

УДК 576.89:597.552.3

ПАРАЗИТЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ КОРЮШКИ *OSMERUS EPERLANUS* (L.) ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

| | |
|--|---|
| АНИКИЕВА Лариса Васильевна | <i>Институт биологии Карельского научного центра РАН,</i> <i>anikieva@krc.karelia.ru</i> |
| СОКОЛОВ Сергей Геннадьевич | <i>Институт биологии Карельского научного центра РАН. Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,</i> <i>sokolovsg@mail.ru</i> |
| МАМОНТОВА Ольга Владимировна | <i>Институт биологии, экологии и агротехнологий ПетрГУ,</i> <i>matmontova@petrsu.ru</i> |
| ПАРШУКОВ Алексей Николаевич | <i>Институт биологии Карельского научного центра РАН,</i> <i>aleksey.nik.parshukov@gmail.com</i> |

Ключевые слова:
озеро Ладожское
эвтрофирование
Osmerus eperlanus
паразитофауна

Аннотация: Изучена фауна паразитов европейской корюшки *Osmerus eperlanus* (L.) – промыслового вида рыб Ладожского озера. Проведен сравнительный анализ изменений паразитофауны европейской корюшки за многолетний период. Установлено, что структурная перестройка в паразитофауне ладожской корюшки проявляется в снижении видового богатства за счет исчезновения типичных видов паразитов олиготрофных озер. Состав руководящего комплекса паразитов ладожской корюшки формируют эвригостальные виды с широким кругом хозяев. Изменение численности и структуры зоопланктона и зообентоса (кормовой базы ладожской корюшки) вызывает снижение численности паразитов со сложным циклом развития. Показано, что изменения в видовом составе паразитов корюшки адекватно отражают тренд общих изменений в состоянии экосистемы Ладожского озера под влиянием антропогенного фактора.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: К. А. Корляков

Получена: 19 января 2018 года

Подписана к печати: 27 марта 2018 года

Введение

Озеро Ладожское – самый крупный пресноводный водоем в Европе. Его общая площадь 18135 км², средняя глубина – 46,9 м, максимальная – 230 м. Вместе с озерами Онежское, Сайма, Ильмень Ладожское озеро образует Европейскую систему великих озер, которая через р. Неву имеет сток в Балтийское море. Ладожское озеро замыкает систему великих

озер, в связи с чем площадь его водосбора почти в 15 раз превышает площадь озера.

От других великих озер Европы Ладожское озеро отличается высоким разнообразием флоры и фауны. На формирование современной водной флоры и фауны Ладожского озера существенное влияние оказали оледенения, морские трансгрессии, тектонические процессы, а также похолодание и потепление в послеледниковый период. Яв-

ляясь остатком моря, Ладожское озеро сохранило целый ряд морских видов (тюлень, ледовитоморская рогатка, бентосные реликтовые ракообразные *Monoporeia affinis* (Lindstr.), *Mysis relicta* Lovén, *Relictacanthus lacustris* (Sars) и др.) и проходных рыб (атлантический лосось, атлантический осетр, угорь европейский). В составе его рыбного населения виды, свойственные Ледовитоморской провинции (палия, сиги, ряпушка европейская) и Понто-каспийской провинции (сом, чехонь, лещ, густера, синец и др.).

Серьезными проблемами Ладожского озера являются эвтрофирование, техногенное загрязнение (Румянцев, Драбкова, 2006) и биоинвазии. Отмечено, что вселение байкальской амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и моллюска *Dreissena polymorpha* привело к существенной перестройке структуры ладожского макрообентоса (Кудерский и др., 2002).

Негативные последствия антропогенного воздействия привели к сокращению запасов и резкому падению численности ценных видов рыб. Лосось, палия, сиги, хариус стали составлять незначительную долю в величине общего улова. Одной из основных промысловых рыб в озере стала европейская корюшка. На ее долю приходится 30–35 % общего улова в целом по озеру (Георгиев, 2014).

Изучение европейской корюшки представляет интерес как важного кормового объекта ценных хищных рыб, объекта массового любительского и промышленного лова, а также в связи с ее интенсивным расселением на Европейском Севере (Стерлигова и др., 2016). В Ладожском озере обитает 2 формы европейской корюшки – крупная (до 25–30 см), приуроченная в основном к южным районам озера, и мелкая (шхерная) – 9–13 см, обитающая в северной части озера.

Первые исследования паразитофауны европейской корюшки Ладожского озера были выполнены в начале и середине прошлого столетия (Jääskeläinen, 1921; Барышева, Бауэр, 1957). У европейской корюшки было обнаружено 15 видов паразитов и показана сильная зараженность простейшими, цестодами и скребнями. Исследования Румянцева, Иешко (1997), Румянцева и др. (1998, 2001) и Румянцева (2007) значительно дополнили эти сведения. По совокупным данным этих авторов паразитофауна корюшки Ладожского озера насчитывает 30 видов и весьма сходна с таковой Онежского озера. Помимо этого была изучена зараженность европейской корюшки Ладожского озера

отдельными систематическими группами паразитов: цестодами (Куперман, 1979; Аникиева, 1998; Аникиева, Доровских, 2009) и trematodами (Лебедева, 2005).

В задачу настоящего исследования входил сравнительный анализ паразитофауны ладожской корюшки за длительный период времени.

Материалы

Материал собран в северной части Ладожского озера (Сортавала) в октябре 2016–2017 гг.

Полученные результаты сопоставлены с материалами, собранными Барышевой и Бауером в 1938–1940 и 1947 гг. в южной и северной частях Ладожского озера, и материалами Румянцева с соавторами, собранными в 1997–1998 гг. в северной части Ладожского озера (Румянцев и др., 2001; Румянцев, 2007).

