозяину (Малахова, Аникиева, 1971, 1976; Высоцкая, Малахова, 1972; Высоцкая и др., 1972; Малахова и др., 1972; Высоцкая, 1973; Высоцкая, Сидоров, 1973; Аникиева, 1974, 1975, 1979, 1982а; Аникиева, Бушман, 1974, 1975; Иешко и др., 1976; Аникиева, Лутта, 1977; Иешко, 1980а, 1980б, 1980в, 1982). Полученные данные служат основой для перехода к исследованиям на популяционном уровне. В этом плане особое внимание уделяется анализу структуры вида гельминтов, имеющих простой и сложный циклы развития, выявлению механизмов регуляции численности паразитов (Иешко, Аникиева, 1980; Иешко и др., 1981; Аникиева, Малахова, 1982; Аникиева и др., 1982; Иешко, 1983).

Большое количество публикаций, посвященных изучению паразитов сиговых рыб, а также собственные исследования, проведенные в течение 15 лет на разных водоемах Карелии, позволили авторам обобщить имеющиеся материалы и представить их в виде отдельной монографии. В работе дан эколого-фаунистический обзор паразитов сиговых рыб Карелии. Приведены данные о видовом составе, выявлены наиболее массовые виды, паразитирующие на сигах и ряпушке. Анализ полиморфизма, структуры популяции и динамики численности широко распространенных гельминтов дополняет имеющиеся представления о взаимодействии популяций паразитов и их хозяев. Полу-

ченные результаты могут служить основой для экологического прогнозирования и определения роли паразитов сиговых рыб в озерных экосистемах.

Успешному выполнению исследований способствовало сотрудничество со специалистами Лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных Института биологии, Отдела водных проблем и Отдела математических методов и автоматизации научных исследований и проектирования Карельского филиала АН СССР, Лаборатории болезней рыб СеврбНИИпроекта.

Авторский коллектив выражает глубокую благодарность своему учителю, заслуженному деятелю науки РСФСР и КАССР доктору биологических наук А.С. Лутта за руководство, постоянную поддержку и внимание к работе. Искренне признательны авторы доктору биологических наук С.С. Шульману и доктору биологических наук М.Н. Дубининой за консультации и ценные советы, кандидату биологических наук О.И. Потаповой за помощь и интерес к работе.

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ СИГОВЫХ РЫБ И ОСОБЕННОСТИ ИХ БИОЛОГИИ

Сиговые населяют разнообразные по площади, глубине, грунтам и гидрохимическому составу водоемы Карелии от крупнейших в Европе Ладожского и Онежского озер до малых с площадью менее 1 км². Все озера имеют ледниково-тектоническое происхождение. Крупные возникли в результате образования тектонических трещин, мелководные — в понижениях, оставленных ледником. Многие озера проточные, соединяются между собой реками в озерно-речные системы. Годовые колебания уровней незначительные (0.4—0.6 м). Береговая линия обычно сильно развита и расчленена, что ведет к различиям в условиях обитания водных организмов и формирования локальных стад рыб. Профиль дна отличается пересеченностью и большой сложностью. Глубины колеблются от 2 до 100 м (исключая Ладожское и Онежское озера). Грунты представлены преимущественно илами или песчано-каменистыми. Вода сравнительно прозрачная, чистая, слабоминерализована, с небольшим содержанием гуминовых кислот (Покровский, Новиков, 1959).

Температурный режим водоемов определяется климатическими особенностями Карелии: сравнительно коротким прохладным летом и значительной облачностью в течение всего года. Климат северной и южной частей республики различен: лето на севере длится около 2, на юге около 2.5 мес. Среднемесячная температура воздуха в июле на севере 14.6, на юге 16°C. Дни со средними температурами воздуха ниже 0°C на севере Карелии наступают на месяц раньше, чем на юге. Озера на севере замерзают примерно на полмесяца раньше, а вскрываются на 2—3 нед позднее. Самый холодный месяц — февраль. В первой половине ноября обычно устанавливается зима (Романов, 1961).

По температурному режиму выделяются глубокие водоемы с устойчивой стратификацией (поверхностные слои прогреваются до 16—19°C и выше, а придонные остаются сравнительно холодными — 7—10°C), метатермические (с неустойчивой термической стратификацией в течение вегетационного периода) и эпитермические (в течение всего периода открытой воды сохраняется гомотермия) (Фрейндлинг, 1965; Тихомиров, 1970).

Газовый режим благоприятный: летом содержание кислорода в поверхностном слое составляет 88—130%, в придонном 30—70%. Активная реакция воды (pH) находится в пределах 5.99—7.0. В

фитопланктоне преобладают диатомовые, перидинии, сине-зеленые. Высшая водная растительность развита слабо. Зоопланктон разнообразен и представлен коловратками, кладоцерами и копеподами. Планктон неравномерно распределен по отдельным участкам водоемов и в толще воды. По продуктивности зоопланктона различают олиготрофные водоемы с численностью зоопланктеров менее 10 тыс. экз./м³ и биомассой менее 0.2 г/м³, мезотрофные с численностью от 10 до 50 тыс. экз./м³ и биомассой 0.2–1.5 г/м³ и эвтрофные с биомассой выше 1.5 г/м³ (Потапова, 1978). Из донной фауны широко распространены личинки насекомых (хиროномиды, ручейники, поденки), характерны реликтовые рачки: мизиды и бокоплавы – гаммаракантус, палласеа и понтопорей. В фауне водных моллюсков много мелких прудовиков, катушек, затворок, горошинок и др., встречаются крупные беззубки и перловицы. В олиготрофных озерах биомасса бентосных животных низка, в мезотрофных она повышается и достигает 60 кг/га, эвтрофные озера Южной Карелии дают биомассу бентоса более 145 кг/га. Средняя биомасса бентоса для 61 озера Карелии составляет около 11 кг/га, а его численность – около 5.5 млн. экз./га. По этим показателям карельские озера близки к озерам Финляндии и Швеции (Александров, 1954).

Из сиговых рыб рода *Coregonus* в водоемах Карелии обитают два вида – собственно сиг *C. lavaretus* (L.) и европейская ряпушка *C. albula* L.

Ряпушка – наиболее распространенная рыба. Характерной ее особенностью, которая обуславливает занимаемые ею экологические ниши и характер питания, является верхний рот. В водоемах Карелии встречаются в основном две формы ряпушки: мелкая, с длиной тела 10–12 см, массой 50–70 г и крупная, с длиной тела 20–28 см, массой до 200 г. Подавляющее большинство популяций представлено мелкой ряпушкой. Из 800 обследованных водоемов она обнаружена в 332. Крупная форма населяет 60 озер. Кроме того, в Онежском и Ладожском озерах наряду с обычной мелкой ряпушкой обнаружены особенно крупные ее формы: в Онежском озере – килец с максимальными размерами 37 см длины и 600 г массы, в Ладожском – рипус, который может достигать длины 46 см и массы свыше 1 кг.

Ряпушка относится к рыбам с коротким жизненным циклом: созревает на втором году жизни и имеет простую структуру стада, включающую 4–5 возрастных групп. Предельный возраст 8–9 лет. Нерест проходит осенью (конец октября–середина ноября) при температуре воды от 2 до 6 °С на глубине до 10 м. Массовое вылупление личинок совпадает с началом разрушения ледового покрова (Покровский, 1953, 1954; Потапова, 1978).

В течение всей жизни ряпушка питается зоопланктоном. Пищевой спектр и интенсивность питания связаны с ее годовым биологическим циклом. Особенно интенсивно ряпушка кормится в нагульный период. В это время в ее пище преобладают ветвистоусые рачки. В нерестовый период активность питания значительно снижается. Осенью по мере выпадения кладоцер из планктона и в зимний период ря-

пушка переходит на питание копеподами. Крупная ряпушка использует в пищу амфибиотических и воздушных насекомых, нектобентические организмы (Подболотова, Потапова, 1972; Бушман, 1974; Подболотова, 1974). Интенсивность потребления ряпушкой донных организмов возрастает в теплые маловодные годы (Бушман, 1974).

С и г относится к группе сиговых с нижним ртом. Для этого вида характерен исключительно сложный морфологический и экологический полиморфизм. Отличия в морфологии являются столь значительными, что многие исследователи возводят их в ранг подвидовых. Берг (1948) выделяет 19 подвидов, Правдин (1954) – 29, Шапошникова (1977) – 16, Решетников (1980) полагает, что в рамках вида *C. lavaretus* можно выделить не более 6 подвидов. Согласно последним данным Решетникова (1980), в озерных системах Карелии распространены 4 подвида.

1. *C. lavaretus lavaretus* L. – проходной малотычинковый (16–28 тычинок на первой жаберной дужке) сиг бассейна Балтийского моря; образует озерно–речные и озерные формы.

2. *C. lavaretus pallasii* (Valenciennes) – многотычинковый сиг, имеющий в среднем 40 и более жаберных тычинок; чаще мелкие озерные, либо крупные проходные, либо средние по размерам озерно–речные формы.

3. *C. lavaretus mediospinatus* Pravdin – промежуточная форма между много– и малотычинковыми ситами; его выделяют из чисто прагматических соображений.

4. *C. lavaretus pidschian* (Gmelin) – малотычинковый сиг бассейна Северного Ледовитого океана.

В озерах Карелии ситы образуют большое разнообразие экологических форм: проходные, речные, озерные. В больших озерах они подразделяются на прибрежных, глубоководных, пелагических. Каждая форма имеет свои особенности питания, роста, созревания и продолжительность жизни.

Сиговые водоемы по составу рыбного населения подразделяются на две группы: ряпушково–лещовые и ряпушково–сиговые.

Ряпушково–лещовые озера расположены преимущественно в южной и средней частях Карелии. Это чаще эвтрофные и мезотрофные водоемы с повышенным содержанием зоопланктона. Ряпушково–сиговые озера находятся главным образом в северной и средней частях Карелии. Это олиготрофные, реже мезотрофные глубокие озера. По кормовым ресурсам они значительно уступают озерам первой группы, особенно водоемы северных районов.

Помимо сиговых, в озерах обитают лососевые (лосось, форель, паляя), хариусовые (хариус), корюшковые (корюшка), шуковые (шука), карповые (плотва, елец, голавль, язь, голянь, укля, густера, лещ, чехонь, карась), вьюнковые (голец, шиповка), сомовые (сом), угревые (угорь), окуневые (судак, окунь, ерш), бычковые (рогатка, подкаменщик), колпашковые (колпашка девятиглая, колпашка трехглая), тресковые (налим), миноговые (минога речная, минога ручьевая). Наиболее часто встречаются окунь, шука, плотва, ерш, налим.

Материалом для настоящего исследования послужили паразитологические сборы из разных водоемов Карелии, проведенные в период с 1964 по 1981 гг.

Принимая во внимание слабую сохранность простейших и моногенетических сосальщиков, паразитологическому исследованию подвергали только свежую рыбу. При вскрытиях руководствовались методикой, разработанной В.А. Догелем и его учениками, с учетом некоторых усовершенствований, предложенных специалистами по разным группам паразитов: апиозомам (Банина, 1968, 1969, 1970), триходинам (Zom, 1961; Кашковский, 1974), миксоспоридиям (Донец, Шульман, 1973), моногенам (Гусев, 1978), метацеркариям трематод (Судариков, Шигин, 1965; Шигин, 1968, 1976). Всего методом полного паразитологического вскрытия обследовано 4540 экз. рыб (табл. 1).

При исследовании отдельных групп паразитов применялись специальные методики. Миксоспоридии заключались в глицерин-желатин, изучение морфологии спор и вегетативных стадий проводилось с помощью фазово-контрастного устройства. Для триходин применялось серебрение $AgNO_3$ сухих мазков по Клейну (Klein, 1958). Все группы простейших, кроме споровиков, фиксировались жидкостью Шаудина и окрашивались железным гематоксилином по Гейденгайну (Ромейс, 1953). Моногенетические сосальщики заключались в желатин-глицерин. Ленточные черви и дигенетические сосальщики фиксировались 70-градусным спиртом и окрашивались квасцовым кармином или железным гематоксилином Делафилда с последующим заключением в канадский бальзам. Круглых червей фиксировали жидкостью Барбагалло и просматривали в желатин-глицерине. Скребней и паразитических ракообразных фиксировали 70-градусным спиртом и заключали в жидкость Фора.

Основными пособиями при идентификации паразитов служили различные определители (Скрябин и др., 1949; Мозговой, 1953; Маркевич, 1956; Петроченко, 1956; Определитель..., 1962; Шульман, 1966; Kabata, 1969; Крылов и др., 1980; Шульман, Подлипаев, 1980).

Методы изучения динамики численности и модификационной изменчивости паразитов изложены в соответствующих разделах. Здесь отметим, что популяционную биологию цестоды *Proteocephalus exiguus* изучали на всех фазах развития: яйцо, процеркоид, плероцеркоид, имаго. Использовали методы полевых наблюдений на различных водоемах и лабораторных экспериментов.

Возрастную структуру популяции *Discocotyle sagittata* определяли по состоянию репродуктивной системы. Моногеней, предварительно очищенных от слизи, убивали нагреванием в капле воды, затем фиксировали раствором Ван Клива (Chubb, 1962; Хотеновский, 1966, 1974) и окрашивали двойной краской Рейнольда, состоящей из гематоксилина Делафилда - 1 часть, квасцового кармина - 3 части, дистиллированной воды - 8 частей, спирта 96-градусного - 4 части.

Т а б л и ц а 1

Виды и количество вскрытых рыб в обследованных водоемах Карелии

Вид рыбы	Подвид, экологическая форма	Водоем	Количество экземпляров	Сроки проведения работ, годы
Coregonus lavaretus	C.l. mediospinatus	Оз. Кимас	54	1974-1975
	Тот же	Оз. Выгозеро	63	1970-1971
	C.l. pallasi	Оз. Нюк	37	1977
	Тот же	Оз. Сямозеро	113	1973-1975, 1981
	"	Оз. Нюк	30	1977
	C.l. lavaretus	Р. Сяпся	207	1967-1970
Coregonus albula	Тот же	Р. Писта	18	1967-1970
	Мелкая	Оз. Кимас	60	1974-1975
	"	Оз. Нюк	67	"
	"	Оз. Лувозеро	11	"
	"	Оз. Выгозеро	45	1970-1971
	"	Оз. Сямозеро	139	1975, 1981
	Крупная	Оз. Вендюрское	1200	1964-1974
	"	Оз. Урос	1216	"
	"	Оз. Риндозеро	274	"
	"	Оз. Насоновское	183	1968
	"	Оз. Сяпчезеро	100	1970
C.a. kiletz	Килец	Оз. Мунозеро	712	1964, 1968
		Онежское озеро	11	1970

При анализе распределения численности некоторых паразитов рыб в популяции хозяина применяли негативное биномиальное распределение (Бреев, 1972) с использованием программы, составленной для ЭВМ „Мир-1“ (Крутовский, 1978). Просчитывали и анализировали следующие статистические параметры: $\bar{x}$ - математическое ожидание, S - дисперсия, $S_{\bar{x}}$ - ошибка $\bar{x}$, As - показатель асимметрии, $E\bar{x}$ - показатель эксцесса.

Нами исследовались разные в типологическом отношении водоемы (рис. 1).

Озера Лувозеро, Кимас, Нюк - олиготрофные с признаками мезотрофии. Входят в систему р. Каменной (бассейн р. Кемь). Наименьшее из них Лувозеро (площадь 13.4 км²), площадь оз. Кимас - 38.6 км². Оз. Нюк - самое крупное (площадь 220.9 км²). Все три водоема имеют сходные физические свойства и химический состав воды. Цвет воды желто-бурый, рН слабо-щелочная, близкая к нейтральной; жесткость 0.5-0.7, минерализация 10.5-14.2 мг/л (Лазаревская, Попенко, 1959). В зоопланктоне преобладают ветвистоусые рачки и коловратки. Ведущую роль играют северные эвритермные виды, среди которых 52% по биомассе составляют *Bosmina obtusirostris*, *Daphnia cristata*, а 54% по численности - *Kellicottia longispina*, *Asplanchna priodonta*. Из копепоид первое место принадлежит *Mesocyclops* и *Eudiaptomus*. Зоопланктон прибрежной зоны наиболее богат и разнообразен.

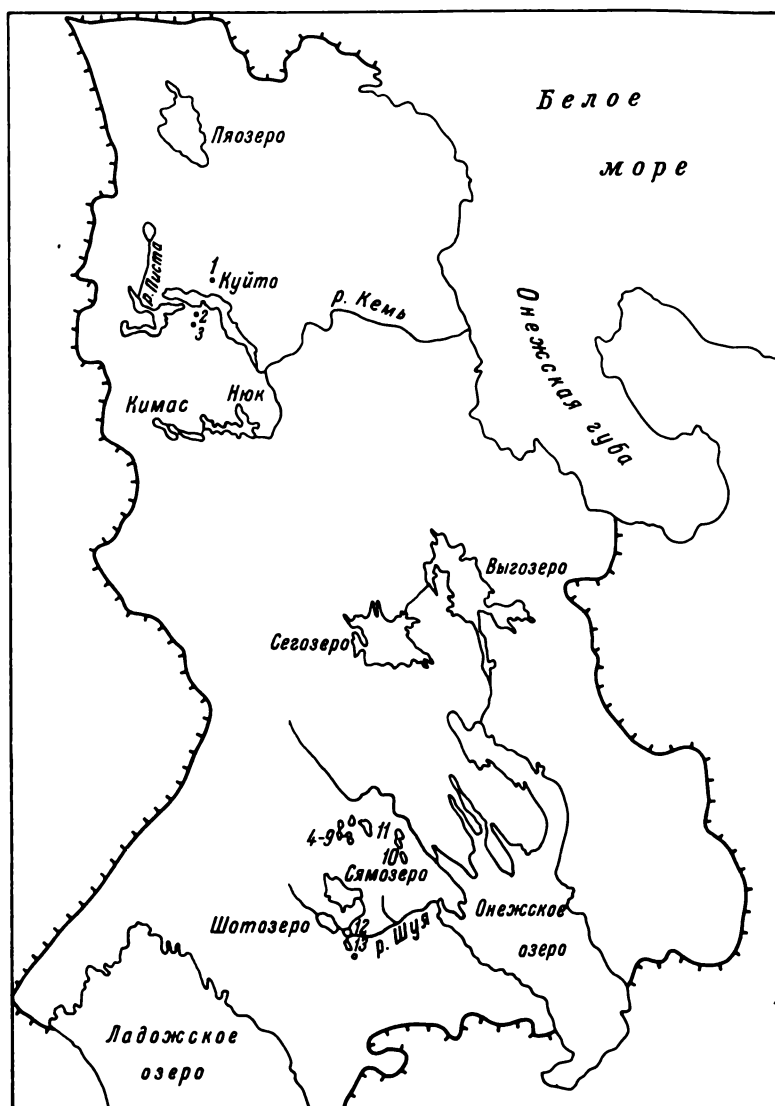


Рис. 1. Карта-схема обследованных озер Карелии.

Цифрами обозначены озера: 1 – Копати, 2 – Алозеро, 3 – Керкиеш, 4 – Урос, 5 – Насоновское, 6 – Сяпчезеро, 7 – Риндозеро, 8 – Вендюрское, 9 – Мунозеро, 10 – Кончозеро, 11 – Пертозеро, 12 – Вагатозеро, 13 – Святозеро.

Здесь его биомасса достигает 4.7 г/л, а численность 71.4 тыс. экз./м³. Бентофауна прибрежной зоны имеет высокие показатели (средняя численность 1280 экз./м, биомасса 1.51 г/м²).

Доминирующей группой бентоса литорали являются хирономиды, значительную удельную массу в общей биомассе составляют круп-

ные личинки поденок *Ephemera vulgata*. В летний сезон минимальная биомасса составляет менее 6.8 кг/га. Население дна глубоководной зоны значительно обеднено, преобладают хирономиды (0.59 г/м²). Среди моллюсков чаще встречается род *Pisidium*, на долю которого приходится около 10% биомассы бентоса этой группы (Соколова и др., 1977).

Рыбное население в этих трех водоемах представлено озерно-речными (лосось, сиг), озерными (ряпушка, сиг, лещ) и речными (хариус) видами. Мелкая ряпушка распространена во всех озерах. В уловах преобладают возрастные группы 1+, 2+. В оз. Кимас живет мелкий среднетычинковый озерный сиг, в оз. Нюк — малотычинковый и многотычинковый сиги, которые созревают в возрасте 2+, иногда 1+. В питании сигов наряду с бентосом существенную роль играет зоопланктон, особенно ветвистоусые рачки (31.6% по массе, — Первозванский, 1982).

Писта — важная река, обеспечивающая воспроизводство лососевых рыб. По данным Смирновой (1968), она представляет собой сложную озеро-речную систему и включает в себя как крупные водоемы, так и озеровидные расширения плесов площадью менее 1 км². Озера соединены протоками, изобилующими порогами, водопадами. В планктонной фауне преобладают озерные виды коловраток и ракообразных (Филимонова, Смирнов, 1976).

Озеро Выгозеро расположено в средней части Карелии. По площади водной поверхности занимает третье место среди озер Карелии (1159 км²). В период наших сборов оно находилось в стадии восстановления после поднятия уровня воды и превращения в водохранилище. Средняя глубина 6.2 м. Воды характеризуются сравнительно высокими значениями перманганатной окисляемости, гумусной природой органических веществ, большим количеством смолистых веществ и нефтепродуктов, поступающих в воду вследствие лесосплава и судоходства (Харкевич, 1969).

По уровню развития зоопланктона — мезотрофное, бентоса — средnekормное. В иктофауне преобладают судак и лещ. Из сиговых широко распространена мелкая форма ряпушки, встречаются озерно-речные и озерные сиги (Вебер, 1978; Соколова, 1978). Нами исследованы среднетычинковые сиги (молодь — 13 экз. и взрослые в возрасте 5—8 лет — 51 экз.) северной части озера.

Озера Вендорской группы принадлежат бассейну р. Суна, впадающей в Онежское озеро (Григорьев, Грицевская, 1959). Из них наибольший интерес представляют озера Урос, Вендорское и Риндозеро. Озера расположены в районе преобладания водноледниковых, флювиогляциальных и лимнологических отложений (Семенов, 1965). Они находятся на расстоянии 2 км друг от друга; центральное положение занимает Риндозеро. По площади водной поверхности эти водоемы относятся к малым.

По развитию зоопланктона эти озера относятся к мезотрофным (Александров, 1965, 1968; Шишко, 1965; Русакова, 1968). Основу комплекса зоопланктона составляют широко распространенные в Карелии виды ракообразных — *Holopedium gibberum*,



Рис. 2. Схема озер Вендюрской группы.

1 - оз. Урос, 2 - оз. Риндозеро, 3 - оз. Вендюрское.

Daphnia cristata, *Bosmina obtusirostris lacustris*, *Cyclops scutifer*, *Heterocope appendiculata*, *Eudiaptomus gracilis* (или *Eudiaptomus graciloides*), *Bythotrephes cederströmii*, *Leptodora kindtii* и др. (Круглова, Филимонова, 1972). На их развитие решающее влияние оказывает температура (Гордеева, 1968). Поэтому во всех озерах отмечены значительные межгодовые колебания биомассы зоопланктона (Бушман, Русанова, 1976).

По составу ихтиофауны изучаемые озера относятся к ряпушковым (Арендаренко, 1965) — в них обитает крупная быстрорастущая форма ряпушки (Потапова и др., 1968).

Несмотря на то что озера расположены в непосредственной близости друг к другу, они различаются по морфометрии, удельному водосбору и водообмену, температурному режиму и другим показателям (рис. 2; табл. 2, 3).

Озеро Урос — небольшой по площади мелководный эпитеермический водоем. Открытые, безлесые берега приводят к интенсивному прогреву и перемешиванию воды. В течение всего периода открытой воды поддерживается гомотермия. Отличается от остальных водоемов этой группы повышенным содержанием кислорода, более низким содержанием минеральных, биогенных и органических веществ (табл. 3). Режим озера автохтонный. Для этого водоема характерны наименьшее видовое разнообразие флоры и фауны, короткие пищевые цепи и повышенные темпы продуцирования на всех трофических уровнях (Бушман, Русанова, 1976). В зоопланктоне преобладают теплолюбивые виды: *Daphnia cristata*, *Holopedium gibberum*, *Bythotrephes cederströmii*, *Polyphemus pediculus*, *Bosmina obtusirostris*, *Heterocope appendiculata*. Из копепод доминируют *Eudiaptomus gracilis* (Ca-

Т а б л и ц а 2

Некоторые гидрологические показатели озер Вендюрской группы (из: Литинская, Поляков, 1975)

Показатель	Урос	Риндозеро	Вендюрское
Площадь озера, км ²	4.26	1.86	10.10
Площадь зеркала, км ²	4.25	1.83	9.98
Средняя отметка уровня воды, м	147.60	145.60	143.70
Площадь водосбора, км ²	9.90	4.00	82.80
Удельный водосбор	2.30	23.80	8.30
Наибольшая длина озера, км	3.90	4.10	7.00
Наибольшая ширина, км	1.90	1.20	2.40
Наибольшая глубина, м	5.40	9.50	12.20
Средняя глубина, м	2.80	3.90	6.20
Показатель условного водообмена	0.22	1.50	0.35

Т а б л и ц а 3

Некоторые гидрохимические показатели озер Вендюрской группы (по данным Н.С. Харкевич, июнь, 1971 г.)

Показатель	Урос	Риндозеро	Вендюрское
Кислород, мг/л	9.11-9.72	7.09-8.83	5.91-12.30
Углекислота, мг/л	0.90-1.30	2.60-1.80	1.30-10.60
pH	6.25-6.45	5.99-6.60	6.35-7.05
Перманганатная окисляемость, мгО/л	2.08-2.56	11.50-12.20	2.57-7.82
Бихроматная окисляемость, мгО/л	4.47-8.58	21.63-25.35	9.69-30.13
Отношение перманганатной окисляемости к бихроматной, %	28.80-42.9	46.9-57.5	16.7-56.1
Органическое вещество, мг/л	0.59-6.76	16.44-19.97	7.62-23.73
Цветность, град.	5-8	73-85	19-25

lanoida). Численность циклопид не превышает 0,1-6%. В оз. Урос ряпушка имеет самый высокий темп роста, крупные размеры и высокую плодовитость по сравнению с известными данными для этой экоформы (Потапова, 1978), питается круглогодично, что характерно для некоторых водоемов Европейского Севера, сохраняющих в зимний период развитую кормовую базу (Дрягин и др., 1973).

Озеро Риндозеро – водоем с меньшей площадью, но более глубокий. Вследствие выхода подземных вод в озере отмечена устойчивая термическая стратификация. Повышенная проточность приводит к увеличению количества гумусовых веществ и накоплению аллохтонного вещества, что отрицательно сказывается на режиме водоема (Грицевская, 1971). В зоопланктоне широко представлены *Mesocyclops leuckarti*, *Eudiaptomus graciloides*, *Daphnia longispina*, *D. cucullata*, *D. pulex*, *Bosmina coregoni gibbera* (Бушман, Русанова, 1976; Бушман, 1978). Для ряпушки этого водоема характерен нерест подо льдом и продолжение роста в зимнее время (Стерлигова и др., 1973).

Озеро Вендюрское – самое крупное и глубокое из обследованных нами водоемов. По температурному режиму близко к первой группе класса метатермических озер; с неустойчивой стратификацией в летний период; занимает промежуточное положение по основным гидрoхимическим показателям (табл. 3).

Видовой состав копепод более разнообразен, чем в оз. Урос, но уступает по численности такового оз. Риндозера. Чаше других встречаются *Eudiaptomus gracilis*, *Mesocyclops leuckarti*, *M. oitho noides*. В этом озере отмечено изменение структуры стада и биологических показателей ряпушки, вызванное депрессией в развитии зоопланктона и резким снижением численности рыб в зимний период 1967–1968 гг. (Потапова и др., 19726).

Озеро Мунозеро – небольшой по площади (12,3 км²), но глубокий водоем. Наибольшая глубина 33,3 м, средняя – 10. По температурному режиму относится к водоемам с устойчивой стратификацией температур. В летний период температура воды у поверхности повышается до 24–25°C, придонная остается низкой – 7–9°C (Фрейндлинг, 1965). Мунозеро по уровню развития зоопланктона – мезотрофное, бентоса – высококормное. Крупная ряпушка – самая многочисленная рыба (Гордеева-Перцева, Стефановская, 1959).

Озеро Сямозеро – одно из крупных озер Южной Карелии, площадь водной поверхности 266 км². Форма озера овальная с лопастными отчленениями – заливами. Средняя глубина 6,7 м. По термическому режиму относится к водоемам с неустойчивой стратификацией. Озеро мезотрофное, высококормное (Балагурова, 1959), в течение последних 20 лет подвергается интенсивному антропогенному влиянию, в результате чего быстро эвтрофируется. В придонных слоях отмечен дефицит кислорода, возросла численность фито-, бактерио- и зоопланктона, в связи с падением общего уровня озера снизилась биомасса бентоса. Стихийное вселение в водоем нового вида – корюшки, являющейся в настоящее время самой многочисленной рыбой и по численности, и по биомассе, оказало отрицательное влияние на запасы сиговых (Титова, Стерлигова, 1981).

Река Сяпса – приток р. Шуи (бассейн Онежского озера); здесь расположены основные нерестилища озерно-речной формы онежского сига, называемого шуйским. Его миграция начинается в июне и заканчивается в сентябре. Через Вагатозеро сиг может доходить до Сямозера и Шотозера.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ПАРАЗИТОВ СИГОВЫХ РЫБ

Подцарство PROTOZOA Goidfuss, 1818

Тип MASTIGOPHORA Diesing, 1886

Класс PARASITOMONADA Seravin, 1980

Сем. KARATOMORPHIDAE Travis, 1934

Octomitus truttae Schmidt, 1920.

Мелкие жгутиконосцы, паразитируют в желчном пузыре и в передней части кишечника различных лососевых рыб, налима. Зарегистрированы у сига (1.7%)¹ из Онежского озера (Петрушевский, 1940), у черного сига из Ладожского озера (7%) (Барышева, Батлер, 1957), в озерах Пяозеро и Онежском паразит отмечен у берегового и проходного сегов (7-13%) (Румянцев и др., 1979; Пермяков, Румянцев, 1982).

Тип SPOROZOA Leuckart, 1879; emend. Krylov, Dobrovolsky

Класс COCCIDIOMORPHA Doflein, 1901; emend. Krylov

Сем. EIMERIDAE Leger, 1911

Eimeria sp.

Обнаружена в плавательном пузыре берегового сига из Пяозера (Пермяков, Румянцев, 1982).

Тип MICROSPORIDIA Balbiani, 1882

Класс MICROSPORIDIDEA Corliss, Levine, 1963

Сем. NOSEMATIDAE Balbiani, 1882

Glugea hertwigi Weissenberg, 1921.

Специфичный паразит корюшки. Локализуется в мышцах, жабрах, брыжейке и других органах. Обнаружен у шуйского сига (6.6%) из Вагатовского (бассейн р. Шуи, Южная Карелия) (Винниченко, 1964;

Институт биологии

В скобках здесь и далее в процентах выражена экстенсивность заражения рыбы паразитами.

Шульман и др., 1974), а также у ряпушки из озер Копати (33.3%), Керкиеш (26.6%) (Северная Карелия), у сига берегового (7%) из Онежского озера (Румянцев, 1966а; Пермяков, Румянцев, 1982).

Тип CNIDOSPORIDIA Doflein, 1901; emend. Shulman et Podlipaev

Класс MYXOSPORIDIA Bütschli, 1881; emend. Shulman et Podlipaev

Сем. MYXIDIDAE Thelohan, 1892

Myxidium salmonis Kulakowskaja, 1954.

Синоним: *M. oviforme* Parisi, 1912, part.

Редкий паразит. Встречается в желчном пузыре лососевых рыб, атлантической трески. При извращенной локализации в желчных протоках печени вызывает сильное воспаление органа (Шульман, Шульман-Альбова, 1953). Нами отмечен в желчном пузыре 4 сегов (6%) из оз. Нюк.

Myxidium sp.

Найден Румянцевым с соавторами (1979) в желчном пузыре берегового сига (7%) из Пяозера.

Zschokkella nova Klokačewa, 1914.

Паразит желчного пузыря карповых рыб. Обнаружен у шуйского сига из Варатозера и ряпушки из Крошнозера. Экстенсивность инвазии в обоих водоемах 6.6% (Шульман, 1962; Винниченко, 1964; Шульман и др., 1974). Отмечен также у берегового сига из Пяозера и Онежского озера (3 и 7% соответственно) (Румянцев и др., 1979; Пермяков, Румянцев, 1982).

Сем. CERATOMYXIDAE Doflein, 1899

Leptotheca krogiusi Konovalov et Shulman, 1966.

Найдена в мочевом пузыре берегового сига (7%) из Пяозера (Пермяков, Румянцев, 1982).

Сем. SPHAEROSPORIDAE Davis, 1917

Sphaerospora sp.

Зарегистрирована в мочевом пузыре берегового сига (7%) из Онежского озера (Пермяков, Румянцев, 1982).

Chloromyxum coregoni Bauer, 1948.

Паразит желчного пузыря лососевых. В Ладожском озере обнаружен у сига зобатого (87%), сига-лудогги, черного (13%) и озерного сегов (3.5%) (Барышева, Бауер, 1957). В озерах системы

р. Шуй встречен в небольшом количестве у 1 экз. шуйского сига и 1 экз. ряпушки из Шотозера, у 2 экз. ряпушки из Крошнозера, у 1 экз. шуйского и 1 экз. малотычинкового сига из Сямозера, у 1 экз. малотычинкового сига из Пертозера. Экстенсивность инвазии составляла 6.6–13.3% (Шульман, 1962; Винниченко, 1964; Шульман и др., 1974). На севере Карелии паразит отмечен у ряпушки (1.3%) из оз. Среднее Куйто (Румянцев, 1967). Нами обнаружен у 2 экз. сига (3%) из оз. Нюк.

Chloromyxum truttae Léger, 1906.

Паразитирует в желчном пузыре форели. Обнаружен у сиговых рыб озера Пяозера. Сиг береговой и глубоководный инвазированы на 3 и 20% соответственно. Частота встречаемости у ряпушки 12% (Румянцев и др., 1979).

Сем. MYXOBOLIDAE Thèlohan, 1892

Myxobolus dispar Thèlohan, 1895.

Паразит карповых рыб. Отмечен у ряпушки (6.6%) из Крошнозера (Шульман, 1962; Шульман и др., 1974).

Myxobolus sp.

Не определенный до вида паразит, найден на стенке желчного пузыря у шуйского сига из Шотозера и ряпушки из Вагатозера (Южная Карелия). Экстенсивность заражения в обоих водоемах 6.6% (Шульман, 1962; Винниченко, 1964).

Henneguya zschokkei (Gurley, 1894).

Специфичный паразит лососевых рыб, локализуется в мышцах. Обнаружен у сига-лудог (33%), озерного сига (3.5%) из Ладожского озера (Барышева, Бауер, 1957), у ряпушки (5.4%) из Выгозера (Нагибина, 1957) и Вагатозера (26.6%), у сига из Сегозера (25%) (Шульман, 1962; Винниченко, 1964; Шульман и др., 1974). В значительных количествах найден у ряпушки из системы озер Куйто, особенно из озер Копати (43.4%) и Керкиеш (33.3%) (Румянцев, 1966а, 1966б). Несколько реже цисты *H. zschokkei* встречались у шуйского сига из Вагатозера (20%), Сямозера и Шотозера (6.6%) (Шульман, 1962; Винниченко, 1964; Шульман и др., 1974). Цисты паразита зарегистрированы также у сига берегового из Пяозера и Онежского озера (3 и 7% соответственно), у сига ямного (33%) из Онежского озера (Румянцев и др., 1979; Пермяков, Румянцев, 1982). Нами *H. zschokkei* обнаружена у сига и ряпушки из озер бассейна р. Каменной, у сига из Сямозера, у ряпушки из озер Вендюрской группы (табл. 4).

Тип CILIOPHORA Doflein, 1901

Класс SUCTORIA Claparède et Lachmann, 1858

Т а б л и ц а 4

Зараженность сиговых рыб паразитом *Henneguya zschokkei* в разных озерах Карелии

Вид рыбы	Сям-озеро	Вендюрское	Ринд-озеро	Насоно-вское	Сяпче-зеро	Кимас	Нюк
<i>Coregonus albula</i>	0	$\frac{1.4}{1-11}$	$\frac{0.4}{1-2}$	$\frac{4.9}{1-16}$	$\frac{3.0}{1-33}$	$\frac{13.3}{1-2}$	$\frac{4.5}{1-2}$
<i>C. lavaretus pallasi</i>	$\frac{0.9}{1-2}$	-	-	-	-	0	$\frac{4.5}{1-2}$
<i>C. mediospinatus</i>	-	-	-	-	-	$\frac{3.7}{1-2}$	0

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 5-8, 13, 14 над чертой - экстенсивность заражения, %, под чертой - интенсивность заражения, экз.; нуль - рыба обследовалась, но паразит не обнаружен, тире - рыба в водоеме не обследовалась.

Сем. DENDROSOMIDAE Bütschli, 1889

Trichophrya piscium Bütschli, 1889.

Распространение этих инфузорий ограничено, так как они ранее, как и апизомы, при вскрытии рыб не учитывались. *T. piscium* обнаружена у ряпушки (60%) и всех форм сига из Пяозера. Частота встречаемости у сигов 3-13%, наименьшая - у берегового сига. Значительно чаще *T. piscium* регистрировали у сига из Онежского озера, береговой сиг, в частности, заражен на 53.3%, проходной на 47% (Румянцев и др., 1979; Пермяков, Румянцев, 1982). Нами *T. piscium* отмечена на жабрах сига и ряпушки из Сямозера (3.5 и 2.9% соответственно), из оз. Кимас (9.3 и 8.3%) и оз. Нюк (по 1.5%).

Класс PERITRICHIA Stein, 1859

Сем. SCYPHIDIDAE Kahe, 1935

Apiosoma piscicola Blanchard, 1885.

Обнаружена у сига (6.6%) из Крошнозера (Винниченко, 1964; Шульман и др., 1974). По данным Румянцева (1966а, 1966б), она встречалась у молоди ряпушки из оз. Среднее Куйто. Экстенсивность заражения колебалась в пределах 1.7-48%; наиболее сильно инвазированы личинки ряпушки в 2-месячном возрасте. Ряпушка из оз. Пяозера заражена *A. piscicola* на 18% (Румянцев и др., 1979). Паразит отмечен также на жабрах берегового сига из Пяозера и Онежского озера (10 и 7% соответственно), у ямного сига (7%) из Пяозера (Пермяков, Румянцев, 1982).

Apiosoma campanulata Timofeew, 1962.

Найдена на жабрах ряпушки (6%) из Пяозера (Румянцев и др., 1979).

Tripartiella copiosa (Lom, 1959).

Инфузория обнаружена у глубоководного сига и у ряпушки из Пяозера (13 и 15% соответственно) (Румянцев и др., 1979).
Нами *T. copiosa* найдена у 1 экз. сига (1.5%) из оз. Нюк и 1 экз. ряпушки (1.7%) из оз. Кимас.

Tripartiella incisa (Lom, 1959).

Известна с жабр гольца из пресноводных водоемов Чехословакии. Редкий паразит. В Карелии встречен у ряпушки (6%) из Пяозера (Румянцев и др., 1979).

Trichodina pediculus Ehrenberg, 1838.

Зарегистрирована на поверхности тела и жабрах проходного сига (27%) из Онежского озера (Пермяков, Румянцев, 1982).

Trichodina spathulata Culomina, 1968.

Найдена на жабрах берегового сига (13%) из Онежского озера (Пермяков, Румянцева, 1982).

Trichodina nigra Lom, 1960.

Обнаружена на жабрах берегового сига (7%) из Пяозера (Румянцев и др., 1979).

Trichodina domerguei (Wallengren, 1897).

Зарегистрирована лишь у сига (1.5%) и ряпушки (1.5%) из оз. Кимас.

Trichodinella epizootica (Raabe, 1950).

Обнаружена на жабрах берегового сига (13%) из Онежского озера (Пермяков, Румянцев, 1982).

Подцарство METAZOA

Тип PLATHELMINTHES

Класс MONOGENOIDEA (Beneden) Bychowsky, 1937.

Сем. GYRODACTYLIDAE (Beneden et Hesse, 1863)
Cobbold, 1864

Gyrodactylus lavareti Malmberg, 1956.

Найден на жабрах берегового и проходного сига из Онежского озера (7%, 1 экз. и 13%, 1 экз.),¹ у ямного сига (7%, 3 экз.)

¹ В скобках здесь и далее число экземпляров означает, как правило, среднюю интенсивность заражения рыбы паразитами.

из Пяозера (Румянцев и др., 1979; Пермяков, Румянцев, 1982).

Сем. DISCOCOTYLIDAE Price, 1936

Discocotyle sagittata (Leuckart, 1842) Diesing, 1850.

Моногеней *D. sagittata* широко распространены в водоемах Советского Союза, паразитируют на жабрах лососевых, сиговых и хариусовых рыб. Паразит встречается не только в естественных озерах, но и в прудовых рыбоводных предприятиях, где может вызывать массовое заболевание. Сведения о встречаемости моногеней на жабрах лососевых рыб содержатся во многих фаунистических работах по паразитам рыб. Наиболее полно они представлены в сводке Чабба (Chubb, 1977). Палинг (Paling, 1965, 1969) на основании материалов по зараженности форели оз. Вендермер (Англия) высказывает предположение о 3-летнем жизненном цикле *D. sagittata*. Паразит обнаружен у сига из Онежского озера (20%, 1 экз.) (Петрушевский, 1940), отмечен у рипуса (93%), сига-лудого (87%), проходного и озерного сигов (по 60%) из Ладожского озера (Барышева, Бауер, 1957). Ряпушка и сиг заметно заражены незначительно (7 и 20% соответственно). Интенсивность инвазии колебалась в пределах 1-36 экз. Винниченко (1964), Шульман и др. (1974) отмечали зараженность сига и ряпушки из некоторых озер бассейна р. Шуи (Сямозера, Шотозера, Вагатозера). Экстенсивность заражения колебалась от 6,6 до 53,7%, количество паразитов в рыбе 1-15 экз. Паразит обнаружен также у ряпушки (от 7,4 до 40%, 1-4 экз.) системы озер Куйто (Румянцев, 1966а, 1966б). Максимальный процент отмечен у ряпушки из оз. Верхнее Куйто. Кроме того, *D. sagittata* зарегистрирован у берегового (3%, 4 экз.) и проходного сигов (7%, 4 экз.) из Пяозера (Румянцев и др., 1979), у сига из Выгозера (8%, 1-14 экз.) (Аникиев, 1982б), у всех форм сига из Онежского озера. Экстенсивность инвазии 40-60%, количество (среднее) паразитов в рыбе 3-4 экз. (Пермяков, Румянцев, 1982). *D. sagittata* найден у ряпушки и сига из Сямозера (48,9%, 1-17 экз. и 5,3%, 1-4 экз. соответственно), оз. Кимас (20%, 1-5 экз. и 5,6%, 1-2 экз.), оз. Нюк (47,8%, 1-8 экз. и 31,5%, 1-7 экз.). Проходной (шуйский) сиг Сямозера инвазирован на 6,3% с интенсивностью заражения 1-9 экз.

Сем. DIPLOZOIDAE Pal., 1949

Diplozoon paradoxum Nordmann, 1832.

Паразит жабр леща. Широко распространен в пределах ареала своего хозяина. Обнаружен по 1 экз. у ряпушки из Сямозера и Вагатозера. Экстенсивность инвазии 6,6% (Шульман, 1962; Винниченко, 1964). Заражение носит явно случайный характер.

Triaenophorus nodulosus (Pallas, 1781).

Наиболее часто встречающийся и широко распространенный вид рода *Triaenophorus*. Найден почти во всех водоемах Европы, Сибири и Северной Америки, где обитает его окончательный хозяин — щука. Первый промежуточный хозяин — веслоногие рачки (*Cyclopoida* и *Calanoida*). По отношению к этому хозяину у *T. nodulosus* нет узкой специфичности. Паразит имеет широкий круг вторых промежуточных хозяев, встречается обычно в некарповых рыбах (Куперман, 1973), важнейшие из них — окунь, ерш, корюшка.

В озерах Карелии этот паразит отмечен у сигов в Онежском озере (Кесслер, 1868; Петрушевский, 1940). По данным Петрушевского, сиг инвазирован на 13.2% с интенсивностью заражения 10–12 экз.

Triaenophorus crassus Forel, 1868.

Распространен в водоемах Европы, Северной Америки, в пределах СССР — в северных водоемах европейской части, водоемах Сибири и Чукотки. Список вторых промежуточных хозяев включает 25 видов. На территории Советского Союза плероцеркоиды паразита обнаружены в мускулатуре 16 видов рыб в основном из сем. лососевых (*Salmonidae*), значительно реже у корюшковых (*Osmeridae*) и хариусовых (*Thymallidae*). Окончательным хозяином служат щуки (*Esox lucius* в водоемах Европы и Сибири, *E. lucius* и *E. masquinongy* в Северной Америке, — Куперман, 1973). Основным первым промежуточным хозяином являются различные циклопы — *Cyclops strenuus*, *C. vicinus*, *C. insignis*, *Eudiaptomus graciloides*, *E. gracilis* и др. Основным вторым промежуточным хозяином в Сямозере служат корюшка, сиг, реже ряпушка. У сиговых из сибирских рек — Обь, Енисей, Лена — плероцеркоиды встречались редко (Бауер, 1946, 1948а, 1948б; Петрушевский и др., 1948).

Для сиговых озер Карелии также отмечается слабая инвазированность этим паразитом. Ряпушка из Онежского озера в целом по озеру инвазирована на 18.3% с интенсивностью заражения 1–15 экз. В отдельных районах частота встречаемости достигала 59.4% (Петрушевский, 1940). В Ладожском озере у ряпушки паразит был очень редок (7%, 1 экз.) (Барышева, Бауер, 1957). По данным Купермана (1979), гельминт поражал ряпушку из Онежского озера на 37.9% со средней интенсивностью заражения 1.3 экз., а в Ладожском озере ряпушку и рипуса — на 31.2% (1.5 экз.). *T. crassus* найден и в системе озер Куйто. В частности, ряпушка из оз. Среднее Куйто заражена на 26.6%, из оз. Нижнее Куйто на 33.4, из оз. Верхнее Куйто на 13.3, из Алозера на 33.3%. Интенсивность инвазии в этих водоемах не превышала 1–4 экз. *T. cras-*

sus отмечен также в озерах Копати (73.3%, 1-4 экз.) и Керкиеш (86.6%, 1-8 экз.) (Румянцев, 1966а).

Кроме ряпушки, плероцеркоиды зарегистрированы у сига (19.8%, 1-2 экз.) из Онежского озера (Петрушевский, 1940), у многотычинкового сига (33.3%, 1-3 экз.) из Сямозера, у шуйского сига из Вагатовзера и Сямозера (20 и 53.7%, 1-4 экз.) (Шульман, 1962; Винниченко, 1964; Шульман и др., 1974), у трех форм сига из Онежского озера. Экстенсивность инвазии у всех форм колебалась от 7 до 73%, среднее количество паразитов в рыбе составило 1-2 экз. (Пермяков, Румянцев, 1982).

T. crassus обнаружен нами у ряпушки из Вендюрского озера (2.7%, 1-5 экз.), Риндозера (4%, 1-3 экз.), Мунозера (1.7%, 1-3 экз.), у ряпушки и сига из Сямозера (6.5%, 1-2 экз. и 55.8%, 1-24 экз. соответственно), оз. Кимас (18.3%, 1-3 экз. и 20.4%, 1-8 экз.), оз. Нюк (3%, 1 экз. и 9%, 1-8 экз.), Выгозера (8.8%, 1-4 экз., и 11.1%, 1-4 экз.). Проходной (шуйский) сиг в Сямозере инвазирован на 15% с интенсивностью заражения 1-26 экз.

Сем. AMPHICOTYLIDAE Ariola, 1899

Eubothrium crassum Bloch, 1779.

Паразит пилорических отростков многих лососевых рыб, представителей рода *Coregonus* и корюшки. Плероцеркоиды встречаются в кишечнике ерша, окуня, процеркоиды - в циклопах *Cyclops strenuus*, *C. serrulatus*. Обнаружен в пределах ареала лососевых рыб. По данным Купермана (1978, 1979), жизненный цикл *E. crassum* может осуществляться двумя путями - с участием второго промежуточного хозяина и без него, что связано с характером питания окончательного хозяина. Ряпушка и сиг заражаются паразитом при поедании инвазированных циклопов. В кишечнике первого вида рыб происходит развитие как плероцеркоидной, так и взрослой стадий (Куперман, 1979). Второй путь заражения, через второго промежуточного хозяина - окуня, колюшку и корюшку, характерен для проходного лосося Ладожского и Онежского озер, обладающего хищным типом питания. Аналогичные способы заражения окончательного хозяина паразитом *E. crassum* описаны для лососевых Норвегии и Швеции, а также Камчатки (Vik, 1963; Petersson, 1971a, 1971b; Куперман, 1978).

В Ладожском озере *E. crassum* найден у ряпушки (40%, 7 экз.) и рипуса (20%, 4 экз.) (Барышева, Байер, 1957). В последние годы частота встречаемости *E. crassum* у ряпушки как в Ладожском (16.5%, 1.7 экз.), так и в Онежском (15.5%, 1 экз.) озере несколько снизилась (Куперман, 1979).

Нами *E. crassum* отмечен у шуйского (проходного) сига (0.97%, 3-5 экз.) из Сямозера.

Eubothrium salvelini Schrank, 1790.

Паразит кишечника (преимущественно пилорических отростков) лососевых рыб. Заражение окончательного хозяина происходит аналогичным способом, описанным для *E. crassum* (Petersson, 1971a; Куперман, 1978). В пределах Советского Союза обнаружен в водоемах Камчатки, на Новой Земле, оз. Таймыр, р. Лене. Известен для водоемов Финляндии, Норвегии, Швеции (Petersson, 1971a). Для сига *E. salvelini* — неспецифический паразит (Vik, 1963). У сигов из водоемов Швеции также редко встречался. Найден только в одном из 61 исследованного озера у 3 сигов (3.3%) (Petersson, 1971a). На севере Карелии встречен в Пяозере у берегового (30%, 31 экз.) и проходного сигов (13%, 15 экз.), на юге — в Онежском озере у ямного (11%, 1 экз.) и проходного (67%, 16 экз.) сигов (Пермяков, Румянцев, 1982).

Сем. CYATHOCEPHALIDAE Nybelin, 1922

Cyathocephalus truncatus (Pallas, 1781).

Первый промежуточный хозяин — раки-бокоплавы *Pallasea quadrispinosa*, *Rivulogammarus pulex*, *R. spinicaudatus*, *Pontogammarus bosniacus*, *Pontoporeia* (Бауер, Никольская, 1952). Окончательный хозяин — лососевые, окуневые и другие рыбы. Широко распространенный паразит северного полушария (Petersson, 1971a, 1971b). Указан для сига из Онежского озера (Кесслер, 1868; Петрушевский, 1940). По данным Петрушевского, сиг в целом по озеру заражен на 13.3% с интенсивностью 1–11 экз.; в отдельных районах водоема экстенсивность инвазии достигала 26.4%. *C. truncatus* найден у сига из Пертозера и Укшозера (Петрушевский, Быховская, 1935). В Ладожском озере обнаружен у всех форм сигов. Наиболее часто встречался у сига зобатого (67%) и сига-лудогы (63%), реже всего у черного сига (13%). Максимальное число особей гельминта в рыбе 8 экз. Кроме того, паразит отмечен у рипуса (20% с максимальной интенсивностью заражения 5 экз.) (Барышева, Бауер, 1957). По данным Купермана (1979), распространение этих цестод локальное, что отражает распределение промежуточных и окончательных хозяев в водоеме. В Северной Карелии *C. truncatus* обнаружен у всех форм сига (от 27 до 93%, 7–9 экз.) и у ряпушки (18%, 2 экз.) из Пяозера (Румянцев и др., 1979). Обнаружена цестода у берегового (27%, 4 экз.) и ямного (22%, 1 экз.) сигов из Онежского озера (Пермяков, Румянцев, 1982). Нами *C. truncatus* найден у сига из оз. Нюк (16.5%, 1–20 экз.), у шуйского сига из Сямозера (13%, 1–70 экз.).

Сем. DIPHYLLOBOTHRIDAE Lühe, 1910

Сем. *Diphyllobothrium*, — особенно род *Diphyllobothriidae*, — наиболее слабоизученная группа цестод. Жизненный цикл гельминтов этой группы протекает со сменой двух промежуточных хозяев. Первым служат веслоногие ракообразные, вторым — различные виды рыб.

Окончательным хозяином являются птицы, млекопитающие, в том числе и человек. Систематика рода до сих пор еще недостаточно разработана не только в отношении отдельных видов взрослых червей, но и соответствия этим видам плероцеркоидов. К настоящему времени, по данным Сердюкова (1979), у рыб из водоемов СССР обнаружено 6 типов плероцеркоидов с буквенными обозначениями А, В, С, D, Е, F. В свете современных представлений у рыб Карелии паразитируют плероцеркоиды четырех типов. К типу „А” относят личинок *Diphyllbothrium latum*, плероцеркоиды типа „В” идентифицированы с личинками *D. osmeri* (Linstow, 1878), личинки типа „С” морфологически близки с плероцеркоидами *Diphyllbothrium dendriticum* (Nitzsch, 1821), а плероцеркоиды типа „D” — с личинками *D. vogeli* (Kuhlow, 1953) (Чиждова и др., 1962).

Изучая распространение личинок широкого лентеца *D. latum* в рыбах Карелии, Петрушевский (1933), Петрушевский и Быховская (1933, 1935) в качестве одного из носителей плероцеркоидов *D. latum* отмечали ряпушку. Ими зафиксировано 100%-ное ее заражение и довольно высокая интенсивность инвазии — 1-24 экз. Личинки обнаружены в стенке желудка. Нахождение плероцеркоидов *D. latum* у ряпушки и сига из водоемов Карелии мы считаем маловероятным.

Diphyllbothrium ditremum (Creplin, 1825).

Вероятные синонимы: *D. osmeri* (Linstow, 1878), *Diphyllbothrium* sp. larva „В” (Петрушевский, 1940).

Первый промежуточный хозяин — ракообразные — *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides*, *Cyclops strenuus*, вторым служат рыбы: лососевые, хариусовые, корюшковые, колюшки. Окончательный хозяин — домашние животные (кошка, собака), дикие млекопитающие и рыбоядные птицы (Фрезе, 1977; Сердюков, 1979). Широко распространенный в Северной Европе паразит. В Финляндии обнаружен у ряпушки и корюшки как *D. osmeri* (Wikren, 1964), в Норвегии отмечен у лососевых *Salma salar*, *S. alpinus* и колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Vik, 1964a, 1964b). В водоемах северной части Швеции *D. osmeri* найден у ряпушки и всех видов сига (Petersson, 1971a, 1971b). Благодаря работам норвежских, шведских и финских исследователей, касающихся вопросов систематики, экологии и биологии дифиллоботриид Северной Европы, установлено таксономическое положение *D. osmeri*, который оказался синонимом *D. ditremum* (Vik, 1964a; Wikgren, 1964; Bylund, 1969, 1973, 1975a; Vik et al., 1969; Halvorsen, 1970; Petersson, 1971a; Andersen, 1972b, 1975c; Halvorsen, Wissler, 1973).

