

УДК 591.69: 597.552.5

## СУКЦЕССИЯ ПАРАЗИТОФАУНЫ СИГОВЫХ РЫБ ПРИ АНТРОПОГЕННОМ ЭВТРОФИРОВАНИИ СЯМОЗЕРА

© 2019 г. Л. В. Аникиева<sup>а, \*</sup>, Е. П. Иешко<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Институт биологии Карельского научного центра РАН,  
ул. Пушкинская, 11 Петрозаводск, Карелия 185910, Россия

\*e-mail: anikieva@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 03.04.2019 г.

После доработки 11.04.2019 г.

Принята к печати 12.04.2019 г.

Проведен сравнительный анализ паразитофауны сиговых рыб за 4 временных отрезка, соответствующих разным этапам развития озера. Установлено, что изменение паразитофауны сиговых рыб при эвтрофировании водоема представляет собой процесс, каждый этап которого имеет специфические черты. Наиболее значительные изменения паразитофауны сиговых характерны для 1-го этапа эвтрофирования водоема. На этапе реолигомеризации водоема паразитофауна сиговых рыб формируется на качественно ином уровне, соответствующем состоянию экосистемы оз. Сямозера. Выявлены устойчивые к изменяющимся условиям среды виды паразитов и обсуждаются вопросы их стабильности.

**Ключевые слова:** озеро Сямозеро, эвтрофирование, сиговые рыбы *Coregonus albula* (L.), *C. lavaretus* (L.), паразитофауна.

**DOI:** 10.1134/S0031184719040021

Изучение реакции водных сообществ при антропогенном эвтрофировании водоемов – одна из актуальных задач современных экологических исследований. Антропогенные факторы обусловлены ведением сельского хозяйства, наличием бытовых и промышленных стоков. Избыточное поступление биогенов существенно изменяет структуру экосистемы, начиная от бактерио-, фито-, зоопланктона, заканчивая бентосом и рыбами. Изменения в первых звеньях трофической цепи приводят к изменениям в структуре и продуктивности рыбного населения озера. Существенно изменяются численность и биомасса отдельных видов рыб. Преимущество в водоеме получают рыбы с весенним нерестом и коротким периодом инкубации – европейская корюшка *Osmerus eperlanus* (L.), окуневые и карповые. Напротив, численность сиговых рыб с осенним нерестом и длительным инкубационным периодом значительно сокращается (Решетников, 1980; Решетников и др., 1982). В последние десятилетия наметился обратный процесс олиготрофизации (ре-олиготрофирования) водоемов, и стабилизация состояния водных сообществ на качественно новом уровне (Решетников, 2004; Румянцев, Драбкова, 2006).

Исследования паразитов рыб в большинстве случаев выполнены на озерах, имеющих разную историю и этапы развития. Работы, посвященные влиянию эвтрофирования на паразитофауну рыб, немногочисленны (Шульман и др., 1974; Аникиева, 1982; Румянцев, 2004; Иешко, Новохацкая, 2008). Наиболее подробно изменения гидрологического, гидрохимического и биологического режимов исследованы в Южной Карелии на примере озера Сямозера. Рост населения, активизация хозяйственной и культурной деятельности человека, отчасти нерациональное ведение рыбного хозяйства и спонтанное появление в водоеме европейской корюшки привели к резкому ускорению сукцессионных процессов в структуре экосистемы озера (Экосистема Сямозера, 2002). Анализ многолетнего материала, собранного более чем за 50 лет, позволил установить основные закономерности сукцессии паразитофауны рыб при эвтрофировании водоема. Показано, что существенные изменения трофического статуса Сямозера не оказывают влияния на структуру и соотношение видов паразитов, принадлежащих к разным фаунистическим комплексам. Роль паразитов, специфичных для разных семейств рыб, в формировании фауны остается практически неизменной (Иешко, Новохацкая, 2008). На примере паразитофауны сига *Coregonus lavaretus* (L., 1758), ряпушки *C. albula* (L., 1758) и леща *Abramis brama* (L., 1758) показано, что сукцессия паразитофауны отдельных видов рыб синхронна изменению их места и роли в структуре рыбной части населения водоема (Новохацкая и др., 2005; 2008; Иешко, Новохацкая, 2008). У сиговых рыб Сямозера выявлена тенденция к снижению доли видов паразитов лососевидных рыб и увеличение разнообразия паразитофауны за счет широко специфичных видов (Новохацкая и др., 2005). Проведены сравнительные исследования изменения фауны микроспоридий рыб Сямозера за длительный промежуток времени. Показано снижение видового разнообразия микроспоридий в условиях роста эвтрофирования озера, связанного с изменениями численности и структуры популяции доминирующих видов рыб. Выявлено, что максимальная стабильность видового состава микроспоридий и зараженности рыб характерна для налима *Lota lota* (L., 1758) и щуки *Esox lucius* L., 1758 (Новохацкая и др., 2008).