Методы

Методом полного паразитологического вскрытия (Быховская-Павловская, 1985) в 2016 г. исследовано 24 экз. рыб. В 2017 г. проведено дополнительное исследование паразитов пищеварительного тракта 17 экз. рыб. Длина рыб (AC, см) варьировала от 11 до 21 см, масса от 6 до 41 г, возраст от 1 до 8 лет. Модальные классы рыб в возрасте 3+ и 4+. Для количественной характеристики зараженности рыб использовались следующие показатели:

1. Экстенсивность инвазии (E), или процент заражения (%):

$$E = (N_i \cdot 100)/N,$$

где N_i – количество зараженных рыб, N – количество исследованных рыб.

2. Интенсивность инвазии – число паразитов в одной зараженной рыбе.

3. Средняя интенсивность заражения (экз. на одну вскрытую рыбу), или индекс обилия (M):

$$M = \sum n/N,$$

где N – количество исследованных рыб, $\sum n$ – сумма всех паразитов, обнаруженных на исследованных рыбах.

Сходство видового состава паразитов корюшки оценивали с использованием кластерного анализа (Коросов, Горбач, 2010). В работе также использованы архивные материалы лаборатории паразитологии животных и растений Института биологии КарНЦ РАН.

Исследования выполнены на оборудовании Центра коллективного пользования

Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Результаты

В результате проведенных нами исследований у ладожской корюшки обнаружено 14 видов паразитов (табл. 1). Среди них преобладают виды со сложным циклом развития (70 % видового состава) – цестоды, trematodes, нематоды и скребни. В собранном материале достоверно выявлен лишь 1 паразит, специфичный к семейству корюшковых, – цестода *Proteocephalus tetrastomus* (Rudolphi, 1810). Не исключено, что незрелые ооцисты, идентифицированные как *Eimeriidae* gen. sp., в действительности принадлежат к еще одному виду, характерному для корюшек, – *Eimeria osmeri* Molnar et Fernando, 1974. Данная кокцидия была зарегистрирована Румянцевым (2007) у европейской корюшки в крупных олиготрофных озерах Карелии (Ладожское, Онежское, Пяозеро).

Цестода *Proteocephalus tetrastomus* (Rudolphi 1810) – паразит рыб семейства

Osmeridae, встречается у европейской корюшки *Osmerus eperlanus*, малоротой корюшки *Nypomesus nipponensis* McAllister 1963 оз. Сюва (Япония) и у зубатой корюшки *Osmerus mordax* (Mitchill 1815) из залива Св. Лаврентия (Канада) (Scholz et al., 2004), имеет голарктическое распространение. В ареале европейской корюшки вид распространен достаточно широко (Willemse, 1969; Аникиева, 1998). На северо-восточной периферии ареала европейской корюшки *Proteocephalus* обнаружен в оз. Голубом (бассейн реки Печоры) (Аникиева, Доровских, 2009). Как известно, систематика цестод рода *Proteocephalus*, несмотря на большое число исследований, остается сложной. Протеоцефалюсы из корюшки неоднократно описывались под разными названиями или определялись как виды, специфичные для сиговых и хариусовых рыб, в связи с чем границы вида оказались размыты, а список хозяев и данные о географическом распространении нуждались в дальнейшей проверке (Фрезе, 1965). Виллемс (Willemse, 1969) впервые установил, что у корюшки в

Таблица 1. Видовой состав паразитов ладожской корюшки (2016–2017 гг.)

| Вид паразита | Исследовано рыб, экз. | Заражено рыб, экз. | Встречаемость, % | Число особей (мин.-макс.) | Индекс обилия, экз. |
|-----------------------------------|-----------------------|--------------------|------------------|---------------------------|---------------------|
| <i>Eimeriidae</i> gen. sp. | 24 | 1 | 4.2 | – | – |
| <i>Capriniana piscium</i> | 24 | 1 | 4.2 | – | – |
| <i>Triaenophorus nodulosus</i> | 41 | 18 | 43.9 | 1–5 | 0.78 |
| <i>Proteocephalus longicollis</i> | 17 | 5 | 29.4 | 1–4 | 0.58 |
| <i>P. tetrastomus</i> | 17 | 3 | 17.6 | 2–65 | 4.1 |
| <i>Diplostomum gasterostei</i> | 24 | 4 | 16.6 | 1–31 | 2.0 |
| <i>Diplostomum chromatophorum</i> | 24 | 8 | 33 | 1–13 | 1.6 |
| <i>D. volvens</i> | 24 | 1 | 4.1 | 2 | 0.08 |
| <i>Ichthyocotylurus erraticus</i> | 41 | 6 | 14.6 | 1–6 | 0.46 |
| <i>Cystidicola farionis</i> | 41 | 1 | 4.8 | 1 | 0.05 |
| <i>Raphidascaris acus</i> | 41 | 1 | 2.4 | 1 | 0.02 |
| <i>Corynosoma semerme</i> | 26 | 5 | 19.2 | 1–5 | 0.35 |
| <i>C. strumosum</i> | 26 | 3 | 11.5 | 1–3 | 0.12 |
| <i>Caligus lacustris</i> | 24 | 12 | 50 | 1–4 | 0.83 |