В пределах Карелии плероцеркоиды *D. ditremum* зарегистрированы ранее как *D. latum* у ряпушки (22.2%) из северной части Ладожского озера (Jaaskelainen, 1921), Мунозера (как тип „В”) (100%, 2-56 экз.) (Петрушевский, Быховская, 1933, 1935), Онежского озера (в целом по озеру 63.1%, 1-7 экз.) (Петрушевский,

1933, 1940). По сообщению Нагибиной (1957), ряпушка из Выг-озера поражена плероцеркоидами *D. ditremum* (тип „В“) на 50%. Барышева и Бауер (1957) констатировали нахождение *D. ditremum* у ряпушки (20%, 3 экз.), а также у озерного сига (7%) из Ладожского озера. Этот паразит сравнительно часто встречается в водоемах Южной Карелии, где есть сиговые рыбы. В разных озерах плероцеркоиды распределены неравномерно. В большей степени ряпушка заражена в Сямозере и Святозере (66.6%, 1–7 экз. и 53.3%, 1–3 экз. соответственно, в меньшей (6.6–13.3%) в Вагатозере, Крошнозере и Шотозере с интенсивностью инвазии 1 экз. У шуйского сига паразит в значительных количествах встречался в Вагатозере (40%, 1–14 экз.) и Сямозере (38.5%, 1–7 экз.).

В Шотозере *D. ditremum* был крайне редок (6.6%, 1 экз.). 2 плероцеркоида зарегистрированы у многотычинкового сига (13.3%) из Сямозера (Шульман, 1962; Шульман и др., 1974). *D. ditremum* отмечен у ряпушки из системы озер Куйто. Экстенсивность заражения колебалась от 20 до 73.3%, интенсивность инвазии 1–8 экз. (Румянцев, 1964, 1966а, 1966б). Паразит обнаружен также у ряпушки из Пяозера (6%, 1 экз.) (Румянцев и др., 1979).

Нами *D. ditremum* зарегистрирован у ряпушки из озер: Вендюрского (22.2%, 1–8 экз.), Уросозера (0.2%, 1 экз.), Риндозера (10.4%, 1–6 экз.), Мунозера (0.7%, 1–2 экз.), Насоновского (14.2%, 1–11 экз.), Сяпчезера (10.8%, 1–7 экз.), Кимас (41.5%, 1–7 экз.), Выгозера (28.8%, 1–3 экз.). В оз. Нюк плероцеркоиды найдены не только у ряпушки (23.9%, 1–8 экз.), но и у сига (1.5%, 1 экз.).

Diphyllbothrium dendriticum (Nitzsch, 1824).

Вероятные синонимы: *D. norvegicum*, Vik, 1957; плероцеркоиды *Diphyllbothrium* sp. larva „С“ Petruschewsky, 1940.

Первый промежуточный хозяин – ракообразные: *Diaptomus vulgaris*, *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides*, *Cyclops strenuus*, *C. kolensis*, *C. vicinus*. Плероцеркоиды *D. dendriticum* достигают половой зрелости в кишечнике птиц, главным образом чаек, а также вороны, сороки; домашних (собака, кошка) и некоторых диких (лиса, выдра, песец) млекопитающих, а также человека (Чижова, Кравцов, 1965; Розенберг, 1972; Сердюков, 1972, 1979). В пределах СССР ареал паразита совпадает с ареалом лососевых и хариусовых рыб. Как и предыдущий вид, *D. dendriticum* имеет широкое распространение. Он известен для водоемов севера Евразии, Северной Америки, простираясь на юг до 40° с. ш., Финляндии, Норвегии, Швеции, Польши. Рядом исследователей выяснены биологические и экологические особенности вида, установлено таксономическое положение *D. norvegicum*, который рассматривается как синоним *D. dendriticum* (Wikgren, Muro-ma, 1956; Vik, 1957, 1964а, 1964б; Korpačzewska, 1958; Kozicka, 1958; Vik et al., 1960; Wikgren, 1964; Wikgren, Bylund, 1964; Halvorsen, 1966, 1970; Bylund, 1969, 1971, 1973, 1975а, 1975б; Andersen, 1971, 1972а, 1972б, 1975а,

1975b; Petersson, 1971a, 1971b; Halvorsen, Wissler, 1973; Halvorsen, Andersen, 1974).

В незначительных количествах этот плероцеркоид отмечен у сига из Онежского озера (19.8%, 2 экз.) (Петрушевский, 1940). Слабо инвазированы сиги из Ладожского озера. Барышева и Бауер (1957) нашли его у черного (20%, 2 экз.), свирского (7%, 1 экз.) и озерного (3.5%) сигов. Найден *D. dendriticum* и у ряпушки (7%, 1 экз.). В бассейне р. Шуи паразит очень редок (Шульман, 1962; Винниченко, 1964; Шульман и др., 1974). Он был обнаружен лишь в Сямозере у шуйского (31%, 1-8 экз.) и малотычинкового (13.3%, 1 экз.) сигов. В единственном экземпляре отмечен у одного сига (5%) из Сегозера (Средняя Карелия) (Винниченко, 1964). Нами *D. dendriticum* встречен у многотычинкового (61.9%, 1-129 экз.) и проходного (шуйского) (4%, 1-4 экз.) сигов из Сямозера, а также у сига из Выгозера (17.5%, 1-4 экз.).

Сем. PROTOCEPHALIDAE La Rue, 1911

Proteocephalus exiguus La Rue, 1911.

Широко распространенный паразит сиговых рыб. Известен для многих водоемов как в СССР, так и за его пределами (ГДР, ФРГ, Польша, Канада, Северная Америка). Плероцеркоиды развиваются в полости тела веслоногих ракообразных (роды *Cyclops*, *Eucyclops*, *Mesocyclops* и др.). В водоемах Карелии в качестве промежуточного хозяина выявлены *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides*, *Cyclops scutifer*, *C. kolensis*, *C. lacustris* (Аникиева, 1982a). В СССР сиговых протеоцефалюсов длительное время определяли как *Proteocephalus filicollis*, *P. longicollis*, *P. percae*. Впервые для Карелии описан Кесслером (1868), который обнаружил гельминта у зобатого сига из Онежского озера. Под названием *P. percae* паразит зарегистрирован у ряпушки из Мунозера (100%, 4-48 экз.) (Петрушевский, Быховская, 1935), у ряпушки (83%, 1-38 экз.) и сига (43.2%, 1-35 экз.) из Онежского озера. Следует отметить, что в отдельных обследованных районах водоема частота встречаемости паразита достигла у ряпушки 100%, у сига 85.8% (Петрушевский, 1940). *P. exiguus* обнаружен у 2 экз. сигов из Выгозера с интенсивностью заражения 1-9 экз. (Нагибина, 1957). Под названием *P. longicollis* паразит отмечен у 4 сигов (33%) из Укшозера. В обоих водоемах количество паразитов в рыбе колебалось от 3 до 14 экз. (Петрушевский, Быховская, 1935). В Ладожском озере *P. exiguus* найден у ряпушки (72-80%), рипуса (33%), сига-лудогя (13%), черного (93%) и озерного сигов (40%). Максимальное число гельминтов в рыбе колебалось от 3 до 500 и более экз. (Барышева, Бауер, 1957). *P. exiguus* встречен у сиговых почти всех исследованных озер бассейна р. Шуи (Шульман, 1962; Винниченко, 1964; Шульман и др., 1974). Зарегистрирован у шуйского сига из Шотозера (20%, 5-10 экз.), Вагатозера (66.6%,

1-13 экз.), Сямозера (53.7%, 1-14 экз.), у многотычинкового сига из Сямозера (40%, 1-5 экз.), у среднетычинкового сига из Кончозера (93.3%, 1-162 экз.) и Пертозера (91.3%, 11-444 экз.). Цестоды найдены у ряпушки из Вагатозера (33.3%, 1-8 экз.), Крошнозера (26.6%, 1-40 экз.), Сямозера (20%, 2-12 экз.) и Святозера (86.6%, 1-5 экз.). Кроме того, *P. exiguus* обнаружен у сига из Сегозера (40%, 11 экз.) (Шульман, 1962; Винниченко, 1964; Шульман и др., 1974). Отмечена цестода и у ряпушки в системе озер Куйто (66.6-100%, 1-1592 экз.) (Румянцев, 1964, 1966а, 1966б). Сиг из р. Писта заражен на 50%, количество паразитов в рыбе колебалось от 1 до 21 экз. (Малахова, 1976). Ряпушка из Пяозера инвазирована *P. exiguus* на 42%, средняя интенсивность заражения 2 экз. (Румянцев и др., 1979). *P. exiguus* отмечен также у всех форм сига из Пяозера и Онежского озера - ямного (53%, 9 экз. и 69%, 3 экз. соответственно), берегового (87%, 26 экз. и 87%, 28 экз.) и проходного (73%, 18 экз. и 100%, 35 экз.) (Румянцев и др., 1979; Пермяков, Румянцев, 1982).

Нами *P. exiguus* зарегистрирован у ряпушки и сига почти во всех исследованных водоемах (табл. 5).

Класс TREMATODA Rudolphi, 1808

Сем. BUCEPHALIDAE Poche, 1907

Bucephalus polymorphus Baer, 1827.

Синонимы: *Gasterostomum fimbriatum* Siebold, 1848;
Bucephalus markewitschi Kowal, 1949.

Первый промежуточный хозяин - моллюски родов *Unio* и *Anodonta*, второй - карповые рыбы, налим. Взрослые особи паразитируют в кишечнике судака, реже окуня, налима, щуки. Встречается повсеместно. Обнаружен у одного сига (8.3%, 1 экз.) из Укшозера (Петрушевский, Быховская, 1935).

Rhipidocotyle illense (Ziegler, 1883).

Синонимы: *Gasterostomum fimbriatum* Ziegler, 1883;
Bucephalus polymorphus по Lühe, 1909; *B. polymorphus* по Kowal, 1949.

Rh. illense развивается с участием двух промежуточных хозяев (моллюски родов *Unio* и *Anodonta*, многие виды рыб, преимущественно карповые). Взрослые черви паразитируют в кишечнике щуки. Найден у берегового сига (7%, 3 экз.) из Онежского озера (Пермяков, Румянцев, 1982).

Сем. GORGODERIDAE Looss, 1901

Phyllodistomum conostomum (Olssen 1876).

Половозрелые гельминты обитают в почках и мочеточниках лососевых и хариусовых рыб. Цикл развития пока не изучен. Первым

Т а б л и ц а 5

Зараженность сиговых рыб паразитом *Proteocephalus exiguus* в разных озерах Карелии

Вид рыбы	Вендорское	Урос	Риндозеро	Мунозеро	Насоновское
<i>Coregonus albula</i>	$\frac{85.8}{1-3010}$	$\frac{94.0}{1-3000}$	$\frac{91.4}{2-3547}$	$\frac{78.7}{1-1000}$	$\frac{93.4}{1-576}$
<i>C. lavaretus pallasi</i>	-	-	-	-	-
<i>C. l. lavaretus</i>	-	-	-	-	-
<i>C. l. mediospinatus</i>	-	-	-	-	-
Вид рыбы	Сяпчезеро	Сямозеро	Кимас	Нюк	Выгозеро
<i>Coregonus albula</i>	$\frac{98.0}{1-31}$	$\frac{52.6}{1-22}$	$\frac{91.3}{1-38}$	$\frac{82.5}{1-164}$	$\frac{73.2}{21-50}$
<i>C. lavaretus pallasi</i>	-	$\frac{85.0}{1-942}$	0	$\frac{93.0}{1-342}$	-
<i>C. l. lavaretus</i>	-	$\frac{72.0}{1-413}$	0	0	$\frac{38.2}{1-28}$
<i>C. l. mediospinatus</i>	-	-	$\frac{92.6}{1-305}$	-	-

промежуточным хозяином, видимо, являются моллюски. Не исключено, что второй промежуточный хозяин отсутствует: рыба заражается непосредственно через поедание спорист с инцистированными в них церкариями. (Спориисты, покинув тело моллюска, всплывают на поверхность воды. Такое явление отмечено для *Ph. dogieli* (Шульц, Гвоздев, 1972)).

Ph. conostomum указан для сига и ряпушки (26.4%, 1-8 экз.) из Онежского озера (Петрушевский, 1940). У ряпушки из Выгозера (13%) этот паразит зарегистрирован под названием *Ph. folium* (Нагибина, 1958). В Ладожском озере обнаружен у свирского сига (33%), сига-лудог, озерного и черного сигов (13%), у ряпушки (13%) и рипуса (60%). Максимальное количество паразитов отмечено у свирского сига (90-94 экз.), у остальных не более 18 экз. на рыбу (Барышева, Бауер, 1957). В бассейне р. Шуи (Южная Карелия) найден у шуйского сига из Шотозера (46.6%, 1 экз.), у ряпушки из Крошнозера (46.6%, 1-6 экз.) и Сямозера (26.6%, 1-9 экз.). В незначительных количествах отмечен у сига (15%, 4.3 экз.) из Сегозера (Средняя Карелия) (Шульман, 1962; Винниченко, 1964; Шульман и др., 1974). В системе озер Куйто

частота встречаемости *Ph. conostomum* у ряпушки колебалась от 12.2% (оз. Среднее Куйто) до 80% (оз. Керкнеш). Наибольшее число гельминтов в рыбе (27 экз.) указано в оз. Копати при экстенсивности заражения 63.3% (Румянцев, 1964, 1966а, 1966б). У сига из р. Писта *Ph. conostomum* встречается редко (5.6%, 2–5 экз.) (Малахова, 1976). На севере Карелии в оз. Пяозеро найден у берегового (27%, 20 экз.) и проходного (20%, 16 экз.) сигов. В ряпушке паразит не отмечен (Румянцев и др., 1979). Пермяков и Румянцев (1982), подробно изучая фауну паразитов промысловых видов рыб Онежского озера, выявили сравнительно высокую зараженность берегового и проходного сигов данной трематодой (47%, 2–3 экз.). Исследование паразитофауны рыб Выг-озера в последние годы показало, что *Ph. conostomum* по-прежнему редко встречается в водоеме (табл. 6).

Паразит зарегистрирован у ряпушки всех исследованных нами водоемов (за исключением Мунозера), у сига в Сямозере и оз. Нюк (табл. 6).

Различия в экстенсивности и интенсивности заражения ряпушки и сига *Ph. conostomum*, видимо, можно объяснить поведением первых промежуточных хозяев – моллюсков. Наибольшая частота встречаемости и максимальное число червей в рыбе, вероятно, связаны с подвижным состоянием моллюсков. Рыба поедает последних во время их поднятия из ила на растительность, что обычно связано с недостаточной концентрацией пищевых взвесей в воде и неудовлетворительным кислородным режимом в придонном слое. На зараженность рыб трематодой *Ph. conostomum*, видимо, оказывает влияние и возраст моллюсков. Так, по данным Митропольского (1970), молодые особи в большей степени связаны с растениями и более подвижны, а старые, наоборот, больше приурочены к грунту и чаще зарываются в него. Уменьшение зараженности рыб может быть также следствием ненастной погоды, так как в это время моллюски опускаются с растений вниз и прячутся под отмершие листья.

Сем. AZYGIIDAE Odhner, 1911

Azygia lucii (Müller, 1776).

Первым промежуточным хозяином, по данным Фроловой (1975), являются брюхонские моллюски *Radix ovata*, *Anisus vortex*. Второй промежуточный хозяин отсутствует: рыбы непосредственно заглатывают свободных церкарий; окончательный хозяин – щука, реже лососевые, окуневые, налим и др. Непосредственно заразиться *A. lucii* могут только щуки молодого возраста. Более взрослые щуки получают этого паразита лишь при поедании уже зараженных рыб.

A. lucii найдена у проходных сигов (7%, 8–1 экз.) из Пяозера и Онежского озера (Пермяков, Румянцев, 1982).

Т а б л и ц а 6

Зараженность сиговых рыб паразитом *Phyllodistomum conostomum* в разных озерах Карелии

Вид рыбы	Вендюр- ское	Урос	Риндозе- ро	Насонов- ское
<i>Coregonus albula</i>	$\frac{35.1}{1-68}$	$\frac{34.4}{1-117}$	$\frac{29.2}{1-35}$	$\frac{44.7}{1-15}$
<i>C. lavaretus pallasii</i>	-	-	-	-
<i>C. l. lavaretus</i>	-	-	-	-
<i>C. l. mediospinatus</i>	-	-	-	-

Вид рыбы	Сяпче- зеро	Сям- озеро	Кимас	Нюк	Выг- озеро
<i>Coregonus albula</i>	$\frac{5.0}{1-6}$	$\frac{73.4}{1-35}$	$\frac{11.6}{1-3}$	$\frac{16.4}{1-12}$	$\frac{2.2}{3}$
<i>C. lavaretus pallasii</i>	-	$\frac{16.8}{1-24}$	0	$\frac{12.0}{1-6}$	-
<i>C. l. lavaretus</i>	-	$\frac{4.0}{1-15}$	-	-	-
<i>C. l. mediospinatus</i>	-	-	-	-	$\frac{1.6}{2}$

Сем. ALLOCREADIIDAE Stossich, 1904

Allocreadium isoporum (Looss, 1894).

Паразит многих карповых рыб. Первый промежуточный хозяин - пластинчатожаберные моллюски *Sphaerium corneum*, *S. rivicola*, в условиях Карелии, по данным Фроловой (1975), - *Pisidium*. Второй промежуточный хозяин - личинки насекомых *Ephemera vulgata* и *Anabolia nervosa*. *Allocreadium isoporum* найден нами у сига (3.7%, 1 экз.) из оз. Кимас (Северная Карелия).

Crepidostomum farionis (Müller, 1874).

Характерный паразит лососевых рыб. Первый промежуточный хозяин - пластинчатожаберные моллюски *Pisidium amnium*, *Sphaerium corneum*, второй промежуточный хозяин - личинки поденок *Ephemera danica*. Ранее *Crepidostomum farionis* был найден у сига (13.2%, 1-45 экз.) и ряпушки из Онежского озера (13.3%, 1 экз.) и Выгозера (13.3%, 1 экз.), у черного сига (13.3%, 1-3 экз.) из Ладожского озера (Петрушевский,

1940; Барышева, Бауер, 1957; Нагибина, 1957). Довольно редко паразит встречается в бассейне р. Шуи. Отмечен в Сямозере по одному разу у шуйского и малотычинкового сига; интенсивность заражения составила 3 и 37 экз. соответственно. Чаше встречался у сига из Сямозера (45%, 12 экз.) (Шульман, 1962; Винниченко, 1964; Шульман и др., 1974). Зарегистрирован у 1 экз. ряпушки (8,3%, 1 экз.) из оз. Нижнее Куйто (Румянцев, 1966а, 1966б, 1967), у сига из р. Писта отмечен трижды (16,7%, 3-12 экз.) (Малахова, 1976). Малочисленным был и в Пяозере: указан для берегового сига (3%, 1 экз.) и ряпушки (9%, 1 экз.) (Румянцев и др., 1979). Слабая зараженность отмечена для берегового (13%, 1 экз.) и проходного (7%, 1 экз.) сига из Онежского озера (Пермяков, Румянцев, 1982).

Частота встречаемости *S. farionis* у сиговых рыб в исследованных нами водоемах незначительна. Так, для ряпушки из Вендюрского озера экстенсивность заражения составляла 0,3%, а интенсивность инвазии — 1 экз., из оз. Урос соответственно 7,6% и 1-72 экз., из оз. Нюк — 1,5% и 1 экз. В оз. Кимас паразит был отмечен лишь для среднетычинкового сига (1,9%, 1 экз.).

Sphaerostoma sp.

Первый промежуточный хозяин — брюхоногие моллюски *Bithynia tentaculata* (Фролова, 1975), второй промежуточный хозяин недостаточно хорошо изучен. Окончательный хозяин — различные пресноводные рыбы. Не определенный до вида паразит отмечен Пермяковым и Румянцевым (1982) у берегового сига (7%, 1 экз.) из Онежского озера.

Сем. STRIGEIDAE Railliet, 1919

Cotylurus pileatus (Rud., 1802) Dubois (1937).

Синоним: *Tetracotyle variegata* (Crepl., 1825) = *T. ovata* (Linstow, 1887).

Первым промежуточным хозяином этого паразита в озерах Карелии являются брюхоногие моллюски *Galba palustris*, *Radix ovata*, *Limnaea stagnalis*, *Anisus vortex*, но наиболее часто заражается *Galba palustris* (Фролова, 1975). Метациркарии паразитируют чаще всего в перикардиальной полости, на плавательном пузыре, почках, органах брюшной полости ерша, окуня, снетка, сига, ряпушки. Половозрелые паразиты встречаются у чаек (Размашкин, 1966). Вид известен для многих водоемов СССР, для водоемов Карелии впервые отмечен Петрушевским и Быховской (1935) у сига (41,5%, 1-74 экз.) из Укшозера. *C. pileatus* зарегистрирован у сига (в целом по озеру) (23,2%, 2-25 экз.) и ряпушки (8,3%, 1-5 экз.) из Онежского озера. В отдельных участках озера частота встречаемости метациркариев достигала для ряпушки 19,8%, для сига 26,4% (Петрушевский, 1940). *C. pileatus* — один из самых распространенных у рыб бассейна

р. Шуи паразитов, но из сиговых отмечен лишь у ряпушки (40% 1-5 экз.) из Святозера (Шульман, 1962; Шульман и др., 1974).

Cotylurus erraticus (Rud., 1809) Szidat (1928).

Синоним: *Tetracotyle coregoni* Achmerov, 1941.

Первым промежуточным хозяином для *C. erraticus* служат те же брюхоногие моллюски, что и для *C. pileatus* (Фролова, 1975). Метацеркарии часто встречаются на сердце, в перикардиальной полости, почках, редко на жабрах, на внутренних органах брюшной полости, в жировой ткани, гонадах, спинном мозгу сига, ряпушки, снетка (Размашкин, 1966). Обнаружен в лососевых рыбах Европы и Северной Америки под названием *Tetracotyle intermedia* Hughes (1928) (Petersson, 1971a; Wootten 1973; Valtonen, 1977). Жизненный цикл *C. erraticus* экспериментально изучен Олсоном (Olson, 1970). Первым промежуточным хозяином являются брюхоногие моллюски *Valvata lewisi*, вторым — лососевые рыбы, окончательным — гагары (Размашкин, 1966) и чайки (Olson, 1970). По данным Размашкина, у чаек этот паразит встречается сравнительно редко. Метацеркарии паразита отмечены у ряпушки (66%, 3 экз.) и сигов (озерного — 33% и черного — 40% с максимальной интенсивностью заражения 8 экз.) из Ладожского озера (Барышева, Бауер, 1957). Зарегистрированы у представителей рода *Coregonus* из бассейна р. Шуи. Обнаружены у шуйского сига из Шотозера и Сямозера (20%, 1-3 экз. и 53.7%, 6-247 экз. соответственно), у многотычинкового сига из Сямозера (86.6%, 5-83 экз.), у среднетычинкового сига из Кончозера и Пертозера (100%, 1-33 экз. и 83%, 1-7 экз. соответственно), а также у ряпушки из Вагатозера (13.3%, 1-3 экз.), Сямозера (93.3%, 2-117 экз.) и Крошнозера (80%, 1-14 экз.) (Шульман, 1962; Винниченко, 1964; Шульман и др., 1974). У сигов из Сегозера (Средняя Карелия) частота встречаемости достигала 60%, средняя интенсивность инвазии составляла 99 экз. (Винниченко, 1964).

Найден *C. erraticus* и у ряпушки из системы озер Куйто. Максимальная зараженность указана для оз. Нижнее Куйто (45.8%, 1-20 экз.), минимальная — для оз. Верхнее Куйто и Алозера (13.3%, 1-2 экз.). Ряпушка из оз. Среднее Куйто инвазирована на 41% с количеством паразитов в рыбе 1-9 экз. (Румянцев, 1964, 1967). Сиг из р. Писта заражен на 44.4%, с количеством паразитов в рыбе 3-41 экз. (Малахова, 1976). Указан паразит для сигов из Пяозера и Онежского озера: наибольшая экстенсивность инвазии отмечена у проходных сигов — 47% и 53% соответственно, наименьшая — у ямного сига (22%, 5 экз.) из Онежского озера. Береговой сиг из Пяозера заражен на 27% (интенсивность заражения 5 экз.), а из Онежского озера — на 33% (интенсивность заражения 6 экз.) (Пермяков, Румянцев, 1982).

В исследованных нами водоемах *C. erraticus* довольно частый паразит (табл. 7).

Т а б л и ц а 7

Зараженность сиговых рыб паразитом *Cotylurus erraticus* в разных озерах Карелии

Вид рыбы	Вендюрское	Урос	Риндозеро	Насоновское
<i>Coregonus albula</i>	$\frac{82,5}{1-92}$	$\frac{0,7}{1-8}$	$\frac{40}{1-12}$	$\frac{12,6}{1-17}$
<i>C. lavaretus pallasi</i>	-	-	-	-
<i>C. l. lavaretus</i>	-	-	-	-
<i>C. l. mediospinatus</i>	-	-	-	-

Вид рыбы	Сяпче-зеро	Мун-озеро	Сям-озеро	Кимас	Нюк
<i>Coregonus albula</i>	$\frac{100}{5-59}$	$\frac{3,1}{1-5}$	$\frac{54,0}{1-33}$	$\frac{34,9}{1-5}$	$\frac{23,9}{1-233}$
<i>C. lavaretus pallasi</i>	-	-	$\frac{77,9}{1-100}$	0	$\frac{58,2}{1-42}$
<i>C. l. lavaretus</i>	-	-	$\frac{8,2}{1-9}$	-	-
<i>C. l. mediospinatus</i>	-	-	-	$\frac{83,3}{1-90}$	-

Сем. DIPLOSTOMATIDAE Poirier, 1886

Diplostomum spathaceum (Rud., 1819).

Паразит хрусталика глаз рыб.

Первый промежуточный хозяин – брюхоногие моллюски *Limnaea stagnalis* var. *lacustris*, *L. stagnalis* (Фролова, 1975), второй промежуточный хозяин – рыбы, окончательный хозяин – чайки.

Метацеркарии *D. spathaceum* найдены у сигов Пяозера и Онежского озера. Процент заражения колебался от 3 до 20, наибольший указан для берегового и проходного сигов из Онежского озера, наименьший – для берегового сига из Пяозера. Количество паразитов в рыбе не превышало 1 экз. (Румянцев и др., 1979; Пермяков, Румянцев, 1982).

Нами *D. spathaceum* обнаружен у ряпушки из Вендюрского озера (64%, 1–3 экз.), оз. Урос (0.24%, 1 экз.), Мунозера (1.1%, 1–2 экз.), оз. Кимас (8.3%, 1–4 экз.), у ряпушки и сига из Сям-озера (7.2%, 1–2 экз. и 1.8%, 5–9 экз. соответственно), у сига из оз. Нюк (3%, 1–4 экз.).

Diplostomum sp.

До недавнего времени считалось, что в глазах рыб паразитируют 2 вида метацеркарий — *Diplostomum spathaceum* и *Diplostomum clavatum*. Шигиным (1967, 1968, 1976) установлено, что *Diplostomum spathaceum* является сборным видом, объединяющим несколько самостоятельных видов. В связи с этим все метацеркарии, ранее определенные многими исследователями как *D. spathaceum* и обнаруженные в хрусталике и стекловидном теле глаза рыб, отнесены нами к *Diplostomum* sp. (до вида не определены). Первый промежуточный хозяин — брюхоногие моллюски *Limnaea stagnalis*, *Galba palustris*, *Amphipeperlea glutinosa*, *Radix ovata* (Фролова, 1975), окончательный хозяин — чайки, крачки, нырковые утки.

Впервые для Карелии отмечен у ряпушки (6.6%, 2 экз.) из Мунозера и сига (41.5%, 2–100 экз.) из Укшозера (Южная Карелия) (Петрушевский, Быховская, 1935). Ряпушка из Онежского озера инвазирована на 18.3, сиг на 44.8%, интенсивность инвазии составляет 1–2 и 1–110 экз. соответственно (Петрушевский, 1940). Указаны метацеркарии для сига-лудоги (30%), озерного сига (27%), рипуса (87%, максимальное количество гельминтов в рыбе 120 экз.) и ряпушки (13%, 10 экз.) из Ладожского озера (Барышева, Бауер, 1957). *Diplostomum* sp. — наиболее распространенный в бассейне р. Шуи паразит — обнаружен у многотычинкового сига (40%, 2–4 экз.) из Сямозера, шуйского сига из Шотозера, Вагатозера и Сямозера, у среднетычинкового сига из Кончозера и Пертозера. Частота встречаемости паразита у сигов в первых трех водоемах 7.7–20%, интенсивность инвазии 1–7 экз. В Пертозере и Кончозере экстенсивность заражения составляла 16.6 и 93.3% соответственно. Интенсивность заражения колебалась в пределах 2–53 экз., наибольшая отмечена у сига из Кончозера. Кроме того, *Diplostomum* sp. зарегистрирован у ряпушки из Шотозера (6.6%, 1 экз.) и Вагатозера (20%, 1–2 экз.) (Шульман, 1962; Винниченко, 1964; Шульман и др., 1974). Указаны метацеркарии для сига (20%, 3.5 экз.) из Сегозера (Средняя Карелия) (Винниченко, 1964), ряпушки из системы озер Куйто (Северная Карелия). Процент заражения незначительный — 10.5 (оз. Среднее Куйто) и 13.3 (оз. Копати). Количество паразитов в рыбе не превышало 1 экз. (Румянцев, 1964). У сига из р. Писта паразит встречался не очень часто (33.3%, 1–8 экз.) (Малахова, 1976). *Diplostomum* sp. зарегистрирован в глазном дне у сигов из Пяозера и Онежского озера (53–100%, 4–10 экз.). Наиболее часты метацеркарии у проходного сига, наиболее редки — у берегового из Пяозера. В небольшом количестве паразит обнаружен также у ряпушки из Пяозера (12%, 1 экз.) (Румянцев и др., 1979; Пермяков, Румянцев, 1982). В нашем материале (сборы 1964–1972 гг.) *Diplostomum* sp. указан для ряпушки из озер: Вендюрского (53.4%, 1–35 экз.), Урос (1.4%, 1–7 экз.), Риндозера (50.8%, 1–12 экз.), Насоновского (30.6%, 1–8 экз.), Сяпчезера (85%, 1–8 экз.), Мунозера (6%, 1–5 экз.), для проходного (шуйского) сига (39.6%,

1-38 экз.) из Сямозера, а также для сига (1.6%, 1 экз.) и ряпушки (2.2%, 1 экз.) из Выгозера.

Diplostomum pusillum (Dubois, 1928) Nazmi, 1932.

Жизненный цикл паразита до конца не расшифрован. Первый промежуточный хозяин, как и для предыдущих двух видов рода *Diplostomum*, - видимо, брюхоногие моллюски *Limnaea stagnalis*, *Galba palustris*, *Radix ovata*, *Amphipeplea glutinosa* (Фролова, 1975). Второй промежуточный хозяин - разнообразные рыбы, окончательный хозяин - водоплавающие и рыбоядные птицы. На основании проведенных опытов по заражению млекопитающих (ондатры, морской свинки, белой мыши, кролика и птенцов чаек, крачек, кур, домашних уток) Иксанов (1968) пришел к выводу о малой специфичности *D. pusillum* к окончательному хозяину. Нами метацеркарии найдены у ряпушки (25.2%, 1-14 экз.) из Сямозера, оз. Нюк (12%, 1-6 экз.), у сига из Сямозера (35.4%, 1-13 экз.), озер Кимас (16.7%, 1-18 экз.) и Нюк (12%, 1-4 экз.).

Tylodelphys clavata (Nordmann, 1832) Diesing, 1850.

Паразит стекловидного тела глаза рыб, широко распространенный вид.

Первый промежуточный хозяин - брюхоногие моллюски *Limnaea stagnalis*, *Valvata piscinalis*, *Radix ovata*, *R. auricularia* (Атаев, 1969). Второй промежуточный хозяин - разнообразные рыбы, окончательный хозяин - водоплавающие и рыбоядные птицы. Ранее в озерах Карелии *T. clavata* отмечен у сига (24.9%, 1-150 экз.) из Укшозера (Петрушевский, Быховская, 1935), у сига (8.3%, 1-4 экз.) и ряпушки (1.7%, 1 экз.) из Онежского озера (Петрушевский, 1940), у сига (3.5%) из Ладожского озера (Барышева, Бауер, 1957) и Выгозера (у 1 экз. сига из двух обследованных (Нагибина, 1957). Найден у сига из Кончозера и Пертозера (46.6%, 2-99 экз. и 16.6%, 1 экз. соответственно), у многотычинкового сига (53.3%, 1-38 экз.) из Сямозера, а также у ряпушки из Крошозера (6.6%, 1 экз.) и Вагатозера (20%, 1-7 экз.). Обнаружен паразит у сига (45%, 2 экз.) из Сегозера (Средняя Карелия) (Шульман, 1962; Винниченко, 1964; Шульман и др., 1974), ряпушки из системы озер Куйто; частота встречаемости колебалась от 6.2 (оз. Среднее Куйто) до 33.3% (оз. Копати); интенсивность заражения 1-4 экз. (Румянцев, 1964). Довольно часто личинки отмечались у сига (94.5%, 1-95 экз.) из р. Писта (Малахова, 1976). Метацеркарии обнаружены у берегового (47%, 3 экз.) и проходного (67%, 2 экз.) сига, а также у ряпушки (6%, 2 экз.) из Пяозера (Румянцев и др., 1979; Пермяков, Румянцев, 1982). Редок паразит был у сига (7%, 1-4 экз.) из Онежского озера (Пермяков, Румянцев, 1982).

Нами *T. clavata* зарегистрирован в большинстве обследованных водоемов (табл. 8).

Т а б л и ц а 8

Зараженность сиговых рыб паразитом *Tylodelphys clavata* в разных озерах Карелии

Вид рыбы	Вен- дюр- ское	Урос	Ринд- озеро	Сяпче- озеро	Сям- озеро	Кимас	Нюк	Выг- озеро
<i>Coregonus albula</i>	$\frac{9.4}{1-38}$	$\frac{35.2}{1-32}$	$\frac{8.3}{1-5}$	$\frac{6.0}{1-2}$	$\frac{6.5}{1-5}$	$\frac{3.3}{2}$	$\frac{3.0}{1}$	$\frac{2.2}{1}$
<i>C. lavaretus pallasi</i>	-	-	-	-	$\frac{1.8}{2-17}$	0	$\frac{16.5}{1-2}$	-
<i>C. l. lavaretus</i>	-	-	-	-	$\frac{1.5}{2-3}$	-	0	$\frac{4.8}{1-3}$
<i>C. l. mediospinatus</i>	-	-	-	-	-	$\frac{44.4}{1-30}$	-	-

Neascus brevicaudatus (Nordmann, 1832).

Редкий паразит. Первыми промежуточными хозяевами, по аналогии с родственными видами, служат, вероятно, брюхоногие моллюски, вторыми промежуточными хозяевами — рыбы, окончательными хозяевами — рыбоядные водоплавающие птицы. Нами отмечен по 1 экз. у 2 ряпушек из Вендюрского озера.

Тип NEMATHELMINTHES

Класс NEMATODA Rudolphi, 1808

Сем. ANISAKIDAE Skrjabin et Karokhin, 1945

Raphidascaris acus (Bloch, 1779).

Паразиту свойственен широкий круг промежуточных хозяев, относящихся к разным типам и классам: олигохеты из семейств Naididae и Tubificidae, моллюски (*Planorbis planorbis*, *Limnaea ovata*), ракообразные (щиклопы, диапомусы, мизиды, гаммарусы, водяные ослики), личинки насекомых (хирономиды, водлобы, ручейники), личинки и мальки рыб (карповые, колюшки, бычки), головастики лягушки *Rana temporaria* (Мозговой, Косинова, 1963; Енгашев, 1964; Косинова, 1965; Супряга, Мозговой, 1974). В жизненном цикле *R. acus* возможно участие резервуарного хозяина, роль которого могут выполнять пресноводные беспозвоночные, рыбы, головастики. Заражение хищных рыб (щуки, окуня и др.) — окончательного хозяина — может происходить при поедании как промежуточного, так и, главным образом, резервуарного хозяев. Следует отметить, что *R. acus* узко специфичен к окончательному хозяину: фактически половой зрелости он достигает только в щуке (*Esox lucius* L.), поэтому ведущую роль в жизненном цикле *R. acus* играют преимущественно те виды рыб, которые являются кормовыми объектами щуки. Поскольку взрослые

щуки питаются только рыбой, последние, хотя и являются резерв-
арным хозяином, становятся необходимым в жизненном цикле
R. acus.

Широко распространенный гельминт. Обнаружен у сиговых Онеж-
ского озера (Петрушевский, 1940): у ряпушки (1.7%, 1 экз.) и
сига (20%, 1-10 экз.); зарегистрирован *R. acus* у ряпушки из
Выгозера (13%) (Нагибина, 1957), Шотозера (6.6%, 1 экз.),
Вагатозера (6.6%, 11 экз.), Крошнозера (26.6%, 1-12 экз.),
(Шульман, 1962), в системе озер Куйто: Алозере (13.3%,
1-2 экз.), Нижнем Куйто (53.3%, 1-28 экз.), Среднем Куйто
(27%, 1-8 экз.), в Верхнем Куйто (20%, 1-2 экз.) (Румянцев,
1964, 1966а, 1966б). *R. acus* обнаружен также у ряпушки из
Пяозера (6%, 1 экз.) (Румянцев и др., 1979). Указан паразит
для шуйского сига из Шотозера (13.3%, 6-33 экз.), Вагатозера
(40%, 1-50 экз.), Сямозера (38.5%, 2-78 экз.). Отмечен у всех
форм сига из Пяозера (53-100%, 7-34 экз.) и Онежского озера
(60-100%, 5-12 экз.) (Пермяков, Румянцев, 1982). В р. Писта
сиг инвазирован на 11.1% с числом нематод в рыбе 4-10 экз.
(Малахова, 1976).

Нами *R. acus* обнаружена у ряпушки и сига из Сямозера
(28.1%, 1-11 экз. и 15.9%, 1-5 экз. соответственно), оз. Кимас
(36.5%, 1-12 экз. и 90.7%, 1-258 экз.), оз. Нюк (52.5%, 1-
32 экз. и 60%, 1-34 экз.), у проходного (шуйского) сига (0.96%,
4-9 экз.) из Сямозера, а также у сига (30.2%, 1-15 экз.) и
ряпушки (2.2%, 1 экз.) из Выгозера.

Сем. RHABDOCHONIDAE Skrjabin, 1946

Rhabdochona denudata (Dujardin, 1845) Railliet, 1916.

Промежуточный хозяин - личинки поденок *Heptagenia* sp.,
Ephemerella sp. (Штейн, 1959а), окончательный хозяин - раз-
личные рыбы.

Реофильный паразит, причем его реофильность связана к окси-
фильностью. Поэтому *Rh. denudata* встречается обычно в про-
точных озерах. В менее проточных водоемах они обнаруживаются
или в устьях впадающих рек, или в прибойной зоне, где кислорода
больше (Штейн, 1959).

Зараженность рыб этим паразитом в озерах Карелии очень не-
значительна. Нематода зарегистрирована у сига (26.4%, 1-2 экз.)
из Онежского озера (Петрушевский, 1940), у многотычинкового
сига (6.6%, 1 экз.) из Сямозера (Шульман, 1962; Шульман
и др., 1974), у сига (27.8%, 1-15 экз.) из р. Писта (Малахова,
1976).

Нами *Rh. denudata* найдена у ряпушки (3.3%, 1-2 экз.),
шуйского сига (0.5%, 1 экз.) из Сямозера, а также в единствен-
ном числе у 1 экз. сига из оз. Нюк.

Cystidicola farionis Fischer, 1798.

Промежуточный хозяин — реликтовый рак *Pontoporeia affinis*. Окончательный хозяин — различные лососевые и сиговые рыбы. Встречается в северных районах СССР, Европы, Канады. Найдена в плавательном пузыре у 6 экз. сегов из Пертозера с интенсивностью инвазии 5–668 экз., у сига (41.5%, 3–18 экз.) из Укшозера (Петрушевский, Быховская, 1935). В Онежском озере нематода обнаружена у сига и ряпушки Кесслером (1868) и Петрушевским (1940). По данным Петрушевского, у ряпушки паразит отмечен дважды. В обоих случаях количество нематод в рыбе не превышало 1 экз. У сига *Cystidicola farionis* встречалась чаще (13.3–52.8%, 1–195 экз.). В Ладожском озере *C. farionis* отмечена у всех 5 форм сига. Экстенсивность инвазии колебалась от 13 до 73%. Чаще нематода встречалась у сига зобатого, реже у свирского и черного. Максимальное количество паразитов в рыбе 159 экз., среднее 57 экз. (Барышева, Бауер, 1957). В бассейне р. Шуи *C. farionis* в большом количестве зарегистрирована у сегов из Кончозера и особенно из Пертозера, где обитает его промежуточные хозяева. Проходной многотычинковый сиг в Шотозере, Вагатозере, Сямозере был инвазирован незначительно (20–23%, 1 экз.) (Шульман, 1962; Винниченко, 1964). Отмечен паразит у сига из Сегозера (75%, 92 экз.) (Винниченко, 1964). Слабо заражен сиг из р. Писта (11.1%, 3–5 экз.) (Малахова, 1976). Указан паразит для всех форм сига в озерах Пяозеро и Онежском. В первом водоеме процент заражения колебался в пределах 80–93.3 с интенсивностью инвазии 3–12 экз., во втором — от 33 до 100% с числом паразитов в рыбе 4–22 экз. Проходной сиг из Онежского озера заражен слабо, сильнее инвазирован ямный сиг (Румянцев и др., 1979; Пермяков, Румянцев, 1982). По сравнению с сегом в ряпушке нематода встречалась редко. Так, в Ладожском озере экстенсивность инвазии не превышала 7%, интенсивность (максимальная) 7 экз. (Барышева, Бауер, 1957), в Пяозере соответственно 6% и 1 экз. (Пермяков, Румянцев, 1982). В нашем материале паразит был также редок. Обнаружен у ряпушки и сига из оз. Кимас (10%, 1–3 экз. и 22.2%, 1–14 экз. соответственно), оз. Нюк (1.5%, 1 экз. и 36%, 1–19 экз.), у проходного шуйского сига из Сямозера (12.1%, 1–172 экз.), а также у сига (4.8%, 1 экз.) и ряпушки (2.2%, 1 экз.) из Выгозера.

Cystidicoloides tenuissima (Zeder, 1800) Rasheed, 1965.

Синонимы: *Sterliadochona tenuissima* (Zeder, 1800); *Metabronema salvelini* (Fujita, 1920); *M. canadense* Skinker, 1931; *Cystidicoloides harwoodi* (Chandler, 1931).

Редко встречающийся паразит. Найден в желудке сегов из Пяозера и Онежского озера. Экстенсивность инвазии 7–22%; наибольший процент отмечен для ямного и берегового (20%) сегов из Онежского озера, наименьший — у ямного и проходного сегов (7%) из Пяозера. Количество паразитов в рыбе не превышало 9 экз. (Румянцев и др., 1979; Пермяков, Румянцев, 1982).

Desmidocercella sp. larva.

Редкий паразит. Первый промежуточный хозяин по аналогии с *D. numidica*, - видимо, ракообразные из бокоплавов. Второй промежуточный хозяин - разнообразные рыбы, окончательный хозяин - рыбоядные птицы. Зарегистрирован у проходного сига (7%, 1 экз.) из Пяозера, у берегового (7%, 1 экз.) и проходного сегов (67%, 10 экз.) из Онежского озера (Румянцев и др., 1979; Пермьяков, Румянцев, 1982). В нашем материале нематода отмечена в стекловидном теле глаза ряпушки (1.7%, 1 экз.) из оз. Кимас, сига и ряпушки (1.5%, 1 экз.) из оз. Нюк.

Сем. CAMALLANIDAE Railliet et Henry, 1915

Camallanus lacustris (Zoega, 1776).

Синонимы: *Cucullanus elegans* Zeder, 1800; *C. alatus* Rudolphi, 1802; *C. tincae* Rudolphi, 1819.

Развитие нематод может идти либо с одним промежуточным, либо с промежуточным и дополнительным хозяевами. Первый промежуточный хозяин - веслоногие рачки (*Cyclops strenuus*, *Acanthocyclops viridis*, *Mesocyclops leuckarti*), дополнительный хозяин - бокоплав и водяные ослики, окончательный хозяин - планктонядные и хищные рыбы (щука, окунь) (Куприянова, 1954). Распространенный паразит, но у сеговых рыб зарегистрирован в очень незначительных количествах. Обнаружен у сегов из Онежского озера (Кесслер, 1868), у 1 экз. сига с интенсивностью заражения 13 экз. из Укшозера (Петрушевский, Быховская, 1935), сига-лудог и свирского сига (7%, 1-2 экз.), озерного сига (3.5%, 2 экз.) из Ладожского озера (Барышева, Бауер, 1957), у шуйского (проходного) сига (7.7%, 1 экз.) из Сямозера, у среднетычинкового сига (8.3%, 3 экз.) из Пертозера (Шульман, 1962; Винниченко, 1964; Шульман и др., 1974). Указан *C. lacustris* для ряпушки из озер Среднее Куйто (4.4%, 1-4 экз.) и Верхнее Куйто (13.3%, 1 экз.), из Пяозера (6%, 1 экз.) (Румянцев, 1966а, 1966б; Румянцев и др., 1979). Найден у берегового и проходного сегов (7%, средняя интенсивность инвазии 4 и 1 экз. соответственно) из Онежского озера (Пермьяков, Румянцев, 1982).

Нами *C. lacustris* обнаружен у ряпушки из Вендюрского озера (2.2%, 1-15 экз.), оз Урос (0.4%, 1 экз.), у ряпушки и сига из Сямозера (7.9%, 1-3 экз. и 6.2%, 1-4 экз. соответственно), озер Кимас (8.3%, 1 экз. и 6%, 1-3 экз.) и Нюк (3%, 1 экз. и 13%, 1-4 экз.).

Camallanus truncatus (Rud., 1814).

Синоним: *Cucullanus truncatus* Rudolphi, 1814.

Жизненный цикл *C. truncatus* аналогичен таковому *C. lacustris* с той лишь разницей, что роль окончательного хозяина

выполняют судак и окунь (Куприянова, 1954). Обнаружен только в тех водоемах, где встречается судак, т. е. в Сямозере, у многотычинкового (6,6%, 1 экз.) и шуйского сига (7,7%, 15 экз.) (Шульман, 1962; Винниченко, 1964; Шульман и др., 1974).

Нами *C. truncatus* обнаружен только у многотычинкового сига (2,7%, 2-5 экз.) из Сямозера.

Сем. CUCULLANIDAE Cobbold, 1864

Cucullanus truttae (Fabricius, 1794).

Найден у шуйского сига (6,6%, 2 экз.) из Шотозера и сига из Серозера (10%, 2-5 экз.) (Шульман, 1962; Винниченко, 1964).

Сем. DRACUNCULIDAE Leiper, 1912

Philonema sibirica (Bauer, 1946).

Обнаружена у ряпушки из системы озер Куйто (16,6%, 2-5 экз.) (Румянцев, 1965, 1967). Нами зарегистрирована у сига (4,5%, 1-3 экз.) и ряпушки (25,5%, 1-46 экз.) из оз. Нюк.

Сем. CAPILLARIIDAE Neven-Lemaire, 1936

Capillaria salvelini Poljansky, 1952.

Синонимы: *C. coregoni* Schulman-Albova, 1953; *C. baicalensis* Rujikow et Sudarikow, 1953; *C. ladogowskii* Belous, 1952 sensu Rojman, 1963.

Промежуточный хозяин неизвестен, возможно прямое развитие. Найдена у ряпушки (20,8%, 1-8 экз.) из системы озер Куйто (Румянцев, 1967), у проходного сига (47%, 4 экз.) из Пяозера (Румянцев и др., 1979; Пермиков, Румянцев, 1982). Нами *C. salvelini* обнаружена у сига из озер Кимас и Нюк (5,6 и 10,5%). Максимальное число червей отмечено у сига из оз. Кимас (20 экз.), в оз. Нюк оно не превышало 4 экз.

Класс ACANTHOCEPHALA (Rud., 1808)

Сем. NEOECHINORHYNCHIDAE Van Cleave, 1919

Neoechinorhynchus rutili (Müller, 1780).

Широко распространенный паразит. Промежуточный хозяин - личинки насекомых из рода *Sialis* (*S. fuliginosa* и *S. niger*), ракообразные из ракушковых раков (*Cyclocypris laevis*), моллюски. Окончательный хозяин - различные пресноводные рыбы, чаще карповые, лососевые, реже окуневые. У сиговых рыб в Карелии редок. Обнаружен у черного сига (7%, 2 экз.) (Барышева, Бауер, 1957) и у одной ряпушки в единственном экземпляре из Вендюрского озера (Малахова, 1969).

Echinorhynchus borealis (Linstow, 1901).

Синонимы: *Pseudoechinorhynchus clavula* (Dujardin, 1845); *Echinorhynchus clavula* Dujardin, 1845.

Промежуточный хозяин — раки-бокоплав *Gammarus pulex*, *Pontoporeia affinis* (Бауер, Никольская, 1952), *Pallasea quadrispinosa* (Штейн, 1959а, 1959б). Окончательный хозяин — многие виды пресноводных и солоноватоводных рыб, в том числе налим, щука, окунь, лещ, ерш, плотва, корюшка, лосось.

Зарегистрирован у сига из Пяозера (7–60%, 4–7 экз.). Чаше паразит встречался у ямного сига, реже у проходного. Береговой сиг заражен на 20% со средним количеством гельминтов в рыбе 7 экз. (Румянцев и др., 1979; Пермяков, Румянцев, 1982).

Нами отмечен у шуйского сига (2.4%, 1–16 экз.) в Сямозере.

Metechinorhynchus salmonis (Müller, 1780).

Синоним: *Echinorhynchus salmonis* (Müller, 1780).

Характерный паразит лососевых рыб. В качестве промежуточного хозяина указаны *Pontoporeia affinis* (Nybelin, 1923, 1924; Бауер, 1953; Штейн, 1959б), *Pallasea quadrispinosa* (Бауер, Никольская, 1952). Распространен во всех северных районах СССР. *M. salmonis* обнаружен у сига из Пертозера (100%, 33–394 экз.) и Укшозера (66.4%, 1–365 экз.) (Петрушевский, Быховская, 1935). Для Онежского озера указан Кесслером (1868), который нашел скребня в большом количестве у сигов, особенно у сига зобатого и у ряпушки. Петрушевский (1940) констатировал сравнительно высокую зараженность сига (66.4%, 2–300 экз.) этим гельминтом. В разных районах озера сиг заражен неодинаково, процент инвазии колебался от 26.4 до 100. Обнаружен *M. salmonis* у 5 форм сига из Ладожского озера. Экстенсивность инвазии 40–100%; чаще встречался паразит у сига-лудоги, зобатого и свирского сигов, реже у черного сига. Максимальное число скребней в рыбе 419, среднее — 177. Единственные находки скребней отмечены у ряпушки (20%, 1 экз.) и рипуса (7%, 2 экз.) (Барышева, Бауер, 1957). В бассейне р. Шуи скребень найден в значительном количестве у сигов из Пертозера (83%, 2–135 экз.), Сямозера (30.1%, 1 экз.), Кончозера (33.3%, 1–17 экз.), Вагатозера и Шотозера (6.6%, 1 экз.), а также у сига из Сегозера (35%, 7.5 экз.) (Шульман, 1962; Винниченко, 1964; Шульман и др., 1974). *M. salmonis* зарегистрирован у ряпушки из оз. Нижнее Куйто (16.7%, 1 экз.) (Румянцев, 1964). В р. Писта *M. salmonis* отмечен у двух сигов с числом паразитов 3–5 экз. (Малахова, 1976). Скребни также обнаружены у сигов из Пяозера (27–100%, 5–121 экз.) (Румянцев и др., 1979). В Онежском озере, по данным Пермякова и Румянцева (1982), *M. salmonis* обнаружен у всех форм сигов (47–100%, 2–221 экз.). Наибольший процент инвазии у берегового и ямного сига, а максимальное число

скребной в рыбе у ямного сига. Нами *M. salmonis* констатирован у проходного сига (21.3%, 1-16 экз.) из Сямозера.

Acanthocephalus lucii (Müller, 1776).

Промежуточный хозяин – водяной ослик *Asellus aquaticus* (Комарова, 1950). Паразитирует в кишечнике различных пресноводных рыб: чаще карповых, реже окуневых, лососевых, шук и др. Указан для проходного (7.7%, 46 экз.) и многотычинкового (13.3%, 1 экз.) сегов из Сямозера (Шульман, 1962; Винниченко, 1964), для берегового (13%, 2 экз.) и проходного (7%, 1 экз.) сегов из Пяозера (Румянцев и др., 1979; Пермяков, Румянцев, 1982). Нами отмечен у 1 экз. проходного сига из Сямозера (7 экз.).

Сем. POLYMORPHIDAE Meyer, 1931

Corynosoma semerme (Forssel, 1904).

Первый промежуточный хозяин – бокоплав *Pontoporeia affinis*, второй промежуточный хозяин – различные морские и пресноводные рыбы, окончательный хозяин – морские млекопитающие и редко – рыбоядные птицы. Найден у свирского сига (7%, 1 экз.) из Ладожского озера (Барышева, Бауер, 1957).

Тип ANNELIDA

Класс HIRUDINEA Lamarck, 1818

Сем. PISCICOLIDAE Johnston, 1865

Piscicola geometra (Linné, 1761).

Отмечена у берегового сига (3%, 1 экз.) из Пяозера (Румянцев и др., 1979; Пермяков, Румянцев, 1982).

Тип MOLLUSCA

Класс BIVALVIA

Unionidae gen. sp. larvae

Личинки пластинчатожаберных моллюсков – глохидии – обнаружены у сига-лудогы (13%) из Ладожского озера (Барышева, Бауер, 1957), у проходного (7.7%, 16 экз.) и многотычинкового (13.3%, 1 экз.) сегов из Сямозера, у сига из Сегозера (7.7%, 1 экз.) (Шульман, 1962; Винниченко, 1964; Шульман и др., 1974). Найдены глохидии у берегового сига (3%, 1 экз.) из Пяозера (Румянцев и др., 1979; Пермяков, Румянцев, 1982). В нашем материале личинки моллюсков зарегистрированы у ряпушки: из Сямозера (4.3%, 2-9 экз.), Вендорского озера (0.75%, 2-4 экз.), оз. Урус (1.2%, 2-116 экз.), Мунозера (0.3%, 1 экз.).

Тип ARTHROPODA

Класс CRUSTACEA Lamarck, 1801

Сем. ERGASILIDAE Thorell, 1859

Ergasilus briani Markewitsch, 1932.

Паразитирует на жабрах главным образом карповых рыб. Указан для ряпушки из Онежского озера (19.8%, 1 экз.) (Петрушевский, 1940) и системы озер Куйто (4.2%, 2 экз.) (Румянцев, 1967).

Ergasilus sieboldi Nordmann, 1832.

Встречается на жабрах многих лососевых, сельдевых, окуневых и других рыб. Обнаружен у сига из Онежского озера (26.4%, 1-2 экз.) (Петрушевский, 1940), проходного сига (7.7%, 1 экз.) из Сямозера, у среднетычинкового сига (16.6%, 1-2 экз.) из Пертозера (Шульман, 1962; Винниченко, 1964; Шульман и др., 1974). Найден у ряпушки из системы озер Куйто (16.6%, 1-3 экз.) (Румянцев, 1967), у берегового сига (7%, 1 экз.) из Онежского озера (Пермяков, Румянцев, 1982).

Нами паразитический рак отмечен на жабрах ряпушки из оз. Урос (0.08%, 4 экз.), у сига (1.5%, 1 экз.) и ряпушки (1.5%, 1 экз.) из оз. Нюк.