Настоящая работа является продолжением исследований по изучению закономерностей сукцессии паразитофауны рыб при эвтрофировании водоема. Сделана попытка оценить и наглядно представить особенности сукцессии видового состава паразитов сиговых рыб на разных этапах развития Сямозера.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа основана на собственных материалах и опубликованных данных по паразитам сиговых рыб Сямозера (Шульман и др., 1974; Малахова, Иешко, 1977; Иешко, Малахова, 1982; Евсеева и др., 1999; Новохацкая и др., 2005 и др.). Кроме того, были использованы архивные материалы лаборатории паразитологии животных и растений Института биологии КарНЦ РАН за период с 1979 по 1991 г.

Анализировали видовой состав паразитов на каждом из 4 этапов развития озера. С 1952 по 1956 г. они были близки к природному состоянию Сямозера как олиготрофного озера с признаками мезотрофии; с 1973 по 1975 г. (1-й этап изменений) отмечалось увеличение биогенных веществ в озере, спонтанное появление европейской корюшки и увеличение ее численности, снижение численности сиговых. По данным наблюдений в 1985 г. изменилась структура населения и питания рыб – планктофагов (2-й этап изменений). Судя по данным исследований

в 2004 г., происходит снижение уровня биогенных загрязнений и сокращение поступлений общего фосфора, а также исчезновение корюшки (начало реолигомеризации водоема).

Сходство видового состава паразитов сиговых рыб оценивали с использованием кластерного анализа (Коросов, Горбач, 2010). Выявляли роль паразитов разных систематических и экологических групп рыб в формировании паразитофауны сиговых рыб. По характеру специфичности паразитов различали виды, специфичные к виду и роду хозяев, преимущественно приуроченные к одной систематической группе хозяев и встречающиеся у разных систематических и экологических групп хозяев. По частоте встречаемости паразитов разделили на 2 группы: часто встречающиеся виды (с интенсивностью заражения более 30%) и редкие виды.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Сиговые рыбы сем. Coregonidae в Сямозере представлены 2 видами: европейской ряпушкой и обыкновенным сигом. В Сямозере имеются 2 формы сига: малотычинковый шуйский, который встречается в небольшом количестве, и сямозерский многотычинковый сиг, составляющий основу биомассы в водоеме (Решетников и др., 1982).

На исходном состоянии водоема и по данным исследований в период с 1952 по 1956 г. паразитофауна сиговых была представлена 19 видами, относящихся к 7 высшим таксонам. В частности, 2 вида принадлежали Mухосporidia, 2 – Monogenea, 4 – Cestoda, 5 – Trematoda, 4 – Nematoda, 1 – Palaeacanthocephala и 1 – Bivalvia. В составе паразитофауны сиговых доминировали паразиты лососеобразных. Это 11 видов – представители северной фауны, принадлежащие к арктическому фаунистическому и бореальному предгорному комплексам, широко распространенные в ареале сиговых рыб. Так, у обоих видов сиговых встречены моногенея *Discocotyle sagittata* (Leuckart 1842), цестоды *Diphyllbothrium ditremum* (Creplin 1825) и *Proteocephalus longicollis* (Zeder 1800), а также метацеркарии трематод *Ichthyocotylurus erraticus* (Rudolphi 1809) Odening 1969. В составе фауны доминировали метацеркарии трематоды *Ichthyocotylurus erraticus* (встречаемость 53–93 %, максимальная интенсивность 83–247 экз.). Встречаемость остальных видов паразитов лососеобразных в сиговых рыбах Сямозера значительно ниже. Среди них следует отметить такие редкие виды, как *Chloromyxum coregoni* Bauer 1948, *Henneguya zschokkei* (Gurley 1894), *Diphyllbothrium dendriticum* (Nitzsch 1824) и *Crepidostomum farionis* (Müller 1780) Lühe 1999. Кроме того, здесь отмечались 4 вида паразитов, которым присущ широкий круг видов хозяев и обширные ареалы. В частности, среди разных видов рыб-обитателей Сямозера были обнаружены *Tylodelphys clavata* (Nordmann 1832) Diesing 1850, *Diplostomum* sp., *Acanthocephalus lucii* (Müller 1776), *Glochidium* sp. Скребень *Acanthocephalus lucii* зафиксирован у 10 видов рыб при очень высокой интенсивности заражения (до 614 экз. у налима). Однако указанные виды у сиговых встречаются редко. К хищным рыбам приурочены широко распространенные нематоды *Camallanus lacustris* (Zoega 1776), *C. truncatus* (Rudolphi 1814) и *Raphidascaris acus* (Bloch 1779). Среди других паразитов рыб следует отметить еще 17 видов со сложным циклом развития. Среди них цестоды, трематоды, нематоды, миксоспоридии, моллюск *Glochidium* sp. Простые циклы развития присущи всего 2 видам: моногенеям *Discocotyle sagittata* и *Diplozoon* sp. Кроме того, имелась случайная находка еще одного представителя рода *Diplozoon*.