Нидерландах могут обитать одновременно два морфологически различающихся вида. Один из них – специфичный паразит корюшки *P. tetrastomus* (Rudolphi, 1810). Другой вид – паразит лососевидных рыб *P. longicollis* (Zeder 1800). Позднее оба вида были дифференцированы у европейской корюшки в бассейне Балтийского моря (Ботнический залив, озера Ладожское и Онежское) (Аникиева, 1998). Современная диагностика вида *P. tetrastomus* базируется на типовом материале из Нидерландов. Ключевыми признаками *P. tetrastomus* являются членики трапециевидной формы, неполовозрелые членики короткие и очень широкие, краспедотные, апикальная присоска редуцирована. Изучение внутривидовой изменчивости *P. tetrastomus* выявило гетероморфизм вида и наличие внутривидовых форм, не имеющих самостоятельного таксономического статуса (Аникиева, Доровских, 2009). Паразит Osmeridae *P. tetrastomus* – пятый вид рода *Proteocephalus* с циркумбореальным (голарктическим) распространением (Scholz, Hanelova, 1998). По сравнению с другими видами цестод рода *Proteocephalus* (*P. torulosus*, *P. longicollis*, *P. percae*) паразит корюшек *P. tetrastomus* характеризуется меньшим числом полиморфных признаков и их вариаций. Он также отличается более узким диапазоном изменчивости пластических, счетных и относительных признаков. *P. tetrastomus* – единственный вид рода *Proteocephalus* с краспедотной формой члеников стробилы. Изучение внутривидовой изменчивости *P. tetrastomus* из европейской корюшки озер Ладожское и Голубое выявило гетероморфизм вида и наличие внутривидовых форм (Аникиева, Доровских, 2009).

Обнаруженные инфузории, ракообразные, метацеркарии рода *Diplostomum*, личинки нематоды *Raphidascaris acus*, скребни и плероцеркоиды *T. nodulosus* не имеют специфичности к определенной систематической группе рыб. Однако каждому из этих паразитов свойственна своя степень эври- или стеногостальности. Среди данных паразитов только нематоды, цестоды и скребни попадают в рыб алиментарным путем. Внутри указанной группы видов скребни рода *Corynosoma* Lühe 1904 (*C. semerme* и *C. strumosum*) и плероцеркоиды *T. nodulosus* – одни из немногих часто встречающихся паразитов европейской корюшки. Окончательный хозяин скребней рода *Corynosoma* в Ладожском озере ладожская кольчатая нерпа *Pusa hispida ladogensis* Nordquist

1899; промежуточный хозяин – бокоплавы рода *Pontoporeia* Kohlm. (Кудерский, Иешко, 2010). Рыбы используются коринозомами в качестве паратенического хозяина (Skorobrechova, Nikishin, 2011; Anikieva, Ieshko, 2017). В Ладожском озере оба вида коринозом помимо европейской корюшки найдены еще и у щуки *Esox lucius* L., у чехони *Pelecus cultratus* (Linnaeus 1758), налима, судака *Sander lucioperca* (Linnaeus 1758) и ерша *Gymnocephalus cernua* (Linnaeus 1758) (Румянцев, Иешко, 1997). Другими хозяевами плероцеркоидов *T. nodulosus* в Ладожском озере являются налим, молодь щуки и окуневые, реже рыбы других систематических групп (Румянцев и др., 2001; наши данные).

Нематода *Cystidicola farionis*, метацеркарии *Ichthyocotylurus erraticus* и цестода *Proteocephalus longicollis* обычны для корюшковых и лососеобразных рыб (Swennen et al., 1979; Moravec, 1994; Румянцев и др., 2001). Показано, что гостальные группировки *P. longicollis* из корюшки и сиговых рыб (ряпушки и сига) отличаются специфическими параметрами морфометрических признаков (размерами сколекса, присосок и половозрелых члеников) (Аникиева, Иешко, 2010). В Ладожском озере показатели зараженности корюшки и ряпушки *P. longicollis* сходны (Румянцев и др., 2001). Изучение популяционной биологии *P. longicollis* в этих двух видах хозяев выявило различия в сезонной динамике численности, размерно-возрастной структуре и соотношении пререпродуктивных и репродуктивных стадий в период созревания гельминта (Аникиева и др., 2016).

При сравнении полученных нами данных с известными для ладожской корюшки за длительный период времени (1938–2017 гг.) установлены существенные изменения в составе ее паразитофауны и в зараженности отдельными видами паразитов (табл. 2). В 30-х и 40-х гг. XX столетия паразитофауна ладожской корюшки из северной и южной частей Ладожского озера была сходной по составу видов и их встречаемости. В ядро паразитофауны входили *Glugea hertwigi*, *Triaenophorus nodulosus*, *Proteocephalus longicollis* sensu Dubinin, 1952 (+*Proteocephalus tetrastomus*), *Corynosoma semerme*, *C. strumosum* и *Echynorhynchus salmonis*. Встречаемость отдельных видов варьировала от 40 до 100 %, со средней интенсивностью заражения до 23 экз. Сравнительно высокой была доля паразитов, приуроченных к лососеобразным рыбам, либо общих для лососеобразных и корюшковых рыб: *Cloromyxum coregoni*,

Tetracotyle intermedia (=*Ichthyocotylurus erraticus*), *Triaenophorus crassus*, *Eubothrium salvelini*, *Diphyllobothrium ditremum* (=*Dibothriocephalus ditremus*), *Echinorhynchus salmonis*, *Cystidicola farionis*) (табл. 2). Заметим, что данные о регистрации *C. coregoni* и *T. crassus* у ладожской корюшки, в силу значительной хозяинной специфичности этих паразитов, вызывают у нас сомнение.