Сем. CALIGIDAE Wilson, 1905

Caligus lacustris Steenstrup et Lütken, 1861.

Паразитирует на жабрах и коже многих пресноводных рыб. В озерах Карелии редко встречающийся паразит. Зарегистрирован у ряпушки (6.6%, 1 экз.) из Онежского (Петрушевский, 1940) и Ладжского (13%, огромное количество) озер. В южной части Ладжского озера найден на сие как в личиночной стадии, так и во взрослом состоянии (Барышева, Бауер, 1957). Нами обнаружен у одного шуйского сига из Сямозера в единичном экземпляре.

Сем. LERNAEPODIDAE M.-Edwards, 1840

Salmincola coregonorum (Kessler, 1868) Kabata, 1969.

Синонимы: Lernaeopoda coregonorum Kessler, 1868; Basanistes coregoni Neresheimer, 1909; Achtheres pseudobasanistes Zandt, 1935; Achtheres coregonorum (Kessler, 1868) Markewitsch, 1937.

Отмечен в Онежском и Ладжском озерах на сие зобатом, сие-гелудогие и проходном сие (Кесслер, 1868; Петрушевский, 1940). По данным Петрушевского, сие из Онежского озера в целом заражен на 16.6% с числом рачков на рыбе 1-5 экз. Изучая паразитов рыб Ладжского озера, Барышева и Бауер (1957) обнаружили рачка на жабрах одного сига-лудогие (7%), трех зобатых сиегов

(20%), черного (27%) и озерного (30%) сигов по одному паразиту на рыбе. Указан для сига из Сегозера (20%, 1.7 экз.) (Винниченко, 1964). Констатирован рачок у всех форм сига из Пяозера (17-27%, 2-4 экз.). Чаше паразит встречался у ямного и проходного сигов, наибольшее количество рачков в рыбе указано для проходного сига (Румянцев и др., 1979). В Онежском озере *S. coregonorum* найден у берегового (20%, 1 экз.) и проходного (40%, 2 экз.) сигов (Пермяков, Румянцев, 1982). В нашем материале паразитический рачок зарегистрирован у сига (35.2%, 1-19 экз.) и ряпушки (1.7%, 1 экз.) из оз. Кимас, у сига (6%, 1-4 экз.) из оз. Нюк, у шуйского сига (1.5%, 1 экз.) из Сямозера.

Salmincola extensus (Kessler, 1868) Kabata, 1969.

Синонимы: *Lernaeopoda extensa* Kessler, 1868; *L. coregoni* Smith, 1874; *L. maraenae* Olsson, 1877; *Achtheres coregoni* Baumann, 1911; *A. extensus* (Kessler, 1868) Markewitsch, 1937; *Salmincola wisconsiniensis* Tidd et Bangham, 1945.

Распространен в северных районах Европы, Азии, Америки. Найден у сига из Онежского озера (Кесслер, 1868; Петрушевский, 1940). По данным Петрушевского, частота встречаемости *S. extensus* у сига варьировала от 6.6 до 46.2%, количество паразитов на рыбе 1-3 экз. Рачок отмечен у всех форм сига из Ладожского озера, кроме свирского. Процент заражения 7-27, наименьший - у сига-лудог, наибольший - у зобатого и черного сигов. Озерный сиг инвазирован на 23%. Интенсивность заражения не превышала 7 экз., чаще была 1-2 паразита на рыбу (Барышева, Бауер, 1957). *S. extensus* отмечен у шуйского сига (6.6%, 1 экз.) из Вагатозера (бассейн р. Шуи), у сига из Сегозера (10%, 1.5 экз.) (Шульман, 1962; Винниченко, 1964). Указан для берегового и проходного сигов из Пяозера (7%, 1 экз.) (Румянцев и др., 1979). Обнаружен также у сигов из Онежского озера (20-40%, 1 экз.) (Пермяков, Румянцев, 1982). Нами обнаружен у проходного (шуйского) сига (0.96%, 1-2 экз.) из Сямозера.

Salmincola extumescens (Gadd, 1901).

Синонимы: *Lernaeopoda extumescens* Gadd, 1901; *L. inermis*, Wilson, 1911; *Salmincola inermis* (Wilson, 1911); Wilson, 1915; *S. omuli* Messjatzeff, 1926.

Отмечен у трех форм сига из Ладожского озера. Сиг зобатый и сиг-лудога заражены на 13%, озерный сиг на 7%. Количество паразитов на рыбе незначительное - 1 экз. (Барышева, Бауер, 1957). Найден *S. extumescens* у проходного сига (20%, 2 экз.) из Пяозера (Румянцев и др., 1979), у сигов из Онежского озера (7-20%, 1 экз.) (Пермяков, Румянцев, 1982).

Нами *S. extumescens* зарегистрирован у шуйского сига (1.5%, 1-2 экз.) из Сямозера и сига из Выгозера (1.6%, 1 экз.).

Сем. ARGULIDAE Müller, 1785

Argulus foliaceus (Linné, 1758).

Найден у берегового сига (13%, 7 экз.) из Онежского озера (Пермяков, Румянцев, 1982).

Argulus coregoni Thorell, 1864.

Обнаружен на сигах из Онежского озера (Кесслер, 1868; Петрушевский, 1940). По данным Петрушевского, экстенсивность инвазии сига рачком *A. coregoni* колебалась от 6.6 до 100%, а интенсивность заражения от 1 до 19 экз. *A. coregoni* зарегистрирован у сига (11.1%, 1 экз.) из р. Писта (Малахова, 1976), Пяозера (3%, 3 экз.) (Румянцев и др., 1979; Пермяков, Румянцев, 1982).

ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПАРАЗИТОВ СИГОВЫХ РЫБ

Сиговые рыбы играют важную роль в ихтиоценозах северных водоемов и составляют значительную часть их ихтиопродукции. Деятельность человека, направленная на обеспечение высокой рыбопродуктивности озер Севера, не может вестись без знания роли сиговых в этих озерах и той паразитологической ситуации, которая сложилась в них в настоящее время. Анализ степени зараженности рыб может быть очень полезным при экологическом мониторинге, так как возможность развития паразитов, особенно видов со сложным циклом, часть которого проходит в различных водных беспозвоночных, в значительной степени зависит от состояния водной экосистемы. Эвтрофирование, обусловленное многочисленными факторами, приводит к изменению условий обитания рыб и другим крупным перестройкам в жизни водоема. Таким образом, экологическая сукцессия касается и фауны ихтиопаразитов. Поэтому одна из основных задач эколого-паразитологических исследований состоит в выявлении тех видов паразитов или целых их групп, роль которых будет возрастать, отрицательно сказываясь на выходе рыбопродукции.

П а р а з и т о ф а у н а с и г а *Coregonus lavaretus* (Linné, 1758)

Сиг *C. lavaretus* имеет циркумполярное распространение, встречается в пределах СССР во всех водоемах бассейна Северного Ледовитого океана от Баренцева и Белого морей до Чукотки.

Обитающие в Карелии подвиды *C. lavaretus* значительно различаются по биологии, по ряду пластических, а также систематических признаков. Из последних ведущую роль играет количество жаберных тычинок, которое служит для разделения видов и внутривидовых форм у сигов. Данный признак контролируется генетически и в малой степени зависит от условий жизни (Решетников, 1980). Число тычинок определяет также тип питания сигов. Для исследованных нами сигов наиболее типично смешанное питание с высокой долей зоопланктона в пище. Сиги северных водоемов (озера Нюк и Кимас) имели сравнительно разнообразный видовой состав паразитов (табл. 9). Простейшие представлены 4 видами. Зараженность ими единичная и только для *Trichophrya piscium* составила 12%. Следует отметить низкую встречаемость такого специфического паразита, как *Henneguya zschokkei*. Моногенея *Discocotyle sagittata* наиболее часто отмечалась в оз. Нюк. Популяция этого паразита поддерживается, видимо, за счет существующего в

этом озере нагульного стада лосося *Salmo salar* L.m. sebago (G.), который является основным хозяином данного паразита. В оз. Кимас встречаемость *D. sagittata* значительно ниже: 10.2% при индексе обилия 0.14. В этом водоеме лосось лишь некоторое время задерживается при скате после нереста или во время нерестовых миграций.

Обнаружены 4 вида цестод, заражение которыми связано с употреблением в пищу копепоидов. Наиболее распространенной из них является *Triacanthophorus crassus*. Половой зрелости она достигает в щуке (*Esox lucius* L.), поэтому сравнительно высокая встречаемость *T. crassus* у рыб оз. Кимас (табл. 9) свидетельствует о выраженной трофической связи между щукой и сигом. Два других вида — *Cyathocephalus truncatus*, *Diphyllbothrium ditremum* — встречаются реже и были зарегистрированы только в оз. Нюк. Слабая зараженность сигов цестодами *D. ditremum* объясняется малочисленностью рыбоядных птиц.

Специфичный паразит *Proteocephalus exiguus* часто встречается у исследованных сигов и относится к доминирующим видам. Инвазированность им превышает 90% при значительном индексе обилия (табл. 9).

Наиболее разнообразна группа трематод (7 видов). Из них сиговые являются окончательным хозяином только для 3 видов: *Phyllodistomum conostomum*, *Allocreadium isoporum* и *Crepidostomum farionis*. Редкие находки гельминтов связаны либо с малой численностью промежуточного хозяина — двусторчатых моллюсков, либо с незначительной ролью последних в питании исследованных сигов. 4 других вида обитают в сигах на личиночной стадии и поражают внутренние органы (*Cotylurus erraticus*) и глаза (метацеркарии родов *Diplostomum*, *Tylodelphys*). Инвазированность этими паразитами сравнительно высока, что указывает на приуроченность сигов к литоральной зоне водоемов.

Фауна паразитических нематод насчитывает 7 видов. Доминирующим видом является нематода *Raphidascaris acus*, которая паразитирует в сигах на личиночной стадии. Обилие *R. acus* связано с тем, что сиги в значительной мере потребляют личинок хирономид, ручейников и некоторых других водных насекомых — первых промежуточных хозяев паразита. Наиболее сильно инвазированы этим паразитом сиги оз. Кимас (табл. 9). Специфичной нематодой *Cystidicola farionis* сиги заражены слабо, что связано с незначительным потреблением ими реликтовых ракообразных. Инвазированность остальными 5 видами была низкой и не превышала 20% (табл. 9).

Паразитические раки представлены всего 2 видами. Из них наиболее часто встречается только *Salmincola coregonorum* на сигах из оз. Кимас (табл. 9).

Подводя некоторый итог, следует отметить, что сиги из озер Кимас и Нюк не имели значительных различий в фауне паразитов. Исключение составляют находки у рыб оз. Нюк цестоды *Cyathocephalus truncatus*.

Как уже отмечалось, строение ротового аппарата и в первую очередь количество жаберных тычинок определяют тип питания си-

Т а б л и ц а 9

Зараженность сига из озер системы р. Каменной
разными видами паразитов

Вид паразита	Кимас, 1974 г.	Кимас, 1975 г.	Нюк, 1977 г.
<i>Henneguya zschokkei</i>	4.0/+	3.4/+	4.5/+
<i>Tripartiella copiosa</i>	-	3.4/+	1.5/+
<i>Apiosoma piscicola</i>	-	3.4/+	-
<i>Trichophrya piscicum</i>	12.0/+	6.8/+	1.5/+
<i>Discocotyle sagittata</i>	-	10.2/0.14	31.5/0.7
<i>Triaenophorus crassus</i>	16.0/0.5	23.8/2.6	9.0/0.3
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	-	-	16.5/0.8
<i>Diphyllbothrium ditremum</i>	-	-	1.5/0.01
<i>Proteocephalus exiguus</i>	92.7/7.6	91.8/28.8	93/44.0
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	-	-	12.0/0.3
<i>Allocreadium isoporum</i>	8.0/0.08	-	-
<i>Crepidostomum farionis</i>	-	3.4/0.03	-
<i>Cotylurus erraticus</i>	92/7.8	68.0/7.5	51.0/3.6
<i>Tylodelphys clavata</i>	52.0/2.5	37.4/2.97	16.5/0.2
<i>Diplostomum spathaceum</i>	-	-	3.0/0.1
<i>D. pusillum</i>	52.0/1.7	30.6/4.8	12.0/0.22
<i>Raphidascaris acus</i>	92.0/9.04	91.8/20.1	60.0/5.1
<i>Rhabdochona denudata</i>	-	-	1.5/0.01
<i>Cystidicola farionis</i>	44.0/2.7	3.4/0.03	36.0/1.2
<i>Desmidocercella</i> sp.	-	-	1.5/0.01
<i>Camallanus lacustris</i>	8.0/0.08	17.0/0.2	4.5/0.1
<i>Philonema sibirica</i>	-	-	4.5/0.1
<i>Capillaria coregoni</i>	4.0/0.08	6.8/0.8	10.5/0.2
<i>Salmincola coregonorum</i>	44.0/0.5	27.2/1.1	6.0/0.2
<i>Ergasilus sieboldi</i>	-	-	1.5/0.01

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 10-12, 17 слева от черты - экстенсивность заражения, %, справа от черты - индекс обилия, экз., „плюс“ - простейшие были обнаружены, но не подсчитывались, „минус“ - паразиты не обнаружены.

гов. Логично предположить, что рыбы с малым количеством тычинок (малотычинковые сига) отличаются от средне- и многотычинковых сигов по составу паразитов, так как все эти группы рыб используют в пищу разные организмы, служащие промежуточным хозяином различных видов гельминтов.

С этой целью нами был проведен паразитологический анализ сигов из озер Кимас и Нюк в пределах подвидовых группировок.

Среднетычинковый сиг оз. Кимас (*Coregonus lavaretus mediospinatus*) изучался нами в течение 1974 и 1975 гг.

Вид паразита	Coregonus lavaretus lavaretus	Coregonus lavaretus pallasi
<i>Henneguya zschokkei</i>	3,3/+	9,0/+
<i>Trichophrya piscium</i>	3,3/+	-
<i>Discocotyle sagittata</i>	29,9/0,6	40,5/0,9
<i>Triaenophorus crassus</i>	9,9/0,4	9,0/0,09
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	29,9/1,7	-
<i>Diphyllbothrium ditremum</i>	3,3/0,03	-
<i>Proteocephalus exiguus</i>	83,3/26,1	100/97
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	16,5/0,4	-
<i>Cotylurus erraticus</i>	53,3/3,7	58,5/5,2
<i>Tylodelphys clavata</i>	16,5/0,23	22,5/0,32
<i>Diplostomum spathaceum</i>	6,6/0,17	-
<i>D. pusillum</i>	13,2/0,23	9,0/0,23
<i>Raphidascaris acus</i>	66,6/5,2	63,0/7,5
<i>Cystidicola farionis</i>	33,3/1,4	40,5/1,4

Сопоставление данных, полученных за два года, показало, что как состав, так и степень инвазированности наиболее массовыми паразитами почти не меняются. В некоторых случаях происходит увеличение индекса обилия, что связано с процессом накопления гельминтов на личиночной стадии (*Raphidascaris acus*, *Triaenophorus crassus*) (табл. 9).

В оз. Нюк были исследованы 2 подвида - многотычинковый сиг *Coregonus lavaretus pallasi* и условно названный „средне-малотычинковый“ сиг (Первозванский, 1983) *C. l. lavaretus*.¹ Различие в количестве тычинок у них существенное (55,8 и 28,2 соответственно), но тем не менее фауна ихтиопаразитов сходна. В равной степени эти два подвида заражены паразитами с прямым циклом развития - *Henneguya zschokkei*, *Trichophrya piscium*, *Discocotyle sagittata* (табл. 10). Практически нет отличий в инвазированности метацеркариями трематод *Tylodelphys clavata*, *Cotylurus erraticus*. Близкие значения были получены по зараженности нематодой *Cystidicola farionis*, цикл развития которой проходит с участием реликтовых ракообразных. Личинки *Raphidascaris acus*, поражающие стенки кишечника сигов, находили как у одного, так и у другого подвида (табл. 10). Однако эти формы резко отличались по степени зараженности cestодой *Proteocephalus exiguus*. Многотычинковый сиг заражается *P. exiguus* в большей мере, чем „средне-малотычинковый“ (табл. 10). Была предпринята попытка выявления взаимосвязи между зараженностью сигов *P. exiguus* и числом жаберных тычинок. Коэффициент корреляции (r) между числом тычинок и степенью инвазии гельминта оказался равен 0,45, что значительно выше критического значения для 95%-ного уровня значимости, равного 0,28.

Т а б л и ц а 11

Зараженность самоцв и самок среднетычинкового сига
из оз. Кимас разными видами паразитов

Вид паразита	Самцы, 24 экз.	Самки, 26 экз.
<i>Discocotyle sagittata</i>	8.4/0.08	—
<i>Trienophorus crassus</i>	16.4/0.2	22.8/0.9
<i>Proteocephalus exiguus</i>	90.2/3.8	91.2/10.5
<i>Cotylurus erraticus</i>	90.2/7.4	72.2/8.0
<i>Tylodelphys clavata</i>	45.1/1.7	49.4/4.1
<i>Raphidascaris acus</i>	90.2/7.4	91.2/21.0
<i>Cystidicola farionis</i>	32.8/0.7	11.4/0.7
<i>Salmincola coregonorum</i>	32.8/0.5	38.0/1.3

Было показано, что разница в количестве тычинок в пределах каждой группы обуславливает соответствующие изменения в потреблении планктона и соответственно в зараженности цестодами. С возрастом доля планктона в питании снижается, т. е. при достижении значительной массы и размеров сига даже многотычинковые переходят на питание более крупными нектобентическими организмами. Косвенным доказательством этого является отрицательный коэффициент корреляции между возрастом рыб и зараженностью *P. exiguus* ($r = -0.27$).

Сопоставление фауны паразитов, обнаруженных на самцах и самках, не показало существенных различий в видовом составе гельминтов (табл. 11). По всем доминирующим видам установлена сходная инвазированность. Некоторые различия наблюдались в интенсивности заражения. Это, по-видимому, объясняется более высокой интенсивностью питания самок, а возможно, различной экологией. Наиболее существенные отличия в интенсивности заражения отмечены для таких паразитов, как *Tylodelphys clavata*, *Cotylurus erraticus*.

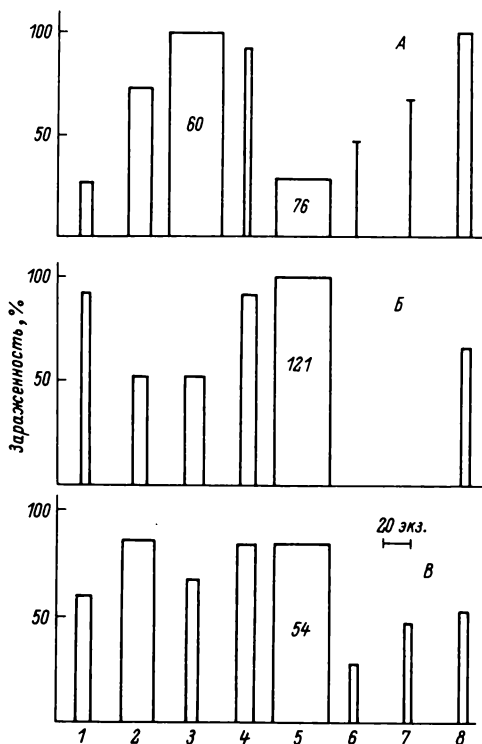
Приведенный анализ показал, что для сигов двух подвидов — *Coregonus lavaretus mediospinatus* и *C. l. pallasii*, обитающих в одном водоеме (оз. Нюк), характерно большое сходство видового состава паразитов. Различаются только количественные показатели инвазии, что связано со слабой экологической разобщенностью сигов. При этом разница в интенсивности заражения гельминтами у средне- и многотычинковых сигов оз. Нюк выражена слабее, чем между среднетычинковыми ситами из озер Нюк и Кимас.

Для сравнения зараженности сигов мы использовали доминирующие виды гельминтов. Они имеют все основные черты, необходимые для видов-индикаторов: отражают экологическую приуроченность хозяев, стойкость трофических взаимоотношений между кормовыми объектами (служащими промежуточными хозяевами паразитов) и их потребителями (ситами). Нами выделено 8 таких видов. Цестода *Proteocephalus exiguus* (2)* развивается с участием планк-

* В скобках указан порядковый номер гельминта, соответствующий таковому на рис. 3-6.

Рис. 3. Зараженность сигов оз. Пяозера специфичными видами паразитов (по горизонтали).

А - проходной сиг, Б - глубоководный сиг, В - береговой сиг. 1 - *Cyathocephalus truncatus*, 2 - *Proteocephalus exiguus*, 3 - *Raphidascaris acus*, 4 - *Cystidicola farionis*, 5 - *Metechinorhynchus salmonis*, 6 - *Cotylurus erraticus*, 7 - *Tylodelphys clavata*, 8 - *Diplostomum pusillum*.



тонных организмов. По зараженности этим гельминтом можно судить о роли планктона в питании сигов. Заражение нематодой *Cystidicola farionis* (4)

и скребнем *Metechinorhynchus salmonis* (5) - следствие питания сигов реликтовыми рачками *Pontoporeia affinis*. Встречаемость цестоды *Cyathocephalus truncatus* (1) связана с включением в пищевой рацион сигов рачков рода *Gammarus*. Нематода *Raphidascaris acus* (3) имеет широкий круг промежуточных хозяев (олигохеты, тендепидиды), поедая которых, сиги заражаются личинками нематод. Окончательным хозяином всех этих паразитов являются хищные рыбы (преимущественно щука). Сиги питаются хирономидами как у дна на стадии личинки, так и в толще воды на стадии куколки. Поэтому *R. acus* можно найти как у бентосоядных сигов, так и у типичных планктофагов. Метациклические трематоды *Cotylurus erraticus* (6), *Tylodelphys clavata* (7) и *Diplostomum pusillum* (8) составляют группу активно нападающих на рыбу паразитов. Наиболее высокие показатели инвазированности гельминтами имеют сиги, приуроченные к литоральной зоне, где высок контакт между моллюсками и сигами.

Используя данные Румянцевы с соавторами (1979) и Пермякова и Румянцевы (1982), мы провели сравнение паразитофауны 3 экологически разобщенных подвидов сигов оз. Пяозера (Северная Карелия) - проходного многотычинкового *Coregonus lavaretus pallasi* (сиг кутчери), озерного малотычинкового *C. l. pidschian* (рантасига) и глубоководного сига, систематическое положение которого, по имеющимся опубликованным данным, опре-

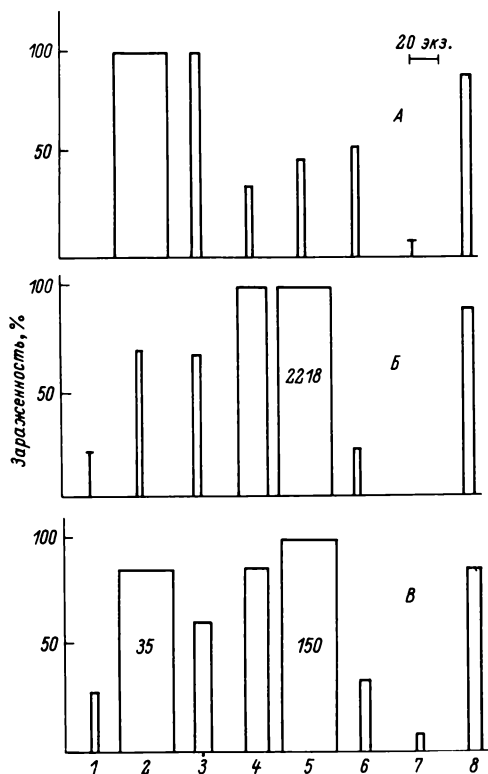


Рис. 4. Зараженность сигов оз. Онежского специфичными видами паразитов (по горизонтали).

Обозначения как на рис. 3.

делить не представляется возможным. Сиги Пяозера в значительной мере заражены специфичными видами гельминтов. Наиболее типичной для олиготрофных озер Карелии является фауна паразитов глубоководного сига (рис. 3, Б). В ней преобладают скребни *Metechinorhynchus salmonis* и цестоды *Cyathocephalus truncatus*, встречаются цестоды *Proteocephalus exiguus*, а также нематоды *Raphidascaris acus* и *Cystidicola farionis*.

Озерный малотычинковый береговой сиг рантасига обитает в заливах. За счет

большого потребления зоопланктона он сильнее заражен цестодой *Proteocephalus exiguus* и слабее — цестодой *Cyathocephalus truncatus* и скребнями *Echinorhynchus borealis* и *Metechinorhynchus salmonis*. Приуроченность сига к литоральным участкам приводит к появлению у него таких паразитов, как *Cotylurus erraticus*, *Tylodelphys clavata*.

У проходного сига в еще большей степени, чем у берегового, уменьшается зараженность такими гельминтами, как *Cyathocephalus truncatus*, *Echinorhynchus borealis*, *Metechinorhynchus salmonis*, высоких значений достигают экстенсивность и интенсивность инвазии метацеркариями трематод *Cotylurus erraticus*, *Tylodelphys clavata*, *Diplostomum pusillum* (рис. 3).

Сиги Онежского озера до последнего времени оставались слабоизученной группой. Исследования Румянцева и Пермякова (1982) позволили получить достаточно полное представление о паразитофауне 3 форм сигов, относящихся к 2 подвидам. Ими был выявлен видовой состав ихтиопаразитов берегового и явного сигов, относящихся к подвиду *Coregonus lavaretus lavaretus*, и проходного шельского сига *C. l. mediospinatus*.

Как в Пяозере, так и в Онежском озере глубоководный сиг сохраняет типичный набор гельминтов, характерный для олиготрофных озер. Доминирование нематоды *Cystidicola farionis* и скребня *Metechinorhynchus salmonis* свидетельствует о значительной роли реликтовых ракообразных в питании ямного сига (рис. 4). По сравнению с глубоководным сигом Пяозера, которого мы склонны относить к подвиду *Coregonus lavaretus pidschian*, инвазированность ямного сига цестодой *Proteocephalus exiguus* и нематодой *Raphidascaaris acus* несколько выше. Это, по-видимому, связано с различным количеством жаберных тычинок (у первого их имеется 22-29, в среднем 24,6, у второго 23-32, в среднем 28) и как следствие этого неодинаковым использованием планктонных и нектобентических организмов, служащих промежуточными хозяевами для этих гельминтов. У глубоководного сига реже встречается *Cyathocephalus truncatus*, что характерно и для всех форм сигов, обитающих в Онежском озере (рис. 4).

Зараженность берегового сига Онежского озера по видовому составу гельминтов незначительно отличается от таковой ямного сига. Однако интенсивность инвазии *Metechinorhynchus salmonis* и *Cystidicola farionis* несколько ниже. В его паразитофауне появляется новый доминирующий вид — *Proteocephalus exiguus*, возрастает также зараженность личинками нематоды *Raphidascaaris acus*.¹ Более выраженная, чем у других форм сигов, приуроченность к литоральной зоне водоема обеспечивает высокую зараженность берегового сига личинками трематод *Cotylurus erraticus*, *Tylodelphys clavata*, *Diplostomum pusillum*.

Ярко выраженные отличия в видовом составе массовых паразитов наблюдаются у проходного шальского сига *C. l. mediospinatus*.¹ Его паразитофауна насчитывает 4 характерных вида гельминтов: *Triaenophorus crassus*, *Proteocephalus exiguus*, *Raphidascaaris acus* и *Diplostomum pusillum*. Роль явного доминанта выполняет цестода *Proteocephalus exiguus*. В Онежском озере инвазия этим видом достигает наивысшей экстенсивности, однако интенсивность заражения им онежского сига значительно ниже, чем пязерского (рис. 4).

Интересно сравнить зараженность сигов из северных озер с таковыми для водоемов с меньшей площадью, расположенными в средней части Карелии, — озер Пертозеро и Кончозеро. В гидрохимическом отношении эти водоемы олиготрофные с выраженными признаками перехода к мезотрофии. Обитающие в них сиги относятся к среднетычиновым (*C. l. mediospinatus*). Фауна доминирующих видов гельминтов, встречающихся на сигах Пертозера и Кончозера, очень сходна (Винниченко, 1964). Из выбранных нами для анализа видов (8) на них регистрируются 5 (рис. 5). Отсутствуют цестода *Cyathocephalus truncatus*, личинки нематоды *Raphidascaaris acus* и скребень *Echinorhynchus borealis*. Диплостомиды (без уточнения видовой принадлежности) особенно часто встречаются

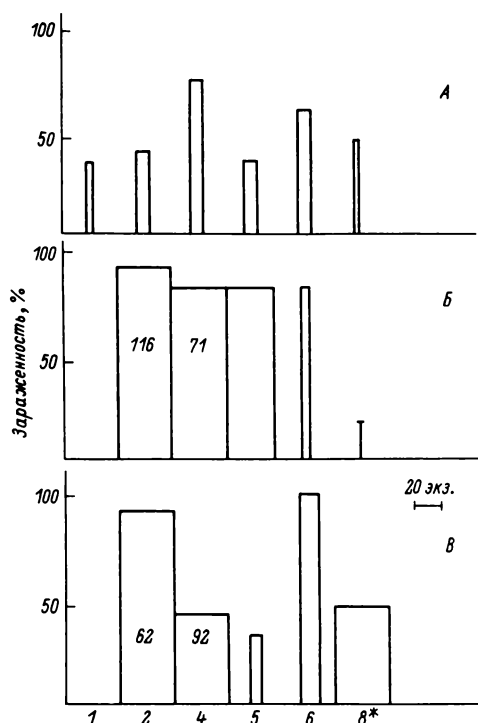


Рис. 5. Зараженность сигов трех озер Карелии специфичными видами паразитов (по горизонтали).

А – Сегозеро, Б – Пертозеро, В – Кончозеро.
8* – *Diplostomum* sp.
Остальные обозначения как на рис. 3.

У сигов в Кончозере. В гельминтофауне менее эвтрофированного Пертозера доминируют *Proteocephalus exiguus*, *Cystidicola farionis* и *Metechinorhynchus salmoneis*, что отмечено и для северных озер. В Кончозере, в котором уже, по-видимому, произошел переход к мезотрофному типу, ведущую роль в паразитофауне сигов играют цестода *Proteocephalus exi-*

guus и метацеркарии трематод родов *Cotylurus*, *Tylodelphys*, *Diplostomum*. Значительно реже встречаются нематода *Cystidicola farionis* и скребень *Metechinorhynchus salmoneis* (рис. 5). На примере этих двух озер можно наглядно проследить перестройку фауны паразитов у одного и того же подвида сигов, основной причиной которой является различная степень эвтрофированности водоемов.

Представляет интерес анализ паразитофауны сигов из озер, подвергшихся антропогенному воздействию. Зараженность сига-лудоги (*S. l. lavaretus*) из Сегозера (Винниченко, 1964) в значительной мере отличается от таковой северных сигов и рыб из Онежского озера (рис. 5). Это касается как видового состава гельминтов, так и количественных характеристик инвазии их доминирующими видами. Для сегозерских сигов характерна слабая зараженность цестодами *Cyathocephalus truncatus*, *Proteocephalus exiguus*, отсутствует нематода *Raphidascaris acus*. Наиболее массовые виды – нематода *Cystidicola farionis* и метацеркарии рода *Cotylurus* (рис. 2).

Представленная картина зараженности сигов Сегозера объясняется тем, что паразитологические исследования на этом водоеме были проведены вскоре после его затопления (1957 г.), т. е. в период, когда еще не сформировалась литоральная зона, что отразилось на питании и соответственно на зараженности гельминтами

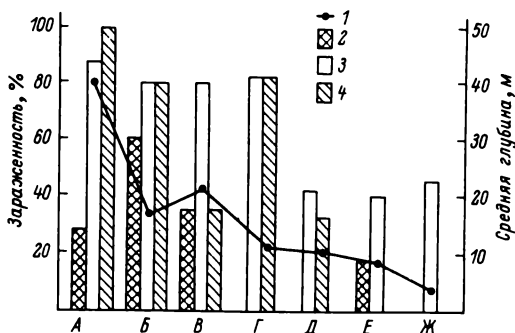


Рис. 6. Зависимость зараженности сига специфическими видами паразитов от глубины озера.

1 - глубина, 2 - *Cyathocephalus truncatus*, 3 - *Cystidicola farionis*, 4 - *Metechinorhynchus salmonis*.

А - Онежское озеро, Б - Пяозеро, В - Сегозеро, Г - Пертозеро, Д - Кончозеро, Е - оз. Нюк, Ж - оз. Кимас.

сига-лудог. Сопоставление материалов, полученных при изучении паразитофауны северных озер и озер средней и южной частей Карелии, не выявило резких отличий между сравниваемыми водоемами. Подчас более заметно были выражены различия между экологическими формами сига (подвидами) в пределах одного озера. Так, береговые сига Пяозера и Онежского озера существенно отличались от ямных сига по встречаемости у них специфических гельминтов, тогда как средне- и многотычинковый сига оз. Нюк различий в зараженности ихтиопаразитами практически не имели.

Нами была предпринята попытка сравнения сига *C. l. lavareti* по экстенсивности инвазии 3 видами гельминтов - цестодой *Cyathocephalus truncatus*, нематодой *Cystidicola farionis* и скребнем *Metechinorhynchus salmonis*. Эти паразиты относятся к специфичной фауне сига и имеют такой цикл развития, в котором первыми промежуточными хозяевами являются реликтовые ракообразные (гаммариды, мизиды); на половозрелой стадии они обитают в сигах и других лососевых. Полученные результаты приведены на рис. 6. Присутствие этих видов, а также инвазированность рыб ими тесно связана со стадией сукцессии водоема, в зависимости от которой в фауне гидробионтов одни виды или целый их комплекс замещаются другими. Скорость этого процесса значительно выше в озерах с малой площадью и глубинами. В связи с переходом озер от олиготрофного типа к мезотрофному происходят соответствующие изменения и в паразитофауне населяющих их сига. По этой причине значительно различается фауна паразитов береговых и ямных сига, так как процесс эвтрофирования начинается с литоральной зоны. Все более выраженной становится зарослевая зона, наиболее продуктивная в северных озерах. В этих местах осущест-

вляется нагул многих рыб, в том числе сегов. Зона высшей водной растительности в оз. Нюк выражена слабо, в то время как в оз. Кимас, по данным Ключиной и Фрейндлинга (1981), она занимает 12% акватории. Можно сказать, что оз. Кимас в большей степени подвергалось эвтрофированию по сравнению с оз. Нюк. Различная скорость этого процесса в названных озерах обусловила, видимо, и неодинаковую интенсивность инвазии сегов целым рядом гельминтов. В фауне происходят изменения в удельной массе различных групп паразитов. Так, в паразитофауне среднетычинкового сига оз. Кимас преобладают личинки нематод *Raphidascaris acus*, промежуточными хозяевами которых являются хищники и некоторые другие личинки насекомых. У близкого к нему сига из оз. Нюк преобладают цестоды *Proteocephalus exiguus*, развивающиеся с участием планктона. В оз. Кимас не обнаружен *Cyathocephalus truncatus*, в оз. Нюк инвазированность им составила 16,5% при индексе обилия 0,8. Богатая водная растительность оз. Кимас создает благоприятные условия для обитания гастропод, вследствие чего инвазированность сегов метацеркариями трематод *Cotylurus erraticus*, *Tylodelphys clavata*, *Diplostomum* sp. в оз. Кимас значительно сильнее, чем в оз. Нюк. Эти паразиты, по данным Шульмана (1962), Шульмана с соавторами (1974) и Вишневецкого (Wisniewski, 1955, 1958), могут служить индикаторами процесса эвтрофирования водных экосистем.

Развитие озер и переход их из одного состояния в другое зависят не только от размеров водоема, но и от степени антропогенного воздействия на него. Об этом мы уже упоминали, анализируя фауну паразитов Сегозера. Другим примером может служить Пяозеро, уровень которого из-за строительства электростанции был поднят (7–9 м). Образовавшееся водохранилище затопило значительную часть берегов; площадь озера увеличилась на 30–40%. Этим был ускорен процесс эвтрофирования водоема: снизилась прозрачность до 3 м, повысилось содержание биогенов (Харкевич и др., 1979). Изменение трофности сказалось на зараженности сегов паразитами. Можно отметить широкое распространение личинок нематод *Raphidascaris acus*, а также метацеркарий трематод родов *Cotylurus*, *Diplostomum*, *Tylodelphys*. Сходные изменения установлены и в паразитофауне сегов Онежского озера (Пермяков, Румянцев, 1982).

П а р а з и т о ф а у н а е в р о п е й с к о й р я п у ш к и *Coregonus albula* L.

Ряпушка населяет озера Скандинавии и Карелии, имеется в водоемах Северо-Запада СССР, Польши, ГДР, ФРГ. В отличие от сегов эта рыба практически не имеет полупроходных форм. Характерные морфологические признаки – верхний рот с нижней челюстью, выступающей вперед и поднимающейся резко вверх, – свидетельствуют о высокой специализации этого вида к питанию планктоном.

Разнообразие лимнологических показателей озер, населенных ряпушкой, влечет за собой ее биологическую неоднородность (Потапова, 1978). В пределах вида выделяют 2 формы ряпушки — мелкую и крупную. Наиболее распространена мелкая ряпушка длиной 10–12 см, массой 50–70 г.

Фауна паразитов этой формы в исследованных нами озерах Северной Карелии, Кимас, Лувозеро и Нюк разнообразна и включает паразитов как с простым, так и со сложным циклом развития (всего 19 видов, — табл. 12).

Паразитические простейшие представлены 3 видами: *Henneguya zschokkei*, *Tripartiella copiosa*, *Trichophrya piscium*. Наиболее часто регистрируются *Henneguya zschokkei* и *Trichophrya piscium*; интенсивность заражения ими невысока и обычно не превышает 15 организмов в поле зрения микроскопа.

Из гельминтов с простым циклом развития найдены *Salmincola coregonorum*, *Ergasilus sieboldi*, *Discocotyle sagittata*. Во всех случаях это были единичные находки, только моногеней *D. sagittata* имела относительно высокие показатели инвазии и была обнаружена во всех исследованных озерах. Заметное преобладание этого паразита отмечено в оз. Нюк, что связано, как уже отмечалось ранее, с наличием нагульного стада лосося.

Основную группу паразитов составляют гельминты со сложным циклом развития, большая часть которых развивается с участием планктонных организмов. Это в первую очередь цестоды *Triaenophorus crassus*, *Diphyllbothrium ditremum*, *Proteocephalus exiguus*. Ведущую роль среди них играет *P. exiguus*.

Наиболее высокая зараженность цестодой отмечена в озерах Кимас и Нюк (табл. 12). Инвазированность *Triaenophorus crassus* и *Diphyllbothrium ditremum*, для которых ряпушка является промежуточным хозяином, зависит от трофической связи с дефинитивным хозяином и от его распространения. Для первого вида это хищные рыбы (щука, налим и др.), а для второго рыбацкие птицы. Плероцеркоиды *Triaenophorus crassus* очень часто встречаются в озерах Кимас и Лувозеро. В этих небольших озерах, щука, по-видимому, в большей степени, чем в оз. Нюк, питается ряпушкой. Об этом свидетельствует зараженность щуки половозрелыми *T. crassus*, экстенсивность инвазии которой в озерах Кимас и Лувозеро достигает 84%, а интенсивность — до 16 червей на исследованную рыбу. В глубоководном и большем по площади оз. Нюк ряпушка поражена личинками *T. crassus* слабо (30%, индекс обилия 0.03). Наблюдается меньшая инвазированность щуки половозрелыми цестодами (75.9%, индекс обилия 3.7). С распространением и частотой встречаемости рыбацких птиц связана инвазированность ряпушки плероцеркоидами *Diphyllbothrium ditremum*. Чаше всего этого паразита находили в озерах Нюк и Кимас, в Лувозере он не найден.

К паразитам, заражение которыми связано с придонным типом питания ряпушки, относятся трематоды *Phyllodistomum conostomum* и *Crepidostomum farionis*. Церкарии этих паразитов

Т а б л и ц а 12

Зараженность ряпушки из озер системы р. Каменной разными видами паразитов

Вид паразита	Кимас, 1974 г.	Кимас, 1975 г.	Лувозеро, 1975 г.	Нюк, 1977 г.
<i>Henneguya zschokkei</i>	8,7/+	20,0/+	9,1/+	4,5/+
<i>Tripartiella copiosa</i>	2,9/+	-	-	-
<i>Trichophrya piscium</i>	2,9/+	16,0/+	-	1,5/+
<i>Discocotyle sagittata</i>	14,5/0,2	28,0/0,7	27,3/0,5	48,0/1,4
<i>Triacnophorus crassus</i>	5,8/0,1	36,0/0,5	45,5/0,8	3,0/0,03
<i>Phyllodistomum ditremum</i>	52,2/1,11	24,0/0,4	-	24,0/1,4
<i>Proteocephalus exiguus</i>	92,8/6,8	92,0/10,1	54,6/4,0	82,5/13,7
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	5,8/0,09	16,0/0,16	-	16,5/0,4
<i>Crepidostomum farionis</i>	-	-	-	1,5/0,01
<i>Cotylurus erraticus</i>	37,7/0,9	32,0/0,5	27,3/0,5	24,0/4,2
<i>Tylodelphys clavata</i>	-	-	-	3,0/0,03
<i>Diplostomum pusillum</i>	-	20,0/0,5	27,3/0,8	12,0/0,2
<i>Raphidascaris acus</i>	14,5/0,5	68,0/3,5	18,2/0,4	52,5/2,5
<i>Cystidicola farionis</i>	-	32,0/0,5	-	1,5/0,01
<i>Desmidocercella</i> sp.	-	4,0/0,04	-	1,5/0,01
<i>Camallanus lacustris</i>	-	20,0/0,2	-	3,0/0,03
<i>Philonema sibirica</i>	-	-	-	25,5/1,03
<i>Salmincola coregonorum</i>	-	4,0/0,04	-	1,5/0,01
<i>Ergasilus sieboldi</i>	-	-	-	1,5/0,01

после выхода из двусторчатых моллюсков *Pisidium* и *Sphaerium* (первый промежуточный хозяин) по форме и размерам напоминают водных беспозвоночных и поэтому могут поедаться рыбой. В ней паразиты развиваются до половозрелого состояния. Первый из них, *Phyllodistomum conostomum*, не был обнаружен только в Лувозере, а *Crepidostomum farionis* зарегистрирован в оз. Нюк у 1 экз. ряпушки (табл. 12). К планктонной группе относятся и нематоды *Desmidocercella* sp., *Camallanus lacustris*, *Philonema sibirica*. Личинки первого вида единично найдены в глазах рыб из озер Кимас и Нюк. Нематода *Camallanus lacustris* чаще отмечалась в оз. Кимас, а *Philonema sibirica* найдена только в оз. Нюк. Круглые черви *Cystidicola farionis*, паразитирующие в плавательном пузыре ряпушки, развиваются с участием реликтовых ракообразных *Pontoporeia affinis*. Заражение происходит, видимо, в тот период, когда бокоплавы совершают вертикальные миграции и могут поедаться ряпушкой в толще воды. Сходным путем ряпушка инвазируется нематодой *Raphidascaris acus*. Поедая мигрирующих в пелагиали хирономид и других личинок водных насекомых, служащих первыми промежуточными хозяевами нематоды, ряпушка значительно заражается гельминтом (табл. 12). Нужно отметить, что присутствие в ней нематод *Cystidicola farionis*, *Raphidascaris acus*, трематод *Phyllodistomum conostomum* и *Crepidostomum farionis* характеризует ее тип питания как придонный, что свидетельствует об определенной лабильности вида и его способности расширять экологическую нишу.

Другая группа гельминтов, имеющих сложный цикл развития, представлена метацеркариями трематод. Эти паразиты используют рыбу как второго промежуточного хозяина, активно проникая в него после выхода из моллюсков (первого промежуточного хозяина). Нахождение этих гельминтов и заражение ими рыб характерно для мелководных зарослевых или каменистых литоральных участков водоема. Паразиты этой группы часто встречаются в ряпушке исследованных озер с некоторым преобладанием у рыб из озер Кимас и Лувозеро (табл. 13).

Выявленный состав паразитов характерен для мелкой ряпушки и из других северных озер. Исследования Румянцева (1966а, 1966б) показали, что сходный набор паразитов обнаружен на ряпушке в озерах Среднее Куйто и Пяозеро (18 видов). Некоторое обеднение паразитофауны главным образом за счет простейших (12 видов) отмечено для рыб из озер Верхнее и Нижнее Куйто и Пяозеро (табл. 13). Мелкая ряпушка — типично озерная рыба, она обитает в олиготрофных водоемах с невысокими показателями планктона и бентоса, где ведущую роль в ихтиоценозе играют лососевые. Бедность кормовой базы обуславливает расширение ее спектра питания, что в свою очередь способствует увеличению разнообразия обитающих на ряпушке паразитов. Так, наряду с паразитами, имеющими цикл развития, связанный с планктоном, значительное распространение получают гельминты, промежуточными хозяевами которых являются бентосные и нектобентические организмы (табл. 13). Проведенный анализ показал, что ряпушка заражена теми же видами паразитов, которые отмечались нами и на сигах этих водоемов. Это в первую очередь касается набора специфичных паразитов. Некоторое обеднение их видового состава связано с тем, что у ряпушки вследствие особенностей строения ротового аппарата практически отсутствует чисто бентосное питание. Видимо, поэтому паразитофауна сига богаче, чем у ряпушки. Экологическая близость и сходный тип питания ряпушки и многотычинкового сига обеспечивают некоторое сходство в характере заражения их рядом гельминтов (цестоды, нематоды).

Крупная ряпушка населяет, как правило, небольшие по площади мезотрофные водоемы с высокой продуктивностью зоопланктона. Ихтиоценоз представлен наряду с основной рыбой — ряпушкой — небольшим количеством видов. Наиболее часто встречаются окунь, ерш, плотва, щука. Паразитофауна крупной ряпушки в исследованных нами водоемах (Вендюрское, Урос, Риндозеро, Сяпчезеро, Насоновское, Мунозеро, — Южная Карелия) насчитывает 16 видов. Наиболее однородна фауна паразитов ряпушки озер Насоновское и Мунозеро (табл. 14). В составе рыбного населения оз. Насоновского преобладают плотва (44.8% по численности и 26.7% по массе) и ряпушка (соответственно 12.4 и 20.8%). Все другие виды (окунь, налим, ерш, щука, уклея, пелядь) составляют около 1% по численности и 2.7% по массе. Ряпушка встречается по всему озеру, но нигде не образует больших скоплений (Потапова и др., 1972а). Отсутствие пищевой конкуренции и сколько-нибудь существенных

Т а б л и ц а 13 Зараженность мелкой ряпушки из озер Карелии разными видами паразитов

Вид паразита	Пяозеро	Среднее Куйто	Верхнее Куйто	Нижнее Куйто	Алозеро	Кимас	Нюк	Сямозеро
<i>Chloromyxum coregoni</i>	0	1.6	0	0	0	0	0	0
<i>Ch. trutta</i>	12.0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Henneguya zschokkei</i>	9.0	13.2	13.3	22.5	13.3	13.3	4.5	0
<i>Glugea hertwigi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tripartiella copiosa</i>	<u>15.0</u> 0.3	0	0	0	0	1.7	0	0
<i>T. incisa</i>	<u>6.0</u> 0.04	0	0	0	0	0	0	0
<i>Apiosoma campanulata</i>	<u>6.0</u> 0.02	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. piscicola</i>	<u>18.0</u> 0.1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trychophrya piscium</i>	<u>60.0</u> 2.0	0	0	0	0	8.3	1.5	2.9
<i>Trichodina domergue</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Discocotyle sagittata</i>	<u>3.0</u> 3	<u>13.2</u> 1-4	<u>40</u> 1-11	<u>7.4</u> 1-1	<u>13.3</u> 1-1	<u>20.0</u> 1-5	<u>47.8</u> 1-8	<u>48.9</u> 1-17
<i>Triaenophorus crassus</i>	0	<u>26.4</u> 1-4	<u>13.3</u> 1-1	<u>33.4</u> 1-3	<u>33.3</u> 1-2	<u>18.3</u> 1-3	<u>3.0</u> 1-1	<u>6.5</u> 1-2
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	<u>18.0</u> 2.0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diphyllbothrium ditremum</i>	<u>6.0</u> 1	<u>46.4</u> 1-7	<u>73.3</u> 1-2	<u>53.3</u> 1-4	<u>46.6</u> 1-2	<u>41.5</u> 1-7	<u>23.9</u> 1-8	<u>10.8</u> 1-7
<i>Proteocephalus exiguus</i>	<u>42.0</u> 2	<u>76.0</u> 1-34	<u>80</u> 1-46	<u>80.0</u> 1-31	<u>66.6</u> 2-20	<u>91.3</u> 1-38	<u>82.5</u> 1-164	<u>52.6</u> 1-22
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	0	<u>12.2</u> 1-4	<u>13.3</u> 3-5	0	<u>20</u> 1-6	<u>11.6</u> 1-3	<u>16.4</u> 1-12	<u>73.4</u> 1-35
<i>Crepidostomum farionis</i>	<u>9.0</u> 1	0	0	<u>7.4</u> 1-1	0	0	<u>1.5</u> 1	0
<i>Cotylurus erraticus</i>	0	<u>41.0</u> 1-9	<u>13.3</u> 1-1	<u>45.8</u> 1-20	<u>13.3</u> 1-2	<u>34.9</u> 1-5	<u>23.9</u> 1-233	<u>53.3(54)</u> 1-33

Diplostomum pusillum	$\frac{12.0}{1}$	0	0	0	0	0	$\frac{12.0}{1-6}$	$\frac{25.2}{1-14}$
D. sphathaceum	0	$\frac{20.5}{1-9}$	$\frac{53.3}{1-4}$	$\frac{7.4}{1-2}$	$\frac{20}{1-4}$	$\frac{8.3}{1-4}$	0	$\frac{7.2}{1-2}$
Tylodelphys clavata	$\frac{6.0}{2}$	$\frac{6.6}{1-2}$	0	0	0	$\frac{3.3}{2-2}$	$\frac{3.0}{1-1}$	$\frac{6.5}{1-5}$
Raphidascaris acus	$\frac{6.0}{1}$	$\frac{27.0}{1-8}$	$\frac{20}{1-2}$	$\frac{53.3}{1-28}$	$\frac{13.0}{1-12}$	$\frac{36.5}{1-12}$	$\frac{52.5}{1-32}$	$\frac{28.1}{1-11}$
Rhabdochona denudata	0	0	0	0	0	0	0	$\frac{3.3}{1-2}$
Cystidicola farionis	$\frac{6.0}{1}$	$\frac{1.6}{1-3}$	0	$\frac{3.7}{2}$	0	$\frac{10.0}{1-3}$	$\frac{1.5}{1}$	0
Desmidocercella sp.	0	0	0	0	0	$\frac{1.7}{1}$	$\frac{1.5}{1}$	0
Camallanus lacustris	$\frac{6.0}{1}$	$\frac{4.4}{1-4}$	$\frac{13.3}{1-1}$	0	0	$\frac{8.3}{1-1}$	$\frac{3.0}{1-1}$	$\frac{7.9}{1-3}$
Philonema sibirica	0	$\frac{9.6}{1-12}$	$\frac{6.6}{2}$	$\frac{7.4}{2-4}$	$\frac{13.3}{3-11}$	0	$\frac{25.5}{1-46}$	0
Capillaria salvelini	0	$\frac{11.2}{1-12}$	0	$\frac{7.4}{2-4}$	$\frac{6.6}{1}$	0	0	0
Metechinorhynchus salmonis	$\frac{6.0}{1}$	$\frac{0.6}{1}$	0	$\frac{7.4}{1-1}$	0	0	0	0
Ergasilus sieboldi	0	$\frac{6.6}{1-3}$	$\frac{6.6}{1}$	0	$\frac{13.3}{1-1}$	0	$\frac{1.5}{3}$	0
E. briani	0	$\frac{0.6}{2}$	0	0	0	$\frac{1.7}{1}$	0	0
Salmincola coregonorum	0	0	0	0	0	0	$\frac{1.5}{1}$	0
Glochidium sp.	0	0	0	0	0	0		$\frac{4.3}{2-9}$

Т а б л и ц а 14 Зараженность крупной ряпушки из озер Карелии разными видами паразитов

Вид паразита	Вендюр- ское	Урос	Ринд- озеро	Сягчезе- ро	Насонов- ское	Мунозеро	Копати	Керкиеш
<i>Henneguya zschokkei</i>	$\frac{1.4}{1-11}$	0	$\frac{0.36}{1}$	$\frac{3.0}{2-33}$	$\frac{4.9}{1-16}$	0	$\frac{43.4}{1-19}$	33.3
<i>Glugea hertwigi</i>	0	0	0	0	0	0	33.3	26.6
<i>Triaenophorus crassus</i>	$\frac{2.7}{1-5}$	0	$\frac{4.0}{1-3}$	$\frac{7.0}{1-1}$	0	$\frac{1.7}{1-3}$	$\frac{70}{1-4}$	$\frac{86.6}{1-8}$
<i>Diphyllbothrium ditremum</i>	$\frac{22.2}{1-8}$	$\frac{0.16}{1-1}$	$\frac{10.4}{1-6}$	0	$\frac{14.2}{1-11}$	$\frac{0.7}{1-2}$	$\frac{29.7}{1-4}$	$\frac{20.0}{1}$
<i>Proteocephalus exiguus</i>	$\frac{85.8}{1-3010}$	$\frac{94.0}{1-3000}$	$\frac{91.4}{2-3547}$	$\frac{98.0}{1-31}$	$\frac{93.4}{1-576}$	$\frac{78.7}{1-1000}$	$\frac{100}{14-1592}$	$\frac{86.6}{3-56}$
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	$\frac{35.1}{1-68}$	$\frac{34.4}{1-177}$	$\frac{29.2}{1-35}$	$\frac{44.7}{1-6}$	$\frac{5.0}{1-15}$	0	$\frac{63.3}{2-27}$	$\frac{80.0}{1-19}$
<i>Crepidostomum farionis</i>	$\frac{0.25}{1}$	$\frac{7.6}{1-72}$	0	0	0	0	0	0
<i>Cotylurus erraticus</i>	$\frac{82.5}{1-92}$	$\frac{0.7}{1-8}$	$\frac{40.0}{1-12}$	$\frac{100}{5-59}$	$\frac{12.6}{1-17}$	$\frac{3.1}{1-5}$	0	0
<i>Diplostomum spathaceum</i>	$\frac{6.4}{1-3}$	$\frac{0.24}{1}$	0	0	0	$\frac{1.1}{1-2}$	0	$\frac{13.3}{1-1}$
<i>Diplostomum sp.</i>	$\frac{53.4}{1-35}$	$\frac{1.4}{1-7}$	$\frac{50.8}{1-12}$	$\frac{85.0}{1-8}$	$\frac{30.6}{1-8}$	$\frac{6.0}{1-5}$	$\frac{20.0}{1-1}$	0
<i>Tylodelphys clavata</i>	$\frac{9.4}{1-38}$	$\frac{35.2}{1-32}$	$\frac{8.3}{1-5}$	$\frac{6.0}{1-2}$	0	0	$\frac{9.0}{1-4}$	0
<i>Neascus brevicaudatus</i>	$\frac{0.2}{1-1}$	0	0	0	0	0	0	0
<i>Camallanus lacustris</i>	$\frac{2.2}{1-15}$	$\frac{0.4}{1-1}$	0	0	0	0	0	0
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	$\frac{0.083}{1-1}$	0	0	0	0	0	0	0
<i>Glochidium sp.</i>	$\frac{0.75}{2-4}$	$\frac{1.2}{2-116}$	0	0	0	$\frac{0.28}{1-1}$	0	0
<i>Ergasilus sieboldi</i>	0	$\frac{0.082}{4}$	0	0	0	0	0	0

контактов с другими рыбами при достаточно развитой кормовой базе определили ограниченный состав паразитов, а рассредоточенность стада — невысокую зараженность рыб. В Мунозере — наиболее глубококом водоеме из обследованных нами — ряпушка обитает в северном плесе на глубине 5–15 м. Обеднение видового состава и низкая численность паразитов в этом случае, видимо, связаны с небольшой площадью нагула ряпушки и ее слабым контактом с активно нападающими церкариями родов *Diplostomum* и *Cotylurus*.