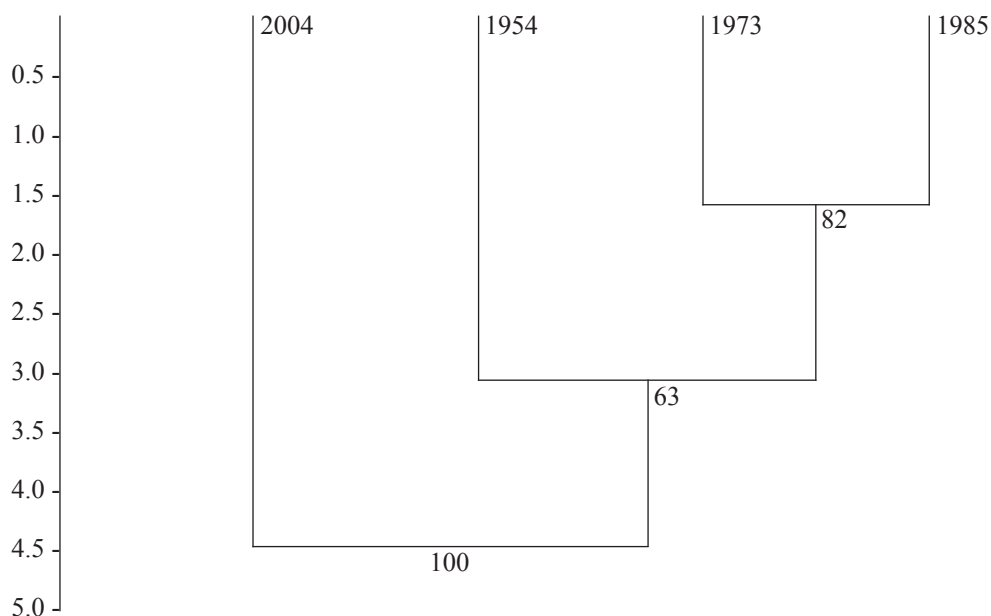
На 1-м этапе изменений водоема, изученных в период с 1973 по 1975 г., паразитофауна сиговых была представлена 15 видами. При этом различия касались не только числа видов, но и таксономического разнообразия, которое отмечалось на

уровне классов и типов. Так, не были обнаружены паразиты лососевидных: микроспоридия *Chloromyxum coregoni* (тип Мухозоа, класс Мухосporidia), трематода *Crepidostomum farionis* (тип Plathelminthes, класс Trematoda) и нематода *Cystidicola farionis* (тип Nematelminthes, класс Nematoda), а также паразит широкого круга хозяев *Acanthocephalus lucii* (тип Acanthocephales, класс Palaeacanthocephala). Все эти виды ранее входили в состав паразитофауны сигов. Не обнаружен случайный паразит *Diplozoon* sp. (тип Plathelminthes, класс Monogenea). В составе паразитофауны сиговых впервые появилась инфузория *Capriniana piscium* (Butschli 1889) Jankowski 1973 (тип Ciliophora, класс Phyllopharyngea). Эта инфузория является одним из наиболее распространенных видов простейших в озерах Карелии и служит индикатором повышения уровня органики. В видовом составе паразитофауны сиговых, по-прежнему, доминируют паразиты со сложным циклом развития.

В 1985 г., в период 2-го этапа изменений водоема, отмечались 16 видов паразитов сиговых, что близко к аналогичному показателю за период исследований с 1973 по 1975 г. В это время продолжалось снижение таксономического разнообразия паразитов лососевидных рыб. В частности, не была обнаружена моногенея *Discocotyle sagittata*, а среди паразитов хищных рыб – нематода *Camallanus truncatus*, что указывает на перестройку трофических связей рыб в водоеме. Структура паразитофауны сиговых усложняется за счет появления представителей новых типов и классов (тип Microsporidia класс Naplophasea – Microsporidia sp.). В классе Crustacea зарегистрированы специфичный паразит сигов – паразитический рачок *Salmincola extensus* (Kessler 1868), а также наиболее распространенный в водоемах Карелии паразитический раком *Ergasilus sieboldi* Nordmann 1832.