При изучении паразитофауны ладожской корюшки, проведенном через 50-летний период, было выявлено увеличение видового богатства паразитов, преимущественно за счет видов с широким кругом хозяев (см. табл. 2). При этом существенно уменьшилась зараженность видами паразитов, общими с лососеобразными рыбами, – *Eubothrium salvelini*, *Cystidicola farionis*, *Echinorhynchus salmonis*. Впервые были обнаружены специ-

фичные паразиты корюшек – *Eimeria osmeri*, *Pleistophora ladogensis*, *Gyrodactylus osmeri*. Расширился видовой состав паразитических протистов. Было показано, что паразитофауна ладожской корюшки из разных мест северной части озера (Усть-Обжанки, Салми и Сортавала) различается числом видов паразитов, их качественным составом и встречаемостью. В северной части реже встречались паразитические протисты и ракообразные. В районе Усть-Обжанки широко распространен ракоч *Caligus lacustris* и наблюдалась самая высокая зараженность плероцеркоидами цестоды *Triaenophorus nodulosus*. В районе Салми отмечены повышенные показатели зараженности инфузорией *Capriniana piscium* и скребнем *Corynosoma strumosum* (Румянцев и др., 2001).

Таблица 2. Видовой состав паразитов ладожской корюшки за длительный период времени

| Вид паразита | 1938–1940; 1947 (по: Барышева и Бауэр, 1957) | | | 1998–1999 (по: Румянцев и др., 2001; Румянцев, 2007) | | |
|-----------------------------------|--|----------------------------------|-------------------|--|---|------------------|
| | встречае- мость, % | интенсивность заражения, экз. | максималь- ная | встречае- мость, % | интенсив- ность зара- жения, экз. | индекс обилия |
| <i>Eimeria osmeri</i> | – | – | – | 6 | – | – |
| <i>Glugea hertwigi</i> | 60 | – | – | 6 | – | – |
| <i>Pleistophora ladogensis</i> | – | – | – | 19 | – | – |
| <i>Chloromyxum coregoni</i> | 7 | – | – | – | – | – |
| <i>Capriniana piscium</i> | – | – | – | 6 | – | 0.1 |
| <i>Trichodina pediculus</i> | – | – | – | 6 | – | 0.1 |
| <i>Tripartiella copiosa</i> | – | – | – | 31 | – | 0.1 |
| <i>Gyrodactylus osmeri</i> | – | – | – | 19 | 1–5 | 0.5 |
| <i>Triaenophorus crassus</i> | 7 | 1 | 1 | – | – | – |
| <i>T. nodulosus</i> | 93 | 5 | 4 | 87 | 1-5 | 1.7 |
| <i>Diphyllobothrium latum</i> | – | – | – | 6 | 1 | 0.1 |
| <i>D. ditremum</i> | 13 | 3 | 2 | 12 | 1 | 0.1 |
| <i>Eubothrium salvelini</i> | 27 | 13 | 7.5 | 12 | 1 | 0.1 |
| <i>Proteocephalus longicollis</i> | – | – | – | 44 | 2–18 | 4.5 |
| <i>P. tetrastomus</i> | 93 | 45 | 18.4 | 15 | 2–30 | 3.5 |
| <i>Diplostomum gasterostei</i> | – | – | – | 44 | 2–6 | 1.6 |

Таблица 2. Продолжение

| Вид паразита | 1938–1940; 1947 (по: Барышева и Бауэр, 1957) | | | 1998–1999 (по: Румянцев и др., 2001; Румянцев, 2007) | | |
|---------------------------------------|--|----------------------------------|---------|--|---|------------------|
| | встреча- емость, % | интенсивность заражения, экз. | | встреча- емость, % | интенсив- ность зара- жения, экз. | индекс обилия |
| | | максималь- ная | средняя | | | |
| <i>Diplostomum spathaceum</i> s. lato | 27 | 6 | 2.5 | – | – | – |
| <i>Diplostomum spathaceum</i> s. str | – | – | – | 56 | 1–6 | 1.6 |
| <i>D. chromatophorum</i> | – | – | – | 19 | 1–3 | 0.3 |
| <i>Tylodelphys clavata</i> | – | – | – | 6 | 2 | 0.1 |
| <i>Ichthyocotylurus erraticus</i> | 27 | 3 | 1 | 19 | 4–7 | 1.1 |
| <i>Pseudocapillaria salvelini</i> | – | – | – | 6 | 1 | 0.1 |
| <i>Cystidicola farionis</i> | 13 | 6 | 3.5 | 6 | 1 | 0.1 |
| <i>Camallanus truncatus</i> | – | – | – | 6 | 1 | 0.1 |
| <i>Raphidascaris acus</i> | – | – | – | 12 | 1–2 | 0.2 |
| <i>Corynosoma strumosum</i> | 73 | 18 | 9 | 25 | 1–3 | 0.4 |
| <i>C. semerme</i> | 100 | 97 | 23.2 | 81 | 1–15 | 4.7 |
| <i>Echinorhynchus cinctulus</i> | – | – | – | 6 | 1 | 0.1 |
| <i>Echinorhynchus salmonis</i> | 40 | 28 | 7.6 | 25 | 2–3 | 0.6 |
| <i>Ergasilus sieboldi</i> | 7 | 5 | 5 | 6 | 1 | 0.1 |
| <i>Caligus lacustris</i> | – | – | – | 44 | 1–6 | 0.9 |
| <i>Argulus foliaceus</i> | 7 | 1 | 1 | – | – | – |
| Всего видов | 14 | – | – | 27 | – | – |
| Исследовано рыб (n) | 30 | | | 46 | | |

Кластерный анализ видового состава паразитов европейской корюшки в Ладожском озере за длительный период времени показал, что полученные нами данные значительно отличаются от таковых, собранных в 30–40-х годах XX столетия (рису-

нок). Паразитофауна корюшки, обитающей в восточной части акватории Ладожского озера (кластеры III и IV) и северной шхерной части озера (кластеры V и VI), характеризуется наличием выраженных отличий.