Паразитофауна ряпушки оз. Вендюрского — неглубокого, но расчлененного водоема, отдельные части которого имеют разный гидрохимический режим и состав гидробионтов, наиболее разнообразна (14 видов). В западной части озера наличие зарослей макрофитов создает благоприятные условия для существования рыбоядных птиц — окончательных хозяев *Diphyllbothrium ditremum*, *Cotylurus erraticus*, *Tylodelphys clavata*. Общие места нагула ряпушки с окунем, плотвой, ершом — видами, распространенными здесь повсеместно, — способствуют встречаемости у нее их специфичных, окунево-карповых паразитов: *Camallanus lacustris*, *Neoechinorhynchus rutili*, *Neascus brevicaudatus*.

При изучении динамики зараженности ряпушки озер Урос и Вендюрского в течение ряда лет, следующих друг за другом и отличающихся в метеорологическом отношении (1968–1973 гг.), из многочисленных факторов внешней среды мы попытались выделить влияние двух — температурного и уровня режимов водоема. Оба эти показателя определяют состояние зоопланктона, который в свою очередь является главным в формировании биологических особенностей ряпушки (Потапова, 1976). Годы 1968 и 1969 были холодные, но отличались по степени увлажненности водосбора и уровням озер: 1968 г. — многоводный, 1969 — маловодный (Гришевская, 1971). Годы с 1970 по 1973 были теплыми и маловодными. Из них к средним многолетним значениям как по термике, так и по водности приближается 1971 г. Аномально теплым был 1972 г., самые низкие уровни отмечены в 1973 г. (Метеорологический ежемесячник, 1970, 1973; Гидрологический ежегодник, 1974).

В результате проведенных исследований было установлено, что в ряпушке постоянно присутствуют 4 вида гельминтов: цестода *Proteocephalus exiguus*, трематоды *Crepidostomum fariionis*, *Phyllodistomum conostomum* и метацеркарии трематоды *Tylodelphys clavata*. Численность остальных паразитов была низка. Они встречались редко и нерегулярно. В течение всего периода исследований зараженность ряпушки оз. Урос цестодой *Proteocephalus exiguus* была высокой (96%). Исключение составил лишь аномально теплый 1972 г.: в июле этого года вся толща воды прогрелась до 25°C, у ряпушки снизилась пищевая активность, отмечались случаи ее гибели. Стрессовое воздействие на хозяина вызвало остановку в развитии паразита и резкое снижение его численности в окончательном хозяине. На личиночной стадии паразит, видимо, более устойчив к повышенной температуре, так как уже в конце августа зараженность ряпушки восстановилась. На сле-

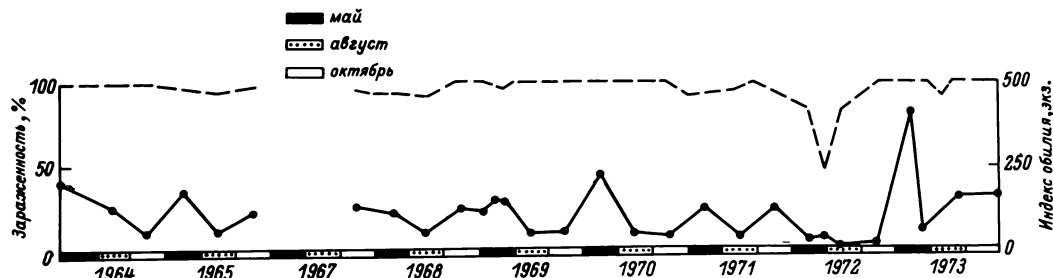


Рис. 7. Межгодовые колебания в зараженности ряпушки оз. Урор цестодой *Proteocephalus exiguus*. Прерывистая линия – экстенсивность заражения, сплошная линия – индекс обилия.

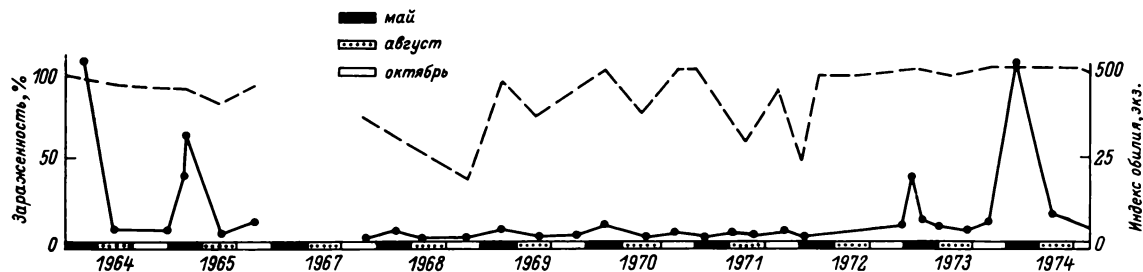


Рис. 9. Межгодовые колебания в зараженности ряпушки оз. Вендюрского цестодой *Proteocephalus exiguus*. Прерывистая линия – экстенсивность заражения, сплошная линия – индекс обилия.

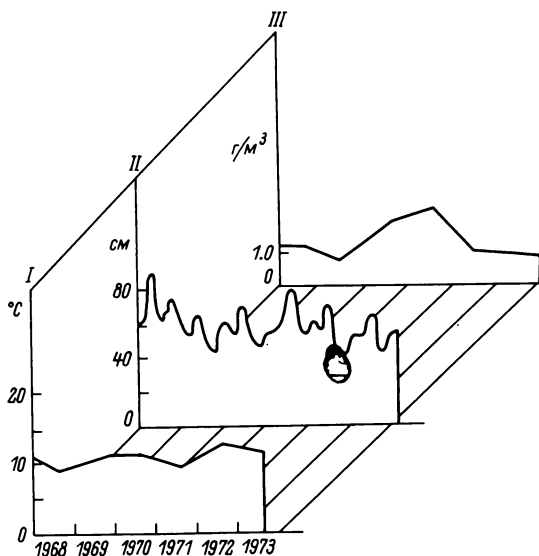


Рис. 8. Многолетние изменения уровня, температурного режима и биомассы зоопланктона оз. Урор.

По оси ординат: I – температура, II – уровень воды, III – биомасса зоопланктона.

дующий год была отмечена необычно высокая вспышка численности цестоды (рис. 7). В остальные годы, по температурным условиям более близким к нормальным, численность *P. exiguus* была относительно стабильной. Более высокие показатели отмечены в теплые годы (1970 г.), что, вероятно, обусловлено стимулирующим влиянием температуры на развитие паразита как в окончательном, так и в промежуточном хозяине. Так, при экспериментальном заражении диаптомусов *Eudiaptomus gracilis* яйцами гельминта нами было установлено, что при температуре 18–20°C личинки развивались в течение 2 нед, а при температуре 14–16°C – на неделю дольше.

Что касается влияния водности на численность *Proteocephalus exiguus*, то удалось подметить следующее. В годы с повышенной водностью численность гельминта была ниже обычного. Особенно показателен в этом отношении 1971 г., который, как и предыдущий, 1970 г., был теплым, но отличался от него высоким весенним паводком. Показатели зараженности ряпушки в 1970 г. были: экстенсивность – 99%, интенсивность – 1–2465 экз., индекс обилия – 132 экз., а в 1971 г. снизились – 96,2%, 1–396 экз. и 75,3 экз. соответственно. По данным Бушман и Русановой (1976), между уровнем режимом и развитием зоопланктона имеется прямая связь: смывание с паводковыми дождевыми водами органического вещества с суши способствует развитию зоопланктона. При

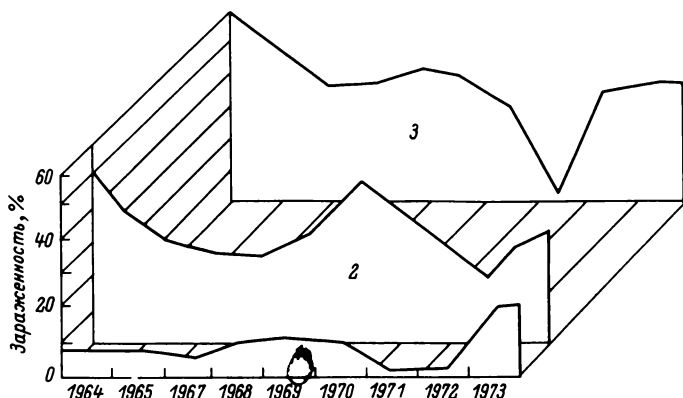


Рис. 10. Межгодовые колебания зараженности ряпушки различными паразитами в оз. Урос.

1 - *Crepidostomum farionis*, 2 - *Phyllodistomum conostomum*, 3 - *Tylodelphys clavata*.

этом кривая биомассы повторяет кривую изменения уровней (рис. 8). В условиях достаточной обеспеченности пищей ряпушка предпочитает кормиться крупными и менее подвижными кладоцерами. Доля копе-под, в том числе и промежуточных хозяев *P. exiguus*, в ее рационе снижается, что и приводит к уменьшению численности гельминта.

Резкое изменение условий в оз. Вендюрском в 1968 г., вызвавшее перестройку связей в экосистеме (снижение численности крупной ряпушки и превращение ее в мелкую, переход на питание ротаторным комплексом зоопланктона, отличающегося наименьшей питательной ценностью по сравнению с кладоцерно-копеподным), привело к длительному снижению численности *P. exiguus*. Восстановление популяции паразита до первоначального уровня было замедленным и потребовало больше времени, чем восстановление стада ряпушки (рис. 9).

Остальные паразиты были распространены в значительно меньшей степени. Из них можно отметить трематод *Crepidostomum farionis*, *Phyllodistomum conostomum* и метацеркарий *Tylodelphys clavata*. Численность первых двух паразитов, цикл развития которых связан с обитателями бентоса, зависит от возраста хозяина. Известно, что в рационе молоди ряпушки бентические организмы — лишь случайные компоненты, их доля постепенно увеличивается с возрастом рыбы. Начиная с 3-летнего возраста в пище ряпушки постоянно присутствуют крупные бентические формы: хирономиды, ручейники, поденки, личинки стрекоз. В ряпушке в возрасте 4+ и 5+ бентосные и нектобентические организмы составляют до 90% пищевого комка (Бушман, 1978).

Численность 3 упомянутых видов паразитов была относительно стабильной, что, видимо, связано с усложнением их циклов развития (наличие двух промежуточных хозяев и свободноживущей фазы) и удлинением жизненного цикла (до 2 лет), в значительной степени нивелирующих межгодовые различия в зараженности ряпушки. Может быть, именно поэтому в годы, отличающиеся по температуре и водности (1968–1970 гг.), показатели зараженности ряпушки этими видами были близки (рис. 10). Несколько выделяется *Phyllodistomum conostomum*, численность которого была выше в 1969 г. Логично предположить, что в холодный маловодный год ряпушка в большей степени докармливалась бентосом, в том числе и промежуточными хозяевами гельминтов, поэтому трематоды чаще попадали в ряпушку. В последующие 2 года значительно реже встречались креpidостомумы. *Tylodelphys clavata* активно проникает в рыбу и накапливается с возрастом, поэтому колебания зараженности рыбы этим паразитом должны отражать состояние возрастной структуры ряпушки, что и было обнаружено нами (рис. 14). В оз. Урос ведущими группами являются рыбы в возрасте 1+, 2+, 3+. Численность отдельных возрастных групп определяется урожайностью поколений и колеблется по годам (Потапова, 1978). С 1968 по 1970 г. наблюдалось постепенное увеличение количества 4-летних рыб. В 1971 г. произошло омоложение стада, основу которого составили рыбы в возрасте 1+. Это повлекло за собой снижение зараженности ряпушки как метацеркариями *T. clavata*, так и трематодой *Crepidostomum farionis* (рис. 11). Численность *Tylodelphys clavata* восстановилась уже на следующий год, для восстановления же численности *Crepidostomum farionis* потребовалось 2 года (рис. 10).

Для крупной ряпушки северных водоемов (озера Копати и Керкиеш) характерны высокая зараженность паразитом с прямым циклом развития *Henneguya zschokkei*, плероцеркоидами *Triacnophorus crassus* и редкая встречаемость метацеркарий трематод (табл. 14). Паразитофауна крупной экоформы ряпушки – рипуса из оз. Ладожского – имеет сходный набор паразитов (табл. 15). Однако в ее составе обнаружены не свойственные для крупной ряпушки виды – *Eubothrium crassum*, *Cyathocephalus truncatus*, *Metechinorhynchus salmonis*. Присутствие этих паразитов, более характерных для сигов, которые питаются бентосом, а также высокая зараженность трематодой *Phyllodistomum conostomum* и слабая инвазия цестодой *Proteocephalus exiguus* свидетельствуют о преимущественном питании рипуса бентическими организмами.

Паразитофауна второй, особенно крупной экоформы ряпушки, обитающей в Онежском озере, – кильца, изучена недостаточно. В наших сборах имеются данные по вскрытию 11 экз. кильца. Однако анализ даже такого небольшого материала показывает, что состав паразитов кильца разнообразен, но их численность крайне низка. Чаще других встречаются виды, развивающиеся через бентос (табл. 15). Такая слабая зараженность характеризует кильца как

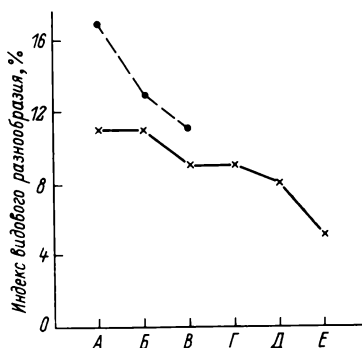


Рис. 11. Показатели индекса видового разнообразия паразитов в водоемах Северной Карелии.

Прерывистая линия — для сига, сплошная линия — для ряпушки. По оси абсцисс — озера: А — Пяозеро, Б — оз. Нюк, В — оз. Кимас, Г — Ср. Куйто, Д — В. Куйто, Е — Н. Куйто.

кильца относится также преимущественное питание мизидами, возможность хищничества (Стерлигова, 1972). Сравнение фауны паразитов мелкой и крупной ряпушки показало, что у крупной формы паразитов практически вдвое меньше. Из специфических видов обнаружены *Henneguya zschokkei*, *Triaenophorus crassus*, *Diphyllbothrium ditremum*, *Proteocephalus exiguus*, *Phyllodistomum conostomum*, *Crepidostomum farionis*, из них доминирующий вид только *Proteocephalus exiguus*. Это обусловлено прежде всего ограниченностью видового состава зоопланктона, в связи с чем ряпушка в большей степени использует в пищу копепод, в том числе и промежуточных хозяев паразита. Остальные виды относятся к группе широкоспецифичных паразитов. Из них преобладают личинки трематод родов *Diplostomum*, *Tyloodelphys* и *Cotylurus*.

Приведенные результаты по зараженности сиговых в разных озерах Карелии показывают, что изменения в паразитофауне рыб связаны со стадией экологической сукцессии водоемов. Эта связь наглядно иллюстрируется с помощью индекса видового разнообразия (И), представляющего отношение разности общей (А) и специфичной (В) фауны паразитов к общему (С) количеству обнаруженных на сигах и ряпушке видов паразитических организмов
$$И = \frac{А-В}{С} \cdot 100\%.$$

На первых этапах эвтрофирования, благоприятно сказываясь на темпе роста и созревании сиговых рыб, сопровождается увеличением видового разнообразия обитающих на них паразитов. Наиболее высокие показатели отмечены для сига озера Пяозеро (17%) и Нюк (13%). Это крупные озера, находящиеся на начальной стадии сукцессии. В водоемах, меньших по площади и глубинам (оз. Кимас), процесс эвтрофирования протекает быстрее, что приводит к сокращению числа видов паразитов и снижению индекса видового разнообразия до 11% (рис. 11). Для ряпушки характерны меньшие показатели видового разнообразия паразитов, однако изменения в ее зараженности имеют сходный характер (рис. 11).

Скорость эвтрофирования наиболее высока в озерах Южной Карелии, имеющих малые глубины и площади. Обеднение видового состава паразитов за счет специфичных видов и некоторых простей-

Т а б л и ц а 15

Зараженность двух крупных форм ряпушки разными видами паразитов

Вид паразита	Рипус		Килец	
	заражен- ность, %	индекс обилия, экз.	заражен- ность, %	индекс обилия, экз.
<i>Henneguya zschokkei</i>	-	-	9,1	0,09
<i>Discocotyle sagittata</i>	93	8,4	-	-
<i>Triacnophorus crassus</i>	-	-	36,4	0,36
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	26	0,4	-	-
<i>Eubothrium crassum</i>	20	1,17	-	-
<i>Diphyllobothrium ditremum</i>	73	1,46	-	-
<i>Proteocephalus exiguus</i>	33	1,17	18,2	0,18
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	60	2,9	18,2	0,55
<i>Crepidostomum farionis</i>	-	-	9,1	0,09
<i>Cotylurus erraticus</i>	-	-	9,1	0,09
<i>Diplostomum</i> sp.	87	25,1	18,2	0,45
<i>Raphidascaris acus</i>	-	-	27,3	0,27
<i>Cystidicola farionis</i>	-	-	9,1	0,09
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	7	0,13	27,3	0,27

ших достигает в этих водоемах максимальных значений. Относительно постоянным остается состав паразитов, обитающих на сиговых в личиночном состоянии, заметно меняются лишь количественные параметры инвазии этими гельминтами.

Мы сопоставили паразитологические данные с некоторыми показателями изучаемых водоемов: прозрачностью, отражающей уровень трофности, кормностью и размерно-массовыми данными ряпушки. В Мунозере, наиболее глубоком и имеющем максимальную прозрачность, индекс видового разнообразия равен 5%. Повышение трофности и сравнительно высокая прозрачность в оз. Урос создают благоприятные условия для популяции хозяина, отличающегося наибольшими размерами, массой, плодовитостью и незначительными межгодовыми колебаниями этих показателей (Потапова, 1978), и увеличивают индекс видового разнообразия паразитов (до 9%). Дальнейшее снижение прозрачности вызывает ухудшение условий воспроизводства и приводит к неустойчивости популяции хозяина. Индекс видового разнообразия достигает максимальной для этой формы ряпушки величины - 11%. При минимальной прозрачности снижаются численность и размеры ряпушки, падает и индекс видового разнообразия (рис. 12, табл. 16).

В последнее время эвтрофирование значительно возросло в связи с деятельностью человека. Примером тому может служить оз. Сямозеро. По берегам этого водоема располагаются большое количество деревень, баз отдыха, скотоводческие комплексы и удобряемые поля. К „стрессовым факторам“ (Решетников, 1980) можно отнести влияние промышленного лова, вселение новых видов рыб, мелиорацию болот. Все это можно наблюдать в Сямозере.

Т а б л и ц а 16

Некоторые лимнологические показатели озер, заселенных крупной ряпушкой (по: Поталова, 1978)

Озеро	Глубина, м ¹	Прозрач- ность, м	Биомасса		Средние размеры ряпушки ²
			зоопланктона, г/м ³	бентоса, г/м ³	
Мунозеро	$\frac{13.5}{50.0}$	6-8	0.4	4.3	$\frac{14.8-20.2}{30-73}$
Урос	$\frac{2.8}{5.4}$	До дна	1.4	1.4	$\frac{22.0-24.0}{135-165}$
Вендюрское	$\frac{6.2}{12.1}$	3-4	0.6	0.7	$\frac{16.0-18.0}{30-60}$
Риндозеро	$\frac{3.9}{9.5}$	2.1	2.1	1.4	$\frac{16-24}{16-152}$
Насоновское	$\frac{5.8}{13.5}$	1.3	0.5	-	$\frac{18}{75}$
Сяпчезеро	$\frac{2.3}{3.4}$	-	0.7	-	$\frac{14-16}{29-45}$

¹ Над чертой - средняя глубина, под чертой - максимальная.

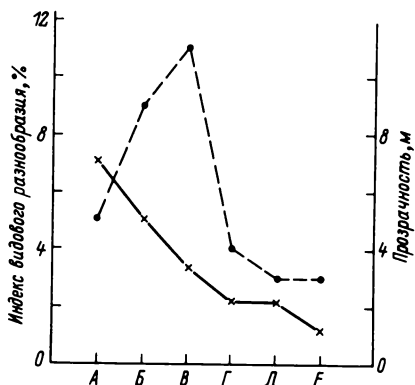
² Над чертой - длина тела, см, под чертой - масса тела, г.

Признаки эвтрофикации впервые проявились в этом озере еще в 50-е гг. (Правдин, 1954). Паразитофауна сегов уже в этот период имела ряд характерных черт. Преобладающей группой паразитов были гельминты, цикл развития которых проходит с участием бентосных организмов. Среди них ведущее место занимали личинки трематод. Отмечалась сравнительно высокая зараженность цестодами *Proteocephalus exiguus* и *Triacnophorus crassus* (табл. 17). Исследования 70-х гг. показали, что процесс эвтрофирования резко ускорился, возрос дефицит кислорода в придонных слоях и началось „цветение воды“. Это сопровождалось снижением уровня воды, вызвавшим снижение биомассы бентоса (Фрейндлинг и др., 1977). Биомасса планктона увеличилась, и сязозерский сиг практически полностью перешел на питание им (Титова, Стерлигова, 1977).

Перестройки в экосистеме озера отразились и на зараженности сегов. Резко возросла инвазированность цестодами *P. exiguus* и *T. crassus*, *Diphyllbothrium dendriticum*. С 1956 по 1971 гг. заметно сократилось число видов паразитов, развивающихся с участием бентоса. Это сказалось в первую очередь на инвазированности сегов метацеркариями трематод. Полностью исчезли трематода *Crepidostomum farionis*, нематода *Camallanus lacustris*, скребень *Metechinorhynchus salmonis*, цестода *Cyathocephalus truncatus* (табл. 17). Подобная картина зараженности сегов сохранялась до 1975 г. В настоящее время идет восстановление бентофауны в литоральной зоне, о чем можно судить по увеличению числа зараженных сегов метацеркариями *Diplosto-*

Рис. 12. Показатели индекса видового разнообразия паразитов в водоемах Южной Карелии.

Прерывистая линия — индекс видового разнообразия паразитов, сплошная линия — прозрачность водоема. По оси абсцисс — озера: А — Мунозеро, Б — Урос, В — Вендюрское, Г — Риндозеро, Д — Сяпчезеро, Е — Насоновское.



mum и *Cotylurus*, трематодой *Phyllodistomum conostomum* (табл. 17).

Изложенный материал позволяет выявить общую тенденцию изменения паразитофауны сигов оз. Сямозера. За 30 лет наблюдений с ростом эвтрофированности озера заметно снижалось видовое разнообразие паразитов (в 1981 г. — 4%) (рис. 13). На грани исчезновения находятся сейчас *Cyathocephalus truncatus*, *Salmincola extensus*, *Discocotyle sagittata*, *Henneguya zschokkei*, *Chloromyxum coregoni*, *Crepidostomum farionis*. Эти виды составляли основу паразитофауны сигов Сямозера, когда оно было олиготрофным. В настоящее время наибольшее распространение получили виды широко специфичные. Главенствующую роль среди них играют паразиты, цикл развития которых заканчивается в рыбадных птицах. В экосистеме Сямозера идут большие перестройки пищевых цепей, водоем из ряпушково-сигового превращается в корюшково-карповый (Стерлигова, 1979; Решетников и др., 1982). Вселение корюшки и интенсивный промысел подорвали запасы ряпушки. В данное время ряпушка единично встречается в уловах. Карповые рыбы, их высокая численность и приуроченность к литоральной зоне способствуют созданию и сохранению мощных очагов метацеркарий диплостомид. Поэтому проведение рыбоводных работ, направленных на поддержание высокой численности сигов, должно сопровождаться интенсивным отловом плотвы, мелкого окуня, ерша. В противном случае сиговым будет нанесен большой ущерб личинками трематод *Diplostomum*, *Cotylurus*.

Необходимо осуществлять постоянный паразитологический контроль рыбы, так как в Сямозере обнаружена микроспоридия *Glugea hertwigi* у корюшки. Этот паразит может поражать и сигов, о чем свидетельствуют единичные его находки на сигах Онежского озера, Вагатозера. Личиночные стадии трематод, а также микроспоридии рода *Glugea* могут в значительной мере повлиять на рыбопродуктивность озер. Уже сейчас имеются данные по тетракотиллезу сиговых рыб Чуйского озера (Ширкова, 1974). Отмеченная в 1981 г. массовая зараженность корюшки (*Osmerus eperlanus*) микроспоридиями вызвала паразитарную кастрацию самок. Основной причиной возникновения эпизоотии является высокая чис-

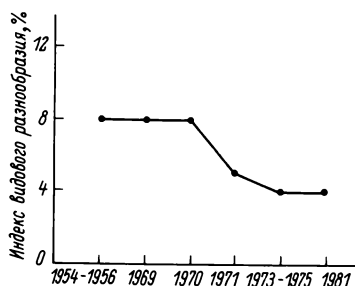
Т а б л и ц а 17

Изменения в паразитофауне сига *Coregonus lavaretus pallasii* из оз. Сямозера за период с 1954 по 1981 гг.

Вид паразита	1954-1956*	1969	1970	1971	1973-1975	1981
<i>Chloromyxum coregoni</i>	6.6/+	-	-	-	-	-
<i>Henneguya zschokkei</i>	-	12.5/+	-	7.8/+	1.3/+	-
<i>Discocotyle sagittata</i>	40.3/3.1	14.3/0.21	8.9/0.15	13.7/0.6	7.4/0.13	-
<i>Triacanthoporus crassus</i>	33.3/1.6	50.0/2.3	59.4/3.0	70.6/3.0	65.4/2.2	34.3/1.5
<i>Diphyllbothrium ditremum</i>	13.3/0.2	-	17.3/0.2	-	-	-
<i>D. dendriticum</i>	13.3/0.1	33.1/2.1	42.5/4.4	45.1/5.3	70.5/7.9	42.9/2.4
<i>Proteocephalus exiguus</i>	40.0/0.93	88.4/15.3	77.2/28.0	76.4/39.7	84.6/41.6	85.7/29.9
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	-	2.4/0.024	-	-	-	-
<i>Tylodelphys clavata</i>	53.3/9.0	10.3/0.4	2.0/0.02	5.9/0.06	-	5.7/0.5
<i>Diplostomum sp.</i>	40.0/1.2	64.4/1.8	57.4/1.5	47.0/1.1	29.5/0.9	65.1/1.2
<i>Cotylurus erraticus</i>	86.6/22.6	85.5/14.9	68.3/8.06	58.8/14.0	69.2/3.2	97.1/18.6
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	-	4.0/0.22	7.9/0.25	7.8/0.2	10.3/0.4	31.4/1.7
<i>Crepidostomum farionis</i>	6.6/2.5	-	-	-	-	-
<i>Raphidascaris acus</i>	-	26.3/0.8	23.8/0.6	35.3/1.1	17.95/0.45	11.4/0.2
<i>Rhabdochona denudata</i>	6.6/0.07	11.4/0.5	1.0/0.01	-	-	-
<i>Camallanus lacustris</i>	-	2.4/0.02	4.1/0.05	-	2.6/0.02	-
<i>C. truncatus</i>	6.6/0.07	-	-	-	-	-
<i>Acanthocephalus luccii</i>	13.3/0.07	-	-	-	-	-
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	-	1.6/0.02	-	-	-	-
<i>Glochidium</i>	13.3/0.07	-	-	-	-	-
<i>Salmincola extensus</i>	-	-	1.0/0.01	2.0/0.02	-	-

* По: Шульман, 1962.

Рис. 13. Изменение индекса видо-
вого разнообразия паразитов в
Сямозере за длительный период вре-
мени.



ленность корюшки в Сямозере. Об-
наружение *Glugea hertwigi* в
озерах Копати и Керкиеш (Румян-
цева, 1966а, 1966б) свидетель-
ствует о том, что и ряпушка в эв-
трофируемых озерах подвержена микроспоридиозу.

Следует также наладить вылов щуки — окончательного хозяина *Triaenophorus crassus*. Этот гельминт в настоящее время широко распространен. Он локализуется на личиночной стадии в му-
скулатуре рыбы. При увеличении численности сиговых, особенно мо-
лоди, резко возрастет интенсивность заражения *T. crassus*, что
повлияет на товарную стоимость вылавливаемых рыб.

Все вышеизложенное позволяет утверждать, что сиговые явля-
ются уязвимым звеном северных водных экосистем. Все рыбовод-
ные работы, особенно в эвтрофированных водоемах, необходимо
вести при строгом контроле со стороны ихтиопаразитологов. В ходе
эвтрофикации происходит снижение видового разнообразия паразитов,
обитающих на ряпушке и сигах, но при этом резко возрастает роль
паразитов, способных вызвать массовую гибель рыб.

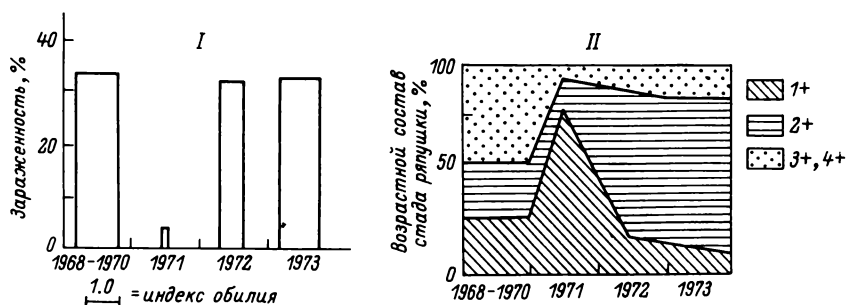


Рис. 14. Зависимость зараженности ряпушки оз. Урос паразитом
Tylodelphys clavata (I) от структуры стада рыб.

II — возрастной состав ряпушки (по данным О.И. Потаповой).

ПОПУЛЯЦИЯ И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПАРАЗИТОВ

Рассмотрение паразитизма как одной из форм симбиоза (Шульман, Добровольский, 1977) показало, что в популяции паразитов наблюдаются те же закономерности, что и в популяции свободноживущих организмов (Бауер, Лопухина, 1977; Кеннеди, 1978; Бауер, 1980; Ройтман, 1981). Она представляет собой устойчивую самовоспроизводящуюся систему, структурно организованную в отдельные субпопуляции.¹ Эта естественная группировка также характеризуется наличием связей между партнерами. Характер связей и размеры группировки в свою очередь зависят от цикла развития паразитов. Для паразитов с прямым и сложным циклом они неодинаковы. Одной из важных функций популяции является поддержание оптимальной возрастной структуры. Ее выполнение обеспечивает стабильность и длительность существования системы паразит-хозяин. Изучение структуры популяции на всех этапах жизненного цикла паразитов поможет понять механизмы, управляющие их численностью.

П о п у л я ц и о н н а я б и о л о г и я ц е с т о д ы P r o t e o s e r p h a l u s e x i g u u s

Биология этого паразита длительное время привлекает внимание отечественных и зарубежных исследователей. В многочисленных фаунистических работах приводятся данные о его географическом распространении, круге хозяев и степени их зараженности паразитом (Бауер, 1946, 1948а, 1948б; Петрушевский и др., 1948, 1957; Когтева, 1957; Нагибина, 1957; Позднякова, 1957; Калешкая, 1958, 1962; Екимова, 1962; Шульман, 1962; Винниченко, 1964; Румянцев, 1964; Заика, 1965; Титова, 1965; Малахова, 1969; Раушкис, 1970; Губанов и др., 1974; Кашковский и др., 1979, и др.).

Цикл развития включает только одного промежуточного хозяина. Первые опыты по заражению копепоид яйцами *P. exiguus* принадлежат Кучковскому (Kuczkowski, 1925), использовавшему

¹ На наш взгляд, термин „субпопуляция” точнее искусственно созданных понятий гемипопуляция, ларвальная эндомикропопуляция, фенот и др.

циклопов вида *Cyclops strenuus*. Из 15 серий экспериментов, проведенных им в разное время года, только половина имела положительные результаты. Позднее в водоемах Польши Козицкой (Kozicka, 1949) и Ярецкой (Jarecka, 1956) были обнаружены спонтанно зараженные личинками *P. exiguus* *Eudiaptomus gracilis* и *Cyclops scutifer*. Более подробные исследования проведены Альбетовой (1977), которая экспериментально и по находкам естественно зараженных копепоид установила, что промежуточными хозяевами *Proteocephalus exiguus* в водоемах Тюмени служат *Cyclops vicinus*, *Cyclops* sp. и *Eudiaptomus gracilis*.

Сезонную динамику численности наблюдали многие исследователи. Однако по этому вопросу до сих пор нет единого мнения. Для одних хозяев (сиг, нельма) указан годичный цикл паразита с летним заражением рыбы, созреванием в зимние месяцы и весенним выделением яиц (Кудрявцева, 1954; Бауер, Никольская, 1957; Телль, 1968). Другие (пелядь, ряпушка) сильно заражены *Proteocephalus exiguus* в течение всего года (Малахова, 1969; Альбетова, 1977). Установлены значительные межгодовые колебания в зараженности *P. exiguus* у байкальского омуля (Пронин, 1977).

Биология *P. exiguus* изучалась нами на трех разнотипных водоемах (Урос, Вендюрское, Риндозеро) в 1972–1973 гг.¹ Выясняли состав промежуточных хозяев, роль отдельных видов копепоид в поддержании численности гельминта, особенности развития преимагинальных и имагинальных стадий *P. exiguus*.

Промежуточных хозяев *P. exiguus* выявили по результатам экспериментального заражения массовых видов низших ракообразных. Пробы тотального зоопланктона, собранные непосредственно в местах обитания ряпушки, были представлены в основном следующими видами копепоид: *Eudiaptomus gracilis*, *Cyclops scutifer*, *C. kolensis*, *Mesocyclops leuckarti*, *Acanthocyclops gigas*. В группе ветвистоусых доминантами были *Sida crystallina*, *Bosmina obtusirostris*, *Bythotrephes cederstroemii*, *Holopedium gibberum*, *Daphnia cristata*. В пробы, содержащиеся в сосудах с водой емкостью 0.5–3.0 л, помещали зрелых цестод и в течение часа периодически перемешивали воду. Спустя 3–4 ч 50–100 копепоид одного вида переносили в химические стаканы объемом 0.4 м³. Кладоцер по видам не сортировали. Ракообразных содержали по методу, разработанному Маловицкой и Сорокиным (1961). Учитывали возраст и пол рачков. Темпы роста и развития личинок исследовали при температуре воды 1–4, 14–16, 18–20, 21–26 °С. Наблюдения вели ежедневно. Личинок измеряли, зарисовывали и фотографировали. Всего проведено 30 опытов, учтено более 2000 ракообразных.

¹ Работа выполнена в комплексе с сотрудниками лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных, которые изучали особенности биологии крупной ряпушки и ее кормовую базу – зоопланктон.

Исследовали также спонтанную зараженность рачков. Естественно зараженных рачков выявляли в пробах зоопланктона и содержимом желудков ряпушки, ежемесячно собираемых в течение 1972–1973 гг. Л.Г. Бушман² для изучения состояния кормовой базы крупной ряпушки. Всего исследовано 30 тыс. рачков, которых просматривали под биноклем при увеличении 8х4. По общим размерам, количеству и размерам присосок 192 личинки отнесены к *Protecephalus exiguus*.

Кроме того, выясняли участие неспецифических видов рыб в цикле развития и поддержании численности *P. exiguus*. В мае–августе (в основном в мае, когда рыбы, особенно младшие возрастные группы, интенсивно употребляют планктон) вскрывали мелкого окуня, ерша, уклейку, плотву.

Динамику численности и темп роста взрослых *P. exiguus* определяли по изменению зараженности ряпушки разновозрастными стадиями паразита в течение года. В сжатые сроки (3–5 дней) на каждом из трех водоемов в 1972 г. ежемесячно, а в 1973 г. еженедельно с мая по ноябрь вскрывали по 30 экз. ряпушки. На препаратах вычисляли основные параметры каждой стадии (длину, ширину, количество члеников, а также размеры физиологически различающихся зон).

Продолжительность жизни взрослых цестод определяли по изменению их размеров за вегетационный период. В качестве исходных были взяты черви, обнаруженные сразу после вскрытия водоемов. Каждый последующий учет включал лишь гельминтов, превосходящих по размерам особей предыдущего учета. Всего сделано 2935 проверок.

При изучении такого важного показателя, как численность, необходимо применение популяционного подхода. В этом случае система гельминт–рыба рассматривается как взаимодействие нескольких популяций. В пределах популяционных отношений *P. exiguus* ценотические связи распадаются на три звена: паразит–промежуточные хозяева (копеподы), промежуточные хозяева–окончательный хозяин и окончательный хозяин–паразит.

В структуре популяций *P. exiguus* в первую очередь мы рассмотрим его встречаемость на фазе яйца.

Яйцо

Яйца протеоцефалат находятся в матке цестод до полного развития онкосферы. Через маточные поры они выходят в просвет кишечника и затем с остатками пищи выводятся в воду. Наружная слизистая оболочка онкосферы удерживает ее некоторое время в толще воды. Это единственная свободноживущая фаза в цикле развития паразита. На этой фазе субпопуляция распространена в водо-

² Пользуемся случаем, чтобы выразить Л.Г. Бушман искреннюю благодарность за предоставление материала.

еме в пределах акватории, на которой обитают рыбы, зараженные цестодами со зрелыми яйцевыми продуктами.

Цестоды, содержащие внешне вполне сформированные яйца, встречались в рыбе в течение всего года. Известно, что помещенные в физиологический раствор цестоды выделяют яйца лишь с развитыми эмбрионами. Эта особенность лежит в основе метода Ярецкой (Jarecka, 1956), которым мы воспользовались для определения фактической зрелости яиц, регистрируемых в цестодах в течение года. В результате проведенных наблюдений зрелые яйца были обнаружены лишь в определенные сезоны. Наибольшее их количество отмечено летом—осенью, незначительное — в течение зимы, и совершенно они отсутствовали в мае. Физиологическую неравноценность яиц подтвердили и опыты по заражению промежуточных хозяев: выделенные из цестод в мае, яйца оказались неинвазионными.

Процеркоид и плероцеркоид I стадии

Для дальнейшего развития яйцо должно попасть в промежуточного хозяина, где оно превращается в процеркоид, который в том же хозяине переходит на стадию плероцеркоида (плероцеркоид I).

При выявлении естественно зараженных ракообразных личинки *Proteocephalus exiguus* были обнаружены нами в диаптомусах *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides* и циклопах *Cyclops scutifer*, *C. kolensis*, *C. lacustris*. Из них широкой экологической валентностью отличается только *Eudiaptomus gracilis*. Он является одним из основных и массовых компонентов планктического комплекса озер всех лимнологических типов; присутствует в планктоне в течение всего года (Филимонова, 1965). *E. graciloides* по биологии и экологии близок к *E. gracilis* (Маловицкая, 1965) и является викарным по отношению к последнему (Филимонова, 1965). Личинок *Proteocephalus exiguus* находили у самцов, самок и копепоидов III—V стадий обоих видов диаптомусов. Размеры личинок, обнаруженных в разные сезоны года, колебались в одинаковых пределах (0.294×0.153 — 0.645×0.18 мм). В оз. Урос они были крупнее, что может быть связано с большими размерами диаптомусов (Бушман, 1974).

Cyclops scutifer — представитель фауны северных озер. Пелагический вид. Обитает в озерах с повышенным содержанием гумусовых веществ, является одним из ведущих компонентов зоопланктона. Максимум численности наблюдается летом. Моноциклический вид, период полового размножения в июле—августе. Зимой в планктоне взрослые особи почти не встречаются: в это время многочисленны копепоиды II—IV стадий (Филимонова, 1965). Заражены были только младшие возрастные группы. Размеры личинок колебались от 0.24×0.09 до 0.46×0.102 мм (рис. 15).

C. kolensis — вид довольно редкий для Карелии (Филимонова, 1965). Приурочен к холодному времени года, дициклический. Старые самки и самцы погибают в апреле—мае. В это время в планктоне встречается лишь молодь последующей генерации. Эта генерация

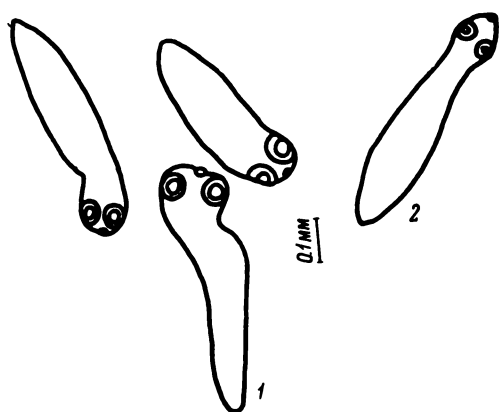


Рис. 15. Личинки *Proteocephalus exiguus*.

1 - из *Eudiaptomus gracilis*, 2 - из *Cyclops scutifer*.

достигает половой зрелости в июне с менее высоким максимумом численности по сравнению с зимой. К августу рачок исчезает и снова появляется в сентябре-октябре (Рылов, 1948). Зараженными оказались только копеподитные стадии.

Личинки имели размеры от 0.384×0.07 до 0.464×0.136 мм.

C. lacustris - относится к холодолюбивым stenothermным видам. Характерен для пелагиали озер. Заражены были копеподиты III и IV стадий.

Кроме того, личинки *Proteocephalus exiguus* были обнаружены в несвойственных для них хозяевах (двух видах кладоцер) - босмине *Bosmina coregoni obtusirostris lacustris* и битотрефесе *Bythotrephes cederströmii* - важнейших кормовых объектах ряпушки (Филимонова, 1965). Личинка *Proteocephalus exiguus* размером 0.15×0.11 мм была найдена в одной из 8430 просмотренных босмин из содержимого пищевого комка желудков ряпушки. 7 полупереваренных босмин с погибшими и деформированными плероцеркоидами размером 0.615×0.25 мм найдено в кишечнике ряпушки. В полости тела битотрефеса был найден I плероцеркоид размером 0.22×0.15 мм.

Таким образом, в исследованных водоемах в качестве промежуточных хозяев *P. exiguus* освоил 5 видов ракообразных - *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides*, *Cyclops scutifer*, *C. kolensis*, *C. lacustris*, не проявляя к ним узкой специфичности. Это совпадает с утверждением Дубининой (1953) о том, что узкая специфичность проявляется только на тех фазах жизненного цикла паразита, на которых организм переживает наиболее существенные и сложные процессы морфофизиологической перестройки. Обнаружение естественно зараженных кладоцер (несмотря на отрицательные результаты, полученные в эксперименте) позволяет высказать предположение о возможности развития плероцеркоидов *P. exiguus* в некоторых видах ветвистоусых рачков. Физиологически такие личинки, видимо, неполноценные и не приживаются в окончательном хозяине. Однако этот факт следует рассматривать как первую попытку паразита освоить новые виды хозяев.

На этой фазе формируется очаг заражения рыбы цестодой *P. exiguus*. Вследствие того что не все водные беспозвоночные являются промежуточными хозяевами паразита, размеры субпопуля-

Результаты экспериментального заражения копепод яйцами
Proteocephalus exiguus

Вид копепод	Пол	Стадия	Количество рачков, экз.	Зараженность		
				экстен- сивность, %	интенсивность, экз.	
					min	max
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	♀, ♂	1У-V	100	96,0	1	7
<i>Cyclops scutifer</i>	"	"	50	100	1	11
<i>C. kolensis</i>	"	"	50	100	4	35

ии на фазе плероцеркоида будут меньше, чем на фазе яйца. Такое уменьшение связано с тем, что для большого числа гидробионтов яйца *P. exiguus* служат компонентом питания и включаются в трофические цепи, внося свою лепту в общий энергетический баланс экосистемы.

Изучение динамики заражения копепод позволило установить различную роль отдельных видов в поддержании численности личиночной субпопуляции. При экспериментальном заражении наибольшее количество онкосфер обнаружено у циклопов — активных хищников, диаптомусы — пассивные фильтраторы (Монаков, 1974) — заражались с меньшей интенсивностью (табл. 18).

В связи с разной интенсивностью заражения развитие онкосфер в циклопах и диаптомусах проходило в разные сроки. В полости тела диаптомусов, имеющих небольшое количество онкосфер (максимум 7, в среднем 3), плероцеркоиды развивались в течение 2 нед. У циклопов же при более высокой инвазированности лишь 12,8% онкосфер достигало стадии плероцеркоида, половина отставала в развитии, у остальных же рост и развитие были сильно замедлены (рис. 16). Разница установлена и в размерах личинок, которые оказались в диаптомусах крупнее (табл. 19).

Следует отметить, что рост и развитие плероцеркоидов из диаптомусов, несмотря на их невысокое заражение, были также неравномерны.

Различие в интенсивности заражения разных видов ракообразных может быть обусловлено также пищевой конкуренцией между ними. Подтверждением этому служит следующий опыт: заражали чистую культуру диаптомусов и смешанную (при совместном их содержании с циклопами). В первом случае диаптомусы были инвазированы на 95% с интенсивностью 1–7 экз., во втором — на 30% с интенсивностью 1–4 экз. Возрастные и половые различия в зараженности рачков не обнаружены. Так, средняя интенсивность заражения самок *Eudiaptomus gracilis* составила 3,2 экз., самцов 3,1, копеподитных стадий 2,9 экз.

Из изложенного видно, что в качестве промежуточных хозяев одинаково успешно могут участвовать как циклопы, так и диаптомусы. Однако их роль в поддержании численности паразита неодинакова. Более активные циклопы заражаются яйцами гельминта

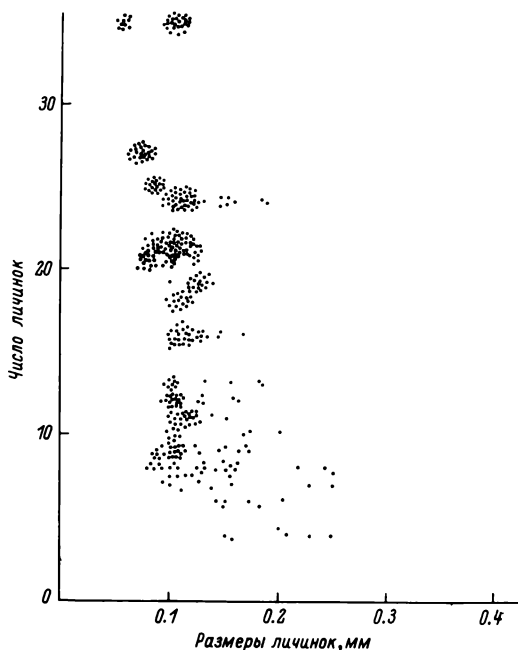


Рис. 16. Влияние интенсивности заражения на размеры личинок *Proteocephalus exiguus*.

быстрее, чем диаптомусы. Это сокращает время нахождения онкосфер во внешней среде и увеличивает шансы поедания их хозяином. Меньшие размеры плероцеркоидов, как это показал Куперман (1973) для триенофорусов, не влияют на их инвазионность.

Важным фактором, определяющим развитие паразита и сроки прохождения им отдельных стадий, является температура водной среды. При температуре воды 18–20°C онкосферы были обнаружены в теле рачка *E. gracilis* спустя 9 ч после заражения. Их крючья были вытянуты и на 2/3 выходили за пределы онкосферы. В течение первых суток онкосферы были беспорядочно разбросаны в полости тела диаптомусов. В дальнейшем они располагались ближе к дорсальной стороне грудных сегментов. Часть онкосфер перемещалась под влиянием ритмичных движений кишечника. На 3-й день после заражения онкосферы незначительно увеличивались в размерах (до 0,029 x 0,029 мм). У отдельных эмбрионов наблюдали сокращение тела, крючья были сложены парами. На 7-й день развития онкосферы значительно выросли и имели слегка овальную форму, крючья были разбросаны по телу и слабо видимы (рис. 17). В последующие дни шел интенсивный рост личинок, о чем можно судить по изменению их длины (рис. 18). На 12-й день развития крючья располагались в задней части тела, которая стала более

Т а б л и ц а 19

Развитие личинок *Proteocephalus exiguus* в
Eudiaptomus gracilis

День развития	Размеры, мм		
	$\bar{x} \pm S(\bar{x})$	min	max
3-й	0.029x0.029	0.029x0.029	0.029x0.029
7-й	0.086x0.08	0.05x0.04	0.105x0.09
10-й	0.186x0.08	0.07x0.05	0.225x0.06
12-й *	0.243x0.08	0.12x0.06	0.225x0.075
14-й **	0.30x0.117	0.18x0.07	0.405x0.135
18-й	0.40x0.125	0.20x0.08	0.45x0.15

* Появление церкомера.

** Появление присосок.

тонкой и обособилась в виде овального церкомера размером 0.0226 x 0.0175 мм. В теле появились известковые зерна (рис. 19). К концу 2-й недели дифференцировались присоски. Известковые зерна увеличились в количестве и размерах. Церкомер, ставший почти круглым (0.022 x 0.023), отпал. Личинки перешли в стадию плероцеркоида (рис. 20). Заметный их рост наблюдался при дальнейшем пребывании в полости тела промежуточного хозяина. Личинки имели весьма подвижный головной конек с ясно выраженными мускулистыми присосками размером 0.0285 x 0.0285 мм и диаметром присасывательной полости 0.017 мм; развитую сеть выделительной системы с экскреторной порой; крупные, неправильной формы известковые зерна (80–90 зерен) (рис. 21). Следовательно, при температуре воды 18–20°C плероцеркоиды полностью сформировались через 14 сут после заражения диаптомусов, при температуре 14–16°C их развитие заканчивалось на неделю позднее (рис. 22). Высокая температура (26°C) вызывала остановку в росте паразита. После понижения температуры до 21°C личинки продолжали нормальное развитие. При температуре воды 1–4°C формирование плероцеркоидов шло 2 мес.

Из полученных нами данных видно, что оптимальной для *P. exiguus* является температура воды 18–20°C – обычная для водоемов Карелии в летние месяцы; температура 26°C – верхний предел для развития этого паразита. Личинки способны развиваться и при низких температурах, близких к таковым, отмечаемым в период заморзания водоемов. Об этом же свидетельствует и обнаруженная нами сезонная динамика спонтанной зараженности ракообразных. Наиболее сильно (1.11%) рачки инвазированы в холодное время года (октябрь–апрель), в мае–июне отмечен спад экстенсивности заражения до 0.08% и незначительное ее повышение до 0.18% в летний период.

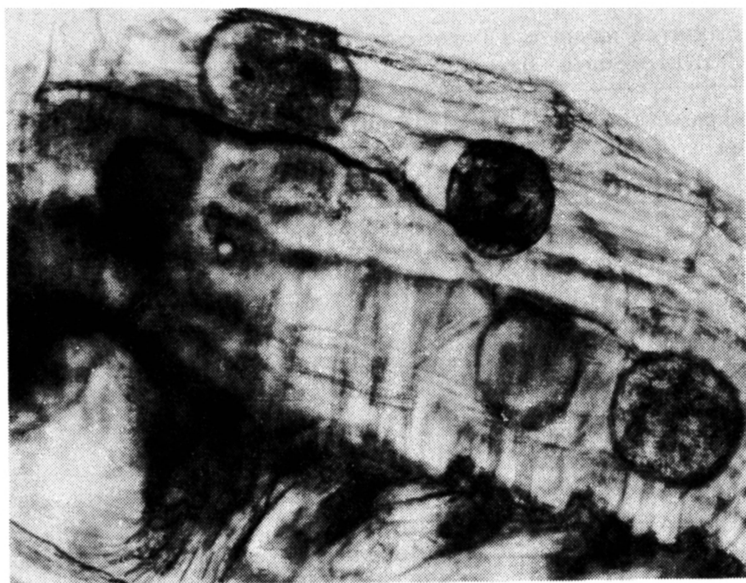


Рис. 17. Личинка *Proteocephalus exiguus* на 7-й день развития.

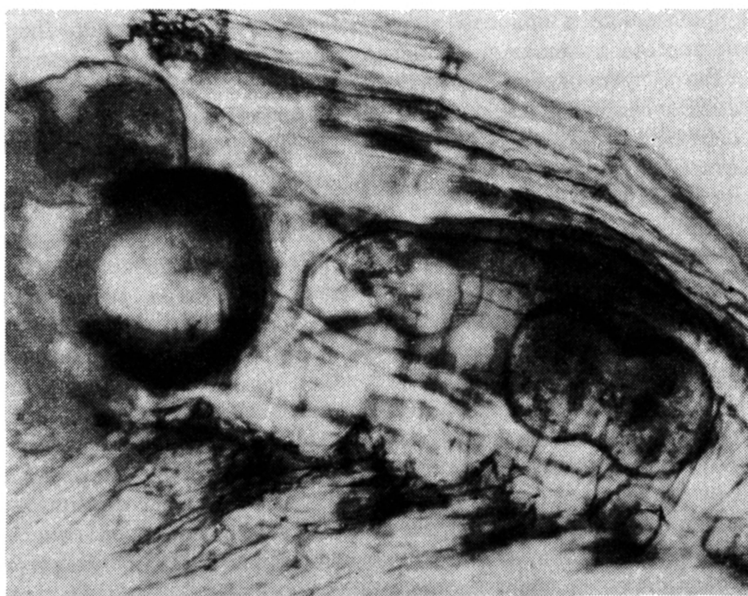


Рис. 18. Личинка *Proteocephalus exiguus* на 9-й день развития.

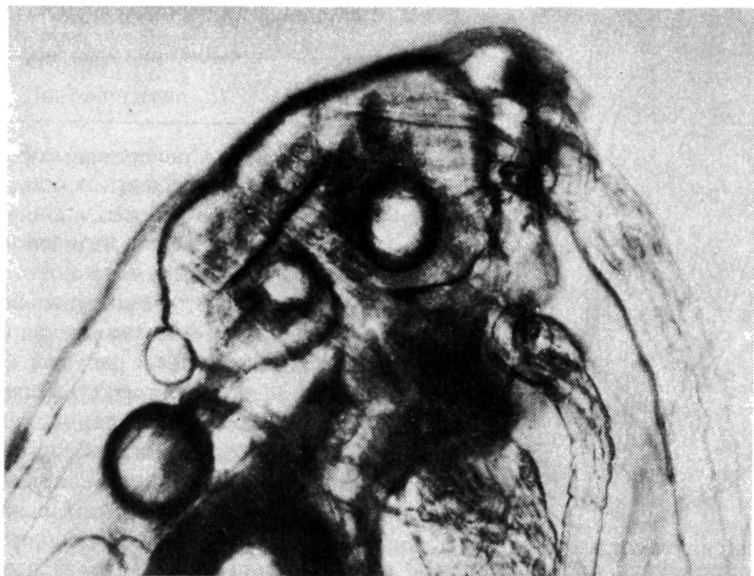


Рис. 19. Прочеркоид *Proteocephalus exiguus* с присосками и церкоммером.