На этапе реолиготрофизации (наблюдения за 2004 г.) видовой состав паразитов сиговых был наиболее разнообразен и составлял 20 видов. Среди простейших стали отмечаться *Chloromyxum coregoni*, *Zchokkella nova* Klokačewa, 1914, *Trichodina pediculus* Ehrenberg, 1838 и *Tripartiella copiosa* Lom 1959, среди трематод 3 новых вида рода *Diplostomum*. Кроме рачка *Ergasilus sieboldi* появился другой паразит лососеобразных – широко распространенный палеарктический рачок *Argulus foliaceus* (L., 1758), а также другой паразит широкого круга хозяев – рачок *Paraergasilus rylovi* Markewitsch 1937.

Кластерный анализ показал наличие в паразитофауне сиговых рыб 2 основных групп. В одну вошли виды паразитов из выборки, полученной в 2004 году, во вторую – 3 выборки остальных исследований. Две из них наиболее сходны и отличались от выборки 1954 г. Выборка 2004 г. более близка к выборке 1954 г., однако достоверно отличалась от нее (рис. 1). Паразитофауна сиговых рыб в 1954 г. отличалась от 3 других набором 4 видов: паразитов лососевидных рыб – трематодой *Crepidostomum farionis* и нематодой *Cystidicola farionis*, широко распространенным скребнем *Acanthocephalus lucii* и случайным для сиговых *Diplozoon* sp., которые отсутствовали в других выборках. Выборки 1973 и 1985 г. по составу паразитофауны относительно близки. Видовой состав паразитов расширился за счет появления *Capriniana piscium*, *Henneguya zschokkei*, *Rhaphidascaris acus* и *Camallanus truncatus*. Не был отмечен *Chloromyxum coregoni*. В выборке 1985 г. появились ракообразные и микроспоридия. Выборка 2004 г. отличается от всех других минимальным числом специфичных для лососеобразных рыб видов паразитов, максимальным числом видов простейших и ракообразных.



**Рис. 1.** Результаты кластерного анализа паразитофауны сиговых рыб при эвтрофировании Сязозера.

Здесь и далее кластерный анализ выполнен с использованием метода Варда (Эвклидово расстояние); цифры показывают бутстреп вероятность (%); по оси ординат приведены значения дистанции различий.

При анализе изменений паразитофауны сига и ряпушки отдельно, было установлено, что на исходном этапе состояния водоема (1954–1956 г.) паразитофауна этих видов рыб имела наибольшие отличия. Из 19 видов паразитов, зарегистрированных у сиговых, только у сига встречались 12 видов, только у ряпушки – 3 вида паразитов. Общими для сига и ряпушки были лишь 4 вида – *Discocotyle sagittata*, *Diphyllbothrium ditremum*, *Proteocephalus longicollis* и *Ichthyocotylurus errathicus* – типичные сиговые паразиты (21 % от общего числа паразитов у сиговых рыб Сязозера).

На 1-м этапе эвтрофирования (1973–1975 гг.) изменения в паразитофауне сига и ряпушки были разнонаправленные. У ряпушки увеличилось разнообразие паразитов. В частности, были обнаружены 6 видов, ранее не встречавшихся. Это, в частности, такие паразиты как *Triaenophorus crassus* Forel 1868, *Diplostomum* sp., *Tylodephys clavata* (Nordmann 1832) Diesing 1850, *Raphidascaris acus*, *Camallanus lacustris*, *Glochidium* sp. и *Paraergasilus rylovi*. У сига расширился состав паразитов, связанных с планктоном, и снизилось число видов, связанных с бентосом. Число общих у сига и ряпушки видов паразитов увеличилось до 9.

На 2-м этапе эвтрофирования озера (исследования 1985 г.) видовой состав паразитов, как у ряпушки, так и у сига сходен с таковым в 1975 г. Общих видов было обнаружено 8.

Отсутствовал *Discocotyle sagittata*, а *Capriniana piscium* отмечалась в оба года наблюдений. У ряпушки не обнаружен моллюск *Glochidium* sp., была зарегистрирована микроспоридия *Microsporidia* sp. У сига отмечались *Diplostomum clavatum* и моллюск *Glochidium* sp.

На этапе реолигомеризации озера (2004 г.) резко увеличилось разнообразие паразитов как у ряпушки (отмечено наличие 16 видов), так и у сига (17 видов). К общим видам, обнаруженных ранее, добавились *Trichodina pediculus*, *Azygia lucii* (Müller 1776), *Diplostomum clavatum* и *Argulus foliaceus*, а также 2 вида метацеркарий, которые были впервые выделены в роде *Diplostomum*. Таким образом, паразитофауна сига и ряпушки максимально сблизились: она представлена 13 общими видами (рис. 2).