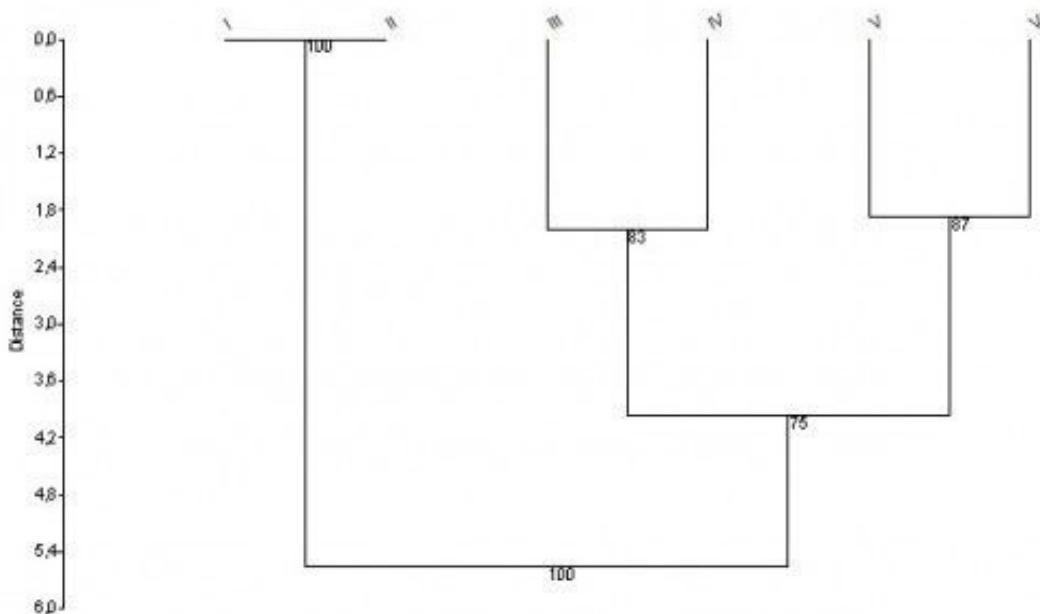


Рисунок. Различия в видовом составе паразитов европейской корюшки в Ладожском озере за длительный период времени: I – южная часть озера (район Новой Ладоги), II – северная часть озера (остров Мантсинаари) (Барышева, Бауэр, 1957), III – Усть-Обжанка (Олонецкий район), IV – Салми (устье реки Уксы), V – северные шхеры (район Сортавалы) (Румянцев и др., 2001) и VI – северные шхеры (район Сортавалы) (наши данные)

Figure. Differences in the species composition of parasites of European smelt in Ladoga lake for a long period of time: I – the southern part of the lake (district of Novaya Ladoga), II – northern part of the lake (Mantsinsaari island) (Barysheva, Bauer, 1957), III – Ust-Obzhanka (Olonets region), IV – Salmi (the estuary of the river Uksy), V – northern skerries (Sortavala region) (Rumyantsev and others, 2001) and VI – northern skerries (Sortavala region) (our data)

Обсуждение

В современной истории Ладожского озера выделяют 4 этапа (Румянцев, Драбкова, 2006). На первом этапе (1949 г.) по лимнологическим показателям озеро входило в группу ультраолиготрофных озер. Второй этап (1976–1983 гг.) связан с антропогенным эвтрофированием озера. Увеличение биогенной нагрузки вызвало серьезную перестройку структуры озерной экосистемы. Наиболее важные из них: уменьшение концентрации кислорода в профундальной и ультрапрофундальной зонах и структурные изменения биологических сообществ. Третий этап (начиная с 1990 г.) характеризуется снижением биогенного и токсического загрязнения озера, сокращением поступления общего фосфора и уменьшением его содержания в воде. Четвертый этап – стабилизация состояния водных сообществ на качественно новом уровне.

В последние годы состояние водных сообществ Ладожского озера относительно стабильно, однако оно в значительной степени отличается от исходного. Количественные характеристики фитопланктона в

верхнем слое воды соответствуют слабо мезотрофному уровню трофии при олиготрофном характере гиполимниона (Летанская, 2002), что свидетельствует о постепенно нарастающей эвтрофикации озера. Комплексные гидробиологические исследования показывают, что эвтрофирование крупных водоемов Европейского Севера сопровождается увеличением общей численности, биомассы и продукции зоопланктона с переходом на доминирующее положение ветвистоусых ракообразных и коловраток (Авинский, 2002). Происходит резкое обеднение видового состава и численности реликтовых ракообразных (Кашулин и др., 2006).

В результате происходящих в Ладожском озере и его водосборе изменений резко сокращается численность рыб с длительным жизненным циклом – лосось, озерная форель, палия, озерно-речные и озерные сиги, определяющих специфику олиготрофных водоемов. В составе рыбного населения увеличивается удельный вес рыб с коротким жизненным циклом – корюшки и ряпушки (Румянцев, Драбкова, 2006). Экологические условия обитания корюшки в озере благо-

приятны. По размерно-весовым показателям корюшка в настоящее время имеет повышенный темп роста (Георгиев, 2014).