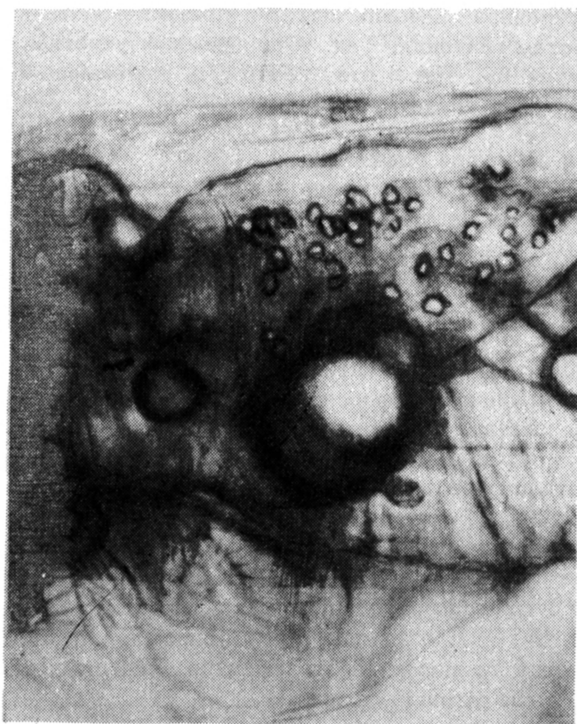


Рис. 20. Плерочеркоид *Proteocephalus exiguus* I стадии.

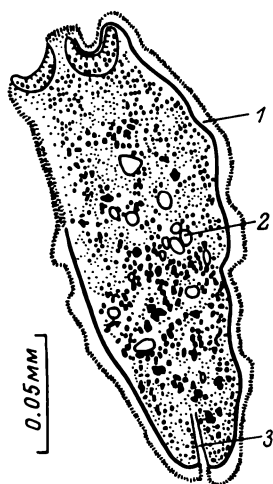


Рис. 21. Плероцеркоид *Proteocephalus exiguus* I стадии (продольный срез).

1 - тегумент, 2 - известковые зерна, 3 - экскреторная пора.

Сопоставив наши данные по составу промежуточных хозяев *P. exiguus* с данными Кучковского (Kuczkowski, 1925), Ярецкой (Jarecka, 1956) и Альбетовой (1977), можно сделать вывод о том, что цикл развития паразита проходит в тех видах ракообразных, которые являются основным кормовым объектом ряпушки преимущественно в зимний период, когда копеподы образуют плотные скопления в придонных слоях воды. Именно этим обусловлено развитие *P. exiguus* при низких температурах. В поддержании численности паразита отдельные виды копепод несут неодинаковую нагрузку.

Широко распространенный вид *Eudiaptomus gracilis* в водоемах всех типов является основным промежуточным хозяином *Proteocephalus exiguus*. Другие виды, например редко встречающийся *Cyclops lacustris*, выступают в роли дополнительных хозяев. Существенное значение имеет и приуроченность копепод к отдельным местам обитания. Так, в прибрежных участках водоемов чаще встречается *C. strenuus*, поэтому в заражении молоди сиговых ведущую роль играет этот вид.

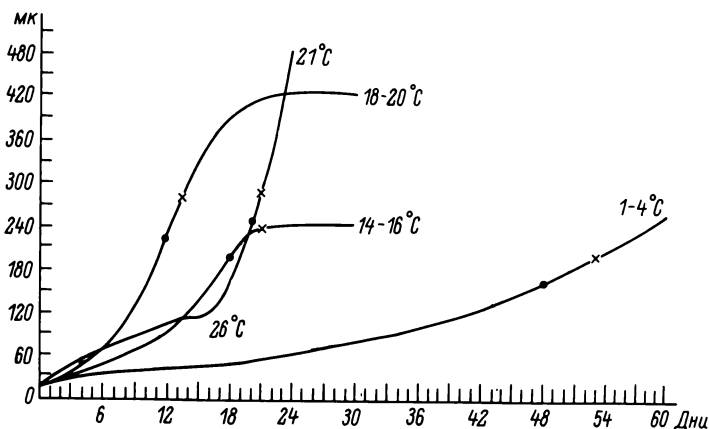


Рис. 22. Влияние температуры на развитие *Proteocephalus exiguus* в *Eudiaptomus gracilis*.

Точки - присоски, крестики - церкомер.

Рис. 23. Плероцеркоид *Proteocephalus exiguus* с инвагированным сколексом.

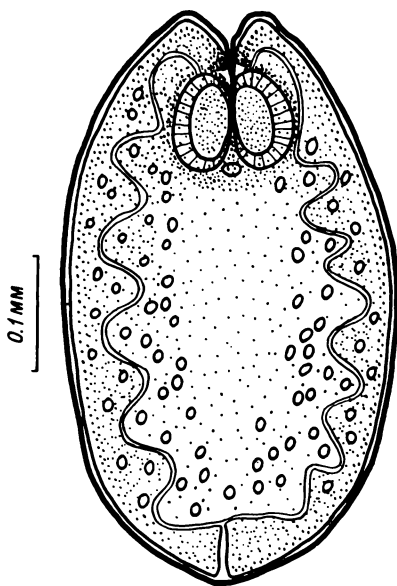
Плероцеркоид II стадии

Фазу плероцеркоида II протеоцефалусы проходят в рыбах, куда они попадают при заглатывании последними зараженных копепоид. На этой фазе происходит дальнейшее развитие фиксаторного аппарата, нервной и экскреторной систем, дифференцируется мускулатура. Личинки увеличиваются в размерах в несколько раз.

При полном вскрытии естественно зараженных ряпушек паразитом *P. exiguus* плероцеркоиды были обнаружены только

в пищеварительном тракте рыбы. Основная масса их находилась в свободном состоянии уже в желудке рыбы. Подобные способ и место выхода личинок отмечены и для других видов цестод (Vogt, 1938; Connor, 1953; Дубинина, 1966; Куперман, 1973).

Размеры плероцеркоидов из желудка рыб колебались от 0.1 x 0.07 до 0.68 x 0.09 мм. Тело их сплюснуто в дорсовентральном направлении, по форме приближается к овалу. Головной конец инвагинирован (рис. 23). Инвагинация сколекса отмечена также для *P. ambloplitis* (Cooper, 1915; Hunter, 1928) и *P. neglectus* (Priemer, 1980). В кишечнике подходящего хозяина сколекс эвангинируется. Видимо, инвагинация сколекса является защитной реакцией паразита при прохождении через неблагоприятную для него кислую среду желудка. Помещая *P. exiguus* с инвагинированным сколексом в слабощелочную среду (составленную по прописи Виллемса, — Willemse, 1969), близкую к среде кишечника рыб, наблюдали их разную активность. Личинки размером более 0.14 x 0.09 мм сразу начинали активно сокращаться, в течение 2–3 мин у них выворачивались присоски. Личинки меньших размеров оставались неподвижными. В кишечнике ряпушки они несомненно погибают под действием пищеварительных соков и удаляются вместе с неперевааренными остатками пищи. Следовательно, после формирования присосок и отторжения церкомера плероцеркоидам для достижения инвазионности необходимо еще некоторое время для роста и физиологического созревания в промежуточном хозяине. По-видимому, время необходимо и для формирования микротрихий, как это было установлено Б.И. Куперманом (1973) для *Triacynophorus nodulosus*.



Т а б л и ц а 20

Виды и размеры, мм, плероцеркоидов рода *Proteocephalus* из рыб, обитающих в Вендюрском озере

Вид рыбы	Вид паразита	Плероцеркоиды		Размеры присосок	
		длина	ширина	боковых	апикальной
Ряпушка	<i>P. exiguus</i>	0,1-2,2	0,07-0,3	0,040-0,075	0,017-0,029
Окунь	<i>P. exiguus</i> + + <i>P. percae</i>	0,35-1,0	0,13-0,14	0,050-0,079	0,017-0,034
Ерш	<i>P. exiguus</i>	0,36	0,16	0,068	0,017
	<i>P. cernuae</i>	1,41-3,22	0,19-0,38	0,135	0,045
Плотва	<i>P. exiguus</i>	0,54	0,17	0,045	0,027
Уклея	<i>P. torulosus</i>	0,7-0,85	0,17-0,26	0,09	-

Т а б л и ц а 21

Встречаемость плероцеркоидов *Proteocephalus exiguus* у некоторых рыб Вендюрского озера (по данным 1973 г.)

Месяц	Окунь			Плотва			Ерш			Уклея	Щука
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	I
Май	96,7	1-79	22,1	8	1	0,08	6,6	1	0,06	0	0
Июнь	16,7	1-2	0,2	-	-	-	-	-	-	-	-
Июль	0,47	1-3	0,09	-	-	-	-	-	-	-	-
Август	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

П р и м е ч а н и е . I - экстенсивность заражения, %; II - интенсивность заражения, экз.; III - индекс обилия, экз.

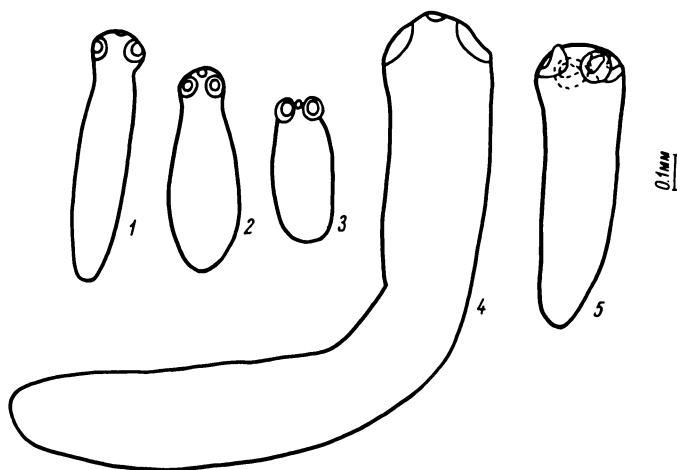


Рис. 24. Личинки рода *Proteocephalus*.

1 — из окуня, 2 — из плотвы, 3, 4 — из ерша, 5 — из уклей.

Плероцеркоиды с эвангинированным головным концом локализуются в области пилорических придатков. В этот период они очень подвижны. Их размеры увеличиваются в соответствии с длительностью и условиями пребывания в кишечнике хозяина. Наибольшие размеры отмечены в зимние месяцы — 2.2×0.3 против 1.8×0.2 мм в июне. При пониженных температурах у цестод наблюдается интенсивный рост соматических клеток, а в весенне-летний период, при меньших размерах плероцеркоидов, развиваются половые клетки (Hopkins, 1959).

При гельминтологическом вскрытии рыб, не являющихся хозяевами паразита (окунь, ерш, уклей и плотва), наряду со специфичными паразитами рода *Proteocephalus* у 1 из 15 обследованных ершей, 2 из 25 плотвиц и почти у всех окуней были обнаружены личинки, морфологически сходные с *P. exiguus* (табл. 20, рис. 24). Плероцеркоиды встречались в основном в мае, в период активного питания рыб зоопланктоном. Однако половой зрелости личинки *P. exiguus* в этих рыбах не достигают, о чем свидетельствует отсутствие паразита в остальные месяцы (табл. 21).

Имагинальные стадии

Взрослые гельминты локализуются в передней части кишечника, часто в пилорических придатках, иногда в желудке рыбы. В зависимости от состояния половой системы паразита мы различаем 3 возрастные стадии (рис. 25).

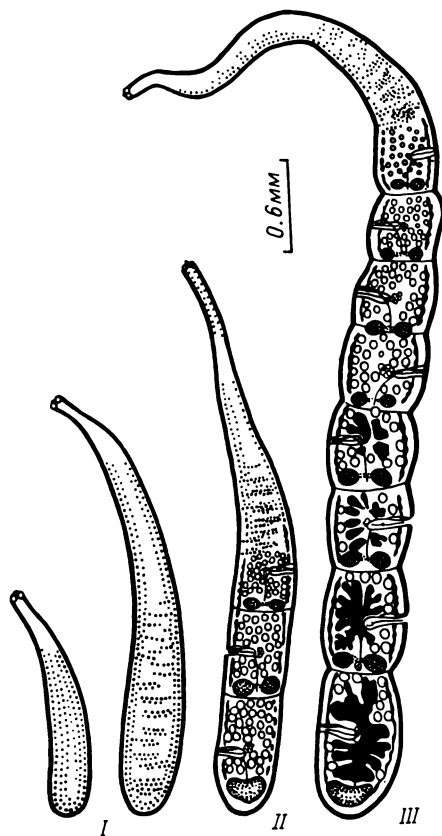


Рис. 25. Стадии развития *Proteocephalus exiguus*.

I – неполовозрелые особи, II, III – половозрелые, IV – зрелые.

I стадия – плероцеркоиды и неполовозрелые цестоды с развивающимися гениталиями.

II стадия – половозрелые цестоды. Имеются проглоттиды с полностью сформированной гермафродитной системой.

III стадия – половозрелые цестоды, матка которых заполнена яйцами с зародышами.

Такое разделение довольно условно, так как часто встречаются особи, которые трудно отнести к той или иной стадии. Прежде всего это относится к цестодам, содержащим созревающие яйца, поэтому в некоторых случаях мы выделяли половозрелых цестод и половозрелых с созревающими яйцами (стадии IIa и IIб).

Известно (Фрезе, 1965), что проглоттиды протеоцефалат сохраняются в течение всей жизни гельминта, поэтому стробила представляет собой цепь проглоттид, располагающихся в непрерывной последовательности онтогенетических изменений и различающихся

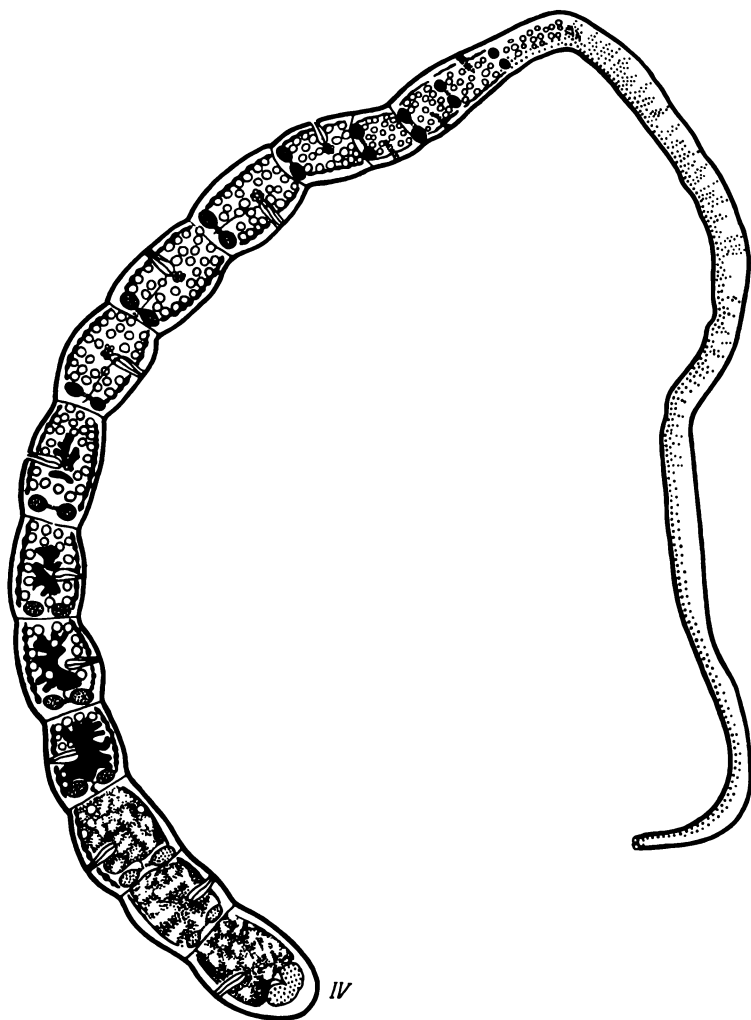


Рис. 25 (продолжение).

по степени развития. Эта особенность послужила основой для разделения стробилы на участки (зоны). В стробиле *P. exiguus* мы выделили 5 зон, различающихся по состоянию половой системы.

1 – зона шейки. Начинается непосредственно за сколексом и кончается с появлением массы темноокрашенных клеток.

2 – зона формирования гениталиев. Характеризуется наличием клеток полового зачатка и сегментацией. По-видимому, выделение полового зачатка опережает сегментацию.

3 – зона половозрелых члеников. Имеет развитую репродуктивную систему – семенники, желточники, яичники.

Т а б л и ц а 22

Наличие зон (1-5) в стробиле у разных стадий развития *Proteocephalus exiguus*

Стадия развития	1	2	3	4	5
Неполовозрелая	+	+	-	-	-
Половозрелая	+	+	+	-	-
Половозрелая с созревающими яйцами	+	+	+	+	-
Зрелая	+	+	+	+	+

4 – зона половозрелых члеников с созревающими яйцами. Характеризуется наличием в матке компактной массы яиц, располагающихся в виде розетки или цепочки.

5 – зона зрелых члеников, матка которых переполнена зрелыми яйцами. Так, тело неполовозрелых особей I стадии состоит из двух зон: шейки и члеников с половыми зачатками, половозрелых (II стадия) – из трех зон: шейки, члеников с половыми зачатками и члеников с полностью развитым половым комплексом и т.д. (табл. 22).

Рост *P. exiguus* осуществляется в основном за счет формирования новых зон, количество которых определяет степень половой зрелости гельминта и стадию его развития. Установлено, что средние размеры цестод на всех стадиях развития достоверно различаются (табл. 23). Индивидуальные размеры колеблются в широких пределах. Между длиной, шириной и количеством члеников обнару-

Т а б л и ц а 23

Изменение длины зон, мм, в стробиле в зависимости от стадии

Стадия развития	Длина				
	шейки		формирования гениталиев		полово-зрелых члеников
	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	min - max	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	min - max	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$
I	1.61±0.12	0.33-3.90	1.72±0.23	0.45-4.9	-
IIa	2.36±0.21	0.44-5.56	1.96±0.17	0.28-7.8	2.12±0.26
IIб	2.68±0.23	1.05-5.56	1.99±0.22	0.33-7.45	1.72±0.19
III	3.21±0.27	1.75-6.68	2.47±0.21	0.22-7.8	1.49±0.19

Т а б л и ц а 24

Изменение длины зон (1-5) в стробиле разных стадий развития *Proteocephalus exiguus* по отношению к общей длине тела, %

Стадия развития	1	2	3	4	5
Неполовозрелая	50	50	-	-	-
Половозрелая	30	30	40	-	-
Половозрелая с со- зревающими яйцами	25	25	20	30	-
Зрелая	15	20	10	10	45

жена положительная корреляция, которая усиливается с возрастом червя (от 0.6 у половозрелых цестод до 0.95 у зрелых). Для отдельных этапов развития стробилы требуется неодинаковое время, что отражается на длине соответствующих участков тела паразита. С ростом червя увеличивается длина шейки и зоны гениталиев, а размеры участков половозрелых члеников и зон созревания яиц уменьшаются (табл. 23).

По мере роста изменяется также и соотношение зон, образовавшихся ранее (табл. 24). Например, длина шейки у неполовозрелых особей составляет половину общей длины тела, у зрелых же цестод в среднем только 15%. У половозрелых цестод (стадии IIa и IIb) зоны половозрелых члеников и созревания яиц составляют 40-50% от общей длины тела, а у зрелых цестод лишь 20%. Следовательно, по изменению размеров и соотношению зон, отличающихся степенью развития половой системы, можно предположить, что темп формирования половозрелых проглоттид с возрастом снижается, усиливается процесс яйцеобразования и червь быстрее переходит на следующую (яйцесодержащую) стадию развития.

развития *Proteocephalus exiguus* (оз. Уроч, 1969г.)

зоны					
		созревания яиц		зрелых яиц	
	min-max	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	min-max	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	min-max
-	-	-	-	-	-
0.45-7.23	-	-	-	-	-
0.39-4.56	2.75±0.38	0.6-7.6	-	-	-
0.56-5.86	2.22±0.12	0.56-12.1	5.66±0.69	0.56-28.5	

Изменение длины зон, мм, в стробиле разных стадий развития

Сезон	Длина					
	шейки		формирования гениталиев		половозрелых члеников	
	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	min-max	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	min-max	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	min-max
Н е п о л о в о з р е л ы е						
Весна	1.1±0.08	0.3-2.21	1.1±0.08	0.5-2.20	-	-
Лето	2.46±0.20	1.0-3.90	2.7±0.27	0.8-4.90	-	-
Осень	1.5±0.10	1.0-2.46	1.8±0.33	0.6-4.90	-	-
Зима	1.3±0.09	0.8-2.0	1.35±0.3	0.2-3.80	-	-
П о л о в о з р е л ы е						
Весна	1.2±0.08	0.4-2.78	0.9±0.07	0.3-1.89	1.2±0.09	0.4-2.0
Лето	3.2±0.20	0.7-4.45	3.7±0.29	1.7-7.8	3.8±0.36	0.5-7.23
Осень	1.9±0.19	1.0-2.46	1.6±0.12	0.8-2.23	2.0±0.32	0.5-4.72
Зима	3.2±0.38	1.6-5.56	1.7±0.21	0.8-2.56	1.5±0.3	0.6-2.95
Ц е с т о д ы н а с т а д и и						
Весна	2.31±0.19	1.1-3.90	1.0±0.09	0.3-1.78	0.9±0.09	0.39-1.5
Лето	3.0±0.19	1.3-5.56	3.5±0.26	1.7-7.45	2.2±0.20	1.0-4.56
Осень	2.4±0.17	1.6-3.90	2.3±0.31	0.9-4.56	2.0±0.3	0.8-4.24
Зима	3.0±0.23	2.2-4.0	1.2±0.23	0.3-1.89	1.8±0.23	1.1-2.61
З р е л ы е						
Весна	2.3±0.39	1.6-5.56	1.1±0.10	0.2-3.1	0.7±0.13	0.4-1.39
Лето	4.0±0.20	2.1-6.68	4.4±0.32	1.9-7.80	2.0±0.30	0.6-5.56
Осень	3.0±0.20	1.5-6.45	3.0±0.19	0.7-6.8	2.1±0.20	0.6-5.75
Зима	3.6±0.23	1.9-6.5	1.5±0.24	0.3-4.9	1.1±0.14	0.3-3.11

Сравнение размеров *P. exiguus* показало, что длина гельминтов в разные сезоны значительно колеблется. Самые крупные неполовозрелые цестоды отмечены в августе. Разница в длине связана с изменением размеров двух зон (шейки и формирования гениталиев) (табл. 25). В августе крупнее и половозрелые цестоды (стадии IIa, IIб) (табл. 25). Зрелые гельминты имеют наибольшие показатели осенью. Однако увеличение их длины в этом случае определяется максимальными размерами последней зоны, проглоти- тиды которой содержат зрелые яйца. Остальные участки, за исключением половозрелых члеников, имеют наибольшую длину (как и все зоны цестод на разных стадиях развития) в августе (табл. 25). Полученные результаты свидетельствуют о том, что картина сезон- ных изменений размеров неполовозрелых и половозрелых цестод имеет сходный характер. Весной величина цестод на этих стадиях развития минимальная, летом — наибольшая, осенью и зимой эти показатели имеют близкие значения.

Обнаруженная неравномерность роста и развития паразита может быть обусловлена разными причинами. Из них главными, на наш взгляд, являются три: интенсивность заражения гельминтом, температура воды и физиологическое состояние хозяина. Эти три

зоны					Обычная длина тела	
созревания яиц		зрелых яиц			$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	min-max
$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	min-max	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	min-max			
цестоды						
-	-	-	-	-	2.1±0.13	0.9-4.45
-	-	-	-	-	5.2±0.42	2.1-8.45
-	-	-	-	-	3.3±0.40	1.67-7.35
-	-	-	-	-	2.7±0.31	1.1-5.56
цестоды						
-	-	-	-	-	3.8±0.14	2.6-5.55
-	-	-	-	-	10.65±0.6	5.5-18.1
-	-	-	-	-	5.6±0.37	4.1-8.75
-	-	-	-	-	6.5±0.68	3.6-10.2
созревания яиц						
1.7±0.35	0.6-4.80	-	-	-	5.9±0.4	3.7-10.1
4.3±0.31	2.2-7.6	-	-	-	13.1±0.62	7.0-17.6
2.9±0.38	1.0-5.45	-	-	-	9.4±0.88	5.2-16.9
2.1±0.48	0.78-3.9	-	-	-	7.4±0.58	4.6-9.3
цестоды						
1.6±0.20	1.1-2.8	3.3±0.40	1.0-8.0	-	10.8±0.23	5.3-14.3
3.4±0.25	1.8-5.67	5.5±0.46	0.6-12.1	-	17.6±0.75	11.0-33.3
1.9±0.19	0.6-5.68	11.5±1.3	0.9-28.5	-	22.0±0.6	6.2-60.0
1.9±0.27	0.5-3.8	4.4±0.63	0.9-11.0	-	11.4±0.63	6.2-25.0

фактора взаимосвязаны. Так, годичный биологический цикл ряпушки обусловлен изменением температуры воды и состоянием кормовой базы. В зимовальный период, особенно в его первую половину, интенсивность питания ряпушки низкая. Содержание общих липидов в теле рыбы минимальное. Массовый и линейный рост отсутствуют. Обменные процессы резко снижены. Ухудшение состояния хозяина отрицательно сказывается на размерах паразита.

Весной, после вскрытия озера и освобождения его ото льда, быстро повышается температура воды, увеличивается биомасса фито- и зоопланктона, идет усиленный откорм ряпушки. В органах и тканях накапливаются общие липиды и все липидные фракции (Лизенко, 1973). Однако в условиях максимальной плотности цестод, а также в период их массового развития (об этом более подробно будет сказано ниже) между ними возникает пищевая конкуренция, в результате чего цестоды достигают зрелости при минимальных размерах.

В конце нагульного периода (август) создаются наиболее благоприятные условия для паразитов, которые и определяют их максимальные размеры: сравнительно невысокая численность, наибольшая упитанность и жирность хозяина (Потапова, Титова, 1969), оптимальная температура воды (18-20 °C).

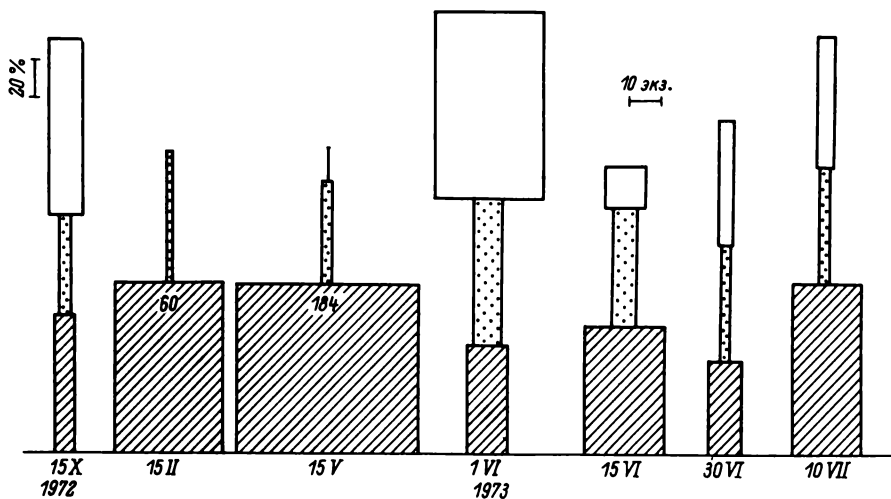


Рис. 26. Динамика численности *Proteocephalus exiguus* в ряпушке оз. Вендюрского.

Заштрихованные столбики – неполовозрелые особи, столбики с точками – половозрелые особи, светлые столбики – зрелые особи.

В преднерестовый период (сентябрь–первая половина октября) у ряпушки происходит перераспределение общих липидов, связанное с затратой на процессы ово- и сперматогенеза, а в период нереста полностью расходуется внутренний „жир“ и снижается содержание липидов в органах и тканях (Лизенко, 1973). Размеры гельминтов (неполовозрелых и половозрелых стадий) уменьшаются. Лишь длина зрелых особей увеличивается за счет формирования новых члеников, продуцирующих яйца.

Таким образом, в изменении размеров взрослых гельминтов наблюдается выраженный годичный цикл с максимальной длиной неполовозрелых и половозрелых стадий в августе и стабилизацией их размеров в зимнее время.

Ежедекадные вскрытия ряпушки в период открытой воды и ежемесячные – в подледный период показали, что популяция *P. exiguus* представлена разновозрастными особями в течение всего года. Регуляция возрастного состава паразитов отмечается уже на стадии яйца, в большей степени она заметна на личиночной стадии (процеркоид и плероцеркоид) и наиболее четко проявляется на имгинальной стадии, так как основу численности популяции протеоцефалосов, обитающих в рыбе (ряпушке), составляют неполовозрелые особи (73.3%), на половозрелых и зрелых цестод приходится 14.3 и 12.4% соответственно.

Численность и встречаемость разновозрастных групп в ряпушке изменяется по сезонам. Зимой и весной (сразу после вскрытия во-

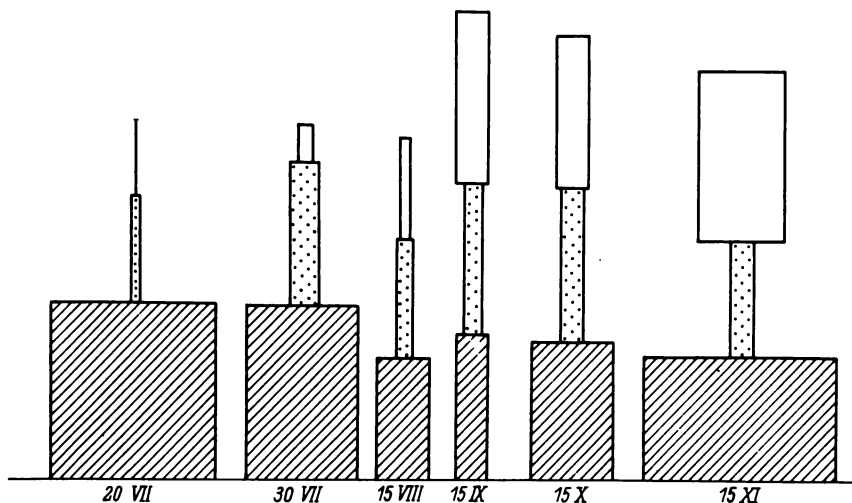


Рис. 26 (продолжение).

доема) основу популяции составляют неполовозрелые особи (96–98% от общего количества цестод). Они широко распространены в рыбах и имеют максимальную численность (рис. 26, 27). Половозрелые (стадии IIa, IIб) и зрелые гельминты в это время единичны и сконцентрированы в незначительной части стада рыб.

В июне отмечается перераспределение отдельных возрастных групп паразитов. Основу популяции *P. exiguus* в этот период составляют зрелые черви; заметно падает доля плероцеркоидов. Численность зрелых червей сохраняется высокой в течение короткого промежутка времени, и уже к концу июня значительно уменьшается, в то время как встречаемость плероцеркоидов начинает расти, и в конце июня они составляют основу популяции гельминтов. В августе и в последующие осенние месяцы большая часть исследованных рыб имела низкую интенсивность заражения цестодами на всех трех стадиях развития. В октябре наблюдается еще один подъем численности плероцеркоидов и других возрастных групп. Все исследованные рыбы были заражены половозрелыми цестодами, хотя интенсивность заражения до 30 экз. на рыбу отмечалась очень редко (рис. 26, 27).

Анализ полученных данных по динамике заражения ряпушки гельминтами из разновозрастных групп позволил установить ее сезонную периодичность, которая хорошо согласуется с особенностями биологии хозяина и тесно связана с температурными условиями в водоеме. Цестоды I (неполовозрелой) стадии имеют три пика численности. Обнаруженные колебания соответствуют изменению активности питания и рациона ряпушки.

Зимой при температуре воды 2 °С основу пищи ряпушки составляют копеподы, что приводит к аккумуляции неполовозрелых гель-

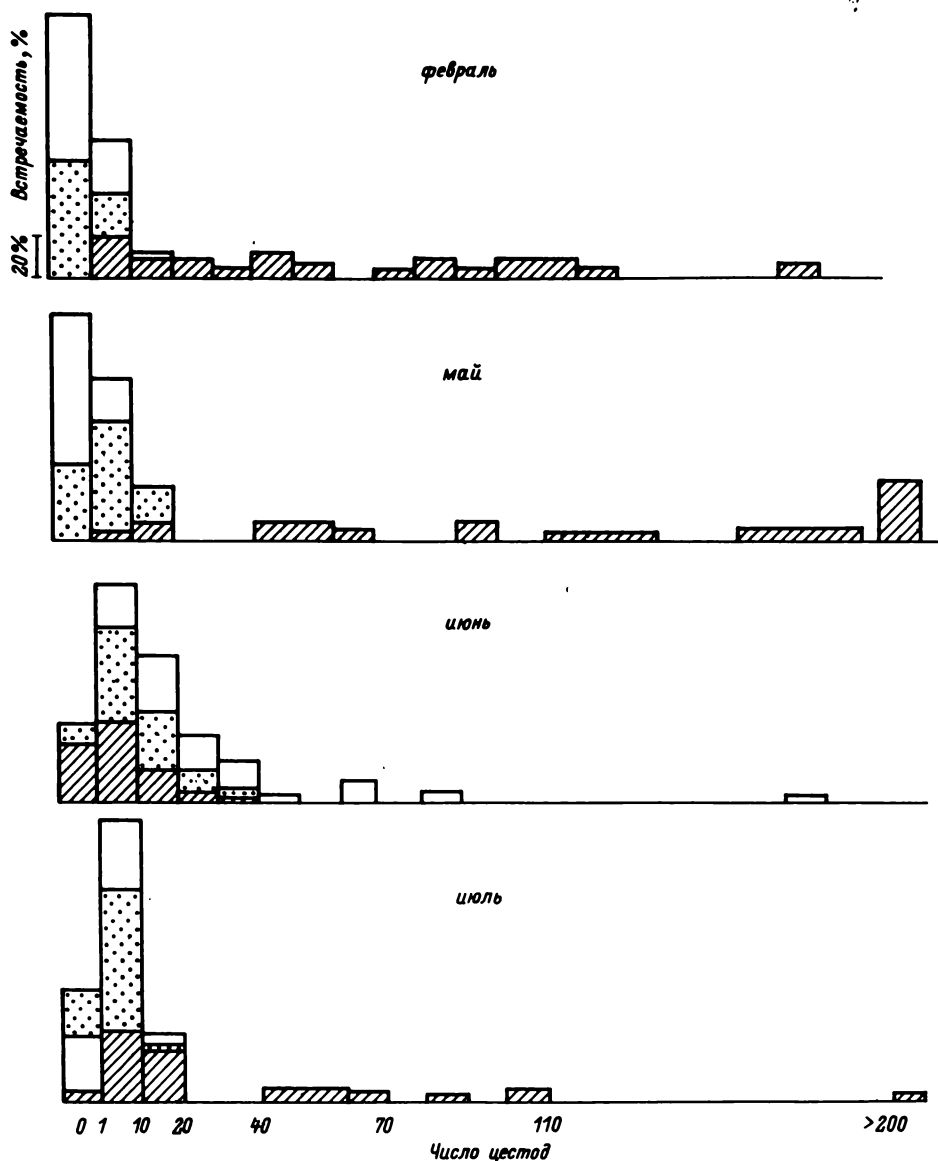


Рис. 27. Частотное распределение *Proteocephalus exiguus*.
Обозначения как на рис. 26.

минтов в окончательном хозяине. Увеличение активности питания ряпушки ранней весной с преобладанием в составе корма копепоид и низкая температура воды, задерживающая развитие паразита, обуславливают появление первого (весеннего) пика численности гельминта.

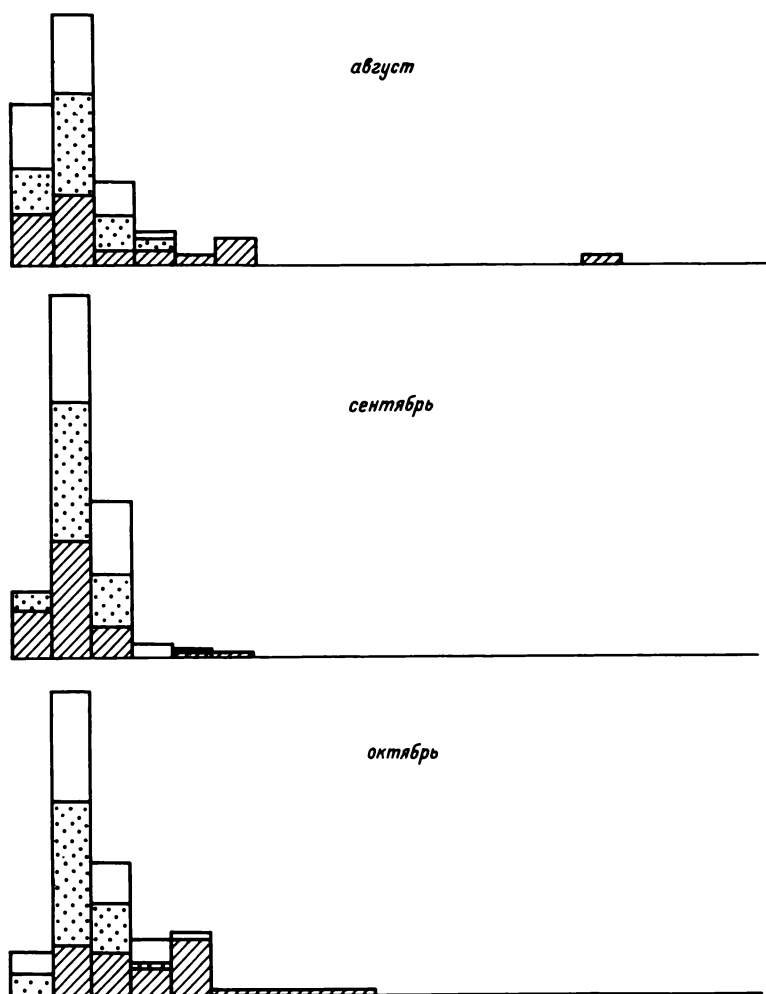


Рис. 27 (продолжение).

Летом, с повышением температуры воды, рацион ряпушки расширяется за счет теплолюбивых форм кладоцерного зоопланктона и бентосных организмов. Копеподы в пище составляют 3–5%. Индекс обилия *P. exiguus* значительно снижается. В июле отмечено второе увеличение количества неполовозрелых особей, совпадающее с подъемом численности копепод. Осенью по мере исчезновения кладоцер из планктона в составе пищи ряпушки появляются копеподы, при этом возрастает и ее зараженность.

Увеличение численности половозрелых цестод следует за повышением количества неполовозрелых особей. Июньский подъем кратковременный. Можно предположить, что снижение количества зрелых

цестод в июле–августе обусловлено температурой воды выше 17 °C, усиливающей резистентность хозяина (Владимиров, 1966; Лукьяненко, 1968). Максимальное количество зрелых цестод отмечено во второй половине лета–осенью, т.е. в период созревания гонад и нереста ряпушки.

Двувершинная кривая колебаний численности половозрелых и зрелых цестод отражает сравнительно быстрое развитие и созревание гельминтов и непродолжительное их нахождение в кишечнике рыбы, особенно в первую половину лета. В пользу этого свидетельствует также обнаружение зрелых гельминтов у сеголетков в августе.

Популяционные особенности *Proteocephalus exiguus* в водоемах разного типа

Наблюдения, проведенные одновременно на трех разнотипных водоемах (озера Урос, Вендюрское, Риндозеро), показали, что в каждом из них *P. exiguus* представлен популяциями, различающимися не только по морфологическим (см. раздел „Популяционная изменчивость паразитов рыб“), но и по другим показателям.

Установлено, что зараженность отдельных видов ракообразных в изучаемых водоемах была неодинаковой (табл. 26). В оз. Урос наиболее часто заражены были диаптомусы вида *Eudiaptomus gracilis*, в Риндозере – *E. graciloides*, в Вендюрском – *Cyclops scutifer* и *C. kolensis*, что соответствует численности этих видов в изучаемых водоемах. По данным Бушман, наиболее благоприятные условия для существования *E. gracilis* – в оз. Урос. В Риндозере этот вид малочислен, его нишу занимает *E. graciloides*. В Вендюрском озере численность популяции обоих видов диаптомусов незначительна (табл. 27).

Следовательно, роль указанных видов ракообразных как промежуточных хозяев *Proteocephalus exiguus* в изучаемых водоемах неодинакова и определяется воздействием совокупности факторов, из которых наибольшее значение имеют численность и активность промежуточных хозяев на протяжении года. В оз. Урос основное значение имеет *Eudiaptomus gracilis*, а *Cyclops scutifer* и *C. lacustris* выполняют роль дополнительных промежуточных хозяев, поддерживающих инвазию в холодное время года. В Риндозере личиночная фаза *Proteocephalus exiguus* проходит как в *Eudiaptomus graciloides*, так и в *Cyclops scutifer*. В Вендюрском озере главные промежуточные хозяева – *C. scutifer* и *Eudiaptomus gracilis*, редко встречающийся здесь *Cyclops kolensis* играет роль дополнительного хозяина. Наши данные показывают, что замена одного вида хозяина другим возможна не только в разных географических областях, на что указывали Гуттова (Guttowa, 1957, 1961), Михайлов (Michajlow, 1962), Куперман (1973), но и в разных типах водоемов одной географической зоны.

Т а б л и ц а 26

Естественная зараженность различных видов копепоид личинками
Proteocephalus exiguus

Озеро	<i>Eudiaptomus gracilis</i>		<i>Eudiaptomus graciloides</i>		<i>Cyclops kolensis</i>		<i>Cyclops scutifer</i>		<i>Cyclops lacustris</i>	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
Урос	0.72	1-2	0	0	0	0	0.07	1	0.12	1
Риндозеро	0	0	0.39	1-2	0	0	0.34	1-2	0	0
Вендюрское	0.31	1-2	0	0	0.70	1-3	0.14	1	0	0

П р и м е ч а н и е. I – экстенсивность заражения, %; II – интенсивность заражения, экз.

Т а б л и ц а 27

Наличие разных видов копепоид, %, и их общая биомасса в озерах
Вендюрской группы (по данным Л.Г. Бушман, 1973 г.)

Озера	<i>Eudiaptomus gracilis</i>	<i>Eudiaptomus graciloides</i>	Виды рода <i>Cyclops</i>	Прочие виды	Биомасса, мг/м ³
Урос	89.8	–	2	8.2	0.3
Риндозеро	0.5	64.5	12.4	22.6	0.6
Вендюрское	42.2	5.0	22.6	29.5	0.2

Несколько отличалась в озерах Урос и Риндозеро и сезонная динамика численности от описанной нами выше в оз. Вендюрском (рис. 28–30).

В мелководном эпитермическом оз. Урос подъемы численности гельминтов более выражены, а спады краткосрочны. По данным Бушман (1978), ряпушка этого озера имеет более однородный пищевой спектр со значительной долей *Eudiaptomus gracilis* – основного промежуточного хозяина *Proteocephalus exiguus*.

В Риндозере отмечен лишь один пик зараженности ряпушки цестодами I стадии, сменяющийся затем длительным снижением их численности, и отсутствие осеннего подъема встречаемости половозрелых цестод. По наблюдению Бушман, в этом озере ряпушка нагуливается преимущественно в верхних слоях воды, богатых клadoцерами, копепоиды же концентрируются в нижних слоях. Пространственное разобшение промежуточных и окончательных хозяев приводит к снижению зараженности ряпушки. Максимум половозрелых цестод приходится на май, незначительное повышение их численности отмечено в июле–августе (рис. 30).

Наблюдение за изменением размеров взрослых гельминтов показало, что половозрелые цестоды, обнаруженные нами сразу после освобождения водоема ото льда, растут в оз. Урос до середины

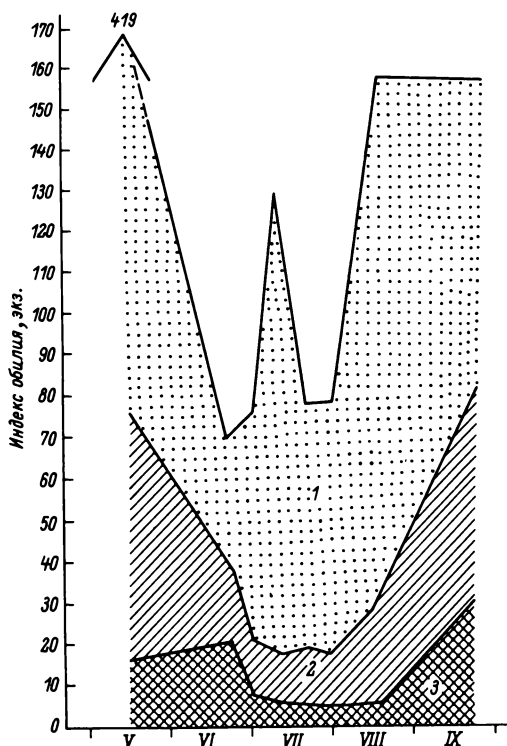


Рис. 28. Сезонные изменения численности разновозрастных групп *Proteocephalus exiguus* в ряпушке оз. Урос.

1 – неполовозрелые особи, 2 – половозрелые особи, 3 – зрелые особи.

июня, в Вендюрском озере до конца июня, а в Риндозере до середины июля. В дальнейшем размеры зрелых особей уменьшаются, что связано, видимо, с элиминацией „старых” гельминтов и замещением их молодыми, которые в озерах Урос и Вендюрском продолжают развитие и достигают осенью больших размеров. В Риндозере сколько-нибудь заметное увеличение размеров гельминтов осенью не наблюдалось (табл. 28).

Таким образом, изучение популяционной биологии *P. exiguus* позволило установить некоторые закономерности в развитии этого паразита. Для него характерно сокращение жизненного цикла, которое осуществляется путем разделения фазы плероцеркоида на две стадии. Первая из них совмещена с фазой процеркоида, а вторая проходит в кишечнике рыбы. Благодаря паразитированию плероцеркоида II стадии в кишечнике сиговых рыб, а не в полости их тела, *P. exiguus* завершает развитие в одном хозяине.

Единственная свободноживущая фаза в цикле развития гельминта – онкосфера. Она сохраняет жизнеспособность короткое время,

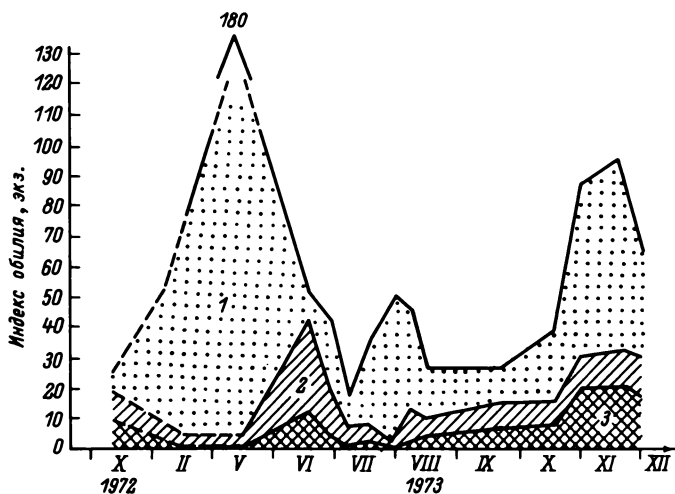


Рис. 29. Сезонные изменения численности разновозрастных групп *Proteocephalus exiguus* в ряпушке оз. Вендюрского.

Обозначения как на рис. 28.

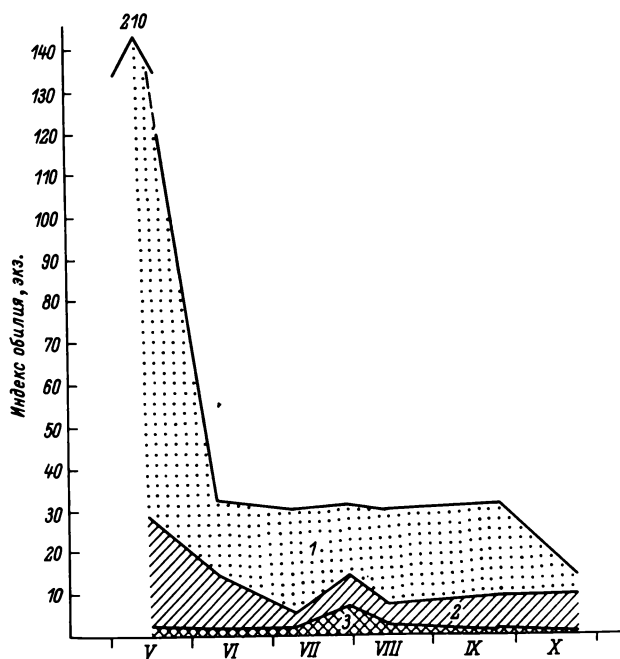


Рис. 30. Сезонные изменения численности разновозрастных групп *Proteocephalus exiguus* в ряпушке оз. Риндозера.

Обозначения как на рис. 28.

Т а б л и ц а 28

Рост стробил, см, взрослых цестод *Proteocephalus exiguus* в ряпушке из разных озер (по материалам 1973 г.)

Дата промеров	Урос		Вендюрское		Риндозеро	
	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	min-max	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	min-max	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	min-max
14-18 У	0,94±0,03	0,6-2,5	0,75±0,06	0,4-1,7	0,85±0,03	0,6-1,6
16 У I	-	-	1,08±0,03	0,2-2,2	1,15±0,03	0,9-2,2
25-28 У I	2,14±0,04	1,2-4,8	1,51±0,03	1,0-2,7	-	-
6-10 У II	2,36±0,02	2,2-2,6	1,94±0,03	1,6-3,1	-	-
16-20 У II	-	-	2,36±0,04	2-4,3	1,12±0,05	1-1,9
28 У II	1,24±0,02	0,7-2,3	0,99±0,05	0,7-2,0	1,97±0,05	1,2-3,3
6 У III	-	-	1,87±0,07	1,1-3,3	-	-
14-15 У III	1,73±0,24	1,2-4,8	2,14±0,05	1,9-2,7	1,13±0,4	0,6-2,5
20-22 I X	3,52±0,04	1,7-6,3	2,60±0,08	2,1-5,3	-	-
19 X	-	-	3,60±0,25	2,7-7,4	-	-
26-31 X	-	-	4,07±0,13	3,5-7,0	0,76±0,03	0,6-1,3

однако присутствует в водоеме в течение большей части года. Максимальная численность, совпадающая с периодом наибольшей концентрации хозяев, обеспечивает оптимальные условия для попадания инвазионного начала в промежуточных хозяев.

На личиночных фазах развития (процеркоид и плероцеркоид I) *P. exiguus* имеет широкий круг хозяев. В водоемах Карелии эти стадии проходят в разных видах копепоид: *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides*, *Cyclops scutifer*, *C. kolensis*, *C. lacustris*. Роль отдельных видов копепоид в цикле развития паразита неодинакова и соответствует их численности в водоеме и доле в рационе окончательного хозяина. В промежуточном хозяине сосредоточены первые личиночные стадии паразита (процеркоид и плероцеркоид I). Рост и развитие личинок зависят от вида хозяина, его физиологического состояния, интенсивности заражения гельминтом и температуры окружающей среды. Способность развития личинок при низких температурах позволяет паразиту проходить личиночную стадию как в летний, так и в зимний период. Последнее особенно важно, так как копепоиды в зимнее время являются единственным кормовым объектом ряпушки. Спонтанно зараженные ракообразные были обнаружены во все сезоны. Наиболее высокорачки инвазированы в зимний период.

Кроме того, на примере *P. exiguus* можно проследить, каким путем некоторым видам цестод удалось освоить в качестве промежуточных хозяев кладоцер, которые из-за наличия совершенного фильтрационного аппарата обычно бывают свободны от гельминтов. Резкое уменьшение размеров онкосферы позволяет ей проникнуть в кишечник кладоцер. Это единственный путь адаптации цестод к кладоцерам. Необходимо подчеркнуть, что *P. exiguus* находится лишь на самом первом этапе освоения ветвистоусых рачков. Фактически кладоцер еще нельзя назвать промежуточным хозяином. Экспериментальное заражение их не удалось, а заражение в природе — чрезвычайно редкое явление. По-видимому, в данном случае

паразит для заражения рыбы не достигает нужного этапа развития. Об этом свидетельствует то обстоятельство, что в босминах, обнаруженных в кишечнике ряпушки, он находился в деформированном состоянии, которое исключает его дальнейшее развитие.

Плероцеркоиды *P. exiguus* вместе с зараженными копеподами часто попадают в разные виды рыб, питающихся зоопланктоном, что увеличивает шансы попадания паразита в сиговых – факультативных хищников. В малых водоемах с наличием в ихтиоценозе только типичного планктофага – ряпушки – существование плероцеркоидов в несвойственных хозяевах является тупиком в развитии *P. exiguus*.

В окончательном хозяине *P. exiguus* проходит три последовательно сменяющиеся стадии: неполовозрелую, половозрелую и зрелую. По мере роста и развития стробилы перераспределяется соотношение функционально отличающихся зон, увеличивается доля половозрелых члеников со сформировавшимися яйцами. Параметры отдельных стадий и зон развития гельминта зависят от биологических показателей хозяина, температуры воды и численности паразита.

Продолжительность жизненного цикла *P. exiguus* – менее одного года. Первая генерация развивается в промежуточном хозяине в течение зимних месяцев. В ряпушку она попадает в период весеннего и частично зимнего питания рыбы и начинает развиваться с прогреванием воды. Эта генерация отличается наиболее высоким подъемом численности неполовозрелых особей и минимальными размерами паразита на всех стадиях развития. Первые зрелые яйца были обнаружены в середине июня. В июле эти цестоды погибают. Поступление в рыбу плероцеркоидов второго поколения длится в течение летних месяцев. Интенсивность продуцирования яиц начиная с августа постепенно увеличивается и достигает максимума в октябре.

Конкретные сроки прохождения паразитом отдельных стадий развития зависят от условий водоема. В каждом из изучаемых водоемов развитие паразита имеет свой ритм, который находит отражение в темпе роста и созревания особей, количестве и размерах цестод, достигающих половой зрелости, общей численности гельминтов. В эпитермическом водоеме (оз. Урос), где температура воды практически соответствует температуре воздуха, наблюдается полициклическое развитие *P. exiguus*. В ряпушке постоянно встречаются цестоды на всех стадиях развития. Темпы роста, развития и созревания цестод в этом озере высокие, а сами они крупнее, чем паразиты из других водоемов. В Вендюрском озере в цикле развития *P. exiguus* четко прослеживаются две генерации. Первая развивается в промежуточном хозяине в течение зимних месяцев. В ряпушку она попадает в период зимнего и весеннего питания рыбы и начинает развиваться с прогреванием воды. Для нее характерен наиболее выраженный подъем численности на стадии плероцеркоида. Зрелые яйца появляются в середине июня. В июле–августе происходит отторжение зрелых цестод. Поступление в рыбу плероцеркоидов второго поколения длится в течение летних месяцев. Продуцирование

яиц начиная с августа постепенно увеличивается, достигая максимума в октябре.

В водоеме с устойчивой термической стратификацией (оз. Ринд-озеро) развитие паразита замедлено, цестоды отличаются мелкими размерами. Вторая генерация цестод развивается или в зимний период, или вообще отсутствует.

Было показано, что такая лабильность жизненного цикла *P. exiguus* неслучайна. У менее холодолюбивого близкородственного вида *P. persae* отмечается сравнительно слабая зависимость годовичных изменений численности от режима водоема и погодных условий (Якушев, Чижов, 1982). По-видимому, в условиях более теплой климатической зоны, к которой в основном приурочен *P. persae*, термический режим водоемов не выходит за пределы оптимума. Обилие корма также уменьшает зависимость рыбы и ее паразитов от условий существования в водоемах разного типа. В отличие от *P. persae* более северный паразит *P. exiguus* в значительно большей степени зависит и от метеорологических условий каждого года, которые в определенные моменты могут приближаться к экстремальным, и от кормности водоемов. Именно эти обстоятельства и способствовали выработке столь хорошо выраженной лабильности *P. exiguus*.