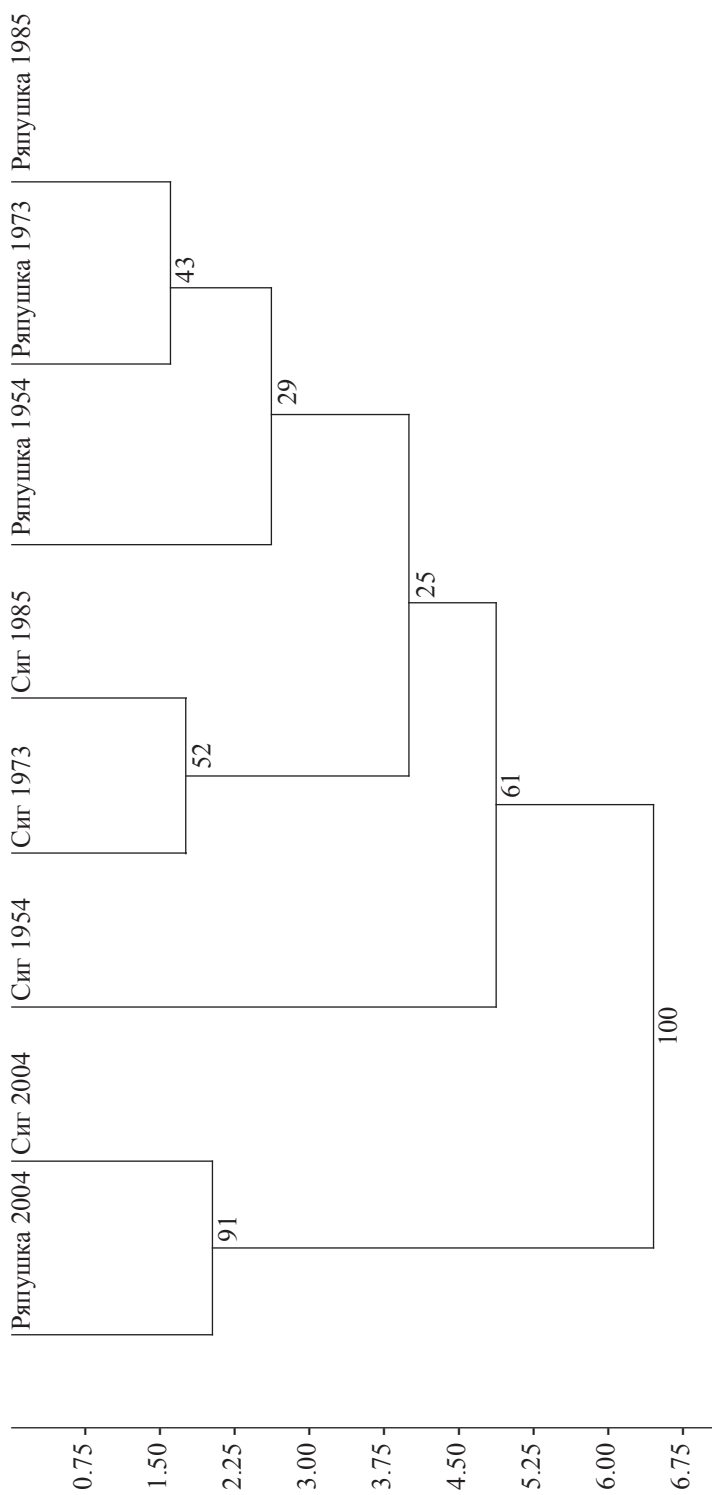
#### ОБСУЖДЕНИЕ

Принадлежность водоемов к тому или иному типу есть результат определенно-го исторического процесса, при котором возможен переход водоема от одного типа к другому (Шульман и др., 1974). Антропогенная эвтрофикация водоемов отличается от естественной сукцессии более высокой скоростью развития процесса и характером его проявления. С 1940 по 1970 г. биологическая система Сямозера находилась в устойчивом состоянии. Дестабилизация экосистемы началась с середины 1970 г. и была обусловлена эвтрофированием и проникновением в водоем нового вида – европейской корюшки. В 1980 г. система выходит из устойчивого состояния. Основной причиной нарушения воспроизводства и снижения численности сига явилось заиление нерестилищ в результате эвтрофирования водоема. С вселением европейской корюшки коренным образом изменилась структура трофических связей. Если раньше в водоеме было 2 равных потока: 1) зоопланктон – ряпушка – хищные рыбы и 2) бентос – рыбы бентофаги – хищные рыбы, то теперь первый путь преобладает над вторым. Система переходит в новое состояние (Решетников и др., 1982; Экосистема Сямозера, 2002).

Предпринятая нами обработка паразитологических материалов с использованием методов вариационной статистики позволила оценить особенности паразитофауны сиговых рыб в оз. Сямозере, выявить специфику и направленность ее изменений на разных этапах состояния водоема.