Проведенные нами исследования показывают, что паразитофауна ладожской корюшки за длительный период времени претерпела серьезные изменения. Структурная перестройка паразитофауны ладожской корюшки, произошедшая за последние более чем 50 лет, связана с уменьшением обилия многих видов паразитов, типичных для лососеобразных рыб. Фоновыми паразитами ладожской корюшки стали виды, специфичные для корюшковых или связанные с комплексом эврибионтных рыб: цестоды *T. nodulosus*, *P. tetrastomus*, метацеркарии рода *Diplostomum*, скребни рода *Corynosoma* и

цестода *P. longicollis*, характерная как для корюшковых, так и лососеобразных рыб.

Заключение

Изменение паразитофауны ладожской корюшки адекватно отражает тренд общих изменений состояния экосистемы Ладожского озера под влиянием антропогенного фактора. Отдельные экологические группы паразитов проявляют неодинаковую реакцию на факторы среды. Наиболее чувствительны к ухудшению экологических условий паразиты лососеобразных рыб. Паразиты с широким кругом хозяев обладают большей экологической валентностью и более устойчивы к изменению среды обитания.

Библиография

Авинский В. А. Зоопланктон: современное состояние и многолетняя динамика // Ладожское озеро: прошлое, настоящее, будущее. СПб., 2002. С. 191–201.

Аникиева Л. В. Цестоды рода *Proteocephalus* из корюшки *Osmerus eperlanus* // Паразитология. 1998. Т. 32. Вып. 2. С. 134–140.

Аникиева Л. В., Доровских Г. Н. Полиморфизм и внутривидовая изменчивость специфичного паразита корюшек – цестоды *Proteocephalus tetrastomus* (Rudolphi, 1810) (Cestoda, Proteocephalidea) // Паразитология. 2009. Т. 43. Вып. 4. С. 309–316.

Аникиева Л. В., Иешко Е. П. Микроэволюционные аспекты морфологической изменчивости и специфичности цестод на примере паразита сиговых рыб цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Proteocephalidae) // Паразитология. 2010. Т. 44. Вып. 3. С. 217–225.

Аникиева Л. В., Иешко Е. П., Ильмаст Н. В. Распределение численности и структура популяции *Proteocephalus longicollis* (ZEDER, 1800) (Cestoda: Proteocephalidea) – паразита корюшки и сиговых рыб // Паразитология. 2016. Т. 50. Вып. 4. С. 291–302.

Барышева А. Ф., Бауэр О. Н. Паразиты рыб Ладожского озера // Известия ВНИОРХ. 1957. Т. 42. С. 175–226.

Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб: Руководство по изучению . 1985. Л.: Наука, 121 с.

Георгиев А. П. Характеристика корюшки (*Osmerus eperlanus* L.) северной (карельской) части Ладожского озера с точки зрения ее рыбохозяйственного использования // Общество и цивилизация в XXI веке: тенденции и перспективы развития: Сб. статей по материалам международной научно-практической конференции. Воронеж: Научно-исслед. публикации, 2014. С. 12–17.

Кашулин Н. А., Даувальтер В. А., Ильяшук Б. П., Раткин Н. Е., Вандыш О. И. Современные подходы к оценке процессов трансформации пресноводных экосистем Севера // Водные ресурсы Европейского Севера России: итоги и перспективы исследований. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2006. С. 197–218.

Коросов А. В., Горбач В. В. Компьютерная обработка биологических данных: Методическое пособие . Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 83 с.

Кудерский Л. А., Иешко Е. П. Ладожское озеро: состояние рыбных ресурсов как фактор, определяющий условия обитания ладожской нерпы // Состояние популяции, проблемы и пути сохранения ладожской нерпы (*Pusa hispida ladogensis*): Материалы междунар. совещ. СПб.: ФГНУ ГосНИОРХ, 2010. Научные тетради. Вып. 12. С. 46–55.

Кудерский Л. А., Румянцев В. А., Драбкова В. Г. Экологическое состояние водной системы Онежского озера – Ладожское озеро – р. Нева – Финский залив в канун XXI века . СПб., 2002. 79 с.

Куперман Б. И. Экологический анализ цестод рыб водоемов Волго-Балтийской системы (Рыбинское, Шекснинское водохранилища, Белое, Онежское, Ладожское озера) // Труды ИБВВ АН СССР: Физиология и паразитология пресноводных животных. Вып. 38. № 41. Л., 1979. С. 133–159.

Лебедева Д. И. Трематоды рыб Ладожского озера // Труды КарНЦ РАН. Сер. Биогеография Карелии. Вып. 7. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. С. 151–156.

Летанская Г. И. Современное состояние фитопланктона и тенденции его изменения в период стратификации озера // Ладожское озеро: прошлое, настоящее, будущее. СПб., 2002. С. 165–175.

Румянцев Е. А. Паразиты рыб в озерах Европейского Севера . Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2007.

252 с.

Румянцев Е. А., Иешко Е. П. Паразиты рыб водоемов Карелии: Систематический каталог . Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1997. 120 с.

Румянцев Е. А., Шульман Б. С., Иешко Е. П. *Gyrodactylus osmeri* sp.n. (Monogenea) – паразит корюшки (*Osmerus eperlanus*) // Паразитология. 1998. Т. 32. Вып. 1. С. 95–96.

Румянцев Е. А., Шульман Б. С., Иешко Е. П. Паразитофауна рыб Ладожского озера // Экологопаразитологические исследования животных и растений Европейского севера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001. С. 25–29.

Румянцев В. А., Драбкова В. Г. Экологическая диагностика состояния Ладожского озера. Водные ресурсы Европейского Севера России: итоги и перспективы исследований . Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2006. С. 110–126.

Стерлигова О. П., Ильмост Н. В., Савосин Д. С. Круглоротые и рыбы пресных вод Карелии . Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2016. 224 с.