Опыт использования негативного биномиального распределения в качестве модели частотного распределения паразитов

Современная экологическая паразитология из качественной, описательной все более и более становится наукой точной, способной решать вопросы моделирования и прогнозирования взаимоотношений в системе паразит-хозяин.

Большое внимание уделяется исследователями изучению факторов, определяющих средние уровни и динамику численности популяций различных видов паразитов. Новые задачи обусловили расширение сферы применения математического аппарата, который позволяет сжать информацию, выявить затерянную в хаосе эмпирических данных закономерность, оценить достоверность полученных значений, сделать результаты сопоставимыми.

Первая попытка изучения распределения паразитов сиговых рыб была сделана нами на *Proteocephalus exiguus* при анализе встречаемости этой цестоды в зависимости от возраста и пола хозяина.

В оз. Урос, где из сиговых обитает единственный представитель — крупная форма ряпушки, в течение 1964–1971 гг. было вскрыто 936 экз. рыб всех возрастных групп (0–6+). Поскольку колебания в зараженности рыб в эти годы были незначительными, мы объединили многолетние данные и обработали их статистически (Петрушевский, Петрушевская, 1960; Рокицкий, 1973).

Т а б л и ц а 29

Зараженность разновозрастных групп ряпушки цестодой
Proteocephalus exiguus

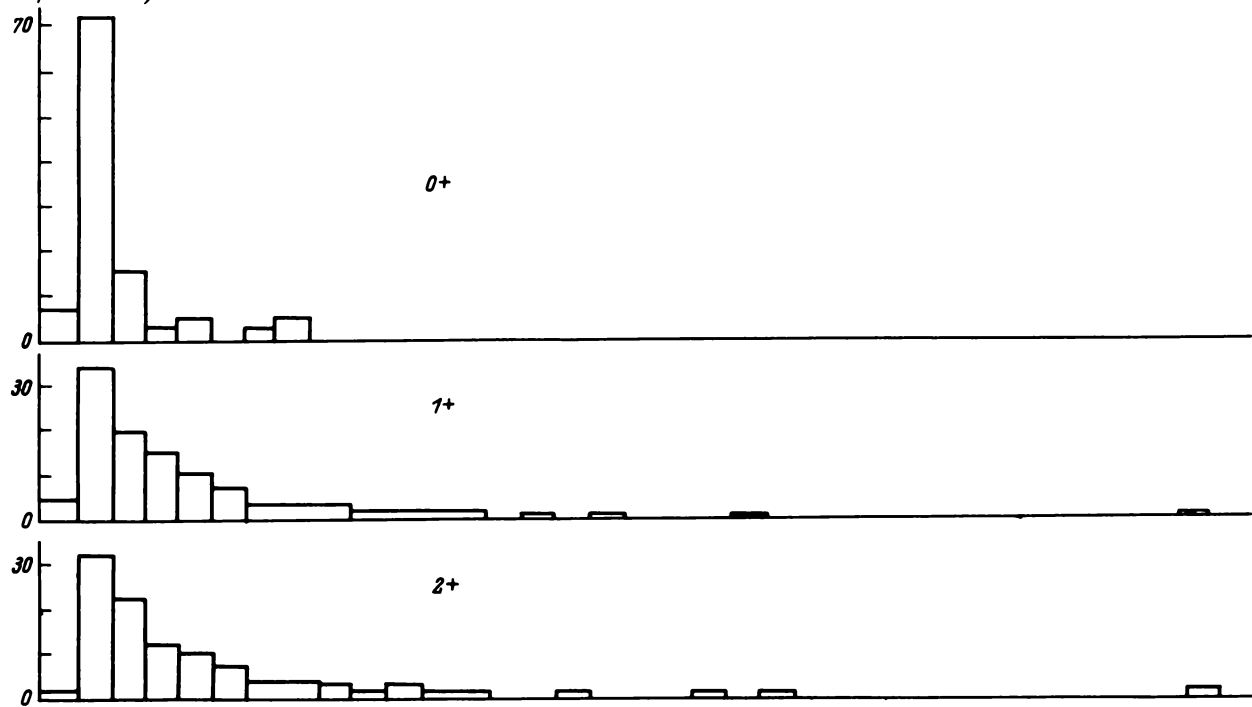
Возраст рыбы	Количество обследован- ных рыб (<i>n</i>)	Экстенсив- ность зара- жения, % $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	Интенсивность заражения	
			min-max	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$
0+	46	97.0 $\pm$ 2.5	1-210	32.0 $\pm$ 5.9
1+	327	96.5 $\pm$ 1.0	3-822	69.9 $\pm$ 3.7
2+	303	98.5 $\pm$ 0.7	1-3000	73.0 $\pm$ 4.2
3+	188	99 $\pm$ 0.7	2-1625	81.8 $\pm$ 5.6
4+—6+	61	98.1 $\pm$ 1.8	1-2463	52.7 $\pm$ 8.8

Было установлено, что зараженность ряпушки цестодой *P. exiguus* у всех возрастных групп имеет высокие показатели. Это определяется ее преимущественным питанием зоопланктоном в течение всей жизни (табл. 29). Самая низкая численность гельминта отмечена у сеголеток, что связано с их минимальными размерами и объемом потребляемой пищи. Ряпушка — быстрорастущая рыба. В течение первого года жизни в соответствии с наиболее высоким линейным и массовым приростом рыб интенсивность инвазии быстро возрастает и уже у годовиков сходна с таковой взрослых рыб. Наиболее сильно инвазированы 2—4-летние особи, питающиеся исключительно зоопланктоном и имеющие наибольшую накопленность (Бушман, 1974). У рыб предельного возраста интенсивность заражения несколько снижена (табл. 29).

При рассмотрении частот паразитов было установлено, что в стаде ряпушки преобладают рыбы с количеством паразитов до 30 экз. (рис. 31). Среди сеголетков они составляют более 70%. Особи с большим количеством цестод в этой группе единичны. У взрослых рыб (1+—3+) это соотношение меняется. Для них характерно наличие более 30 гельминтов и удлинение частотного ряда. Рыбы с низкой интенсивностью заражения составляют лишь 25—33%. Старовозрастные рыбы заражены *P. exiguus* слабо. Характер распределения частот паразитов в них близок с сеголетками, однако факторы, определяющие их низкую интенсивность заражения, другие и связаны как со снижением активности питания рыб, так и с расширением кормового рациона за счет бентоса. Возможно, что значение имеет и активность обменных процессов, которая с возрастом снижается.

Анализ структуры популяции паразита показал, что возраст ряпушки влияет также на соотношение и численность отдельных возрастных групп. Сеголетки заражены в основном неполовозрелыми гельминтами. У рыб старшего возраста (1+, 2+) соотношение неполовозрелых и половозрелых червей выравнивается и приближается к единице; половозрелые цестоды встречаются у большого ко-

Встречаемость, %



Встречаемость, %

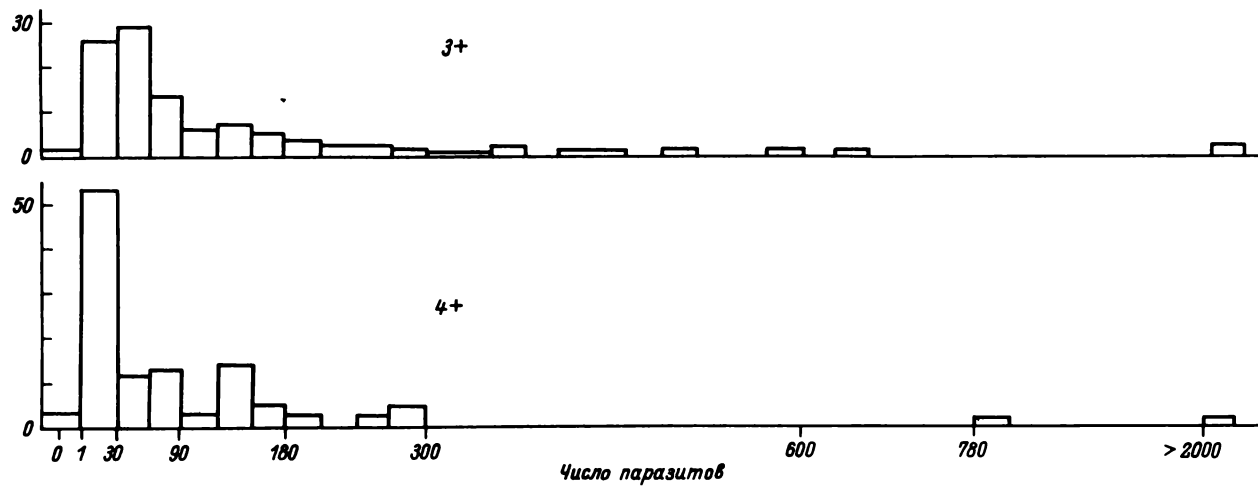


Рис. 31. Частотное распределение *Proteocephalus exiguus* в ряпушке разного возраста.

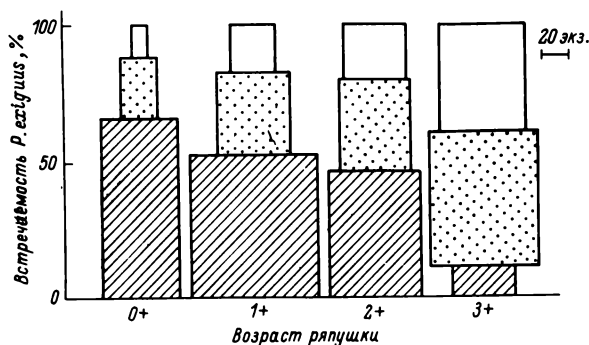


Рис. 32. Структура популяции *Proteocephalus exiguus* в ряпушке разного возраста.

Обозначения как на рис. 26.

личества рыб. У 4-летних рыб половозрелые и зрелые гельминты преобладают (рис. 32).

Пол ряпушки существенного влияния на численность *P. exiguus* не оказывает. Половой диморфизм у этого вида рыбы не выражен, хотя отмечено, что самки по размерам несколько крупнее самцов. Установлены сезонные различия в упитанности и жирности рыб разного пола, связанные с интенсивностью накопления и расхода энергетических запасов на ово- и сперматогенез: в августе самки упитаннее и жирнее самцов, а осенью наоборот (Потапова, Титова, 1969; Лизенко, 1973; Чеченков, 1973, 1974). У сеголетков разница в зараженности паразитов между самками и самцами не обнаружена. По устному сообщению О.И. Потаповой, сеголетки нагуливаются в одних и тех же участках и по биологическим показателям (темпу роста, упитанности) не различаются. Количественные различия в зараженности рыб разного пола обнаружены у взрослых рыб в период нереста. Они связаны с особенностями в экологии рыб и проявляются в более высокой интенсивности заражения самок (рис. 33). Поскольку самцы первыми приходят на нерестилища, они имеют выбор кормовых объектов и кормятся крупными и менее подвижными кладоцерами. Самки вынуждены докармливаться копеподами, в том числе и промежуточными хозяевами гельминта, поэтому они заражаются в большей степени, чем самцы. У самок же обнаружено и большее количество взрослых цестод (рис. 33). Можно предположить, что в более упитанных и жирных самках паразит находит лучшие условия, поэтому приживаемость цестод в них выше.

Отдельно рассмотрим встречаемость в популяции ряпушки высокозараженных рыб. Известно (Kennedy, 1968; Kennedy, Hine, 1969), что высокозараженные рыбы играют ведущую роль в поддержании оптимальной численности *Proteocephalus torulo-*

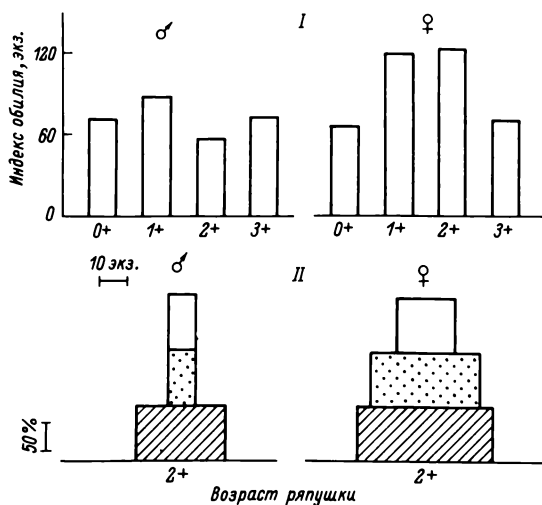


Рис. 33. Численность (I) и структура популяции (II) *P. exiguus* в зависимости от пола хозяина.

На I — общая численность гельминтов. Остальные обозначения как на рис. 26.

sus и *Caryophyllaeus laticeps*. В стаде ряпушки высокозараженные рыбы (с количеством паразитов более 500 экз.) составляют только $4.5 \pm 0.3\%$. Они обнаружены во всех возрастных группах, за исключением сеголетков, чаще среди самок ($7.9 \pm 0.3\%$ против $4.0 \pm 0.2\%$ у самцов). Однако рыбы с большим количеством паразитов встречаются лишь в период весеннего жора ряпушки и содержат исключительно неполовозрелых гельминтов на стадии плероцеркоидов.

Сопоставление изучаемых нами параметров распределения популяции и возрастной структуры *P. exiguus* в рыбах разного возраста с численностью хозяев позволяет оценить роль отдельных групп рыб как возможных регуляторов численности паразита. Основное ядро популяции *P. exiguus* сосредоточено в 2–4-летних особях, наиболее высоко зараженных гельминтами и составляющих основу численности стада ряпушки. Наибольшее значение для популяции паразита имеют рыбы старшей возрастной группы (3+), в которых преобладают взрослые гельминты. Низкая численность старовозрастных рыб, составляющих не более 4% стада ряпушки, несмотря на их сравнительно сильное заражение паразитом, не позволяет включить их в состав основных носителей *P. exiguus*. Видимо, незначительна роль и высокозараженных рыб в поддержании численности паразита, так как сильная инвазия рыб обусловлена присутствием в них неполовозрелых особей паразита (плероцеркоидов), которые при дальнейшем развитии элиминируют.

Т а б л и ц а 30

Параметры распределения численности некоторых паразитов ряпушки из озер системы р. Каменной

Вид паразита	Озера	n	Заражен- ность ¹	$\bar{x}$	$S_{\bar{x}}$	s	K	S_K	χ^2	P, %
Cotylurus erraticus	Нюк	51	24.0/(1-10)	0.98	0.39	7.7	0.17	0.06	1.9	25
	Кимас	35	37.7/(1-5)	0.91	0.25	2.3	0.42	0.10	1.2	25
Diphyllobothrium ditremum	Нюк	53	24.0/(1-5)	1.20	0.28	4.1	0.30	0.12	2.4	25
	Кимас	34	55.1/(1-3)	1.10	0.21	1.5	1.80	1.40	1.6	25
Discocotyle sagittata	Нюк	52	48.0/(1-7)	1.20	0.20	2.9	0.70	0.30	0.9	60
Raphidascaris acus	Нюк	51	52.5/(1-32)	2.50	0.60	16.1	0.49	0.15	1.3	60
	Нюк+Кол- чик-ярви	64	-	2.70	0.69	30.1	0.29	0.07	1.6	25

¹ Слева от черты – экстенсивность заражения, %; справа от черты – интенсивность заражения, экз.

Одним из способов количественного выражения паразито-хозяйных взаимоотношений является тип распределения численности паразитов в популяции хозяев, другими словами, пространственная структура двух взаимодействующих популяций.

В имеющейся литературе по частотному распределению численности паразитов указываются распределение Пуассона (Penny-cuick, 1971; Бреев, 1972) и перерасеянные распределения, среди которых чаще отмечается негативное биномиальное распределение (Kostitzin, 1934, 1939; Anscombe, 1950; Bliss, Fisher, 1953; Бреев, 1968; Crofton, 1971; Anderson, 1976).

Негативное биномиальное распределение характеризуется изменчивостью вероятности осуществления события в рассматриваемой совокупности. В приложении к паразитологическому материалу это можно рассматривать как изменчивость вероятности появления особи паразита в особи хозяина, что приводит к агрегированности, т.е. сосредоточению основной массы паразитов в небольшой части популяции хозяев.

Крофтон (Crofton, 1971) предположил, что в основе появления негативного биномиального распределения могут лежать следующие биологические процессы.

1. Инвазирование, которое представляет собой ряд независимых друг от друга „волн заражения“. Таким образом, негативное биномиальное распределение формируется в результате комбинации распределений Пуассона.

2. Неравномерное распределение инвазионных стадий паразитов.

3. Влияние имеющегося заражения на изменение вероятности осуществления последующих заражений.

4. Различия в индивидуальной устойчивости хозяев, приводящие к неравновероятности заражения.

5. Изменчивость индивидуальной устойчивости хозяев во времени.

Данные по распределению численности паразитов в каждом конкретном случае позволяют оценить универсальность и особенности использования негативного биномиального распределения как модели частотного распределения численности паразитов.

Для анализа были выбраны паразиты ряпушки системы р. Каменной с разными путями попадания в хозяина: *Diphyllbothrium ditremum*, заражение которым происходит при поедании планктонных организмов, *Raphidascaris acus* – паразит с широким кругом первых промежуточных хозяев, главным образом олигохет, хирономид; *Cotylurus erraticus* – трематода, церкарии которой активно нападают на рыбу, и *Discocotyle sagittata* – паразит с простым циклом развития.

Параметры распределения 4 видов паразитов ряпушки в озерах Кимас и Нюк представлены в табл. 30. Наиболее вариабельными оказались значения численности *Raphidascaris acus* ($S=16.1$), наименее – *Diphyllbothrium ditremum* ($S=1.5$). Соответствие эмпирической и теоретической кривых распределения оценивалось по критерию „хи-квадрат“. Анализ значений показал, что для паразитов ряпушки характерен негативный биномиальный тип распределения и вероятность совпадения превышает 25%.

Средний уровень численности ($\bar{X}$) гельминтов, несмотря на обитание в различных озерах, имеет близкие значения. Однако дисперсия, или мера рассеивания, в сравниваемых озерах различна: в оз. Нюк для *Cotylurus erraticus* и *Diphyllbothrium ditremum* она выше, чем в оз. Кимас, где ряпушка заражалась меньшим количеством гельминтов. Установлены различия в агрегированности (K), которая является характеристикой обратной дисперсии и определяет меру рассеивания паразитов в популяции хозяина. Паразиты *Cotylurus erraticus* и *Diphyllbothrium ditremum* менее агрегированы в оз. Кимас, т.е. встречаются на большом количестве хозяев, а в оз. Нюк они встречаются более компактно. По смыслу дисперсия характеризует интенсивность заражения, а коэффициент K – экстенсивность, или процент встречаемости. Высокая достоверность ошибки агрегированности ($p=0.955$) свидетельствует о том, что генеральная совокупность охарактеризована достаточно точно.

Численность *Raphidascaris acus* и *Discocotyle sagittata* в отличие от *Cotylurus erraticus* и *Diphyllbothrium ditremum* описывается негативным биномиальным уравнением с более высокой достоверностью. Распределение характеризуется высокими значениями среднего уровня численности и дисперсии (табл. 30); агрегированность невысокая и составила 0.7 для *Discocotyle sagittata* и 0.49 для *Raphidascaris acus*.

На основании изучения параметров распределения паразитов ряпушки (моногеней, личинки трематод, цестод, нематод) можно сделать вывод, что их численность достаточно точно описывается негативным биномиальным распределением. Тип распределения и со-

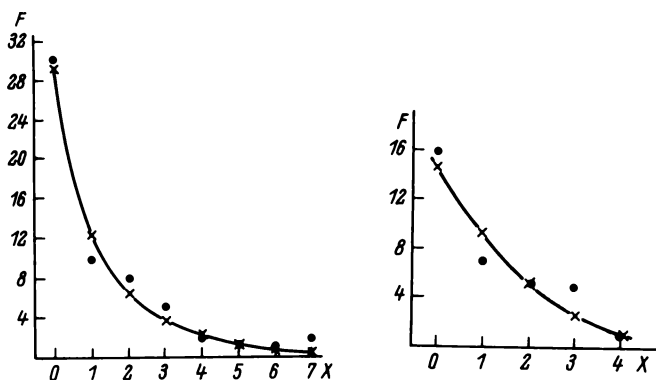


Рис. 34. Распределение численности *Discocotyle sagittata* в оз. Нюк.

По оси абсцисс – численность, x , по оси ординат – частоты, F .
Кривая – теоретическое распределение, точки – эмпирическое распределение.

Рис. 35. Распределение численности *Diphyllobothrium ditremum* в оз. Нюк.

Обозначения как на рис. 34.

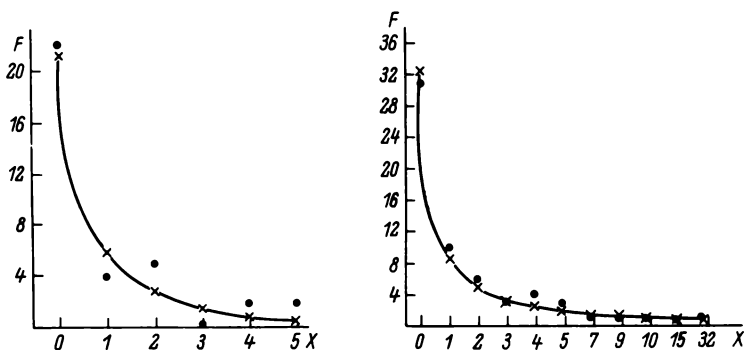


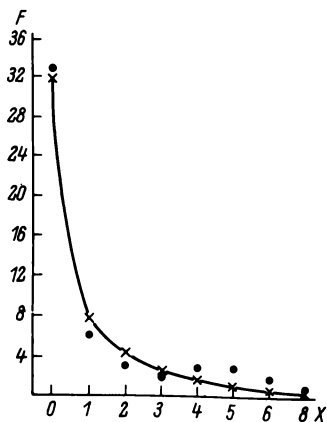
Рис. 36. Распределение численности *Cotylurus erraticus* в оз. Кимас.

Обозначения как на рис. 34.

Рис. 37. Распределение численности *Raphidascaris acus* в оз. Нюк.

Обозначения как на рис. 34.

Рис. 38. Распределение численности *Discocotyle sagittata* в оз. Нюк. Обозначения как на рис. 34.



ответствие кривых (теоретических и эмпирических) — находятся в тесной связи с экологией вида паразита (рис. 34–38). По вероятности совпадения паразитов можно выделить 2 группы: к первой ($P > 25\%$) относятся *Cotylurus erraticus* и *Diphyllbothrium ditremum*, ко второй ($P > 60\%$) — *Raphidasca- ris acus* и *Discocotyle sa- gittata*. Установленные различия объясняются тем, что промежуточные хозяева *Diphyllbothrium ditremum* — планктонные рачки Copepoda и церкарии *Cotylurus erraticus* — экологически менее связаны с этой возрастной группой ряпушки, составляющей основу в водоеме (2+). Паразиты в отличие от хозяев приурочены к литоральным и мелководным участкам водоема — к местам наибольшего контактирования с рыбоядными птицами. Низкая вероятность совпадения данных по численности *C. erraticus* и *Diphyllbothrium ditremum*, а также близость значений математического ожидания и дисперсии связаны с тем, что их распределение имеет более равномерный характер (случайный). Это, по-видимому, обусловлено тем, что чайки — окончательные хозяева этих гельминтов — имеют на озерах Кимас и Нюк низкую численность (Данилов и др., 1977).

Нематода *Raphidasca ris acus* имеет промежуточных хозяев, составляющих значительную часть пищевого рациона ряпушки. Видимо, именно 3-летние особи (2+) выполняют основную роль в поддержании численности этого паразита. Аналогичные обстоятельства (высокая плотность ведущей возрастной группы ряпушки) определяют описанный тип распределения *Discocotyle sagittata*. Поэтому возрастает и достоверность совпадения эмпирических и теоретических кривых распределения. Зависимость типа распределения от роли той или иной возрастной группы или какого-то вида рыб в поддержании численности паразита показана Бреевым (1972). При обследовании в 1959 г. локальной популяции серебряного карася *Carassius auratus* на зараженность плероцеркоидами лентеца *Digamma interrupta* (материалы Дубининой), было установлено, что характер распределения паразитов меняется. Плероцеркоиды в сеголетках и годовиках характеризуются равномерным распределением или распределением Пуассона, отношение дисперсии к математическому ожиданию $\frac{s^2}{\bar{x}}$ составило 1.06 и 1.02 соответственно. Численность же *D. interrupta* у 2- и 3-летних особей описывается уравнением негативного бинома с вероятностью

Т а б л и ц а 31

Распределение численности *Discocotyle sagittata*
в 4 популяциях сиговых рыб

Водоем	Хозяин	n	$\bar{x}$	$S_{\bar{x}}$	s	$s/\bar{x}$	K	χ^2
Река Сяся	Сиг	37	1.2	0.2	2.1	1.8	0.99	0.5
Озеро:								
Нюк	"	59	0.66	0.2	1.8	2.7	0.37	2.9
Сямозеро	Ряпушка	89	1.7	0.3	8.3	4.8	0.6	2.9
Нюк	"	61	1.4	0.3	4.1	2.9	0.6	1.3

$P > 70\%$, т.е. вероятность заражения тем или иным числом особей паразита изменилась. Обнаруженная закономерность встречаемости паразита в своем хозяине имеет экологическую основу. Годовики и сеголетки ведут прибрежный образ жизни и питаются главным образом ветвистоусыми рачками, 2–3-летние особи уже более подвижны, их спектр питания более широк, о чем свидетельствует и увеличение интенсивности заражения гельминтом *D. interrupta*. Биологический смысл такого распределения объясняется тем, что годовики и сеголетки не способны создать высокой, если можно так выразиться, продукции гельминта, паразит встречается в них чаще по 1 экз., а у рыб более старших возрастов можно найти особей с 2, 3, 4 и даже 6 плероцеркоидами. Очевидно, именно эти рыбы играют ведущую роль в поддержании численности *D. interrupta*. В табл. 31 приведена характеристика интенсивности инвазии 4 популяций *Discocotyle sagittata*, паразитирующих на сигах и ряпушках различных водоемов.

Экстенсивность заражения рыб изменяется в незначительных пределах – 50.8% у ряпушки из оз. Нюк, 42.7% у ряпушки из Сямозера, 32.2 и 48.6% у сигов из оз. Нюк и р. Сяся соответственно. Интенсивность же подвержена существенным колебаниям и наиболее высока для сямозерской ряпушки – 1–23 экз. Было показано, что несмотря на эти различия распределение моногеней в популяциях исследованных рыб имеет общие закономерности и согласуется с теоретической кривой негативного биномиального распределения (табл. 31, рис. 39). Агрегированность (K), отражающая размеры зараженной части популяции хозяев, имела близкие значения, не превышающие единицы. Это согласуется с предположениями о том, что K – параметр, постоянный для вида (Бреев, Минарж, 1978, 1979).

Наилучшее согласование теоретических и эмпирических кривых численности наблюдается в тех случаях, когда учтена популяционная структура паразитов рыб, так как существенным условием соблюдения негативного биномиального распределения является однородность выборки в экологическом и других (генетическом) отношениях (Федоров, 1981). Ряпушка из оз. Нюк представлена 1–2

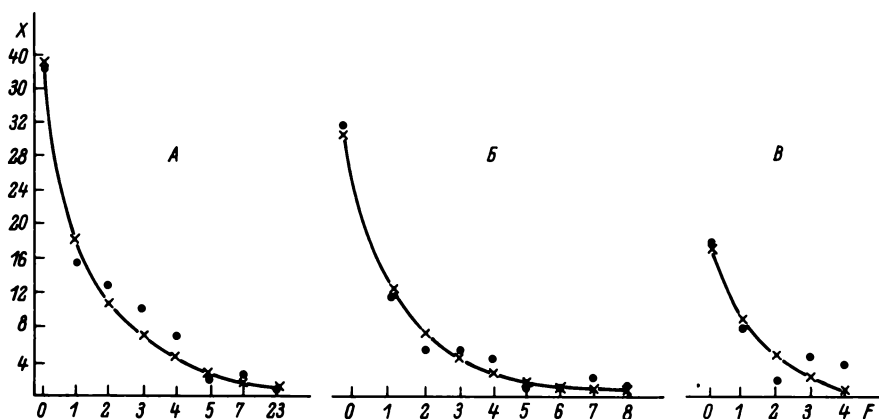


Рис. 39. Распределение численности *Discocotyle sagittata* в популяциях ряпушки оз. Сямозера (А), оз. Ньюозера (Б) и сига р. Сяся (В).

По оси абсцисс – частоты, F ; по оси ординат – интенсивность заражения, X .

доминирующими в популяции возрастными, которые и выполняют ведущую роль в поддержании численности *Discocotyle sagittata*. В силу этих причин согласование эмпирической кривой численности с теоретической имеет высокую вероятность – $50 < P < 60$ (рис. 39). То же самое относится и к популяции моногеней р. Сяся ($40 < P < 50$), которые исследовались во время нереста сигов, принадлежавших к одной размерно-массовой группе (рис. 39). Ряпушка из Сямозера имела более сложную возрастную структуру, насчитывающую до 4 групп, что, видимо, и обусловило более низкую вероятность согласования кривых численности – $20 < P < 30$ (рис. 39). Наиболее слабое совпадение ($5 < P < 10$) было получено при анализе частотного распределения *D. sagittata* на сигах из оз. Нью. Нами преднамеренно были объединены материалы по среднетычинковым сигам, отловленным из различных частей озера. Этим мы еще раз хотели подчеркнуть значение возрастной структуры и экологии рыб-хозяев для популяционной биологии обитающих на них гельминтов. В жизненном цикле специфического паразита теоретически могут участвовать все рыбы данного вида, однако оптимальные условия (экологические, физиологические) могут обеспечить только отдельные группировки хозяев, занимающие определенную экологическую нишу, которые наиболее эффективно выполняют регуляцию взаимоотношений между паразитом и средой.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПАРАЗИТОВ РЫБ

В изучении экологии паразитов существуют два основных подхода – организменный и популяционный. С первым из них связано изучение закономерностей морфологической изменчивости паразитов, познание путей адаптации организмов к изменяющимся условиям среды. Второй подход позволяет уточнить понятие популяции, изучать структуру популяций и влияние различных факторов на динамику численности, а также ответные реакции паразитов на изменение условий среды. Комплексное использование обоих подходов, применяемое в современных работах, позволяет решать одну и ту же задачу – анализ взаимоотношений между популяциями паразита и средой обитания, как первого, так и второго порядка (Рыжиков, Сонин, 1976).

Среди многообразных форм модификационной изменчивости паразитов ведущее место занимает экологическая, так как именно условия, действующие на паразита непосредственно, определяют те или иные его параметры (Гагарин, 1972; Краснолобова, 1975; Шульман, Добровольский, 1977). Анализ данных по изменчивости показывает, что для паразитических видов характерен широкий диапазон варьирования, позволяющий осваивать разнообразные экологические ниши. В отдельно взятых популяциях изменчивость проявляется в меньшей степени. Поэтому в пределах одного водоема морфологически отличающиеся группы паразитов одного вида наблюдаются при изоляции составляющих популяций, а также в условиях жесткой адаптации признаков по отношению к определенным специфическим условиям абиотической и биотической среды (Ройтман, Казаков, 1977).

Настоящее исследование проведено на одном из массовых паразитов сиговых – цестоде *Proteocephalus exiguus*. Выбор объекта был продиктован двумя причинами: во-первых, систематика протеоцефалюсов из сиговых рыб крайне запутана, а во-вторых, в нашем распоряжении имеется достаточное количество материала, позволяющее провести статистическую обработку данных.

Как уже было отмечено, определение цестод рода *Proteocephalus* из сигов крайне затруднено. Первоначально их всех принимали за *P. longicollis* (Zschokke, 1884; Mühling,

1898; Nufer, 1905; Levander, 1909; Rudoiphi, 1910, - цит. по: La Rue, 1914). В 1900 г. Бенедикт (Benedict, 1900) описал у североамериканских ряпушек *Coregonus nigripinus* и *C. prognatus* из оз. Мичиган *Proteocephalus filicollis*. Ля Рю (La Rue, 1911), ознакомившись с коллекцией Бенедикта, переопределил их как новый вид - *P. exiguus*.

В СССР протеоцефалюсов из сига долгое время определяли как *P. filicollis*, *P. longicollis* и *P. percae* (Анненкова-Хлопина, 1918; Ляйман, 1933; Маркевич, 1934; Петрушевский, Быховская, 1935; Петрушевский, 1940, и др.). Бауер (1948а, 1948б) установил, что протеоцефалиды из разных видов сиговых Енисея морфологически сходны с *P. exiguus*. Дубинина (1952) нашла четкие отличия *P. exiguus* от спорных видов и отнесла его к специфичным паразитам сем. *Coregonidae*. Однако при изучении фауны паразитов рыб Дальнего Востока *P. exiguus* был обнаружен в рыбах сем. *Salmonidae*. В 1965 г. в монографии „Протеоцефалы - ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий“ Фрезе дал подробное оригинальное описание этого вида, дополненное сведениями из работ Ля Рю (La Rue, 1914) и Бенедикта (Benedict, 1900). При этом автор отмечает ошибочность определения протеоцефалюсов из лососевых как *P. exiguus*. Позднее (Фрезе, Казаков, 1968) было установлено, что *P. exiguus* из европейской ряпушки *Coregonus albula* отличается от этого вида, описанного Ля Рю (La Rue, 1911), меньшими размерами сколекса, присосок и несколько меньшим количеством семенников.

Большое видовое разнообразие хозяев, их высокая изменчивость, обилие экоформ на уровне подвидов способствовали выделению у сиговых нескольких видов протеоцефалюсов (табл. 32). Однако их описание было сделано с использованием небольшого фактического материала, а при дальнейшем изучении другими авторами получены несопоставимые данные. Так, для *P. fallax* из сига *Coregonus fera* из Швейцарии Ля Рю (La Rue, 1914) указывает хорошо развитую крупную апикальную присоску и 30-35 семенников, отношение бursы цирруса к ширине членика - от 1/3 до 1/2. Доби и Ярецкая (Doby, Jarecka, 1964) отмечают для *Proteocephalus fallax*, что пятая присоска у него лишь присутствует, количество семенников колеблется от 36 до 70, отношение бursы цирруса к ширине членика составляет от 1/3 до 1/4. Далее, Барбиери (Barbieri, 1909, - цит. по: Фрезе, 1965), описывая *P. agonis* (*Ichtyotaenia agonis*) из *Alosa finta*, приводит следующие данные: сколекс маленький, 0,168 мм в диаметре, апикальной присоски нет, семенников около 100. Пекорини (Pecorini, 1959), выделив протеоцефалюсов из *A. finta* и *Coregonus lavaretus* (оз. Маджоре, Италия), сообщает, что диаметр сколекса цестод 0,285-0,350 мм, апикальная присоска присутствует, количество семенников 55-65.

В Норвегии и Финляндии считают, что в сиговых паразитирует только *P. percae* (Petersson, 1971; Börgstrom, Lien, 1973). Румянцев (1978) сообщает, что этот вид может перехо-

Цестоды рода *Proteocephalus*, зарегистрированные
в сиговых рыбах (по: Фрезе, 1965)

Вид паразита	Хозяин	Географическое распространение
<i>Proteocephalus coregoni</i> Wardle, 1932	<i>Coregonus at- cameg</i>	Сев. Америка
<i>P. exiguus</i> La Rue, 1911	<i>Coregonidae</i>	Европа, Сев. Аме- рика, Сев. Азия
<i>P. fallax</i> La Rue, 1911	<i>Coregonus fera</i>	Швейцария
<i>P. laruei</i> Faust, 1919	<i>Coregonidae</i>	Сев. Америка
<i>P. pollanicola</i> Gresson, 1952	<i>Coregonus pol- lan</i>	Ирландия
<i>P. wickliffi</i> Hunter et Bangham, 1933	<i>C. artedi</i>	Сев. Америка
<i>P. cyclops</i> (Linstow, 1877), Nufer, 1905	<i>C. maraena</i>	Европа
<i>sp. inquirenda</i>		
<i>P. (s.l.) salmonis- umblae</i> (Zschokke, 1884), La Rue, 1911	<i>C. autumnalis</i>	Сев. Европа, Сев. Азия

дять на сигов при их акклиматизации в малых водоемах, где *P. exiguus* отсутствует.

Данных об изменчивости цестод этого рода очень мало. Ряд авторов (Benedict, 1900; Cooper, 1915; Alexander, 1951; Gresson, Corbett, 1954) пытались использовать для систематических целей гистологические признаки, но эти попытки не имели успеха, так как строение кутикулы, субкутикулярных слоев, паренхимной ткани, мускулатуры, экскреторной, нервной и половой систем оказались сходными. Виллемс (Willemse, 1969) показал, что в процессе онтогенетического развития у *P. tetrastomus* увеличивается диаметр присосок, тогда как у *P. filicollis* и *P. ambiguus* он остается постоянным в течение всей жизни.

Были сделаны две попытки определения до вида личиночных фаз протеоцефалюсов. Солтинская (Soltynska, 1964) выделила 5 видов плероцеркоидов из щуки и бычков, используя признаки наличия или отсутствия апикальной присоски, величины диаметра присосок и отношения этого диаметра к длине тела. Молнар (Molnar, 1966) предложил различать плероцеркоиды *P. cernuae* и *P. percae* по соотношению апикальной и боковой присосок.

Дальнейшей разработке вопросов систематики протеоцефалюсов может способствовать изучение изменчивости паразитов на популяционном уровне.

Т а б л и ц а 33

Размеры половозрелых цестод *Proteocephalus exiguus* из ряпушки разных водоемов, мм

Водоем	Количество измененных особей	Длина цестод	Ширина стробилы	Дата сбора материала
Озеро:				
Урос	960	5-90	0,3-1,05	III-X 1964-1973
Вендорское	1166	5-70	0,3-0,89	II-XII 1964-1974
Риндозеро	533	5-30	0,3-0,93	V-X 1968-1973
Насоновское	100	5-30	0,3-0,85	V-X 1968
Сяпчезеро	60	7-45	0,3-0,80	X 1970, X 1974
Мунозеро	165	5-30	0,3-0,75	V-XI 1964-1965 V-XI 1969
Сямозеро	70	4-30	0,2-0,70	X 1969-1971
Водохранилище:				
Выгское	25	10-25	0,2-0,80	VII 1971
Верхнеломское ¹	-	11,3-42,2	0,2-0,82	VIII 1977

¹ По: Фрезе, Казаков, 1968.

Учитывая трудности определения цестод рода *Proteocephalus*, мы приводим оригинальное описание *P. exiguus* из разных видов хозяев: ряпушки *Coregonus albula* (озера Урос, Вендорское, Риндозеро, Насоновское, Сяпчезеро, Мунозеро, Сямозеро, Выгозеро) и сига *C. lavaretus* (озера Сямозеро, Кимас, Каменное, Выгозеро, Онежское) (Карельская АССР).

Половозрелые цестоды из ряпушки *C. albula* - особи с удлиненным лентовидным телом, состоящим из сколекса, шейки и члеников. В задней части стробилы находятся членики с максимальной шириной. Последний членик закруглен. На поперечном срезе тело овальное, уплощенное в дорсовентральном направлении. Размеры цестод в разных водоемах значительно варьируют (табл. 33).

Сколекс округлой формы, с 4 круглыми мускулистыми присосками и округлой или слегка овальной, также мускулистой апикальной присоской (рис. 40). Форма и размеры сколекса характеризуются широкой индивидуальной изменчивостью (рис. 41).

Тело *P. exiguus* обладает анаполизической стробилой, т.е. членики не отторгаются после их полного созревания. Шейка (несегментированный участок стробилы) выделяется уже на фазе процеркоида и четко выражена у подавляющего большинства особей.

Яйцо представляет собой зародыш (онкосферу) с тремя парами крючьев, покрытый трехслойной оболочкой. Наружный слой студенистый, диаметром 0,042-0,147 мм, средний - зернистый, диаметром 0,0224-0,045 мм, внутренний - слизистый, диаметром 0,0224-0,030 мм. Размеры эмбриона 0,014-0,224 мм. В зре-

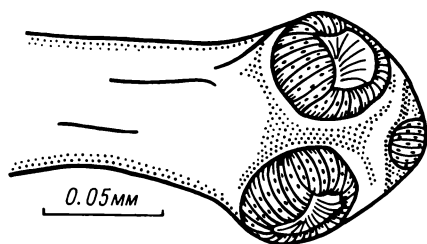


Рис. 40. Сколекс *Proteocephalus exiguus*.

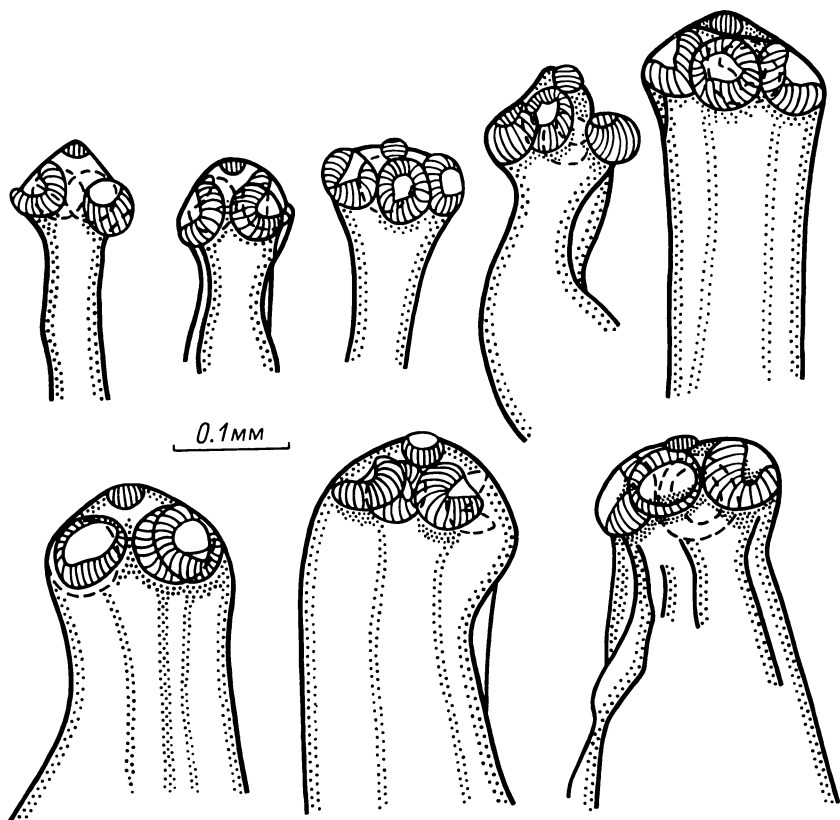


Рис. 41. Форма и размеры сколексов *Proteocephalus exiguus* из ярыпушки.

лой онкосфере имеются два типа клеток – соматические, размером 3–5 мк, со сферическим или эллипсоидным ядром, сильно окрашивающиеся гематоксилином, и крупные (до 10 мк) половые клетки.

Крючья размером 0,005–0,0084 мм сгруппированы в три пары, из которых две расположены латерально, а третья лежит между ними (рис. 42).

Рис. 42. Яйцо *Proteocephalus exiguus*.

1 - внешняя оболочка, 2 - зернистая оболочка, 3 - внутренняя оболочка, 4 - онкосфера, 5 - крючья.

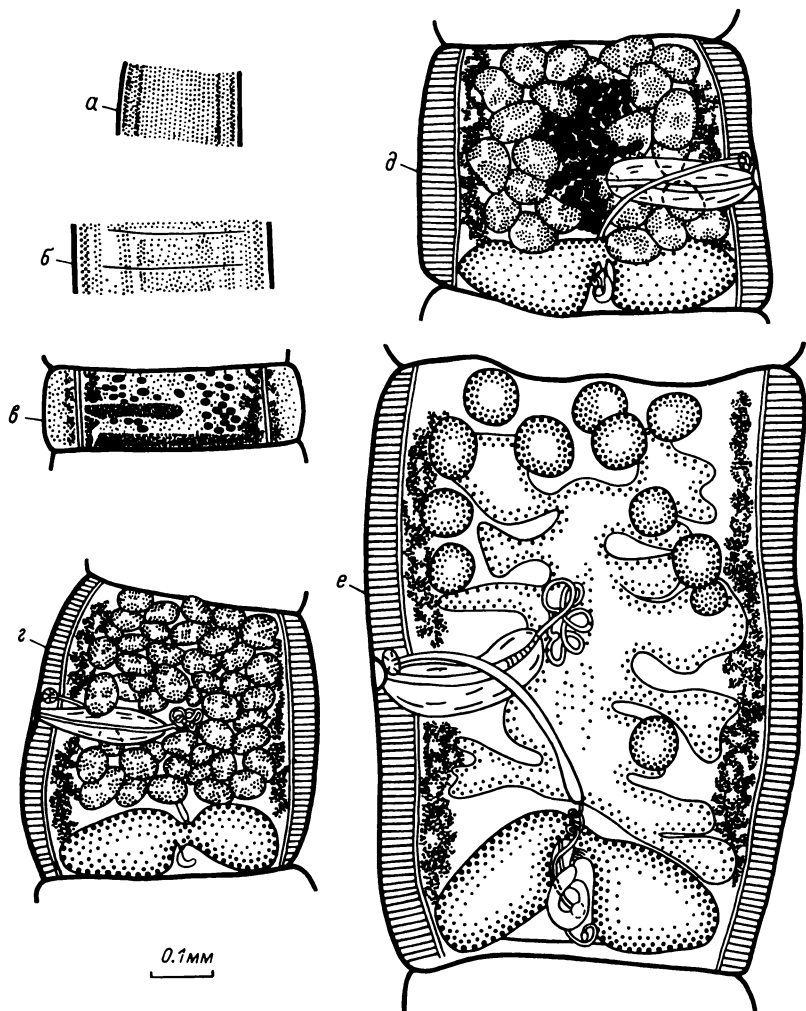
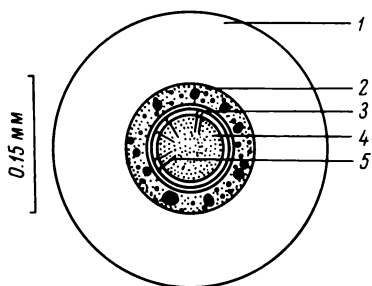


Рис. 43. Форма отдельных частей стробицы цестод типа „А“.

а - шейка, б, в - зона гениталиев, г - половозрелый членик, д - половозрелый членик с созревающими яйцами, е - зрелый членик.

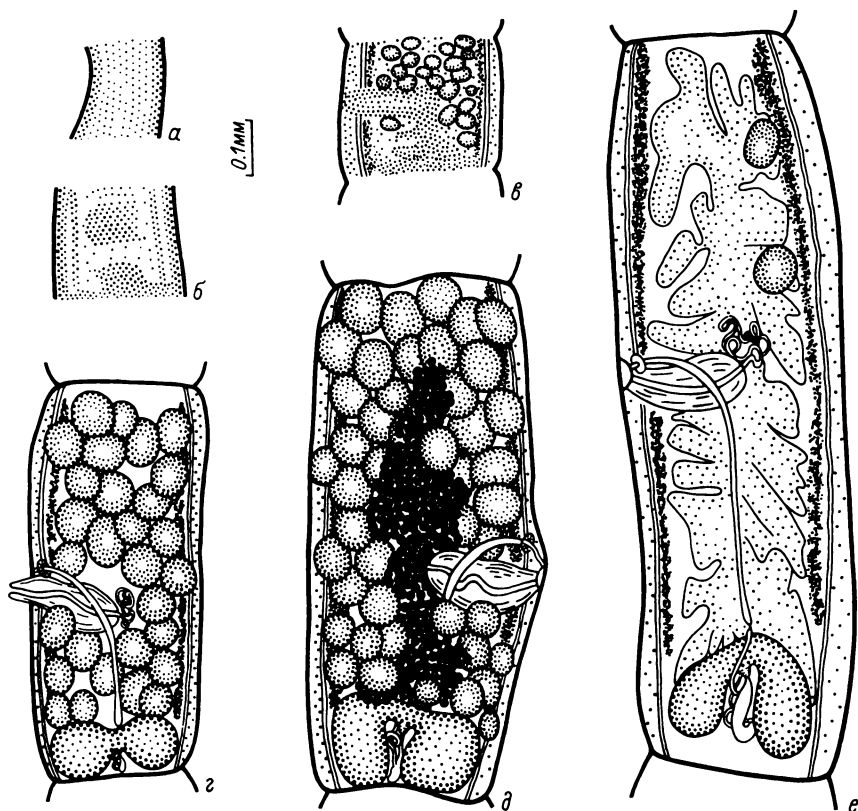


Рис. 44. Форма отдельных частей стробилы цестод типа „В“.

Обозначения как на рис. 43.

Цестоды могут отличаться по внешнему виду стробил (рис. 43, 44). Условно мы выделили 2 их морфологические формы. Стробилы, относящиеся к 1-й форме, имеют крупные размеры, с короткими широкими члениками. Ширина молодых члеников в 2–6 раз превышает их длину. В половозрелых члениках крылья яичника лентовидные, желточники проходят массивными тяжами; семенники тесно прижаты друг к другу, отчего пространство, занимаемое ими, напоминает крупноячеистую сеть; сумка цирруса стройная. Длина члеников, содержащих яйца, увеличивается быстрее, чем ширина, значительно возрастает объем и, следовательно, яйцепродукция сегмента; яичник по форме приближается к гантелевидному, сумка становится более округлой, а семенники рыхло располагаются одним полем. Стробилы этой формы характеризуются четкой сегментацией и интенсивным окрашиванием красителями.

Стробилы 2-й формы отличаются меньшими размерами, удлиненными и немногочисленными члениками с нечетко выраженной сег-

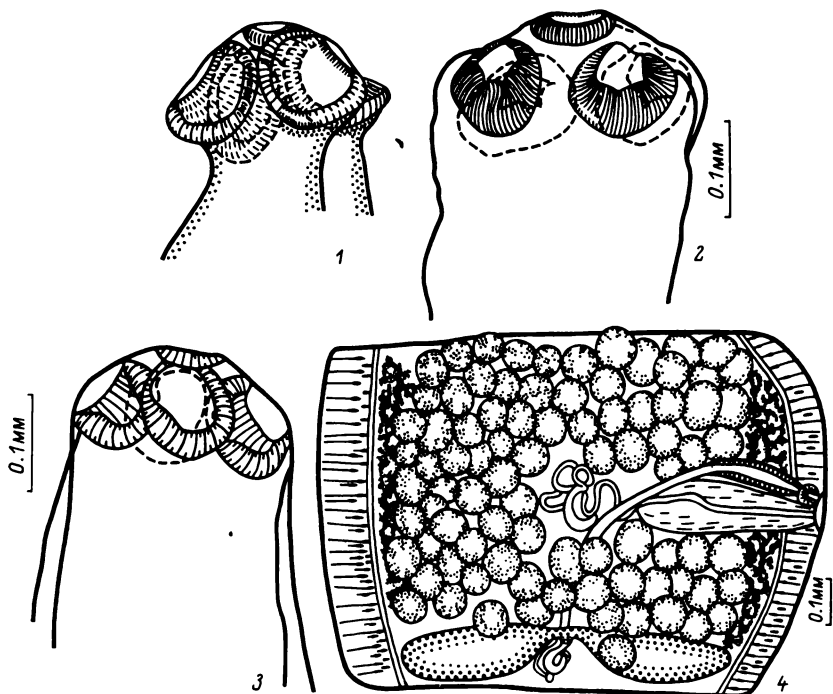


Рис. 45. *P. exiguus* из сигов.

1-3 - сколексы, 4 - половозрелый членик.

ментацией и небольшим количеством неполовозрелых члеников; семенники расположены рыхло; сумка цирруса грушевидная.

По систематическим признакам (количество семенников и отношение сумки цирруса к ширине членика), а также размерам сколекса и присосок цестоды не различались. Фрезе и Казаков (1968), видимо, также имели дело с обеими формами стробил, что следует из приводимых ими размерных данных паразита (табл. 34). На различие стробил у *P. exiguus* по форме члеников указывал и Бенедикт (Benedict, 1900), однако их внутреннее строение было одинаковым.

У сига *Coregonus lavaretus* также встречались *Proteocephalus exiguus* двух типов. Цестоды первого типа по морфологическим признакам сходны с протеоцефалюсами из ряпушки, но размеры первых несколько больше (рис. 45). Цестоды второго типа характеризуются крупными размерами (до 35 см), уплощенной формой сколекса, крупными присосками. Диаметр апикальной присоски составляет половину или несколько больше половины диаметра боковых присосок. Шейка не выражена или выражена слабо. Первые членики короткие, но широкие, их размеры сильно варьируют. По-

Т а б л и ц а 34

Некоторые морфометрические показатели *Proteocephalus exiguus* из ряпушки

Показатель	Стробилы 1-й формы		Стробилы 2-й формы		Стробилы <i>P. exiguus</i> (из: Фрезе, Казаков, 1968)	
	размер, мм	отношение длины членика к его ширине	размер, мм	отношение длины членика к его ширине	размер, мм	отношение длины членика к его ширине
Ширина шейки	0,068-0,316	-	0,045-0,225	-	0,048-0,265	-
Первый членик	0,0565-0,124x x0,340-0,35	2:5-1:6	0,192-0,282x x0,0565-0,158	2:1-7:2	0,041-0,240x x0,157-0,540	1:4-2:5
Последний неполо- возревший членик	0,135-0,202x x0,486-0,610	2:9-2:5	0,294-0,425x x0,147-0,340	1:1-3:1	0,189-0,656x x0,512-0,540	1:4-6:5
Половозревший членик	0,226-0,0,316x x0,620-0,756	3:10-1:2	0,372-0,725x x0,281-0,405	1:1-5:2	0,091-0,656x x0,228-0,894	1:2-6:5
Зревший членик	0,892-1,113x x0,755-1,30	1:1-3:2	0,734-1,04x x0,375-0,960	1:1-3:1	0,307-1,705x x0,323-1,289	4:5-8:5

Т а б л и ц а 35

Некоторые морфометрические показатели цестоды *Proteocephalus exiguus* из сигов озер Карелии, мм

Показатель	Сямозеро	Кимас	Каменное	Выгозеро	Онежское
Длина сколекса	0,086-0,153	0,097-0,148	0,102-0,160	0,103-0,130	0,097-0,171
Ширина сколекса	0,108-0,280	0,182-0,208	0,177-0,312	0,200-0,270	0,160-0,370
Ширина присоски	0,058-0,103	0,063-0,091	0,063-0,131	0,086-0,11	0,074-0,165
Апикальная присоска	0,023-0,069	0,034-0,051	0,040-0,097	0,034-0,057	0,034-0,114
Количество семенников	35-67	46-58	46-113	44-54	43-87
Длина бursy цирруса	0,200-0,256	0,210-0,248	0,200-0,294	0,270-0,306	0,226-0,340
Отношение бursy цир- руса к ширине членика	1/3-1/2	1/2	1/4-1/3	1/3	1/3-1/2
Длина стробилы	15-50	30	30-300	25-60	10-350
Ширина стробилы	1,0	0,9	2,5	1,0	3,0

ловозрелые членики по форме приближаются к квадратным, зрелые – квадратные или несколько удлинённые. Толщина субкутикулярного слоя, желточных тяжей, форма семенников и их расположение (плотное или рыхлое), форма сумки цирруса (от овальной до стройной) и отношение сумки цирруса к ширине членика весьма изменчивы. Количество семенников варьирует от 41 до 87, они округлой или овальной формы. Плероцеркоиды имеют характерную форму конуса (головной конец в 2–3 раза шире остальной части тела).

В исследованных нами водоемах цестоды также различались по морфометрическим показателям (табл. 35).