У сиговых рыб в оз. Сямозере за весь период наблюдений зарегистрировано 32 вида паразитов, которые относятся к 8 типам и 11 классам: тип Microsporidia класс Naplophasea (1 вид); тип Muxozoa класс Muxosporidia (3 вида); тип Ciliophora класс Phyllopharyngea (1 вид) и класс Oligohymenophorea (2 вида); тип Plathelminthes классы Monogenea (2 вида), Cestoda (4 вида), Trematoda (9 видов); тип Nematelminthes класс Nematoda (4 вида); тип Acantocephales класс Palaeacanthocephala (1 вид); тип Mollusca класс Bivalvia (1 вид) и тип Arthropoda класс Crestacea (4 вида).

В процессе эвтрофирования озера существенно меняются видовой состав паразитов сиговых рыб и его структура. Максимальные отличия выявлены между паразитофауной сиговых на исходном олиготрофном состоянии озера и в период реолиготрофирования. В период реолиготрофирования озера в паразитофауне сиговых рыб отсутствуют скребень *Acanthocephalus lucii* и моллюск *Glochidium* sp. С исчезновением этих видов – единственных представителей типов Mollusca и Acantocephales в составе паразитов сиговых в Сямозере, изменилась и структура высших (типов



**Рис. 2.** Кластерный анализ паразитофауны ряпушки и сига при эвтрофировании Сямозера.

и классов), и средних (отрядов, семейств и родов) таксонов. С выпадением из паразитофауны моногенеи *Discocotyle sagittata*, трематоды *Crepidostomum farionis*, нематод *Rhabdochona denudata* и *Cystidicola farionis* исчезают отряд Mazonocraeidea с семейством Discocotylidae, семейство Allocreadiidae в отряде Plagiorchiida, отряд Ascaridata с семейством Rhabdochonidae. Доминирует одна таксономическая группа паразитов – трематоды. Установленные различия в таксономическом составе паразитофауны сиговых рыб и его структуре на исходном олиготрофном состоянии озера и в период реолиготрофирования характеризуют разное состояние экосистемы озера и свидетельствуют о том, что реолиготрофизация не возвращает водоем на исходный уровень, а стабилизирует его в новом качественном состоянии.

На разных этапах развития Сязозера в паразитофауне сиговых рыб постоянно присутствуют только 3 вида: цестода *Proteocephalus longicollis* и трематоды *Phyllodistomum umblae* (Fabricius 1780) Bakke 1982 и *Ichthyocotylurus erraticus* – типичные паразиты лососевых рыб. Относительно постоянно отмечаются еще 4 вида: *Triaenophorus crassus*, *Diphyllobothrium ditremum*, *Raphidascaris acus* и *Camallanus lacustris*. Это всего 7 видов, что составляет 23% от числа видов, обнаруженных у сиговых в Сязозере. Все перечисленные виды – обычные паразиты лососеобразных, имеют сложный цикл развития и широкий круг промежуточных хозяев – различных беспозвоночных: олигохет, моллюсков, планктонных и бентосных ракообразных, личинок водных насекомых. Широкий набор промежуточных хозяев, очевидно, позволяет лучше приспосабливаться паразитам к изменениям окружающей среды. Только цестода *Proteocephalus longicollis* и трематода *Phyllodistomum umblae* заканчивают цикл развития в сиговых рыбах. Для остальных видов сиговые рыбы служат паратеническими или промежуточными хозяевами.

Сравнительный анализ паразитофауны сига и ряпушки показал, что изменения в их паразитофауне при эвтрофировании водоема имеют как общие, так и специфические черты. На всех этапах развития озера у сига и ряпушки встречается ряд общих паразитов, типичных для сиговых рыб. В то же время фауна паразитов сигов более разнообразна, чем фауна паразитов ряпушки. Сиг несет основную нагрузку в поддержании численности паразитов лососеобразных рыб. Ряпушка – преимущественно дополнительный хозяин для этих видов паразитов. Численность паразитов с широким кругом хозяев поддерживается за счет других экологических групп рыб. Например, *Camallanus lacustris* встречается в Сязозере у разных видов рыб преимущественно у некарповых. Наиболее часто у окуня *Perca fluviatilis* L., 1758, налима (69.5%, 1–441 экз.) и судака *Stizostedion lucioperca* (L., 1758). *Raphidascaris acus* в Сязозере встречается у плотвы *Rutilus rutilus* (L., 1758), язя *Leuciscus idus* (L., 1758), ерша *Gymnocephalus cernuus* (L., 1758), налима, судака, бычка-подкаменщика *Cottus gobio* (L., 1758) с невысокой интенсивностью заражения (ниже 10%). Максимальная зараженность *Raphidascaris acus* у налима (16.6%, 1–24 экз.).