Фрезе В. И. Протеоцефаляты – ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий . М.: Наука, 1965. 538 с.

Anikieva L. V., Ieshko E. P. An annotated species list of parasites found in European smelt (*Osmerus eperlanus* L.) // Proceeding of research KRC RAS. 2017. No 7. P. 73–92.

Jääskeläinen V. Über die Nahrung und die Parasiten der Fische im Ladoga-See // Ann. Ac. Fenn. Ser. A. 1921. Vol. 14 (3). P. 1–55.

Molnar K., Fernando C. H. Some new Eimeria (Protozoa, Coccidia) from freshwater fishes In Ontario, Canada // Can. Journ. Zool. 1974. Vol. 52 (3). P. 413–419.

Moravec F. Parasitic nematodes of freshwater fish of Europe. Praha: Academia, 1994. 473 p.

Scholz T., Hanzelova V. Tapeworms of the genus *Proteocephalus* Weinland, 1858 (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of fishes in Europe. Praha: Academia, 1998. 120 p.

Scholz T., Marcogliese D. J., Bourque J.-F., Skerikova A., Dodson J. J. Occurrence of *Proteocephalus tetrastomus* (Rudolphi, 1810) (Cestoda: Proteocephalidae) in Larval Rainbow Smelt (*Osmerus mordax*) in North America: Identification of a Potential Pathogen Confirmed // J. Parasitol. 2004. Vol. 90 (2). P. 425–427.

Skorobrechova E. M., Nikishin V. P. Structure of capsule surrounding acanthocephalans *Corynosoma strumosum* in paratenic hosts of three species // Parasitology Research. 2011. Vol. 108. P. 467–475.

Swennen C., Heessen H. J. L., Hocker A. W. M. Occurrence and biology of the trematodes *Cotylurus (Ichthyocotylurus) erraticus*, *C. (I.) variegatus* and *C. (I.) platycephalus* (Digenea: Strigeidae) in The Netherlands // Netherlands Journal of Sea Research. 1979. Vol. 13. No 2. P. 161–191.

Willemse J. J. The genus *Proteocephalus* in the Netherlands // Journal of Helminthology. 1969. Vol. 42. P. 395–410.

Благодарности

Исследования выполнены из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (№ 0221-2014-0030, № 0221-2017-0042) и программы «Биологические ресурсы России».

PARASITES OF THE EUROPEAN SMELT *OSMERUS EPERLANUS* (L.) OF LAKE LADOGA

ANIKIEVA
Larisa Vasil'evna

Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, anikieva@krc.karelia.ru

SOKOLOV
Sergey Gennad'evich

Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, sokolovsg@mail.ru

MAMONTOVA
Ol'ga Vladimirovna

Institute of Biology, Ecology and Agricultural Technologies PetrSU, mamontova@petrsu.ru

PARSHUKOV
Aleksey Nikolaevich

Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, aleksey.nik.parshukov@gmail.com

Key words:
Lake Ladoga
eutrophication
Osmerus eperlanus
parasitofauna

Summary: The fauna of parasites in the European smelt *Osmerus eperlanus* (L.), a target species of Ladoga Lake, was studied. Comparative analysis of changes in the parasitofauna of European smelt for a long-term period was carried out. It was established that the structural transformation in the parasitofauna of the Ladoga smelt appeared in the reduction of species richness due to the disappearance of typical parasitic species of oligotrophic lakes. The dominate complex of parasites of the Ladoga smelt is formed by euryhostal species with a wide range of hosts. The change in the number and structure of zooplankton and zoobenthos (food supply of Ladoga smelt) causes a decrease in the number of parasites with a complex life cycle. It was shown that changes in the species composition of smelt parasites adequately reflected the trend of general changes in the status of Lake Ladoga ecosystem under the influence of the anthropogenic factor.

Reviewer: K. A. Korlyakov

Received on: 18 January 2018

Published on: 27 March 2018

References

Anikieva L. V. Dorovskih G. N. Polymorphism and intraspecific variability of a specific parasite of smelt – cestodes *Proteocephalus tetrastomus* (Rudolphi, 1810) (Cestoda, Proteocephalidea), *Parazitologiya*. 2009. T. 43. Vyp. 4. P. 309–316.

Anikieva L. V. Ieshko E. P. Il'mast N. V. Distribution of abundance and structure of the population *Proteocephalus longicollis* (ZEDER, 1800) (Cestoda: Proteocephalidea) – parasite of smelt and whitefish, *Parazitologiya*. 2016. T. 50. Vyp. 4. P. 291–302.

Anikieva L. V. Ieshko E. P. Microevolutionary aspects of morphological variability and specificity of cestodes on the example of the parasite of whitefish cestodes *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Proteocephalidae), *Parazitologiya*. 2010. T. 44. Vyp. 3. P. 217–225.

Anikieva L. V. Cestodes of the genus *Proteocephalus* from smelt *Osmerus eperlanus*, *Parazitologiya*. 1998. T. 32. Vyp. 2. P. 134–140.

Anikieva L. V., Ieshko E. P. An annotated species list of parasites found in European smelt (*Osmerus eperlanus* L.), *Proceeding of research KRC RAS*. 2017. No 7. P. 73–92.

Avinskij V. A. Zooplankton: current state and long-term dynamics, *Ladozhskoe ozero: proshloe, nastoyaschee, buduschee*. SPb., 2002. P. 191–201.

Barysheva A. F. Bauer O. N. Fish parasites of Lake Ladoga, *Izvestiya VNIORH*. 1957. T. 42. P. 175–226.