В связи с широкой вариабельностью размеров *P. exiguus* из разных хозяев и водоемов нами был рассмотрен характер изменчивости паразита в зависимости от его возраста, вида хозяина и его экоформ. Материалом послужили сборы цестод, проведенные в октябре 1973 г.; из сигов трех экологических форм – мелкого озерного многотычинкового из Сямозера, среднетычинкового из оз. Каменного и крупного малотычинкового озерно-речного сига из Онежского озера – и двух форм ряпушки – крупной (длина тела более 20 см) из озер Урос и Вендюрское и мелкой (длина тела менее 20 см) из Сямозера, причем крупная ряпушка из оз. Урос, отличается от ряпушки из оз. Вендюрского рядом биоморфологических показателей (Потапова и др., 1968).

Морфологию *P. exiguus* изучали на тотальных препаратах, окрашенных гематоксилином Караччи. Основное внимание уделяли прикрепительному аппарату как наиболее изменчивому признаку цестод рода *Proteocephalus* (Фрезе, 1965). Одновременно учитывали размеры зрелых стробил и количество семенников. Статистическую обработку проводили с использованием следующих параметров: $\bar{X}$ – средняя арифметическая, $S_{\bar{X}}$ – ошибка средней, σ – среднее квадратичное отклонение, V – коэффициент вариации. Изменчивость крючьев онкосферы определяли по следующим признакам: L – общая длина, D – длина рукоятки, C – длина лезвия. Просчитывались: средняя арифметическая ($\bar{X}$), ошибка средней ($S_{\bar{X}}$), среднее квадратичное отклонение (σ), мода (M_0), коэффициенты: V – вариации, As – асимметрии, Ex – эксцесса. Репрезентативность выборки ($n=20$) с учетом степени варьирования признака проверялась как по таблице, так и по показателю точности $P = \frac{\bar{X}}{S_{\bar{X}}} \times 100\% \leq 5\%$ (Зайцев, 1973). Достоверность установленных различий определяли по Стьюденту и Фишеру (Рокицкий, 1973).

Для оценки онтогенетической изменчивости и ее роли в морфогенезе *P. exiguus* сравнили размеры сколекса и присосок плероцеркоидов и взрослых червей. Различия в средних значениях изучаемых признаков (t) оказались недостоверными (табл. 36). Вариация (V) размеров сколекса и присосок плероцеркоидов колебалась от 4.6 до 10.8, у взрослых гельминтов – от 7.6 до 13.6. Следовательно, средние значения анализируемых признаков *P. exiguus* в ходе онтогенеза не изменяются, однако увеличивается размах изменчивости (σ и V) ширины сколекса и диаметра апикальной присоски.

Т а б л и ц а 36

Морфометрические показатели прикрепительного аппарата
Proteocephalus exiguus на разных стадиях развития паразита
 из ряпушки оз. Урос, мкм

Статистичес- кий показатель	Сколекс		Диаметр присосок	
	длина	ширина	боковых	апикальной
1. Плероцеркоиды				
n	50	50	56	50
$\min - \max$	57-114	74-171	40.2-74.6	17.3-28.8
$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	89.4 $\pm$ 0.9	127 $\pm$ 1.8	57.0 $\pm$ 0.82	25.5 $\pm$ 0.16
σ	6.88	12.95	6.2	1.2
V	7.7	10.2	10.8	4.6
2. Взрослые черви				
n	50	50	54	50
$\min - \max$	62.5-102.6	89.5-175	40.2-69	17.3-28.8
$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	91.0 $\pm$ 1.4	128 $\pm$ 1.6	44.7 $\pm$ 0.97	25.3 $\pm$ 0.49
σ	6.9	23.3	7.1	3.4
V	7.6	10.2	12.7	13.6
$t_1 - t_2$	0.96*	0.41*	1.02*	0.38*

* Здесь и в табл. 37, 38 звездочкой обозначены статистически недосто-
 верные различия.

Далее, нами была предпринята попытка проанализировать зави-
 симость морфогенеза цестод при паразитировании в различных ви-
 дах и экоформах рыб-хозяев.

Изучение вариабельности размеров прикрепительного аппарата,
 длины стробилы и количества семенников у цестод, инвазирующих
 ряпушку, показало, что морфогенез *P. exiguus* тесно связан с
 биологическими показателями рыб-хозяев. Самые крупные гельмин-
 ты обнаружены в ряпушке из оз. Урос (табл. 37), отличающейся
 наибольшими размерами, темпом роста, плодовитостью. В этом озе-
 ре ряпушка в возрасте 1+ достигает в среднем 21 см длины и
 102 г массы, в оз. Вендорском – 12-13 см и 21-25 г (Пота-
 пова, 1978), в Сямозере – 10 см и 12 г соответственно (Вебер,
 1962). С уменьшением средних размеров хозяев происходит адек-
 ватное изменение размеров сколекса, присосок и других парамет-
 ров гельминтов. Чем резче отличаются популяции хозяев, тем бо-
 лее четко различаются и паразитирующие в них цестоды (табл. 37).
 Изменчивость же в пределах одной группы хозяев выражена слабо.
 Низкие коэффициенты варьирования свидетельствуют о том, что по-
 пуляция гельминта в отдельных водоемах представлена относитель-
 но изоморфными группами.

В современной гельминтологической литературе выделяют два
 основных фактора, определяющих характер морфогенеза цестод: спе-

Т а б л и ц а 37

Морфометрические показатели пестоды *Proteocephalus exiguus* из ряпушки разных озер, мкм

Статисти- ческий по- казатель	Сколекс		Диаметр присосок		Число семенников	Длина стробилы, см
	длина	ширина	боковых	апикальной		
1. Урос						
n	50	50	54	50	50	160
min-max	61.5-114	89.5-175	40-74	17.3-28.8	21-56	0.5-9.0
$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	91.4 $\pm$ 1.4	128 $\pm$ 1.6	55.7 $\pm$ 0.97	25.3 $\pm$ 0.49	36.4 $\pm$ 0.5	2.2 $\pm$ 0.06
σ	9.9	11.4	7.1	3.6	3.5	0.76
$\sqrt{}$	10.9	8.9	12.7	14.1	9.6	34.5
2. Вендюрское						
n	49	53	50	36	50	100
min-max	67-95	83.3-156	39-67	16.7-27.9	20-46	0.5-5.3
$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	85.4 $\pm$ 1.09	120 $\pm$ 0.96	54.0 $\pm$ 0.49	19.5 $\pm$ 0.45	31.0 $\pm$ 0.3	1.67 $\pm$ 0.07
σ	6.9	6.98	3.8	1.4	2.13	0.72
$\sqrt{}$	8.0	5.8	7.12	7.4	4.6	43.1
3. Сямозеро						
n	25	25	25	25	25	30
min-max	62.5-97.0	79-137	40-68.3	17.0-22.8	21-35	0.4-3.0
$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	78.8 $\pm$ 1.73	101.4 $\pm$ 2.16	50.4 $\pm$ 0.89	18.4 $\pm$ 0.89	28.0 $\pm$ 0.2	1.07 $\pm$ 0.04
σ	8.65	10.9	4.4	4.45	1.0	0.22
$\sqrt{}$	10.98	10.7	8.8	24.2	4.0	20.6
$t_1 - t_2$	3.2	4.28	1.56*	8.66	9.3	5.9
$t_1 - t_3$	5.5	9.9	4.1	7.1	16.8	16.4
$t_2 - t_3$	3.24	7.9	3.53	1.1*	8.3	7.5

цифичность и плотность микропопуляции (Павловский, Гнездилов, 1949; 1953). Экспериментальное изучение полиморфизма цестод на примере *Diphyllbothrium latum* показало, что в основе действия этих факторов лежит обеспеченность пищей, которая играет определяющую роль в формировании диапазона изменчивости (Фрезе, 1977). Полученные нами данные подтверждают и дополняют это положение.

Размеры *P. exiguus* находятся в прямой зависимости от хозяина. Ряпушка из оз. Урос имеет высокую пищевую активность. Накормленность 2-летних особей в летнее время составляла 60% в сравнении с таковой рыб из оз. Вендорского (38%) и Сямозера (23%) (Бушман, 1978). Интенсивное потребление зоопланктона, в котором копеподы составляют 10%, обеспечивает значительную инвазированность ряпушки цестодой *P. exiguus* (индекс обилия 160 экз., из них 85 экз. половозрелых особей). При этом гельминты из уросозерской ряпушки отличаются и наиболее высокими показателями изучаемых признаков (табл. 37). Анализ варьирования параметров сколекса и присосок показал, что высокая плотность микропопуляции *P. exiguus* в ряпушке из оз. Урос сопровождается некоторым увеличением размаха изменчивости (V) по сравнению с таковой у гельминтов вендорской ряпушки. В оз. Вендорском накармливаемость ряпушки ниже, чем в оз. Урос, что связано с уровнем развития зоопланктона и дисперсным распределением кормовых организмов. Несмотря на то что копеподы в рационе ряпушки составляют 40%, зараженность ее гельминтами ниже, чем в оз. Урос (индекс обилия 42, из них половозрелых червей 17 экз.). Гельминты в этом озере характеризуются меньшими размерами и минимальными значениями варьирования (табл. 37).

Условия обитания и состояние популяции ряпушки в оз. Сямозере резко отличаются от таковых, описанных для ряпушки из оз. Урос. В результате вселения и быстрого увеличения численности корюшки стадо ряпушки стало малочисленным и представлено главным образом старовозрастными особями. Гетероморфная популяция ряпушки, вытесненная со своих мест нереста и нагула, вынуждена питаться некто- и чистобентосными видами. Количество паразитов *P. exiguus* в кишечнике ряпушки составляет всего 1,8 экз., из них половозрелых — 0,53 экз. Угнетенное состояние популяции хозяина, высокий гетероморфизм, по-видимому, обуславливают уменьшение размеров гельминтов и более высокую вариабельность признаков.

Цестоды из сигов изучаемых водоемов по сравнению с протеоцефалюсами из ряпушки отличались более крупными размерами строилы и прикрепительного аппарата, что, возможно, является результатом влияния вида хозяина. Характер морфогенеза цестод из различных экоформ сигов также оказался связанным с биоморфологическими показателями хозяев, в частности с их размерами. Так, крупные онежские сиги массой 1–4 кг и длиной 24–67 см (Титова, 1973) имели цестод с максимальными размерами до 30 см и более крупным прикрепительным аппаратом (табл. 38). Мелкий

Таблица 38

Морфометрические показатели прикрепительного аппарата
Proteocephalus exiguus из сига различных озер, мкм

Статисти- ческий по- казатель	Сколекс		Диаметр присосок	
	длина	ширина	боковых	апикальной
1. Сязозеро				
<i>n</i>	50	45	52	51
<i>min-max</i>	86-153	108-280	58,0-103	23,0-69
$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	102,9 $\pm$ 1,9	185 $\pm$ 5,2	90,4 $\pm$ 2,3	43,1 $\pm$ 0,72
σ	12,5	34,4	16,3	5,13
<i>V</i>	12,15	18,6	18,1	11,9
2. Каменное				
<i>n</i>	28	34	35	32
<i>min-max</i>	102,6-160	177-312	62,7-131	40-97
$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	120,6 $\pm$ 1,5	237,5 $\pm$ 2,34	95,8 $\pm$ 2,03	56,1 $\pm$ 2,14
σ	7,96	13,5	12,2	12,1
<i>V</i>	6,6	5,7	12,7	21,6
3. Онежское				
<i>n</i>	46	47	52	44
<i>min-max</i>	97-171	160-370	74-165	34-114
$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	157 $\pm$ 3,3	296 $\pm$ 5,65	127 $\pm$ 0,95	75,5 $\pm$ 1,4
σ	22,5	39,4	6,8	9,3
<i>V</i>	14,3	13,3	5,3	12,3
$t_1 - t_2$	7,3	9,2	1,8*	5,75
$t_1 - t_3$	12,2	14,5	38,1	20,6
$t_2 - t_3$	10,1	9,6	14,7	7,6

сязозерский сиг с предельной массой 300 г и длиной 22 см был заражен червями, длина которых не превышала 10 см. Прикрепительный аппарат этих цестод был менее развит. Гельминты из сига оз. Каменного с размерами 25-47 см и массой 0,2-1,3 кг занимают промежуточное положение. Коэффициенты варьирования признаков отдельных популяций цестод были невысокими (табл. 38).

Яйца протеоцефалят созревают в матке цестод до полного развития онкосферы, поэтому они также подвержены прямому влиянию хозяина.

Онкосфера цестод рода *Proteocephalus* имеет три пары крючьев. Они снабжены рукояткой, которая на одном конце расширяется, а на другом заканчивается серповидным лезвием (рис. 46). Свободный конец серпа заострен, а другой в месте сочленения образует тупой вырост под углом к рукоятке (гарда). По морфологическому и функциональному значению крючья делятся на три пары: I - срединные (медиальные), II - срединно-боковые (латеральные), III - боковые. Наиболее развиты крючья I и II пар, III, объединяясь единой мускулатурой со II, выполняет вспомогательную функцию (рис. 47).

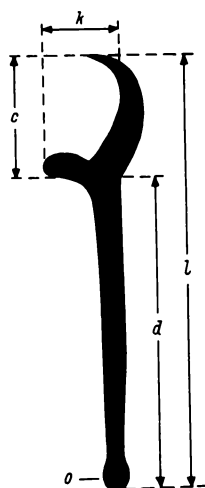


Рис. 46. Морфология крюка онкосферы *Proteocephalus exiguus*.

l – общая длина, d – длина рукоятки, c – серповидная часть, h – гарда, o – расширение рукоятки.

Установлено, что все три пары крючьев *P. exiguus* имеют сходную морфологию и общий характер изменчивости, поэтому в таблице мы приводим данные только для I (медиальной) и II (латеральной) пар.

По уровню полиморфизма рассматриваемые признаки лежат в пределах значений коэффициента вариации от 3,02 до 13,02. Наиболее вариабельными оказались общая длина крючьев и размеры рукоятки, наименее вариабельной – длина серповидной части. По характеру распределения крючья онкосфер цестод *P. exiguus* из сига и ряпушки морфологически сходны. Однако в размерах и выраженности некоторых структур вооружения онкосфер гельминтов из ряпушки и сига установлены достоверные различия ($P > 0,99$) (табл. 39, рис. 48).

Проведенные исследования показали, что цестода *P. exiguus* образует в сиге, ряпушке и их экоформах различающиеся по ряду признаков популяции.

Изучение вариабельности размеров прикрепительного аппарата, стробилы и количества семенников у цестод, инвазирующих ряпушку и сегов, показало достоверные различия для каждой популяции хозяев. Размах изменчивости для отдельных признаков подвержен колебаниям. У цестоды *P. exiguus* из ряпушки более вариабельными оказались размеры сколекса, менее вариабельными – параметры присосок. Для гельминтов из сегов установлена прямая корреляция признаков: диаметр апикальной присоски – длина сколекса, диаметр боковой присоски – ширина сколекса. Изменчивость в пределах одной группы хозяев слабо выражена и свидетельствует о том, что полиморфизм гельминта контролируется хозяином и зависит от его морфологических особенностей.

Для уточнения видового статуса *P. exiguus* нами проведено заражение сегов личинками цестод ряпушки. Диаптомусов заразили яйцами цестод из ряпушки. Затем рачков скормили 3 стерильным сеголеткам сегов. Рыб содержали в аквариуме при температуре воды 4–6 °C. Через месяц их вскрыли. В одном сиге обнаружили 3 развитых активных плероцеркоида. Сколекс плероцеркоидов имел размеры 0,1х0,23 мм, диаметр боковых присосок составлял 0,08–0,08 мм, апикальной – 0,045 мм. Эти экспериментальные данные свидетельствуют о том, что размеры сколекса и прикрепительного аппарата *P. exiguus* зависят от вида хозяина.



Рис. 47. Эмбриональные крючья онкосферы *Proteocephalus exiguus*.

Т а б л и ц а 39

Изменчивость крючьев онкосфер *Proteocephalus exiguus*

Хозяин	Крючья	При- знак	$\bar{x}$, мкм	$S_{\bar{x}}$	σ	V	Mo	As	Ex
Ря- пушка	Медиаль- ные	L	12.71	0.35	1.47	11.54	15.6	-0.29	-1.75
		D	8.72	0.27	1.14	13.02	7.66	-0.023	-1.5
		C	3.62	0.24	0.399	11.02	3.66	0.25	-1.03
	Латераль- ные	L	12.32	0.13	1.37	11.12	11.08	-0.20	-1.75
		D	8.43	0.26	1.1	13.02	7.44	-0.05	-1.48
		C	3.8	0.09	0.37	9.77	4.09	-0.29	-1.06
Сиг	Медиаль- ные	L	13.12	0.13	0.59	4.5	13.26	-1.24	2.13
		D	8.78	0.11	0.51	5.9	9.03	-0.87	0.17
		C	3.77	0.75	0.34	9.08	3.5	0.11	-0.28
	Латераль- ные	L	12.7	0.12	0.57	4.5	12.2	0.28	-0.65
		D	8.36	0.09	0.42	5.07	8.68	0.03	-0.50
		C	3.88	0.06	0.25	6.5	3.87	-0.12	0.43

Т а б л и ц а 40

Приживаемость отдельных стадий развития цестоды
Proteocephalus exiguus

Стадия развития	Сиг → сиг			Ряпушка → сиг			Сиг → окунь			Ряпушка → окунь		
	1-й	2-й	3-й	1-й	2-й	3-й	1-й	2-й	3-й	1-й	2-й	3-й
Плероцеркоид	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-
Неполовозрелая	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-
Половозрелая	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-

П р и м е ч а н и е. Стрелкой показано направление пересадки гельминта;
1, 2, 3-й - дни наблюдений.

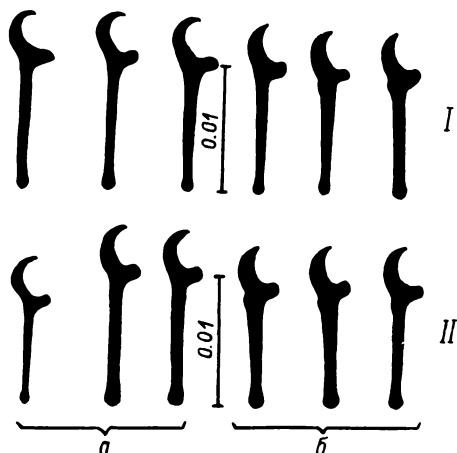
Кроме того, мы проводили заражение сигов и окуней гельминтами, взятыми непосредственно из кишечника инвазированных рыб (сига и ряпушки). Таким образом оценивались специфичность цестод на постларвальной стадии развития и возможность инвазии данным видом при хищном питании.

В качестве подопытных рыб использовались 2-летние особи сямозерского сига, выращенные в рыбоводном пруду, и окуни, отловленные в озере (возраст 3+). Рыбу содержали в аквариумах объемом 100 литров при температуре 14-17 °C. Взятые для опытов сига (25 экз.) и окуни (30 экз.) были свободны от гельминтов, что показало контрольное вскрытие. В ходе эксперимента рыб кормили рачками *Polyphaemus pediculus*, не являющимися промежуточными хозяевами паразита. Для пересадки гельминтов была применена методика принудительного кормления (Шустов, 1976). Схема опытов и результаты заражения представлены в табл. 40.

В 1-е сутки после пересадки было вскрыто 5 рыб, по одной через каждые 2 ч, остальные просматривались в конце 2-х и 3-х суток. В опытах с ситами была получена 100%-ная зараженность рыб гельминтами, взятыми из кишечника естественно инвазирован-

Рис. 48. Эмбриональные крючья *Proteocephalus exiguus* из ряпушки (I) и сига (II).

а — медиальные, б — латеральные крючья.



ных сигов (табл. 40). Неполовозрелые гельминты были активны в течение всего эксперимента. Подсчитать точное количество прижившихся червей не удалось, так как рыбы в опыте отрывали пересаживаемых паразитов и приходилось повторять заражение. Половозрелые (более крупные) черви, встречающиеся единично, находились в активном состоянии первые 4 ч, а затем переваривались. Возможно, это связано с травматизацией данной группы цестод при пересадке. Таким образом, цестоды *P. exiguus* способны приживаться при прямой пересадке из кишечника в кишечник у рыб одного вида.

При заражении сигов гельминтами, полученными из ряпушки, приживаемость червей оказалась близкой к результатам первого опыта (табл. 40), хотя в данном случае хозяева принадлежали к различным видам.

При заражении окуней гельминты брались также из кишечника сигов и ряпушки. Наблюдение проводилось по изложенной выше схеме. Первыми переваривались половозрелые цестоды — через 2 ч после заражения. Молодые и мелкие черви находились в кишечнике подопытных рыб до 2 сут, однако активность их была очень слабой. Оказалось, что уже через 4 ч происходит легкое „помутнение“ покровов гельминта, которое со временем прогрессирует. Наиболее длительный период приживания отмечался в тех рыбах, которым вместе с гельминтом вводилась большое количество химуса из кишечника сигов.

Проведенное экспериментальное заражение показало, что цестоды, обитающие в сиге и ряпушке, способны приживаться при перезаражении. Этот факт объясняет также высокую инвазированность гельминтами *P. exiguus* хищных сигов, питающихся ряпушкой. Однако у таких рыб, как щука, окунь и лосось, цестоды не приживаются даже при наличии стойкой трофической связи с мелкими сиговыми рыбами. Нахождение в них цестод носит временный характер, как это было показано в опыте с окунями.

Изучение полиморфизма вида *P. exiguus* и его популяционных группировок показало, что гельминты при паразитировании в отличающихся по тем или иным параметрам популяциях рыб-хозяев достоверно различаются. Фенотипические отличия, связанные с модификационной изменчивостью, позволяют выявить и охарактеризовать популяционную структуру вида паразита в конкретном водоеме. Высокая пластичность, сочетающая популяционный изоморфизм с видовым полиморфизмом, увеличивает адаптивные возможности гельминта и обеспечивает его успешное существование.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У сиговых рыб в пресноводных водоемах Карелии выявлено 73 вида паразитов из 14 классов. Прежде всего бросается в глаза поразительно малое количество видов, специфичных только к сем. *Coregonidae* (4.2%) (табл. 41). Из 11 видов, указанных Пугачевым (1980), в Карелии обнаружено лишь 4: 1 вид моногеней – *Gyrodactylus lavareti* и 3 вида ракообразных – *Salmincola coregonorum*, *S. extensus* и *S. extumescens*, что составляет 5.3% от общего числа видов паразитов, отмеченных для сиговых Карелии. *S. extensus* и *S. extumescens* имеют циркумполярное распространение, а *S. coregonorum* – палеарктическое (Kabata, 1969). Что же касается *Gyrodactylus lavareti*, обнаруженного пока только в озерах Швеции (Malmberg, 1956), Карелии (Румянцев и др., 1979) и в бассейне р. Пенжины (Коновалов, 1971), то можно с большой долей вероятности предположить циркумполярное распространение и для этого вида.

В заметно большем числе представлены паразиты, специфичные ко всему надсем. *Salmonidea* – 22 вида, что составляет 30.1% от общего числа видов, обнаруженных на сигах в Карелии, и 23.6% от специфичных к надсем. *Salmonidea* Евразии. Однако и эту цифру нельзя считать большой, так как специфичные к надсем. *Salmonidea* паразиты полностью отсутствуют в подавляющем большинстве классов: *Parasitomonada*, *Coccidiomorpha*, *Microsporidia*, *Suctorina*, *Peritricha*, *Hirudinea*, *Bivalvia*. Лишь 1 специфичный вид имеется в классе скребней, по 3 среди трематод и ракообразных, по 4 – у миксоспоридий и цестод. Максимальное количество видов (5) отмечено у нематод. Наиболее полно представлены специфичные виды из класса *Cestoidea*: *Eubothrium salvelini*, *E. crassum*, *Cyathocephalus truncatus*, *Proteocephalus exiguus*. Если учесть, что в водоемах Карелии обнаружен и *P. thymalli*,¹ то окажется, что здесь имеются все виды цестод, специфичные лососевым. Прохождение жизненного

¹ *P. thymalli* специфичный паразит хариуса.

Т а б л и ц а 41

Виды паразитов сиговых Карелии, специфичные
к надсем. Salmonidea

Класс	Число видов		% от общего числа
	общее*	у сиговых Карелии	
Myxosporidia	23	4	17.4
Monogenoidea	24	2(1)**	8.3(4.15)
Cestoidea	5	4	80
Trematoda	14	3	21.4
Nematoda	10	5	50
Acanthocephala	4	1	25
Hirudinea	3	-	-
Crustacea	19	3(3)	15.9(15.3)
В с е г о	93	22(4)	23.6(4.2)

* Использованы данные. Пугачева для Евразии (1980).

** В скобках для сравнения приведено количество видов,
специфичных к сем. Coregonidae.

цикла всех этих цестод в условиях Карелии хорошо обеспечено: широко представлены как окончательные хозяева – лососевые, так и промежуточные; у *Eubothrium salvelini*, *E. crassum* и *Proteocephalus exiguus* – эврибионтные веслоногие, у *Cyathocephalus truncatus* – реликтовые раки.

Из класса Nematoda у сиговых отмечены такие специфичные виды, как *Cucullanus truttae*, *Capillaria salvelini*, *Cystidicola farionis*, *Cystidicoloides tenuissima*, *Philonema sibirica*. Последние 3 вида имеют простой цикл развития, или только одного промежуточного хозяина. Наиболее распространенным из них является *Cystidicola farionis*, развитие которой протекает при участии реликтового рака *Pontoporeia affinis*. Что касается *Cucullanus truttae*, то промежуточный хозяин для него пока неизвестен. Из трематод к специфичным видам можно отнести *Crepidostomum farionis*, *Sphaerostoma* sp., *Phyllodistomum conostomum*, но наиболее часто встречался лишь последний. В классе скребней отмечен один специфичный вид – *Metechinorhynchus salmonis*, развивающийся с участием реликтовых раков *Pontoporeia affinis* и *Pallasea quadrispinosa*.

На сиговых Карелии паразитируют и некоторые виды, специфичные к другим семействам: *Leptotheca krogiusi*, *Chloromyxum truttae* – к Salmonidae, *Eubothrium crassum*, *Proteocephalus exiguus* и *Capillaria salvelini* – к Salmonidae и Coregonidae, *Philonema sibirica* – к Coregonidae и Thymallidae.

Таким образом, анализ специфических паразитов сиговых рыб водоемов Карелии показывает, что наиболее обеднена фауна паразитов с простым циклом развития. Это и неудивительно, ибо большинство из них, в первую очередь моногенией и паразитические раки, отличаются более узкой и строгой специфичностью. Соответственно можно предположить, что обеднение фауны специфических паразитов с простым циклом развития есть следствие общего обеднения видового состава как всего надсем. *Salmonidea*, так и сем. *Coregonidae*. Отсутствие в водоемах Карелии представителей родов *Hucho*, *Brachymystax*, *Stenodus*, *Prosopium* определяет и отсутствие многих паразитов, специфичных для этих родов. Отсутствие же рачков *Coregonicola producta* и *C. orientalis* обусловлено тем, что эти виды, хотя и встречаются на представителях рода *Coregonus*, однако характерны для муксуна, нельмы, чира, омуля, сибирской ряпушки, т.е. для видов рыб, не встречающихся в водоемах Карелии.

Паразиты со сложным циклом развития, как правило, имеют более широкий круг хозяев, к которым они обычно менее строго приурочены. Поэтому обеднение видового состава сиговых при высокой их численности в водоемах Карелии в меньшей степени отразилось на паразитах, развивающихся со сменой хозяев. Среди них преобладают виды с относительно простым жизненным циклом (с одним промежуточным хозяином). Это облегчает прохождение цикла развития в условиях обедненной гидрофауны. В качестве промежуточного хозяина ими используются или широко распространенные виды ракообразных, или характерные для северных водоемов реликтовые амфиподы, что также способствует прохождению цикла развития и обеспечивает их присутствие в водоемах.

Все специфичные к надсем. *Salmonidea* паразиты, обнаруженные нами в водоемах Карелии, относятся или к арктическому пресноводному комплексу, в который входят и их хозяева, или (в меньшем числе) к другому холодолюбивому комплексу — бореально-предгорному. Соответственно они имеют циркумполярное, или северное, распространение в пределах Палеарктики (Шульман, 1958), *Crepidostomum farionis*, относящийся к бореально-равнинному комплексу, обнаружен также и в горных водоемах. В некоторых горных массивах могут встречаться и отдельные представители арктического пресноводного комплекса, например *Henneguya zschokkei*, обнаруженная в Телецком озере, а также некоторых альпийских озерах (Женевское, Цюрихское, Невшатское, Туннорское, Фирвальдштетское), и *Discocotyle sagittata*, найденная в Телецком озере. Максимальное оледенение Голарктики в плейстоцене продвинуло зону тундры до Альп и других горных массивов, в связи с чем арктическая фауна по краю ареала проникла в Европу и южные районы Сибири. В процессе отступления и таяния ледника выше указанные 2 вида сохранились в качестве реликтов в некоторых горных озерах.

Сравнительно молодой арктический пресноводный фаунистический комплекс, возникший во время четвертичных похолоданий, скла-

дывался в условиях пониженных температур и морских трансгрессий. Основой для него послужили прежде всего представители холодолюбивого бореального комплекса, составлявшие основное ядро. Меньшая часть представителей арктического пресноводного комплекса произошла из морских вселенцев, такие, например, как *Discocotyle sagittata*, *Metechinorhynchus salmonis*, *Cystidicola farionis*, промежуточными хозяевами которых являются реликтовые раки. Морское происхождение имеют и цестоды *Eubothrium crassum*, *E. salvelini*. Наконец, некоторые виды паразитов произошли от представителей бореально-равнинного комплекса. Среди паразитов сиговых это *Triaenophorus crassus*, исходным видом для которого был *T. nodulosus* (Куперман, 1973). По-видимому, морское происхождение имеют и дифиллоботрииды.

Итак, состав паразитов сиговых свидетельствует о некоторых особенностях их хозяев. Малое число узкоспецифичных видов указывает на сравнительную молодость этого семейства, сформировавшегося в равнинных водоемах в условиях пониженных температур. По мере удаления от места формирования ядра сиговых рыб – водоемов Сибири – наблюдается заметное обеднение видового состава как самих рыб, так и их паразитов. Именно это определило резко выраженную обедненность фауны специфичными паразитами сиговых Карелии.

Сложные пути формирования ихтио- и паразитофауны озер Карелии можно проиллюстрировать несколькими примерами. Сопоставление картины зараженности сиговых рыб из двух озерно-речных систем, относящихся к одному бассейну (системы озер Куйто и р. Каменной), выявило их большое сходство. Только в этих озерах была найдена у ряпушки нематода *Philonema sibirica*, зарегистрированы практически все специфичные виды гельминтов и простейших. Однако даже при таком близком расположении озерных систем между ними обнаружены некоторые различия. В системе озер Куйто довольно широко распространен скребень *Metechinorhynchus salmonis*. На севере в озерах Пяозеро и Топозеро он является доминирующим в фауне сиговых рыб, а в оз. Нюк скребень не найден, что, видимо, объясняется более высоким положением озера над уровнем моря по сравнению с озерами Куйто (в этом кроется причина того, что оз. Нюк не испытало воздействия Балтийского моря на одном из этапов его формирования в послеледниковый период). Этим, по-видимому, также можно объяснить отсутствие в этом озере гольца *Salvelinus alpinus* – облигатного хозяина скребня *Metechinorhynchus salmonis* – и соответственно отсутствие самого паразита.

Кроме специфичных видов в состав фауны паразитов сиговых входит большое количество видов (51) с широким кругом хозяев и не строгим проявлением специфичности. Эти виды, составляющие 70% всей паразитофауны сиговых, – преимущественно паразиты карповых и окуневых рыб, перешедшие на сиговых (*Myxobolus dispar*, *Zschokkella nova*, *Diplozoon paradoxum*, *Buce-*

phalus polymorphus, Rhipidocotyle illense, Allocreadium isoporum. Из их числа следует выделить Glugea hertwigi – специфичного паразита корюшки – и Corynosoma sermerme, для которого сиговые являются резервуарным хозяином. Разная степень расширения состава паразитов сиговых за счет неспецифичных видов определила своеобразие каждого из исследованных нами водоемов. Для существования определенного паразита необходимо не только присутствие в водоеме всех его хозяев, но и наличие пищевых связей между ними. Именно поэтому в озерах Пертозеро и Кончозеро, где имеются все хозяева цестоды Triacnophorus crassus (копеподы, сиговые, щука), этот паразит отсутствует. Сиги, находясь на ямах, расположенных в центральной части озера, питаются в основном не планктоном, а реликтовыми амфиподами, а щука, живущая в прибрежных заливах, не использует в пищу лососевых, в том числе и сиговых. Разрыв связей между всеми звеньями 3-хозяинного жизненного цикла исключил возможность существования T. crassus в этом озере.

Обитание сиговых в водоемах с разными экологическими условиями обеспечивает разнообразие и лабильность их паразитофауны. В конкретном водоеме состав паразитов зависит от вида хозяина, его подвидовых группировок, возраста, миграции и отражает особенности его обитания. Эврифагия и изменчивость питания сиговых при относительной бедности кормовой базы обуславливают сходство фауны паразитов разных экологических форм хозяина в пределах одного водоема. Отличия имеются в удельной массе отдельных групп паразитов и в интенсивности инвазии доминирующими видами.

Анализ 4 экоформ ряпушки Coregonus albula (мелкой, крупной и особенно крупных – рипуса и кильца) по составу паразитов и степени заражения хозяина показал, что в формировании отдельных экоформ у лабильных видов рыб одним из ведущих факторов является состояние кормовой базы водоема, обуславливающее характер их питания. Мелкая ряпушка в течение всей жизни питается планктоном. Крупные же формы являются не только планктофагами – они активно докармливаются бентосом. Ладожский рипус хищничает и лишь летом переходит на питание планктоном, а килец в основном питается мизидами. Расширение пищевого рациона рыб за счет бентосных организмов целесообразно с точки зрения биологической ценности кормов (Медников, 1962, 1963). В условиях невысокой продукции зоопланктона в северных водоемах для достижения максимальных для вида размеров типичные планктофаги вынуждены перейти на питание более калорийными организмами (Решетников, 1980). Полученные нами паразитологические данные наглядно демонстрируют изменение спектра питания хозяина по мере увеличения его размеров и массы.

На современном этапе, когда делаются попытки проанализировать взаимоотношения в системе паразит-хозяин, а в некоторых случаях и построить их модель, возникает необходимость применения новых методических приемов, с помощью которых можно по-

дойти к решению поставленных задач. Признание политипичности вида, а популяции как структурного элемента, обуславливающего его единство и целостность, вызвало бурное развитие популяционной биологии. Популяционный анализ позволяет представить совокупность паразитических организмов не как застывшую, а динамическую, строго организованную и длительно сохраняющуюся группировку. Популяционный подход дает возможность в первую очередь решить вопрос о распределении паразитов в популяции рыб, а также выявить, какие возрастные группы хозяев определяют существование и процветание паразитического вида. Применяемые показатели — экстенсивность, интенсивность, индекс обилия — не дают представления о том, как распределены паразитические организмы в популяции хозяев. Если паразиты встречаются случайно среди их хозяев и дисперсия численности близка по значению к средней (или индексу обилия), то в таком случае его модель будет строиться согласно распределению Пуассона. Значительно чаще обнаруживается, что дисперсия превышает среднюю, и распределение носит перерасеянный характер, согласуясь с негативным биномиальным. На примере гельминтов ряпушки было показано, что частота встречаемости паразитов сиговых рыб хорошо моделируется уравнением негативного бинома. Исходя из данной модели, можно достаточно точно определить среднюю численность популяции паразита, зная колебания значений экстенсивности и агрегированности. Установлено, что экспонента претерпевает значительные колебания в условиях разной зараженности. Это связано с изменением паразито-хозяинных отношений, биологией паразита и численностью хозяев (промежуточных и окончательных). Агрегированный тип распределения паразита наглядно демонстрирует, какая часть популяции хозяина выполняет основную роль в поддержании численности паразитов.

Важным этапом является анализ структуры популяции паразитов. Популяция цестоды *Proteocephalus exiguus* в течение года представлена в водоеме на разных фазах развития: яйца, онкосферы, личинки, имаго. В отдельные сезоны популяция качественно разнородна, ее возрастная структура находится в тесной согласованности с биологией промежуточных (копеподы) и окончательных (рыбы) хозяев. Численность популяции, рост и развитие паразита зависят от типа водоема и условий обитания хозяев.

Популяция как биологическая категория характеризуется свойственным ей типом экологической изменчивости. Поэтому ее анализ позволяет выявить популяционную структуру вида и степень его адаптированности к конкретному хозяину. Изучение варибельности *P. exiguus* показало, что полиморфизм паразита носит экологический характер. Паразитический организм, приспосабливаясь либо непосредственно к условиям обитания, либо к той нише, где, вероятнее всего, происходит заражение, характеризуется изоморфностью. В целом же вид, объединяющий различные популяции, — система полиморфная. Так, *P. exiguus*, обитая на разных видах сиговых рыб, образует разные популяции в пределах одного водоема. Экспе-

риментально проведенное заражение неинвазированных сигов цестодами, взятыми из ряпушки и сига, позволило установить, что существующие различия носят модификационный характер и поддерживаются особенностями экологии и поведения рыб – хозяев. Размеры *P. exiguus* находятся в прямой зависимости от вида и контролируются его морфологическими показателями.

Перечисленные подходы позволяют дать точное представление о состоянии и распространении паразитических организмов как реальной опасности для рыб, а также оценить место паразита в данной водной экосистеме. Стабильность этих критериев зависит от состояния водоема, от стадии его сукцессионных изменений. Под влиянием совокупности биотических и абиотических факторов они могут изменяться и формировать определенный фаунистический состав рыб. Паразитофауна рыб в конкретном водоеме вследствие высокой ее зависимости от режимных характеристик водоема и его населения представляет собой довольно точную характеристику экосистемы. Формирование видового состава паразитов и основных параметров их популяций определяется комплексом связей, из которых главенствующая роль принадлежит видовому разнообразию и численности окончательных и промежуточных хозяев. В крупных олиготрофных водоемах сиговые занимают разные экологические ниши и имеют разнообразную фауну паразитов. В ходе эвтрофирования изменяются доминирующие виды в ихтиоценозе и кормовой базе. Определенные перестройки происходят и в составе паразитов. Исчезают специфичные виды *Metechinorhynchus salmonis*, *Cystidicola farionis*, *Cyathocephalus truncatus* и большинство простейших. Усиливается зараженность личинками трематод. Работы Вишневого (Wisniewski, 1955, 1958), выполненные на мезотрофном озере Голдаливо и эвтрофном Дружно (Польша), показали, что в эвтрофной экосистеме большая часть паразитов заканчивает цикл развития в рыбоядных птицах, а в рыбах они чаще всего обитают на личиночных стадиях. Изучение изменений зараженности рыб за длительный период времени в Пертозере, Кончозере и Сямозере позволило выявить некоторых паразитов – индикаторов эвтрофикации. Было установлено (Шульман и др., 1974), что большое количество *Ergasilus sieboldi* встречается в эвтрофированных озерах или их заливах. Паразитологические данные показали, что режим Пертозера и Кончозера за 25 лет (с 1931–1935 по 1953–1958 гг.) значительно продвинулся в сторону типичного мезотрофного водоема. Последнее как более эвтрофированное характеризуется обилием видов, развивающихся со сменой хозяев, и отличается высокой встречаемостью *Neascus brevicaudatus*, *Ligula intestinalis*. По данным Шульмана, мезотрофные водоемы Карелии – Крошнозеро, Миккельское и Святозеро – отличаются малым качественным разнообразием. Это обеднение обусловлено тем, что возрастание биомассы гидробионитов происходит за счет видов, не являющихся промежуточными хозяевами паразитов, а также тем, что обогащение планктоном за счет кладоцер и элективность питания планктофагов в большей или меньшей

степени исключают из их питания веслоногих раков — основных хозяев подавляющего большинства рыбьих гельминтов (цестод и некоторых нематод). Такая же закономерность показана и для некоторых американских озер (Esch, 1971). Таким образом, сукцессионные изменения в водоеме, связанные с эвтрофированием, независимо от причин, его вызвавших, приводят к формированию специфического комплекса паразитов, в котором на первое место выходят личинки паразитов с циклом развития, заканчивающимся в рыбоядных птицах.

ЛИТЕРАТУРА

Александров Б.М. Кормовой бентос для рыб озер Карело-Финской ССР. – В кн.: Материалы совещ. по проблеме повышения рыбной продуктивности внутренних водоемов Карело-Финской ССР. Петрозаводск, 1954, с. 124–136.

Александров Б.М. Предварительные данные по типологии и гидробиологии малых озер южной Карелии. – В кн.: У сес. Учен. Совета по пробл. „Теоретические основы рационального использования, воспроизводства и повышения рыбных и нерыбных ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии“. Петрозаводск, 1965, с. 71–72.

Александров Б.М. К познанию малых озер южной Карелии в типологическом и гидробиологическом отношениях. – Тр. Карел. отд-ния ГосНИОРХ, 1968, т. 5, вып. 1, с. 246–256.

Альбетова Л.М. Некоторые вопросы эпизоотологии протеоцефале-зисов в озерных хозяйствах. – В кн.: Тез. докл. Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. М., 1977, с. 9–10.

Аникиева Л.В. Динамика численности *Proteocephalus exiguus* La Rue, 1911 в крупной ряпушке. – В кн.: 1X сес. Учен. Совета по пробл. „Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера“. Петрозаводск, 1974, с. 215–216.

Аникиева Л.В. Промежуточные хозяева цестоды *Proteocephalus exiguus* La Rue, 1911. – В кн.: Вторая Всесоюз. конф. молод. ученых по вопр. сравнит. морфологии и экологии животных. М., 1975, с. 3–4.

Аникиева Л.В. Модификационная изменчивость цестоды *Proteocephalus exiguus*. – В кн.: VII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб. Л., 1979, с. 10–11.

Аникиева Л.В. Развитие *Proteocephalus exiguus* в промежуточных хозяевах. – В кн.: Экология паразитических организмов в биогеоценозах Севера. Петрозаводск, 1982а, с. 114–128.

Аникиева Л.В. Использование гельминтологических данных при оценке состояния водоема. – В кн.: Экология паразитических организмов в биогеоценозах Севера. Петрозаводск, 1982б, с. 72–83.

Аникиева Л.В., Бушман Л.Г. О промежуточных хозяевах *Proteocephalus exiguus*. – В кн.: Биологические ресурсы внутренних водоемов Карелии. Петрозаводск, 1974, с. 3–4.

Аникиева Л.В., Бушман Л.Г. О факторах, определяющих зараженность цестодой *Proteocephalus exiguus* крупной ряпушки озера Урос. – В кн.: Молодые ученые – девятой пятилетке. Петрозаводск, 1975, с. 154–155.

Аникиева Л.В., Лутта А.С. Запасные питательные вещества на разных фазах развития *Proteocephalus exiguus* La Rue, 1911

и *Diphyllbothrium latum* (L., 1758). – В кн.: Сравнительная биохимия рыб и их гельминтов. Петрозаводск, 1977, с. 116–127.

Аникиева Л.В., Малахова Р.П. Распределение цестоды *Proteocephalus exiguus* в зависимости от возраста и пола хозяина. – В кн.: Гельминты в пресноводных биоценозах. М., 1982, с. 68–73.

Аникиева Л.В., Малахова Р.П., Бушман Л.Г. Динамика численности цестоды *Proteocephalus exiguus* в популяциях ряпушки Вохтозерской группы озер. – В кн.: Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск, 1982, вып. 3, с. 167–178.

Анненкова-Хлопина Н.П. Ichthyotaeniidae в рыбах русских водоемов. – Изв. Рос. Акад. Наук, 1918, вып. 2, с. 2129–2148.

Арендаренко Г.А. Особенности ихтиофауны озер Вендорской группы. – В кн.: У сес. Учен. Совета по пробл. „Теоретические основы рационального использования, воспроизводства и повышения рыбных и нерыбных ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии“. Петрозаводск, 1965, с. 47–48.

Атаев А.М. Метацеркарии трематод родов *Diplostomum* и *Tylo-delphys* рыб Каспийского моря. – В кн.: Материалы науч. конф. Всесоюз. о-ва гельминтологов. М., 1969, ч. 2, с. 130–137.

Балагурова М.В. Оз. Сямозеро. – В кн.: Озера Карелии /Справочник под. ред. Б.М. Александрова. Петрозаводск, 1959, с. 163–181.

(Банина Н.Н.) *Banina N.N. Apiosoma from fresh-water fishes in the European part of the Soviet Union (systematic review)*. – *Acta Protozool.*, 1968, vol. 6, fasc. 21, p. 245–262.

Банина Н.Н. Инфузории рода *Apiosoma*. (Экология, связь с хозяевами). – В кн.: Успехи протозоологии. Л., 1969, с. 267–268.

Банина Н.Н. Инфузории рода *Apiosoma* с пресноводных рыб СССР. – *Паразитология*, 1970, т. 4, вып. 6, с. 505–509.

Барышева А.Ф., Бауер О.Н. Паразиты рыб Ладожского озера. – Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 42, с. 175–226.

Бауер О.Н. Паразитофауна ряпушки из различных водоемов СССР. – Тр. Ленингр. о-ва естествоисп., 1946, т. 69, вып. 4, с. 7–21.

Бауер О.Н. Паразиты рыбы реки Енисей. – Изв. ВНИОРХ, 1948а, т. 27, с. 97–156.

Бауер О.Н. Паразиты рыб реки Лены. – Изв. ВНИОРХ, 1948б, т. 27, с. 157–174.

Бауер О.Н. Паразитофауна сигов СССР, ее зоогеографическая характеристика и рыбохозяйственное значение. – Тр. Барабинск. отд-ния ВНИОРХ. Новосибирск, 1950, т. 4, с. 59–76.

Бауер О.Н. Скребни рыб Ледовитоморской провинции, их распространение и рыбохозяйственное значение. – Тр. Барабинск. отд-ния ВНИОРХ. Новосибирск, 1953, т. 6, с. 31–51.

(Бауер О.Н.) *Baуer O.N. Parasites and diseases of USSR Coregonids*. – In: *Biology of Coregonid fishes*. Winnipeg, 1970, p. 267–278.

Бауер О.Н. Популяционная экология паразитов рыб, состояние и перспективы. – *Паразитол. сб. ЗИН АН СССР*, 1980, т. 29, с. 24–34.

Бауер О.Н., Лопухина А.М. Популяция и динамика ее численности у гельминтов. – *Паразитол. сб. ЗИН АН СССР*, 1977, т. 27, с. 169–180.

Бауер О.Н., Никольская Н.П. Новые данные о промежуточных хозяевах паразитов сигов. – *ДАН СССР*, 1952, т. 84, вып. 5, с. 1109–1112.

Бауер О.Н., Никольская Н.П. Динамика паразитофауны ладожского сига и ее эпизоотологическое значение. – Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 42, с. 227–242.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л., 1948, т. 1. 466 с.

Богданова Е.А. Паразиты и инвазионные болезни лососевых и сиговых в рыбоводных хозяйствах. – Изв. ГосНИОРХ, 1977, т. 120. 161 с.

Бреев К.А. О распределении личинок подкожных оводов в стадах крупного рогатого скота. – Паразитология, 1968, т. 2, с. 381–394.

Бреев К.А. Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов. – Методы паразитологических исследований. Л., 1972, т. 6. 70 с.

Бреев К.А., Минарж Я.К. Тип и параметры распределения личинок обыкновенного подкожного овода (*Hypoderma bovis*) в стадах крупного рогатого скота в разных частях ареала. – Паразитология, 1978, т. 12, с. 31–36.

Бреев К.А., Минарж Я.К. О статистической характеристике хозяино–паразитных отношений обыкновенного подкожного овода крупного рогатого скота (*Hypoderma bovis*) (*Hypodermatidae*) в разных частях ареала. – Паразитология, 1979, т. 13, с. 93–102.

Бушман Л.Г. Кормовые ресурсы крупной ряпушки и их использование. – В кн.: 9-я сес. Учен. Совета по пробл. „Ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера“. Петрозаводск, 1974, с. 97–99.

Бушман Л.Г. Зоопланктон как кормовая база крупной ряпушки в озерах Вендорской группы (южная Карелия). Автореф. канд. дис. Петрозаводск, 1978.

Бушман Л.Г., Русанова М.Н. Сезонные и межгодовые различия в развитии зоопланктона озер Вендорской группы. – В кн.: Лососевые (*Salmonidae*) Карелии. Петрозаводск, 1976, вып. 1, с. 83–103.

Быховская И.Е. О влиянии размеров водоема на паразитофауну рыб. – Учен. зап. ЛГУ. Сер. биол., 1936а, т. 7, вып. 3, с. 163–166.

Быховская И.Е. Материалы по паразитологии рыб Карелии. 2. Паразитофауна рыб малых водоемов–лаб. – Тр. Бородин. биол. ст. Л., 1936б, т. 8, вып. 2, с. 123–138.

Быховская (Павловская) И.Е. Влияние возраста на изменение паразитофауны у окуня. – Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1940, т. 8, с. 131–161.

Вебер Д.Г. Некоторые данные о размножении ряпушки Сямозера. – Тр. Карел. фил. АН СССР, 1962, т. 33, с. 7–16.

Вебер Д.Г. Биологические особенности выгозерской ихтиофауны. – В кн.: Гидробиология Выгозерского водохранилища. Петрозаводск, 1978, с. 103–119.

Виниченко Л.Н. Паразиты сиговых (*Coregonus*) некоторых озер Карелии. – В кн.: К природной очаговости паразитарных и трансмиссивных заболеваний в Карелии. М.; Л., 1964, с. 21–31.

Владимиров В.А. Антителообразовательная функция у рыб и ее связь с гуморальными факторами естественного иммунитета – комплементом и лизоцимом. – В кн.: Симпоз. по паразитам и болезням рыб и водных беспозвоночных. М.; Л., 1966, с. 10–12.

Высоцкая Р.У. Углеводный, липидный и аминокислотный состав некоторых гельминтов пресноводных рыб. Автореф. канд. дис. Петрозаводск, 1973.

Высоцкая Р.У., Малахова Р.П. Зависимость химического состава тела *Proteocephalus exiguus* La Rue, 1911 от места

обитания его хозяина. - В кн.: Науч. конф. биологов Карелии, посвящ. 50-летию образования СССР. Петрозаводск, 1972, с. 62-63.

Высоцкая Р.У., Сидоров В.С. О содержании липидов у некоторых гельминтов пресноводных рыб. - Паразитология, 1973, т. 7, вып. 7, с. 51-57.

Высоцкая Р.У., Сидоров В.С., Быховская-Павловская И.Е. Углеводный состав паразитических червей рыб. - В кн.: Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск, 1972, вып. 1, с. 138-143.

Гагарин В.Г. Опыт классификации типов изменчивости гельминтов. - Тр. ВИГИС, 1972, т. 19, с. 58-59.

Гидрологический ежегодник Северного управления Гидрометеорологической службы 1971, 1972 гг. Архангельск, 1974, т. 0, вып. 4, 8, 9. 242 с.

Горбунова М.Н. Возрастные изменения паразитофауны щуки и плотвы. - Учен. зап. ЛГУ. Сер. биол., 1936, т. 7, вып. 3, с. 5-30.

Гордеева Л.Н. Сезонные и годовые изменения зоопланктона Вешкелихских озер. - В кн.: Сырьевые ресурсы внутренних водоемов Северо-Запада. Петрозаводск, 1968, т. 5, вып. 1, с. 156-171.

Гордеева-Перцева Л.Н., Стефановская А.Ф. Оз. Мунозеро. Озера Карелии / Справочник под ред. Б.М. Александрова. Петрозаводск, 1959, с. 232-236.

Григорьев С.В., Грицевская Г.Л. Каталог озер Карелии. М.; Л., 1959. 239 с.

Грицевская Г.Л. Гидрологический и гидрохимический режим омулевых озер-питомников. - В кн.: Тез. отчет. сес. СевНИОРХа о н.-и. работах, выполненных в 1970 г. Петрозаводск, 1971, с. 32-34.

Губанов Н.М., Однокурцев В.А., Находкина О.С. Цестоды и скребни рыб Вилуйского водохранилища. - В кн.: Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974, т. 2, с. 205-207.

Гусев А.В. Методика сбора материалов по моногенейм, М., 1978. 34 с.

Данилов П.И., Зимин В.Б., Ивантер Т.В., Лапшин Н.В., Марковский В.А., Анненков В.Г. Фаунистический обзор наземных позвоночных. - В кн.: Биологические ресурсы района Костомукши, пути освоения и охраны. Петрозаводск, 1977, с. 107-127.

(Догель В.А., Петрушевский Г.К.) Dogiel V., Petrushevsky G. Die Wirkung des Aufenthaltsorts auf die Parasitenfauna des Lachses während seiner verschiedenen Lebensperioden. - Arch. Hydrobiol., 1933, Bd 26, S. 659-673.

Догель В.А., Петрушевский Г.К. Опыт экологического исследования паразитофауны беломорской семги. - В кн.: Вопросы экологии и биоценологии. Л., 1935, т. 2, с. 137-169.

Донец З.С., Шульман С.С. О методах исследования Мухосporidia (Protozoa, Cnidosporidia). - Паразитология, 1973, т. 7, с. 247-254.

Дрягин П.А., Пирожников П.А., Покровский В.В. Сезонность в росте сиговых рыб и факторы ее определяющие. - В кн.: Биологические исследования на внутренних водоемах Прибалтики. Минск, 1973, с. 177-181.

Дубинина М.Н. Некоторые замечания по системе ленточных червей семейства Proteocephalidae La Rue и по их распространению в СССР. - Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1952, т. 4, с. 281-299.

Дубинина М.Н. Специфичность уремнецов на разных фазах их жизненного цикла. - Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1953, т. 15, с. 234-251.

Дубинина М.Н. Ремнецы фауны СССР (Cestoda: Ligulidae). М.; Л., 1966. 261 с.

Екимова И.В. Материалы по паразитофауне рыб Печоры. - Вопр. ихтиологии, 1962, т. 2, вып. 3 (24), с. 542-546.

Енгашев В.Г. О биологии возбудителя рафидаскаридоза. - Рыбоводство и рыболовство, 1966, т. 2, с. 27.

Зайка В.Е. Паразитофауна рыб озера Байкал. М.; Л., 1965. 106 с.

Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. М., 1973. 25 с.

Иешко Е.П. О популяционном подходе к изучению моногеней (Discocotyle et Diplozoon, Discocotylidae Price, 1936). - Зоол. журн., 1980а, т. 59, вып. 4, с. 617-620.

Иешко Е.П. Полиморфизм эмбриональных крючьев онкосфер цестод родов *Proteocephalus*, *Eubothrium*. - Паразитология, 1980б, т. 14, с. 56-60.

Иешко Е.П. Роль температуры в биологии моногеней (на примере *Dactylogyrus crucifer*). - В кн.: X конф. Укр. паразитол. о-ва. Киев, 1980в, ч. 2, с. 84-86.

Иешко Е.П. Структура и динамика численности популяции *Discocotyle sagittata* (Leuckart, 1842) (Monogenea, Discocotylidae). - Паразитология, 1983, т. 17, с. 107-111.

Иешко Е.П., Аникиева Л.В. Полиморфизм *Proteocephalus exiguus* (Cestoda: Proteocephalidae) - массового паразита сиговых рыб. - Паразитология, 1980, т. 14, с. 422-426.

Иешко Е.П., Аникиева Л.В., Бушман Л.Г. Использование паразитологических данных для оценки пищевых потребностей европейской ряпушки *Coregonus albula* L. - Вопр. ихтиологии, 1981, т. 21, вып. 2 (127), с. 377-380.

Иешко Е.П., Малахова Р.П. Паразитологическая характеристика зараженности рыб как показатель экологических изменений в водоеме. - В кн.: Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М., 1982, с. 161-175.