Установленные различия в паразитофауне сига и ряпушки в Сязозере связаны с особенностями биологии рыб. Ряпушка, в прошлом, основная промысловая рыба в озере. По размерам относится к мелкой форме, характеризуется коротким жизненным циклом, основным видом корма является зоопланктон. Более мелких размеров ряпушка была в период с 1954 по 1962 гг., более крупных – с 1973 по 1999 г. Питание ряпушки



на разных этапах развития озера существенных изменений не претерпело. Ее пищевой спектр включает 8 видов веслоногих, 12 видов ветвистоусых ракообразных, 6 видов коловраток и в качестве второстепенных объектов – личинки и куколки хирономид, насекомых, водяных клещей. Многотычинковый (сямозерский) сиг обитает в прибрежной зоне озера на песчаных и илисто-песчаных отмелях литорали, где наблюдаются максимальные плотности гидробионтов. Многотычинковый сиг питается как планктоном, так и бентосом. Молодь сига до 3 лет питается преимущественно планктоном. С возрастом резко возрастает доля крупных организмов и ведущее место в рационе занимают личинки ручейников, поденок, водяные ослики, моллюски, икра и молодь рыб (ряпушка, подкаменщик). Начиная с первого этапа изменений Сямозера (1975 г.) многотычинковый сиг полностью перешел на питание планктоном. Шуйский сиг нагуливается в Онежском озере, нерестится в реке Шуе и ее притоках, включая реку Сяпсю. В Сямозере встречается редко (Решетников и др., 1982; Бушман, 1982).

Известно, что в поддержании стабильности существования вида важную роль играют популяционные механизмы (Гиляров, 1990). На примере типичного паразита сиговых рыб цестоды *Proteocephalus longicollis* нами показано, что компенсирующим механизмом выживаемости паразитов при резком падении численности специфических хозяев являются особенности распределения численности, размерная и возрастная структура популяции паразита. Наблюдаемая в 2004 г. невысокая зараженность ряпушки *P. longicollis* была сходна с данными 1950-х годов (Шульман и др., 1974). Однако популяция паразита в 2004 г. характеризовалась качественно иными параметрами, чем в 1950 г. В первую очередь иной размерно-возрастной структурой – важнейшим показателем способности к размножению. Преобладание в структуре популяции паразита половозрелых гельминтов с крупными размерами в 2004 г. свидетельствует об увеличении плодовитости (Аникиева и др., 2007).

Нами также было показано, как изменяется паразитарная структура при освоении аборигенным видом паразита нового для водоема вида хозяина. Популяционная структура *P. longicollis* до вселения в водоем европейской корюшки включала 2 гостальные формы: сиговую и ряпушковую. Пространственное распределение гостальных группировок *P. longicollis* в Сямозере обеспечивали различия в биологии хозяев и их предпочтение к разным местам обитания. Спонтанно вселившаяся европейская корюшка в Сямозеро в 1968 г. приобрела паразита спустя 10 лет. Зараженность корюшки была низкой: экстенсивность заражения 4%, индекс обилия 0.8 экз.; основу численности паразита составляли личинки и неполовозрелые особи. Позднее (в 1987 г.) зараженность корюшки *P. longicollis* увеличилась до 80%, индекс обилия – до 20 экз.; 40% цестод в июне были половозрелыми. Сочетание высокой численности европейской корюшки с более высокой ее зараженностью *P. longicollis* по сравнению с ряпушкой и сигом (Аникиева и др., 2007) привело к тому, что корюшка стала играть основную роль в жизненном цикле паразита. Увеличение внутривидовых и внутрипопуляционных группировок паразита повысило разнообразие популяции и способствовало поддержанию ее численности. Исследование морфологической изменчивости цестоды *P. longicollis* показало, что освоение паразитом нового для водоема вида хозяина – европейской корюшки – сопровождалось формированием нового фенотипа со специфичным набором признаков. Таким образом, освоение нового для водоема вида хозяина не только

способствовало поддержанию численности и сохранению популяции паразита в изменяющихся условиях пресноводной экосистемы, но и изменило морфоэкологическую и пространственную структуру паразитарной системы, а также значимость отдельных видов хозяев в жизненном цикле паразита (Аникиева, Иешко, 2010).