Freze V. I. *Proteocephalans* are cestodes of fish, amphibians and reptiles. M.: Nauka, 1965. 538 p.

Georgiev A. P. Characteristics of smelt (*Osmerus eperlanus* L.) of the northern (Karelian) part of Lake Ladoga in terms of its fishery use, *Obschestvo i civilizaciya v XXI veke: tendencii i perspektivy razvitiya: Sb. statey po materialam mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferencii*. Voronezh: Nauchno-

issled. publikacii, 2014. P. 12–17.

Jääskeläinen V. Über die Nahrung und die Parasiten der Fische im Ladoga-See, Ann. Ac. Fenn. Ser. A. 1921. Vol. 14 (3). P. 1–55.

Kashulin N. A. Dauval'ter V. A. Il'yashuk B. P. Ratkin N. E. Vandysh O. I. Modern approaches to the assessment of the processes of transformation of freshwater ecosystems of the North, Vodnye resursy Evropeyskogo Severa Rossii: itogi i perspektivy issledovaniy. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2006. P. 197–218.

Korosov A. V. Gorbach V. V. Computer processing of biological data: guidancel manual. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2010. 83 p.

Kuderskiy L. A. Ieshko E. P. Lake Ladoga: the state of fish resources as a factor determining the habitat conditions of the Ladoga phoca, Sostoyanie populyacii, problemy i puti sohraneniya ladozhskoy nerpy (*Pusa hispida ladogensis*): Materialy mezhdunar. sovesch. SPb.: FGNU GosNIORH, 2010. Nauchnye tetradi. Vyp. 12. P. 46–55.

Kuderskiy L. A. Rumyancev V. A. Drabkova V. G. Ecological state of the water system Onego Lake – Lake Ladoga – r. Neva – the Gulf of Finland on the eve of the XXI century. SPb., 2002. 79 p.

Kuperman B. I. Ecological analysis of cestodes of fish in reservoirs of the Volga-Baltic system (Rybinsk and Sheksna Reservoirs, White Lake, Onega Lake, Ladoga Lake), Trudy IBVV AN SSSR: Fiziologiya i parazitologiya presnovodnyh zhivotnyh. Vyp. 38. No. 41. L., 1979. P. 133–159.

Lebedeva D. I. Trematodes of fish of Ladoga Lake, Trudy KarNC RAN. Ser. Biogeografiya Karelii. Vyp. 7. Petrozavodsk: KarNC RAN, 2005. P. 151–156.

Letanskaya G. I. The current state of phytoplankton and its trends in the stratification period of the lake, Ladozhskoe ozero: proshloe, nastoyaschee, buduschee. SPb., 2002. P. 165–175.

Molnar K., Fernando P. H. Some new *Eimeria* (Protozoa, Coccidia) from freshwater fishes In Ontario, Canada, Can. Journ. Zool. 1974. Vol. 52 (3). P. 413–419.

Moravec F. Parasitic nematodes of freshwater fish of Europe. Praha: Academia, 1994. 473 r.

Pavlovskaya I. E. Fish parasites. Study Guide. 1985. L.: Nauka, 121 p.

Rumyancev E. A. Ieshko E. P. Parasites of fishes in reservoirs of Karelia: Systematic catalog. Petrozavodsk: KarNC RAN, 1997. 120 c.

Rumyancev E. A. Shul'man B. S. Ieshko E. P. Gyrodactylus osmeri sp.n. (Monogenea) is a parasite of smelt (*Osmerus eperlanus*), Parazitologiya. 1998. T. 32. Vyp. 1. C. 95–96.

Rumyancev E. A. Shul'man B. S. Ieshko E. P. Parasitofauna of the fish of Lake Ladoga, Ekologo-parazitologicheskie issledovaniya zhivotnyh i rasteniy Evropeyskogo severa. Petrozavodsk: KarNC RAN, 2001. P. 25–29.

Rumyancev E. A. Fish parasites in the lakes of the European North. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2007. 252 p.

Rumyancev V. A. Drabkova V. G. Ecological diagnostics of the state of Lake Ladoga. Water resources of the European North of Russia: results and prospects of research. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2006. P. 110–126.

Scholz T., Hanzelova V. Tapeworms of the genus *Proteocephalus* Weinland, 1858 (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of fishes in Europe. Praha: Academia, 1998. 120 p.

Scholz T., Marcogliese D. J., Bourque J. F., Skerikova A., Dodson J. J. Occurrence of *Proteocephalus tetrastomus* (Rudolphi, 1810) (Cestoda: Proteocephalidae) in Larval Rainbow Smelt (*Osmerus mordax*) in North America: Identification of a Potential Pathogen Confirmed, J. Parasitol. 2004. Vol. 90 (2). P. 425–427.

Skorobrechova E. M., Nikishin V. P. Structure of capsule surrounding acanthocephalans *Corynosoma strumosum* in paratenic hosts of three species, Parasitology Research. 2011. Vol. 108. P. 467–475.

Sterligova O. P. Il'mast N. V. Savosin D. S. Cyclostomes and freshwater fish of Karelia. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2016. 224 p.

Swennen C., Heessen H. J. L., Hocker A. W. M. Occurrence and biology of the trematodes *Cotylurus (Ichthyocotylurus) erraticus*, C. (I.) variegatus and C. (I.) platycephalus (Digenea: Strigeidae) in The Netherlands, Netherlands Journal of Sea Research. 1979. Vol. 13. No 2. P. 161–191.

Willemse J. J. The genus *Proteocephalus* in the Netherlands, Journal of Helminthology. 1969. Vol. 42. P. 395–410.