Иешко Е.П., Малахова Р.П., Аникиева Л.В. Особенности развития двух видов цестод рода *Proteocephalus* в водоемах Карелии. - В кн.: Биологические проблемы Севера. Петрозаводск, 1976, с. 30-31.

Иешко Е.П., Малахова Р.П., Голицына Н.Б. Экологические особенности формирования фауны паразитов рыб озер системы р. Каменной. - В кн.: Экология паразитических организмов в биогеоценозах Севера. Петрозаводск, 1982, с. 5-25.

Исханов К.И. О возбудителях диплостоматоза и к биологии *Diplostomum pusillum* (Dubois, 1928) Nasmi, 1932. - В кн.: Гельминты животных и растений Киргизии. Фрунзе, 1968, с. 119-125.

Калецкая С.Л. Паразиты рыб озера Большой Иван. - Учен. зап. Витеб. ин-та, Минск, 1958, т. 16, вып. 1, с. 142-154.

Калецкая С.Л. Паразиты рыб Витебских и Невельских озер. Автореф. канд. дис. Минск, 1962.

Кашковский В.В. Урцеоляриды (Ciliata, Peritricha) рыб Урала. - Паразитология, 1974, т. 8, с. 368-378.

Кашковский В.В., Размашкин Д.А., Скрипченко Э.Г. Болезни и паразиты рыб рыбоводных хозяйств Сибири Урала. Свердловск, 1974. 159 с.

К е с с л е р К. Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края. – Прилож. к тр. Первого съезда рус. естествоиспытателей. СПб., 1868, 143 с.

К л ю к и н а Е.А., Ф р е й н д л и н г А.В. Геоботаническая характеристика оз. Нюк. – В кн.: Оперативно-информационные материалы. Изучение и использование водных ресурсов. Петрозаводск, 1981, с. 10-12.

К о г т е в а Е.П. Паразиты рыб Псковско-Чудского водоема. – Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 42, с. 243-269.

К о м а р о в а М.С. К вопросу о жизненном цикле скребня *Acanthocephalus lucii*. – ДАН СССР, 1950, т. 70, вып. 2, с. 359-360.

К о н о в а л о в С.М. Дифференциация локальных стад нерки *Onchorynchus nerka* (Walbaum). Л., 1971, 229 с.

К о с и н о в а В.Г. О цикле развития нематоды *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779) Railliet et Henry, 1915 – паразита рыб. – В кн.: Материалы к науч. конф. Всесоюз. о-ва гельминтологов. М., 1965, ч. 2, с. 128-131.

К р а с н о л о б о в а Т.А. Основные формы изменчивости у трематод (экспериментальные данные). – Тр. ГЕЛАН, 1975, т. 25, с. 64-70.

К р у г л о в а А.Н., Ф и л и м о н о в а З.И. Зоопланктон малых озер Вендюрско-Вохтозерской группы и его роль в питании крупной ряпушки *Coregonus albula* L. – В кн.: Лососевые (*Salmonidae*) Карелии. Петрозаводск, 1972, вып. 1, с. 97-109.

К р у т о в с к и й Ю.Н. Программа для проверки экспериментальных наблюдений на соответствие негативному биномиальному закону распределения (Н. БИНОМ). – В кн.: Применение математических методов в биологических исследованиях. Петрозаводск, 1978, с. 17-23.

К р ы л о в М.В., Д о б р о в о л с к и й А.А., И с с и И.В., М и х а л е в и ч В.И., П о д л и п а е в С.А., Р е ш е т н я к В.В., С е р а в и н Л.Н., С т а р о б о г а т о в Я.И., Ш у л ь м а н С.С., Я н к о в с к и й А.В. Новые представления о системе одноклеточных животных. – Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1980, т. 94, с. 122-132.

К у д р я в ц е в а Е.С. Паразитофауна нельмы *Stenodus leucichthys nelma* и сига *Coregonus lavaretus nelmuschka* Кубенского озера. – Учен. зап. Вологод. пед. ин-та, 1954, т. 15, с. 301-315.

К у п е р м а н Б.И. Ленточные черви рода *Triacnophorus* – паразиты рыб. Экспериментальная систематика, экология. Л., 1973, 208 с.

К у п е р м а н Б.И. Особенности жизненного цикла и биологии цестод *Eubothrium salvelini* и *Eubothrium crassum* из лососевых рыб водоемов Камчатки. – Биол. моря, 1978, т. 3, с. 135-145.

К у п е р м а н Б.И. Экологический анализ цестод рыб водоемов Волго-Балтийской системы (Рыбинское, Шекснинское водохранилища, Белое, Онежское, Ладожское озера). – В кн.: Физиология и паразитология пресноводных животных. Л., 1979, с. 133-159.

К у п р и я н о в а Р.А. К биологии нематод рыб *Camallanus lacustris* (Zoega, 1776) и *Camallanus truncatus* (Rudolphi, 1814) (*Nematodes: Spirurida*). – ДАН СССР, 1954, т. 97, вып. 2, с. 375-376.

Л а з а р е в с к а я Н.М., П о п е н к о Л.К. Озера бассейна реки Каменной – Каменное, Луозеро, Кимасозеро и Нюк. – Тр. Карел. фил. АН СССР, 1959, вып. 18, с. 66-113.

Л и з е я к Е.И. Содержание липидов в органах крупной ряпушки *Coregonus albula* L. в зависимости от некоторых экологических и физиологических факторов. Автореф. канд. дис. Петрозаводск, 1973.

Литинская К.Д., Поляков Ю.К. Озера Вендюрской группы – Урос, Риндозеро, Вендюрское. Гидрологическая характеристика. – В кн.: Водные ресурсы Карелии и их использование. Петрозаводск, 1975, с. 57–66.

Лукьяненко В.И. Сезонная динамика активности комплемента у рыб. – В кн.: У Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб и водных беспозвоночных. М., 1968, с. 71–72.

Ляйман Э.М. Паразитические черви рыб озера Байкал. – Тр. Байкал. лимнол. ст., 1933, т. 4, с. 5–96.

Малахова Р.П. Итоги изучения паразитофауны крупной ряпушки „маточных“ водоемов Вохтозерской группы. – В кн.: Науч. конф. Ин-та биологии, посвящ. 50-летию Советской власти. Петрозаводск, 1967, с. 107–109.

Малахова Р.П. Паразитофауна крупной ряпушки „маточных“ водоемов Вохтозерской группы. – В кн.: Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1969, с. 11–22.

Малахова Р.П. О паразитофауне рыб лососевой реки Писты (бассейн озер Куйто). – В кн.: Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск, 1976, вып. 2, с. 122–130.

Малахова Р.П., Андреева А.П. К вопросу о сезонной динамике паразитофауны крупной ряпушки „маточных“ водоемов южной Карелии. – В кн.: 6-я сес. Учен. Совета по пробл. „Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Карелии“. Петрозаводск, 1966, с. 78–79.

Малахова Р.П., Андреева А.П. Сравнительная характеристика паразитофауны рыб некоторых ряпушковых озер Южной Карелии. – Тр. Карел. отд-ния ГосНИОРХ, 1968а, т. 5, вып. 1, с. 545–547.

Малахова Р.П., Андреева А.П. Некоторые данные о возрастных изменениях паразитофауны крупной ряпушки озер Южной Карелии. – В кн.: Гидробиологические и ихтиологические исследования внутренних водоемов Прибалтики, Вильнюс, 1968б, с. 212–216.

Малахова Р.П., Аникиева Л.В. Материалы по зараженности ряпушки цестодой *Proteocephalus exiguus*. – В кн.: Материалы 16-й конф. по изучению внутренних водоемов Прибалтики. Петрозаводск, 1971, с. 228–229.

Малахова Р.П., Аникиева Л.В. Материалы по зараженности сиговых Сямозера. – В кн.: Тез. отчет. сес. Учен. Совета СевНИОРХ. Петрозаводск, 1972, с. 142.

Малахова Р.П., Аникиева Л.В. О годовых изменениях количественного состава паразитофауны крупной ряпушки южной Карелии. – В кн.: Лимнология Северо-Запада СССР. Таллин, 1973, т. 2, с. 125–128.

Малахова Р.П., Аникиева Л.В. К биологии *Proteocephalus exiguus* у рыб подсемейства Coregoninae. – В кн.: Паразитологические исследования в Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск, 1976, с. 168–175.

Малахова Р.П., Иешко Е.П. Изменение паразитофауны рыб Сямозера за прошедшие 20 лет. – В кн.: Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск, 1977а, с. 185–199.

Малахова Р.П., Иешко Е.П. Паразитофауна рыб водоемов системы р. Каменной (бас. Белого моря). – В кн.: Биологические ресурсы района Костомукши, пути освоения и охраны. Петрозаводск, 1977б, с. 175–179.

Малахова Р.П., Титова В.Ф., Потапова О.И. Материалы к изучению коррелятивной связи между интенсивностью заражения ряпушки цестодой *Proteocephalus exiguus* и биологическими пока-

затолями хозяина. В кн.: Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск, 1972, вып. 1, с. 84-89.

М а л о в и ц к а я Л.М. Наблюдения над жизненным циклом *Eudiptomus gracilis*, *E. graciloides* Рыбинского водохранилища. - В кн.: Экология пресноводных беспозвоночных. М.; Л., 1965, с. 58-65.

М а л о в и ц к а я Л.М., С о р о к и н Ю.Н. К вопросу о питании некоторых видов диаптомид бактериями. - ДАН СССР, 1961, т. 136, вып. 4, с. 948-950.

М а р к е в и ч А.П. Паразитарные заболевания рыб и борьба с ними. Л.; М., 1934. 99 с.

М а р к е в и ч А.П. Паразитические веслоногие рыб СССР. Киев, 1956. 259 с.

М е д н и к о в Б.М. Биологическая разнокачественность кормовых организмов как фактор, определяющий рост рыб и состав промысловых комплексов. - Вопр. ихтиол., 1962, т. 2, вып. 2, с. 299-308.

М е д н и к о в Б.М. Экологические формы рыб и проблема симпатрического видообразования. - Зоол. журн., 1963, т. 42, вып. 1, с. 70-77.

М е т е о р о л о г и ч е с к и й ежемесячник Петрозаводской гидрометеорологической обсерватории. Л., 1970, ч. 2. 61 с.

М е т е о р о л о г и ч е с к и й ежемесячник Петрозаводской гидрометеорологической обсерватории. Л., 1973, ч. 2. 63 с.

М и т р о п о л ь с к и й В.И. Особенности биологии сфериид Верхневожских водохранилищ. Автореф. канд. дис. Л., 1970.

М о з г о в о й А.А. Основы нематодологии. Т. 2. Аскариды животных и человека и вызываемые ими заболевания. М., 1953. 351 с.

М о з г о в о й А.А., К о с и н о в а В.Г. К расшифровке цикла развития *Raphidascaris acus* (Ascaridata: Anisakidae) - паразита рыб. - В кн.: Материалы науч. конф. Всесоюз. о-ва гельминтологов. М., 1963, т. 1, с. 207-208.

М о н а к о в А.В. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных Copepoda. Автореф. докт. дис. Л., 1974.

Н и г и б и н а Л.Ф. Паразитофауна рыб "Нового Выгозера". - Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 42, с. 132-145.

О п р е д е л и т е л ь паразитов пресноводных рыб СССР / Под ред. Б.Е. Быховского. М.; Л., 1962, вып. 89. 776 с.

П а в л о в с к и й Е.Н., Г н е з д и л о в В.Г. Фактор множественности при экспериментальном заражении лентецом широким. - ДАН СССР, 1949, т. 67, вып. 4, с. 755-758.

П а в л о в с к и й Е.Н., Г н е з д и л о в В.Г. Внутривидовые и межвидовые отношения среди компонентов паразитоценоза кишечника хозяина. - Зоол. журн., 1953, т. 32, вып. 2, с. 165-174.

П е р в о з в а н с к и й В.Я. Сига *Coregonus lavaretus* (L.) в водоемах системы р. Каменной. - В кн.: Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск, 1982, вып. 3, с. 53-89.

П е р м я к о в Е.В., Р у м я н ц е в Е.А. Эколого-фаунистический анализ паразитов сига (*Coregonus lavaretus*). - В кн.: Экология паразитических организмов в биоценозах Севера. Петрозаводск, 1982, с. 51-59.

П е т р о ч е н к о В.И. Акантоцефалы домашних и диких животных. М., 1956, т. 1. 435 с.

П е т р у ш е в с к и й Г.К. О заражении рыб Онежского озера плероцеркоидами широкого лентеца. - Тр. Бородин. биол. ст. Л., 1933, т. 6, вып. 2, с. 71-75.

Петрушевский Г.К. Материалы по паразитологии рыб Карелии. 2. Паразиты рыб Онежского озера. — Учен. зап. Ленингр. пед. ин-та им. Герцена, 1940, т. 30, с. 133-184.

Петрушевский Г.К. О взаимоотношениях между некоторыми паразитами рыб. — В кн.: 8-е совещ. по паразитологическим проблемам. Л., 1955, с. 124.

Петрушевский Г.К., Бауер О.Н. Зоогеографическая характеристика паразитов рыб Сибири. — Изв. ВНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1948, т. 27, с. 217-231.

Петрушевский Г.К., Быховская И.Е. О распространении личинок широкого лентеда в рыбах Карелии. — Тр. Бородин. биол. ст. Л., 1933, т. 6, вып. 2, с. 4-26.

Петрушевский Г.К., Быховская И.Е. Материалы по паразитологии рыб Карелии. 1. Паразиты рыб озер района Кончезера. — Тр. Бородин. биол. ст. Л., 1935, т. 8, вып. 1, с. 15-77.

Петрушевский Г.К., Мосевич М.В., Шупаков И.Г. Фауна паразитов рыб рек Оби и Иртыша. — Изв. ВНИОРХ, 1948, т. 27, с. 67-96.

Петрушевский Г.К., Петрушевская М.Г. Достоверность количественных показателей при изучении паразитофауны рыб. — Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1960, т. 19, с. 333-343.

Петрушевский Г.К., Позднякова (Вихрова) М.Н., Шультман С.С. Паразиты рыб Браславских озер Белоруссии. — Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 42, с. 337-338.

Подболотова Т.И. Питание и этапы развития насоновской ряпушки. — В кн.: Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития. Мурманск, 1974, с. 161-162.

Подболотова Т.И., Потапова О.И. Питание крупной ряпушки (*Coregonus albula* L.) некоторых озер южной Карелии. — В кн.: Лососевые (*Salmonidae*) Карелии. Петрозаводск, 1972, вып. 1, с. 110-121.

Позднякова (Вихрова) М.Н. Паразиты рыб озера Пестово и Белое (Новгородской обл.). — Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 42, с. 335-336.

Покровский В.В. Ряпушка озер Карело-Финской ССР. Петрозаводск, 1953, 106 с.

Покровский В.В. Ряпушка как промысловый объект озерного хозяйства. — В кн.: Материалы совещ. по пробл. повышения рыбной продуктивности внутренних водоемов Карело-Финской ССР. Петрозаводск, 1954, с. 76-85.

Покровский В.В., Новиков П.И. Озера Карелии и их рыбохозяйственное значение. — В кн.: Озера Карелии. Петрозаводск, 1959, с. 9-85.

Потапова О.И. Краткие итоги изучения крупной ряпушки (*Coregonus albula* L.) озер южной Карелии. — В кн.: Лососевые (*Salmonidae*) Карелии. Петрозаводск, 1976, с. 55-69.

Потапова О.И. Крупная ряпушка *Coregonus albula* L. Л., 1978, 133 с.

Потапова О.И., Кожина Е.С., Титова В.Ф. Материалы по биологии крупной ряпушки некоторых „маточных“ водоемов южной Карелии. — В кн.: Гидробиологические и ихтиологические исследования внутренних водоемов Прибалтики, Вильнюс, 1968, с. 124-129.

Потапова О.И., Малахова Р.П., Силиванова Н.П., Стерлигова О.П. Данные по биологии и паразитофауне крупной ряпушки *Coregonus albula* L. Насоновского озера. — В кн.: Лососевые

(Salmonidae) Карелии, Петрозаводск, 1972а, вып. 1, с. 74–83.

Потапова О.И., Стерлигова О.П., Егорова Л.В. Изменение структуры стада и темпа роста ряпушки (*Coregonus albula* L.) Вендорского озера за 1964–1965 и 1967–1971 гг. – В кн.: Науч. конф. биологов Карелии, посвящ. 50-летию образования СССР. Петрозаводск, 1972б, с. 250–251.

Потапова О.И., Титова В.Ф. Изменение жирности крупной ряпушки в связи с созреванием гонад. – В кн.: Вопросы экологии животных, Петрозаводск, 1969, с. 61–68.

Правдин И.Ф. Сиги водоемов Карело-Финской СССР. М.; Л., 1954. 324 с.

Пронин Н.М. Годовые изменения зараженности паразитами селенгинской расы омуля. – Тр. Бурят. ин-та естествен. наук БФ СО АН СССР. Улан-Уде, 1977, с. 56–64.

Пугачев О.Н. Генезис паразитофауны лососевых рыб Евразии. – Паразитология, 1980, т. 14, вып. 5, с. 403–409.

Размашкин Д.А. Развитие тетракотиле из рыб Псковско-Чудского водоема. – В кн.: Гидробиология и рыбное хозяйство Псковско-Чудского озера. Таллин, 1966, с. 306–322.

Рауцкис Э.Ю. Паразиты основных промысловых рыб озера Дуся. – Тр. АН ЛитССР, 1970, В-2(52), с. 109–118.

Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М., 1980. 301 с.

Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П., Титова В.Ф., Бушман Л.Г., Иешко Е.П., Макарова Н.П., Малахова Р.П., Помазовская И.В., Смирнов Ю.А. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М., 1982. 248 с.

Розенберг А.И. Природная очаговость дифиллоботриозов в СССР. – В кн.: Биологические основы борьбы с трансмиссивными и паразитарными заболеваниями на Севере. Петрозаводск, 1972, с. 89–98.

Ройтман В.А. Популяционная экология гельминтов пресноводных биоценозов. – В кн.: Зоопаразитология. Популяционные и биоценотические аспекты изучения гельминтов. М., 1981, т. 7, с. 43–88.

Ройтман В.А., Казаков Б.Е. Некоторые аспекты изучения морфологической изменчивости гельминтов (на примере трематод рода *Azygia*). – В кн.: Цестоды и трематоды (морфология, систематика, экология). – Тр. ГЕЛАН, 1977, т. 27, с. 110–129.

Рокицкий Л.Ф. Биологическая статистика. Минск, 1973. 320 с.

Романов А.А. О климате Карелии. Петрозаводск, 1961. 140 с.

Ромейс Б. Микроскопическая техника. М., 1953. 718 с.

Румянцев Е.А. Паразитофауна ряпушки и плотвы озер системы Куйто. – Учен. зап. Карел. пед. ин-та. Петрозаводск, 1964, т. 15, с. 194–202.

Румянцев Е.А. Нахождение *Philonema sibirica* (Bauer, 1946) (Nematoda, Dracunculidae) у ряпушки озер Карелии. – Зоол. журн., 1965, т. 44, вып. 7, с. 1082–1083.

Румянцев Е.А. Паразитофауна ряпушки и плотвы озер Куйто и ее динамика в зависимости от возраста хозяина. – Учен. зап. Карел. пед. ин-та. Петрозаводск, 1966а, т. 19, с. 78–91.

Румянцев Е.А. Вариации паразитофауны ряпушки и плотвы в разные годы. – Тр. Карел. отд-ния ГосНИОРХ, 1966б, т. 4, вып. 2, с. 155–159.

Румянцев Е.А. Паразитофауна у ряпушки *Coregonus albula* L. разного возраста. – *Вопр. ихтиол.*, 1967, т. 7, вып. 1 (42), с. 169–176.

Румянцев Е.А. Паразиты сиговых – объектов рыбоводства в озерах Карелии. – В кн.: *Лимнология Северо-Запада СССР*. Таллин, 1973, т. 3, с. 61–64.

Румянцев Е.А. Паразитофауна сиговых (*Coregonidae*), интродуцируемых в Карелии. – В кн.: *Паразитологические исследования в Карельской АССР и Мурманской области*. Петрозаводск, 1976, с. 176–185.

Румянцев Е.А. Диплостомоз рыб в озерных хозяйствах Карелии и пути борьбы с ним. – *Паразитология*, 1978, т. 12, с. 487–492.

Румянцев Е.А., Пермьяков Е.В., Дрижаченко Е.Л. Паразитофауна рыб Пяозера. – В кн.: *Болезни рыб и борьба с ними*. М., 1979, вып. 23, с. 149–170.

Русакова С.А. Характеристика Вендюрско-Вохтозерских озер. – *Тр. Карел. отд-ния ГосНИОРХ*, 1968, т. 5, вып. 1, с. 183–191.

Рыжиков К.М., Сонин М.Д. Основные задачи экологических исследований гельминтов. – В кн.: *Проблемы общей гельминтологии*. М., 1976, с. 120–124. (Тр. ГЕЛАН; Т. 26).

Рылов В.М. Фауна СССР. Ракообразные. М.; Л., 1948, т. 3, вып. 3, 318 с.

Семенов В.Н. Некоторые данные по гидрологии озер Вохтозерско-Вендюрской группы. – В кн.: *Пятая сес. Учен. Совета по пробл. „Теоретические основы рационального использования, воспроизводства и повышения рыбных и нерыбных ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии“*. Петрозаводск, 1965, с. 104–106.

Сердюков А.М. *Diphyllbothrium dendriticum* Nitzsch, (1824) – паразит человека в Тюменской области. – *Паразитология*, 1972, т. 6, с. 419–425.

Сердюков А.М. Дифиллоботрииды Западной Сибири. Новосибирск. 1979. 120 с.

Скрябин К.И., Шихобалова Н.П., Соболев А.А. Определитель паразитических нематод. 1. Спирураты и филяриаты. М., 1949. 519 с.

Смирнова З.Н. Характеристика лососевой реки Писты (бассейн оз. Куйто). – В кн.: *Седьмая сес. Учен. Совета по пробл. „Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Карелии“*. Петрозаводск, 1968, с. 47–48.

Соколова В.А. Донная фауна Выгозерского водохранилища. – В кн.: *Гидробиология Выгозерского водохранилища*. Петрозаводск, 1978, с. 89–103.

Соколова В.А., Гордеева Л.И., Клюкина Е.А., Родькин В.И. Гидробиологическая характеристика озер Каменного и Лувозера. – В кн.: *Биологические ресурсы района Костомукши, пути освоения и охраны*. Петрозаводск, 1977, с. 161–174.

Стерлигова О.П. О кильце *Coregonus albula kiletz Michailowsky* Онежского озера. – В кн.: *Лососевые (Salmonidae) Карелии*. Петрозаводск, 1972, вып. 1, с. 70–73.

Стерлигова О.П. Корюшка *Osmerus eperlanus* (L.) и ее роль в ихтиофауне Сямозера. – *Вопр. ихтиол.*, 1979, т. 19, вып. 5 (118), с. 793–800.

Стерлигова О.П., Егорова Л.В., Силиванова Н.П., Аникиева Л.В. Данные по биологии и паразитофауне зимненерестующей ряпушки *Coregonus albula* L. Риндозера (бас. р. Су-

ны). - В кн.: Природные ресурсы Карелии и пути их рационального использования. Петрозаводск, 1973, с. 111-112.

Судариков В.Е., Шигин А.А. К методике работы с метатеркариями трематод отряда *Strigeidida*. - Тр. ГЕЛАН, 1965, т. 15, с. 158-166.

Супруга В.Г., Мозговой А.А. Биологические особенности *Raphidascaris acus* (Anisakidae, Ascaridata) - паразита пресноводных рыб. - Паразитология, 1974, т. 8, с. 494-503.

Телль Х.И. О паразитах рыб Чудского озера. - Тр. Карел. отд-ния ГосНИОРХ, 1968, т. 5, вып. 1, с. 560-569.

Титова В.Ф. Многотычинковый сиг Сямозера. Петрозаводск, 1973. 98 с.

Титова В.Ф., Стерлигова О.П. Ихтиофауна. - В кн.: Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования, Петрозаводск, 1977, с. 125-185.

Титова В.Ф., Стерлигова О.П. Изменения в структуре популяций сиговых Сямозера под влиянием эвтрофикации. - В кн.: Тез. докл. Второго Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Петрозаводск, 1981, с. 101-103.

Титова С.Д. Паразиты рыб Западной Сибири. Томск, 1965. 172 с.

Тихомиров А.И. Классификация озер умеренной зоны по термическому режиму. - В кн.: Режим озер. Вильнюс, 1970, с. 174-185.

Федоров К.П. Математические методы изучения популяций паразитов. - В кн.: Итоги науки и техники ВИНТИ. Зоопаразитология. М., 1981, т. 7, с. 134-184.

Филимонова З.И. Низшие ракообразные планктона озер Карелии. - В кн.: Фауна озер Карелии. М.; Л., 1965, с. 111-146.

Филимонова З.И., Смирнов Ю.А. О зоопланктоне озерно-речных систем Западной Карелии. - В кн.: Лососевые (*Salmonidae*) Карелии. Петрозаводск, 1976, вып. 2, с. 131-137.

Фрезе В.И. Протеоцефалаты - ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. М., 1965. 438 с.

Фрезе В.И. Лентецы Европы. (Экспериментальное изучение полиморфизма). - В кн.: Цестоды и трематоды (морфология, систематика, экология). М., 1977, с. 174-204. (Тр. ГЕЛАН; Т. 27).

Фрезе В.И., Казakov Б.Е. Новый вид цестоды из рода *Proteocephalus* (*Cestoidea: Proteocephalata*) от ряпушки (*Coregonus albula* L.) Европейского Севера СССР. - Тр. ГЕЛАН, 1968, т. 20, с. 171-175.

Фрейндинг В.А. Термика и элементы гидрофизики озер Заонежья. - В кн.: Вопросы гидрологии, озераведения и водного хозяйства Карелии. Л., 1965, с. 79-82. (Тр. СевНИИГиМ; Вып. 23).

Фрейндинг В.А., Васильева В.П., Литинская К.Д., Маслова Н.П., Мартынова Н.Н., Поляков Ю.К. Гидрологический и гидрохимический режим Сямозера. - В кн.: Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск, 1977, с. 5-43.

Фролова Е.Н. Личинки трематод в моллюсках озер южной Карелии. Л., 1975. 183 с.

Харкевич Н.С. Влияние сточных вод Сегежского целлюлозно-бумажного комбината на химический состав и качество вод реки Сегежи и Выгозера. - В кн.: Вопросы гидрологии, озераведения и водного хозяйства Карелии. Петрозаводск, 1969, с. 30-59.

Харкевич Н.С., Сабылина А.В., Илышева А.Н. О сезонной динамике содержания органических веществ в воде Топо-Пяозерского и Ковдорского водохранилищ. - В кн.: Тез. докл. Республ. конф. по пробл. рыбохозяйственных исследований внутренних водоемов Карелии. Петрозаводск, 1979, с. 197-198.

Хотеновский И.А. О применении методики, предложенной Чабом (1962), для изготовления тотальных препаратов из трематод. - Зоол. журн., 1966, т. 45, вып. 11, с. 1720-1721.

Хотеновский И.А. Методика изготовления препаратов из диплосомов. - Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 7, с. 1079-1080.

Чеченков А.И. Изменение физиологического состояния ряпушки *Coregonus albula* L. во время созревания гонад. - Вопр. ихтиол., 1973, т. 13, вып. 3 (80), с. 436-443.

Чеченков А.И. Особенности физиолого-биохимического состояния ряпушки *Coregonus albula* L. в различные периоды годового цикла. Автореф. канд. дис. Петрозаводск, 1974.

Чиждова Т.П., Гофман-Кадошников П.Б., Кравцов Э.Г. Плероцеркоиды рыб в Карелии и вопрос об их эпидемиологическом значении. - Мед. паразитол. и паразитар. болезни, 1962, т. 31, вып. 2, с. 213-223.

Чиждова Т.П., Кравцов Э.Г. Роль чаек в распространении дифиллоботриоза в карельском озере. - Тр. 1-го Москов. мед. ин-та, 1965, т. 41, с. 60-62.

Шапошникова Г.Х. История расселения сигов полиморфного вида и некоторые соображения о его внутривидовой дифференциации. - В кн.: Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л., 1977, с. 78-86.

Шигин А.А. О видовом составе метацеркариев рода *Diplostomum* пресноводных рыб юга европейской части СССР и некоторые вопросы их видовой диагностики. - В кн.: Проблемы паразитологии. Киев, 1967, с. 508-510.

Шигин А.А. Систематический обзор метацеркариев рода *Diplostomum* - паразитов рыб дельты Волги и Рыбинского водохранилища. - Тр. Астрахан. запovedника, 1968, вып. 11, с. 275-324.

Шигин А.А. Метацеркарии рода *Diplostomum* фауны СССР. - Паразитология, 1976, т. 10, вып. 4, с. 346-351.

Ширкова А.П. Чудской сиг. - Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 83, с. 68-76.

Шишко С.А. Характеристика зоопланктона Вендурско-Вохтозерских озер. - В кн.: Пятая сес. Учен. Совета по пробл. "Теоретические основы рационального использования рыбных и нерыбных ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии". Петрозаводск, 1965, с. 75-77.

Штейн Г.А. Материалы по паразитофауне водных членистоногих некоторых озер Карелии. 3. Личинки скребней (*Acanthocephala*) из ракообразных. - В кн.: Экологическая паразитология. Л., 1959а, с. 195-204.

Штейн Г.А. К вопросу о жизненном цикле и условиях обитания нематод *Rhabdochona denudata* (Dujardin, 1845). - ДАН СССР, 1959б, т. 127, вып. 6, с. 1320-1321.

Шульман С.С. Зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб Советского Союза. - В кн.: Основные проблемы паразитологии рыб. Л., 1958, с. 184-230.

Шульман С.С. Паразитофауна рыб Сямозерского группы озер. - Тр. Сямозерской комплексной экспедиции. Т. 2. Ихтиология, гидробиология и паразитология. Петрозаводск, 1962, с. 173-244.

- Шульман С.С. Микроспоридии фауны СССР. М.; Л., 1966. 507 с.
- Шульман С.С., Берениус Ю.Н., Захарова Э.А. Паразитофауна локальных стад некоторых рыб Сямозера. – Тр. Карел. фил. АН СССР, 1959, вып. 14, с. 47–71.
- Шульман С.С., Добровольский А.А. Паразитизм и смежные с ним явления. – Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1977, т. 27, с. 230–249.
- Шульман С.С., Малахова Р.П., Рыбак В.Ф. Сравнительно-экологический анализ паразитов озер Карелии. Л., 1974. 108 с.
- Шульман С.С., Подлипаев С.А. Положение Cnidosporidia в системе Protozoa. – В кн.: Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Л., 1980, с. 85–102. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 94).
- Шульман С.С., Рыбак В.Ф. Изменения паразитофауны рыб Пертозера и Кончезера за длительный промежуток времени. – В кн.: Вопросы паразитологии Карелии. Петрозаводск, 1971, с. 24–54. (Тр. Карел. фил. АН СССР; Вып. 30).
- Шульман С.С., Рыбак В.Ф. Итоги эколого-паразитологического исследования рыб пресноводных водоемов Карелии. – В кн.: К природной очаговости паразитарных и трансмиссивных заболеваний в Карелии. М.; Л., 1964, с. 3–20.
- Шульман С.С., Шульман-Альбова Р.Е. Паразиты рыб Белого моря. М.; Л., 1953. 192 с.
- Шульц Р.С., Гвоздев Е.В. Основы общей гельминтологии. М., 1972, т. 2. 515 с.
- Шустов Ю.А. Определение величины суточных рационов молоди лосося (*Salmo salar* L.) в естественных условиях. – Изв. ГосНИОРХ, 1976, т. 112, с. 129–132.
- Якушев В.Ю., Чижов В.С. Опыт моделирования процесса расселения *Proteocephalus percae* (Cistodea: Proteocephalidae) в популяции окончательных хозяев. – Паразитология, 1982, т. 16, с. 365–376.
- Alexander C.C. A new species of *Proteocephalus* (Cestoda) from Oregon trout. – J. Parasitology, 1951, vol. 37, p. 160–164.
- Anscombe F.J. Sampling theory of the negative binomial and logarithmic series distributions. – Biometrika, 1950, vol. 37, N 3–4, p. 358–382.
- Andersen K. Studies of the helminth fauna of Norway. 17. Morphological comparison of *Diphyllbothrium dendriticum* Nitzsch, 1824, *D. norvegicum* Vik, 1957 and *D. latum* (Linne, 1758) (Cestoda: Pseudophyllidea). – Norw. J. Zool., 1971, vol. 19, p. 21–36.
- Andersen K. Studies of the helminth fauna of Norway. 21. The influence of population size (intensity of infection) on morphological characters in *Diphyllbothrium dendriticum* Nitzsch in the golden hamster (*Mesocricetus auratus* Waterhouse). – Norw. J. Zool., 1972a, vol. 20, p. 1–7.
- Andersen K. Studies of the helminth fauna of Norway. 24. The morphology of *Diphyllbothrium ditremum* (Creplin, 1825) from the golden hamster (*Mesocricetus auratus* Waterhouse, 1839) and a comparison with *D. dendriticum* (Nitzsch, 1824) and *D. latum* (L., 1758) from the same final host. – Norw. J. Zool., 1972b, vol. 20, p. 255–264.

A n d e r s e n K. Studies of the helminth fauna of Norway. 34. The morphological stability of *Diphyllbothrium* Cobbold. A comparison of adult *D. dendriticum* (Nitzsch), *D. latum* (L.) and *D. ditremum* (Creplin) developed in different hosts. - *Norw. J. Zool.*, 1975a, vol. 23, p. 45-53.

A n d e r s e n K. Ultrastructural studies on *Diphyllbothrium ditremum* and *D. dendriticum* (Cestoda, Pseudophyllidae) with emphasis on the scolex tegument and the tegument in the area around the genital atrium. - *Z. Parasitenk.*, 1975b, Bd 46, N 4, S. 253-264.

A n d e r s e n K. The functional morphology of the scolex of *Diphyllbothrium* Cobbold (Cestoda, Pseudophyllidae). A scanning electron and light microscopical study on scolex of adult *D. ditremum* (Creplin). - *J. Parasitol.*, 1975c, vol. 5, N 5, p. 487-493.

A n d e r s o n R.M. Seasonal variation in the population dynamics of *Caryophyllaeus laticeps*. - *Parasitology*, 1976, vol. 72, p. 281-305.

B e n e d i c t H.M. On the structure of two fish tapeworms from the genus *Proteocephalus* Weinland, 1858. - *J. Morphol.*, 1900, vol. 16, p. 337-368.

B l i s s Ch. I., F i s h e r R.A. Fitting the negative binomial distribution to biological data and note on the efficient fitting of the negative binomial. - *Biometrika*, 1953, vol. 9, N 2, p. 176-200.

B ö r g s t r o m R., L i e n L. Studies of the helminth fauna of Norway. 30. Description of *Proteocephalus* sp. Weinland, 1958 (Cestoda: Proteocephala) in brown trout *Salmo trutta* L. from Southern Norway. - *Norw. J. Zool.*, 1973, vol. 21, N 4, p. 293-297.

B y l u n d G. Experimentell undersökning av *Diphyllbothrium dendriticum* (=D. norvegicum) från norra Finland. - *Parasitol. Inst. Soc. Sci. Fenn. Tiedoksianto-Information*, 1969, vol. 10, p. 3-17.

B y l u n d G. Experimentell undersökning av *Diphyllbothrium ditremum* (=D. osmeri). - *Parasitol. Inst. Soc. Sci. Fenn. Tiedoksianto-Information*, 1971, vol. 12, p. 10-18.

B y l u n d G. Observations on the taxonomic status and the biology of *Diphyllbothrium ditremum* (Creplin, 1825) (=D. osmeri) (von Linstow, 1878). - *Acta Acad. Aboensis*, 1973, ser. B, vol. 33 (19), p. 1-181.

B y l u n d G. The taxonomic significance of embryonic hooks in four European *Diphyllbothrium* species (Cestoda, Diphyllbothriidae). - *Acta Zool. Fenn.*, 1975a, vol. 142, p. 1-22.

B y l u n d G. Delimitation and characterization of European *Diphyllbothrium* species. - *Abo Dep. Biol.; Abo Acad.*, 1975b, p. 1-23.

C h u b b J.C. Acetic acid diluent and dehydrant in the preparation of whole, stained helminths. - *Stain Technol.*, 1962, vol. 37, N 3, p. 179-182.

C h u b b J.C. Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. Pt 1. Monogenea. - In: *Advances in Parasitology*. London; New York; San Francisco, 1977, vol. 15, p. 133-199.

C o n n o r R.S. A study of the seasonal cycle of *Proteocephalus*, cestode *Proteocephalus stizostethi* Hunter and Bangham found in the yellow pikeperch *Stizostedion vitreum vitreum* (Mitchill). - *J. Parasitol.*, 1953, vol. 39, N 6, p. 621-624.

C o o p e r A.R. Contributions to the life history of *Proteocephalus ambloplitis* Leidy, a parasite of the black bass. - *Contrib. Can. Biol.*, 1915, fasc. 2, p. 177-194.

C r o f t o n N.D. A quantitative approach to parasitism. - *Parasitology*, 1971, vol. 63, N 3, p. 179-193.

D o b b y J.M., J a r e c k a L. Redescription d'un *Proteocephalus* (Cestode) parasite du poisson *Coregonus fera*, en provenance du lac Lemán. Problèmes posés par la diagnose spécifique des cestodes du genre *Proteocephalus*. - *Bull. Soc. Zool. France*, 1964, vol. 89, p. 675-687.

E s c h G.W. Impact of ecological succession on the parasite fauna in centrarchids from oligotrophic and eutrophic ecosystems. - *Amer. Midl. Nat.*, 1971, vol. 86, p. 160-168.

G r e s s o n R.A., C o r b e t t M.P. A morphological study of a fish tapeworm *Proteocephalus pollanicola*. - *Parasitology*, 1954, vol. 44, N 1-2, p. 34-49.

G u t t o w a A. Proba eksperymentalnego ustalenia glownego pierwszego zywiciela posredniego bruzdoglowca szerokiego - *Diphyllbothrium latum* (L.) dla terenu Polski. - *Acta parasitol. pol.*, 1956 (1957), vol. 4, N 20-23, p. 781-802.

G u t t o w a A. Experimental investigations on the systems „procercoide of *Diphyllbothrium latum* (L.)-Copepoda”. - *Acta parasitol. pol.*, 1961, vol. 9, p. 371-408.

H a l v o r s e n O. Studies of the helminth fauna of Norway. 8. An experimental investigation of copepods as first intermediate hosts for *Diphyllbothrium norvegicum* Vik (Cestoda). - *Nytt. Mag. Zool.*, 1966, vol. 13, p. 83-117.

H a l v o r s e n O. Studies of the helminth fauna of Norway. 15. On the taxonomy and biology of plerocercoids of *Diphyllbothrium* Cobbold, 1858 (Cestoda, Pseudophyllidae) from north-western Europe. - *Nytt. Mag. Zool.*, 1970, vol. 18, p. 113-174.

H a l v o r s e n O., A n d e r s e n K. Some effects of population density in infections of *Diphyllbothrium dendriticum* (Nitzsch) in golden hamster (*Mesocricetus auratus* Waterhouse) and common gull (*Larus canus* L.). - *Parasitology*, 1974, vol. 69, N 2, p. 149-160.

H a l v o r s e n O., W i s s l e r K. Studies of the helminth fauna of Norway. 28. An experimental study of the ability of *Diphyllbothrium latum* (L.), *D. dendriticum* (Nitzsch) and *D. ditremum* (Creplin) (Cestoda, Pseudophyllidae) to infect paratenic hosts. - *Norw. J. Zool.*, 1973, vol. 21, N 3, p. 201-210.

H o p k i n s C.A. Seasonal variations in the incidence and development of the cestode *Proteocephalus filicollis* (Rud. 1810) in *Gasterosteus aculeatus* (L., 1766). - *J. Parasitol.*, 1959, vol. 49, p. 529-542.

H u n t e r G.W. Contribution to the life history of *Proteocephalus ambloplitis* (Leidy). - *J. Parasitol.*, 1928, vol. 14, p. 229-242.

J ä ä s k e l ä i n e n V. Über die Nahrung und die Parasiten der Fische in Ladogasee nebst einem Verzeichnis der in Finnland bisher konstatierten Fischhelminthen nach ihren Wirten geordnet. - Ann. Acad. Sci. Fenn., ser. A., 1921, vol. 14 (3). 55 p.

J a r e c k a L. Larwy Tasiemcow w jeziorze Goldapiwo. - Wiad. parasitol., 1956, vol. 11, N 5, p. 203-204.

K a b a t a Z. Revision of the genus *Salmincola* Wilson, 1915 (Copepoda: Lernaeopodidae). - J. Fish. Res. Bd. Can., 1969, vol. 26, p. 2987-3041.

K e n n e d y C.R. Population biology of the cestode *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas, 1871) in dace *Leuciscus leuciscus* (L.) of the River Avon. - J. Parasitol., 1968, vol. 54, p. 538-543.

K e n n e d y C.R. The importance of parasite mortality in regulating the population size of the acanthocephalan *Pomphorhynchus laevis* in goldfish. - J. Parasitol., 1974, vol. 68, p. 93-101.

(K e n n e d y K.) К е н н е д и К. Экологическая паразитология. М., 1978. 230 с.

K e n n e d y C.R., H i n e P.M. Population biology of the cestode *Proteocephalus torulosus* (Batsch) in dace *Leuciscus leuciscus* (L.) of the River Avon. - J. Fish. Biol., 1969, vol. 1, N 3, p. 209-219.

K l e i n B.M. The "dry" silver method and its proper use. - J. Protozool., 1958, vol. 5, N 2, p. 99-104.

K o r p a c z e w s k a W. *Diphyllobothrium dendriticum* Nitzsch, 1824 from lake Northern Mamry, Poland. - Bull. Acad. Pol. Sci., Cl. 11. Ser. Sci. Biol., 1958, vol. 6 (7), p. 299-303.

K o z i c k a J. Some observation on the infection of *Coregonus albula* Linné with *Ichthyotaenia longicollis* Rudin. - Med. weteryn., 1949, vol. 5 (6), p. 438-441.

K o z i c k a J. Plerocercoid *Diphyllobothrium* species from *Coregonus albula* L. - Bull. Acad. Pol. Sci., Cl. 11. Ser. Sci. Biol., 1958, vol. 6 (5), p. 209-213.

K u c z k o w s k i St. Die Entwicklung im Genus *Ichthyotaenia* Lönnb. Ein Beitrag zur Cercomertheorie auf Grund experimenteller Untersuchungen. - Bull. acad. pol. sci. let., ser. B, 1925, p. 423-446.

K u i t u n e n - E k b a u m E. *Philonema oncorhynchi* nov. gen. et spec. - Contrib. Can. Biol. Fish. New Ser., 1933, vol. 8, p. 71-75.

L a R u e G.R. A revision of the cestode family Proteocephalidae. - Zool. Anz., 1911, Bd 38, S. 473-482.

L a R u e G.R. A revision of the cestode family Proteocephalidae. - Illinois Biol. Monogr., 1914. 349 p.

L a w l e r G.H. Parasites of coregonid fishes. - In: Biology of coregonid fishes. Winnipeg, 1970, p. 279-310.

L o m J. Ectoparasitic Trichodiniids from freshwater fish in Czechoslovakia. - Acta Soc. Zool. Bohemoslov., 1961, vol. 25, p. 215-228.

M a l m b e r g G. Om förekomsten av *Gyrodactylus* på svenska fiskar. - Skrift. utg. Södra Sver. Fish., Arsskr., 1956, p. 19-46.

M a r g o l i s L., A r t h u r J.R. Synopsis of the parasites of fishes of Canada. - Bull. Fish. Res. Can., Ottawa, 1979, Bull. 199, 270 p.

M i c h a j l o w W. Species of the genus *Triaenophorus* (Cestoda) and their hosts in various geographical regions. - Acta parasitol. pol., 1962, vol. 10 (1), p. 1-36.

M o l n a r K. Untersuchungen über die jahreszeitlichen Schwankungen in der Parasitenfauna des Kaulbarsches und des Zanders im Balaton mit besonderer Berücksichtigung der Gattung *Proteocephalus*. - Angew. Parasitol., 1966, Bd 7, N 2, S. 65-77.

N y b e l i n O. Zur postembryonalen Entwicklungsgeschichte der *Acanthocephalen*. - Zool. Anz., 1923, Bd 58 (1-2), S. 32-36.

N y b e l i n O. Zur postembryonalen Entwicklungsgeschichte der *Acanthocephalen*. 2. - Zool. Anz., 1924, Bd 61 (7-8), S. 190-193.

O l s o n R.E. The life cycle of *Cotylurus erraticus* (Rudolphi, 1809) Szidat, 1928 (Trematoda: Strigeidae). - J. Parasitol., 1970, vol. 56, p. 55-63.

P a l i n g J.E. The population dynamics of the monogenean gill parasite *Discocotyle sagittata* Leuckart on Windermere trout *Salmo trutta* L. - J. Parasitol., 1965, vol. 55, N 4, p. 667-694.

P a l i n g J.E. The manner of infection of trout gills by the monogenean parasite *Discocotyle sagittata*. - J. zool. Lond., 1969, vol. 159, p. 293-309.

P e c o r i n i M.G. Larve di cestodi nei copepodi del Lago Maggiore. - Mem. Inst. Ital. hidrobiol., 1959, vol. 11, p. 213-238.

P e n n y c u i c k L. Frequency distributions of parasites in a population of three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L., with particular reference to the negative binomial distribution. - Parasitology, 1971, vol. 63, N 3, p. 389-406.

P e t e r s s o n Å. The cestoda fauna of the genus *Coregonus* in Sweden. - Inst. freshwater res., Drottningholm, 1971a, vol. 51, p. 124-183.

P e t e r s s o n Å. The effect of lake regulation on population of cestodan parasites of Swedish whitefish *Coregonus*. - Oikos, 1971b, vol. 22, N 1, p. 74-83.

P r i e m e r J. Zum Lebenszyklus von *Proteocephalus neglectus* (Cestoda) aus Regenbogenforellen *Salmo gairdneri*. - Angew. Parasitol., 1980, Bd 21, S. 125-133.

S o l t y n s k a M. Fish tapeworms in Puck Bay. - Acta parasitol. pol., 1964, vol. 10, N 3, p. 13-26.

V a l t o n e n T. Infestation of *Coregonus nasus* (Pallas) sensu Swärdson in the Bothnian Bay by larvae (*Tetracotyle intermedia* Hughes) of *Cotylurus erraticus* Rud. (Trem.). - Aquilo, Ser. Zool., 1977, vol. 17, p. 34-36.

V i k R. Studies of the helminth fauna of Norway. 1. Taxonomy and ecology of *Diphyllbothrium norvegicum* n. sp. and the plerocercoid of *Diphyllbothrium latum* (L.). - Nytt. Mag. Zool., 1957, vol. 5, p. 25-93.

V i k R. Studies of the helminth fauna of Norway. 4. Occurrence and distribution of *Eubothrium crassum* (Bloch, 1779) and *E. salvelini* (Schränk, 1790) (Cestoda) in Norway with notes on their life cycles. - *Nytt. Mag. Zool.*, 1963, vol. 11, p. 47-73.

V i k R. Studies of the helminth fauna of Norway. 5. Plerocercoids of *Diphyllobothrium* sp. from the Rössaga water system, Nordland Country. - *Nytt. Mag. Zool.*, 1964a, vol. 12, p. 1-9.

V i k R. The genus *Diphyllobothrium*. An example of the interdependence of systematics and experimental biology. - *Expl. Parasitol.*, 1964b, vol. 15, N 4, p. 361-380.

V i k R., H a l v o r s e n O., A n d e r s e n K. Observations on *Diphyllobothrium* plerocercoids in three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L. from the River Elbe. - *Nytt. Mag. Zool.*, 1969, vol. 17, p. 75-80.

V o g t K. Experimentelle Untersuchungen über die Gründe von Masseninfektion mit Plerocerkoiden des Fischbandwurms *Trienophorus nodulosus*. - *Ztschr. Fischerei*, 1938, Bd 36, N 2, S. 193-224.

W i k g r e n B.J. Notes on the taxonomy and occurrence of plerocercoids of *Diphyllobothrium dendriticum* Nitzsch, 1824 and *D. osmeri* (v. Linstow, 1878). - *Comm. Biol. Soc. Sci. Fenn.*, 1964, vol. 27 (6), p. 1-26.

W i k g r e n B.J., B y l u n d G. Identifieringen av diphyllobothrida plerocerkoider. - *Parasitol. Inst. Soc. Sci. Fenn. Tiedoksianto-Information*, 1964, vol. 2, p. 1-27.

W i k g r e n B.J., M u r o m a E. Studies on the genus *Diphyllobothrium*. A revision of the Finnish finds of diphyllobothriid plerocercoids. - *Acta Zool. Fenn.*, 1956, vol. 93, p. 1-22.

W i l l e m s e J.J. The genus *Proteocephalus* in the Netherlands. - *J. Helminthol.*, 1969, vol. 43, N 1, p. 207-222.

W i ś n i e w s k i W.L. Zagodnienia biocenologiczne w parazytologii. - *Wiadom. Parazytol.*, 1955, vol. 1-2 (55), p. 7-41.

W i ś n i e w s k i W.L. Characterisation of the parasite fauna of an eutrophic lake. (Parasitofauna of the biocoenosis of Druzno Lake. Pt 1.). - *Acta parasitol. pol.*, 1958, vol. 6, N 1, p. 1-61.

W o o t t e n R. Occurrence of the metacercaria of *Cotylurus erraticus* (Rudolphi, 1809) Szidat, 1928 (Digenea: Strigeidae) in brown trout *Salmo trutta* L. and rainbow trout *S. gairdneri* Richardson, 1836 from Hanningfield Reservoir Essex. - *J. Helminthol.*, 1973, vol. 47, N 4, p. 389-399.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ПАРАЗИТОВ

- Acanthocephalus lucii* 45, 76
Allocreadiidae 33
Allocreadium isoporum 33
Amhicotylidae 25
Anisakidae 39
Apiosoma campanulata 21, 62
 - *piscicola* 21, 51, 62
Argulidae 47
Argulus foliaceus 47
Azygiidae 32
Azygia lucii 32
Bucephalidae 30
Bucephalus polymorphus 30, 140

Caligidae 46
Caligus lacustris 46
Camallanidae 42
Camallanus lacustris 42, 51,
 61-63, 65, 66, 74, 76
 - *truncatus* 42-43, 76
Capillariidae 43
Capillaria salvelini 43, 51, 63,
 138
Ceratomyxidae 18
Chloromyxum coregoni 18, 62,
 74-76
 - *truttae* 19, 62,
 138
Corynosoma semerme 45, 141
Cotylurus 65, 72, 74, 75
 - *erraticus* 35, 36, 50-
 56, 59, 61, 63, 65, 66, 73,
 114-117
 - *pileatus* 34, 35
Crepidostomum farionis 33, 34,
 50, 51, 60, 61, 63, 65, 66,
 70-75, 138-139
Cucullanidae 43
Cucullanus truttae 43, 138
Cyathocephalidae 26

Cyathocephalus truncatus 26,
 50, 52, 54-60, 62, 71,
 73-76, 137, 143
Cystidicola farionis 40, 41,
 50-58, 61, 63, 73, 138,
 139, 143
Cystidicoloides tenuissima 41,
 138
Dendrosomidae 21
Desmidocercidae 42
Desmidocercella sp. 42, 51,
 61, 63
Diplozoidae 23
Diplozoon paradoxum 23, 140
Diphyllbothriidae 27, 28
Diphyllbothrium ditremum 4,
 27, 28, 50-52, 60-62, 65,
 66, 72, 76, 114-117
 - *dendriticum*
 27, 28, 73, 74, 76
Diplostomatidae 36
Diplostomum spathaceum 36,
 51, 52, 59, 63, 66
Diplostomum sp. 37-38, 59, 66,
 73, 76
Discoctylidae 10
Discoctyle sagittata 5, 10, 23,
 50-53, 60-62, 73, 74, 76,
 114-119, 138-140
Dracunculidae 43

Echinorhynchidae 44
Echinorhynchus borealis 44, 55,
 56
Eimeridae 17
Eimeria sp. 17
Ergasilidae 45
Ergasilus briani 46, 63
 - *sieboldi* 46, 60, 61,
 63, 66, 143

- Eubothrium crassum* 25, 26, 71,
 73, 137, 138, 140
 salvelini 25, 137,
 138, 140
Glochidium sp. 45
Glugea hertwigi 17, 62, 66,
 77, 141
 Gorgoderidae 30
 Gyrodactylidae 22
Gyrodactylus lavareti 22, 137
Henneguya zschokkei 5, 19,
 50-52, 60, 61, 66, 71-76
 Karatomorphidae 17
 Lernaepodidae 46
Leptotheca krogiusi 18, 138
Metechinorhynchus salmonis
 44, 45, 54-58, 63, 71, 73
 74, 76, 138-140, 143
 Myxididae 18
Myxidium salmonis 18
Myxidium sp. 18
 Myxobolidae 19
Myxobolus dispar 19, 140
Myxobolus sp. 19
Neascus brevicaudatus 39, 65,
 66, 143
 Neoechinorhynchidae 43
Neoechinorhynchus rutili 44,
 65, 66
 Nosematidae 17
Octomitus truttiae 17
Philonema sibirica 43, 51, 61,
 63, 138, 140
Phyllodistomum conostomum
 30-33, 50-52, 60, 61, 63,
 65, 66, 70-73, 75, 76, 138
 Piscicolidae 45
Piscicola geometra 45
 Polymorphidae 45
 Proteocephalidae 29
Proteocephalus exiguus 4, 10,
 29, 50-52, 54-57, 59-61,
 63, 65, 66, 68, 69, 73, 74,
 76, 78-113, 120-138, 142
Raphidascaris acus 39, 50-57,
 59, 61, 63, 73, 76, 114-117
 Rhabdochonidae 40
Rhabdochona denudata 40, 51,
 63, 76
Rhipidocotyle illense 30, 140
 Salmincola coregonorum 46-47,
 50, 51, 53, 60, 61, 63, 137
 extensus 47, 75, 137
 - *extumescens* 47, 137
 Sphaerosporidae 18
Sphaerospora sp. 18
 Scyphidiidae 21
Sphaerostoma sp. 34, 138
 Triaenophoridae 24
Triaenophorus nodulosus 13, 24
 - *crassus* 24, 25,
 50-53, 56, 61, 62, 66, 71-
 75, 77, 141
Trichodina spathulata 22
 - *pediculus* 22
 nigra 22
 - *domerguei* 22
Trichodinella epizootica 22
Trichophrya piscium 21, 49,
 51, 52, 60-62
Tripartiella copiosa 22, 51,
 60-62
 incisa 22, 62
Tylodelphys clavata 38, 39,
 51-57, 59, 61, 63, 65, 66,
 70, 71, 76, 77
 Unionidae 45
 Urceolariidae 10
Zschokkella nova 18, 140

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Введение	3
Условия обитания сиговых рыб и особенности их биологии	7
Материал и методы	10
Систематический обзор паразитов сиговых рыб	17
Эколого-фаунистический анализ паразитов сиговых рыб	48
Паразитофауна европейской ряпушки <i>Coregonus albula</i> L.	58
Популяция и динамика численности паразитов	76
Популяционная биология цестоды <i>Proteocephalus exiguus</i>	76
Опыт использования негативного биномиального распределения в качестве модели частотного распределения паразитов	106
Популяционная изменчивость паразитов рыб	118
Заключение	137
Литература	145
Указатель латинских названий паразитов	164