В целом, изучение паразитофауны сиговых рыб свидетельствует о том, что состав паразитов и его структура адекватно отражают тренд общих изменений экосистемы под влиянием антропогенного фактора. В ответ на изменение состояния экосистемы включается комплекс ответных реакций паразитов на популяционном, видовом и экосистемном уровнях организации.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0075) и частично за счет РФФИ (проект № 17-04-1004).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аникиева Л.В. 1982. Использование гельминтологических данных при оценке состояния водоема. В кн.: С.С. Шульман (ред.). Экология паразитических организмов в биогеоценозах Севера. Петрозаводск, Изд-во Карельского филиала АН СССР: 72–83.
- Аникиева Л.В., Иешко Е.П. 2010. Микроэволюционные аспекты морфологической изменчивости и специфичности цестод на примере паразита сиговых рыб цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Proteocephalidae). *Паразитология* **44** (3): 217–225.
- Аникиева Л.В., Иешко Е.П., Стерлигова О.П. 2007. Сукцессионные особенности динамики численности и структуры популяции цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Cestoda: Proteocephalidae). *Паразитология* **41** (6): 526–532.
- Бушман Л.Г. 1982. Изменения в структуре рыбного населения и в питании рыб-планктофагов. В кн. М.И. Шатуновский (отв. ред). Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М., Наука: 63–105.
- Гиляров А.М. 1990. Популяционная экология. М., Изд-во МГУ, 191 с.
- Евсеева Н.В., Иешко Е.П., Шульман Б.С. 1999. Роль акклиматизации в формировании паразитофауны европейской корюшки *Osmerus eperlanus* (L.) в условиях Сямозера (Карелия). *Паразитология* **33** (5): 404–409.
- Иешко Е.П., Малахова Р.П. 1982. Паразитологическая характеристика зараженности рыб как показатель экологических изменений в водоеме. В кн.: Шатуновский М.И. (отв. ред.) Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М., Наука: 161–175.
- Иешко Е.П., Новохацкая О.В. 2008. Закономерности сукцессии паразитофауны рыб эвтрофируемых водоемов. *Вопросы ихтиологии* **48** (5): 696–701.
- Иешко Е.П., Евсеева Н.В., Стерлигова О.П. 2000. Роль паразитов рыб в пресноводных экосистемах на примере паразитов корюшки (*Osmerus eperlanus*). *Паразитология* **34** (2): 118–124.
- Коросов А.В., Горбач В.В. 2010. Компьютерная обработка биологических данных: методическое пособие. Петрозаводск, Изд-во ПетрГУ, 83 с.
- Малахова Р.П., Иешко Е.П. 1977. Изменение паразитофауны рыб Сямозера за последние 20 лет. В кн. О.И. Потапова (отв. ред). Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск, Изд-во Карельского филиала АН СССР: 185–199.
- Новохацкая О.В., Иешко Е.П., Лебедева Д.И. 2005. Многолетние изменения паразитофауны сиговых (Coregonidae) рыб Сямозера. Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск, Изд-во КарНЦ РАН: 97–102.
- Новохацкая О.В., Иешко Е.П., Стерлигова О.П. 2008. Характер многолетних изменений паразитофауны леща в эвтрофируемом водоеме. *Паразитология* **42** (4): 308–316.
- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М., Наука, 300 с.

- Решетников Ю.С. 2004. Проблемы реолиготрофирования водоемов. Вопросы ихтиологии **44** (5): 709–711.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. 1982. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М., Наука, 234 с.
- Румянцев Е.А. 2004. Экологическая сукцессия фауны паразитов рыб в озерах. Паразитология **38** (2): 180–190.
- Румянцев В.А., Дабкова В.Г. 2006. Экологическая диагностика состояния Ладожского озера. В кн.: Н.Н. Филатов (отв. ред). Водные ресурсы Европейского Севера России: итоги и перспективы исследований. Петрозаводск, Карельский научный центр РАН: 110–126.
- Экосистема Сязозера (биологический режим, использование). 2002. Стерлигова О.П., Павлов В.Н., Ильмаст Н.В., Павловский С.А., Комулайнен С.Ф., Кучко Я.А. Петрозаводск, Изд-во КарНЦ РАН, 119 с.
- Шульман С.С., Малахова Р.П., Рыбак В.Ф. 1974. Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озер Карелии. Л., Наука, 108 с.

## THE PARASITE FAUNA SUCCESSION IN COREGONID FISH ASSOCIATED WITH ANTHROPOGENIC EUTROPHICATION OF LAKE SYAMOZERO

L. V. Anikieva, E. P. Ieshko

**Keywords:** Lake Syamozero, eutrophication, Coregonidae, *Coregonus albula* (L.), *C. lavaretus* (L.), parasite fauna.

### SUMMARY

Comparative analysis of coregonid parasite fauna in 4 time intervals corresponding to different stages of the development of the lake was performed. It has been found that changes in the parasite fauna of coregonid fish is a process possessing specific features at different stages of lake development. The most significant changes in the fauna of Coregonidae parasites are characteristic of the first stage of eutrophication. At the stage of re-oligotrophication, the parasite fauna is formed on the basis of fundamentally new level of the parasite fauna formation, matching the current state of Lake Syamozero ecosystem. Parasite species tolerant to changing environmental conditions were revealed; problems of their stability are discussed.