

Министерство образования и науки Российской Федерации
Вологодский государственный технический университет

А.А. Шабунов

Н.М. Радченко

**Паразиты рыб, земноводных и чайковых птиц
в экосистемах крупных водоемов
Вологодской области**

Монография

Вологда
2012

УДК 576.8:591.5
ББК 20.1:28.083.66
Ш 138

Рецензенты:

Н.А. Рыбакова, д-р биол. наук, профессор
Вологодского государственного педагогического университета;

И.В. Филоненко, канд. биол. наук, старший научный сотрудник
Вологодской лаборатории Государственного научно-исследовательского
института озёрного и речного рыбного хозяйства.

Печатается по решению редакционно-издательского совета ВоГТУ

Шабунев А.А.

Ш138 Паразиты рыб, земноводных и чайковых птиц в экосистемах
крупных водоемов Вологодской области: монография / А.А. Шабунев,
[Н.М. Радченко]. – Вологда: ВоГТУ, 2012. – 243 с.

ISBN 978–5–87851–462–0

Крупные водоёмы Вологодской области (озёра Белое, Кубенское, Воже, Рыбинское и Шекснинское водохранилища) испытывают значительный антропогенный пресс. Биомониторинг экосистем необходим для контроля за состоянием биоценозов в целом и отдельных его компонентов. Паразиты рыб чутко реагируют на изменения, происходящие в экосистеме, и являются индикаторами её состояния, т.к. в своём развитии связаны с планктоном, бентосом, рыбами, рыбаодными птицами; некоторые из них вызывают заболевание человека. Чайковые птицы поддерживают зоонозы, участвуя в распространении паразитов рыб. Амфибии, которые являются наиболее древними наземными позвоночными, сохранили связь с водной и наземной средой, передавая паразитарные инфекции.

Книга предназначена для студентов, обучающихся на экологическом факультете по специальностям «Природопользование», «Комплексное использование и охрана водных ресурсов», а также для специалистов, разрабатывающих мероприятия по охране и мониторингу водоёмов. Материалы исследований необходимы студентам, аспирантам, преподавателям, изучающим водные ресурсы.

Рисунок на обложке: жизненный цикл *Ligula intestinalis* [57]

УДК 576.8:591.5
ББК 20.1:28.083.66

ISBN 978–5–87851–462–0

© ВоГТУ, 2012
© А.А.Шабунев, 2012
© Н.М.Радченко, 2012

Введение

Предлагаемая книга является первой обобщающей работой по изучению паразитов рыб, амфибий и чайковых птиц в экосистемах некоторых крупных водоемов Северо-Запада России. Они составляют существенный компонент водных и наземных биоценозов и имеют значение для разработки ряда практических вопросов, участвуя в циркуляции паразитов хозяйственно полезных видов животных и, в некоторых случаях, человека. Разнообразие условий обитания и образа их жизни оказывает большое влияние на состав их паразитофауны.

Сложность взаимосвязей между организмами и средой обитания обусловлена не только трофическими и топическими отношениями. В любой экосистеме существенную роль играют паразитические организмы, которые, помимо использования значительной части энергии экосистемы для своей жизнедеятельности, могут регулировать численность организмов – хозяев. В циклы развития многих паразитов включены организмы, обитающие в разных экосистемах. Это обстоятельство еще более усложняет взаимоотношения в экосистемах и определяет характер взаимного влияния между экосистемами. Многие паразиты чайковых птиц на личиночных стадиях паразитируют у ракообразных, моллюсков, рыб. Учитывая высокую численность окончательных и промежуточных хозяев, подвижность рыб и чайковых птиц, зависимость их от экологических условий, изучение паразитологической ситуации в любой экосистеме, в том числе в водоеме, имеет важное практическое значение. Зная взаимосвязи между организмами и паразитами, влияние экологических факторов на численность окончательных и промежуточных хозяев, можно прогнозировать развитие зоонозов, эпизоотий, которые могут привести к гибели большого количества организмов, например, рыб.

Мы изучали многочисленных водных организмов (рыб и их паразитов), обитающих в водной и воздушной средах (амфибий и их гельминтов), обитателей воздушной среды, связанных с водоемами (чайковых птиц и их гельминтов).

Изучение паразитов разных групп животных, обитающих в экосистемах водоемов, нам представляется целесообразным. Развитие гельминтов происходит в разных средах: постоянные и временные водоемы, околотовное пространство, что создает условия для возникновения многочисленных биотических связей организмов и более успешного их выживания и расселения.

В 1985 – 1998 годах А. А. Шабунов изучал видовой состав, численность и распределение, биологию чайковых птиц, их паразитофауну на озерах Кубенское и Воже, а также паразитофауну 19 видов рыб, обитающих в них. Оказалось, что комплексное изучение этих вопросов значительно расширяет представления о структуре и функционировании озерных экосистем, а полученные материалы являются индикаторами состояния гидробиоценозов. Так, наличие тех или иных паразитов в рыбах свидетельствует о составе зоопланктона и бентоса, т.к. низшие ракообразные, моллюски, олигохеты, личинки насекомых являются промежуточными хозяевами паразитов рыб. Рыбоядные птицы в озерных экосистемах имеют большое значение, они являются в большей или меньшей степени ихтиофагами и участвуют в циркуляции 26 видов гельминтов рыб. Вместе с тем, потребляя рыбу, птицы участвуют в элиминации паразитов рыб, не связанных с ними в своем раз-

витии. Паразитофауна рыб озера Кубенское за последние десятилетия обогатилась 18 видами личиночных форм паразитов, распространяемых рыбоядными птицами. Как раз в это время отмечается биологическая экспансия чаек. Увеличилась заболеваемость рыб лигулезом, который ранее отмечался на Кубенском озере в единичных случаях.

В результате мы располагаем материалами, показывающими многочисленные связи в водных экосистемах, способствующие их стабилизации и эволюции.

Мониторинг крупных водных экосистем дает основание считать об их устойчивости, несмотря на значительные естественные колебания условий и усиливающегося антропогенное воздействие на отдельные компоненты природной среды.

Для оценки состояния среды, составления прогнозов необходимо ее длительное и комплексное изучение, включающее исследования различных компонентов экосистемы. При этом желательно, в первую очередь, выделить те структурные составляющие экосистемы, которые наилучшим образом будут отражать ее состояние. Необходимо учитывать и взаимное влияние экосистем, в частности, водоемов и окружающих их территорий. Связь между водоемами и наземными экосистемами осуществляется через различные группы организмов, в том числе и птиц, питающихся как на суше, так и на водоеме. Складывающаяся экологическая ситуация в одной экосистеме через трофические звенья может оказывать значительное и неоднозначное воздействие на функционирование другой экосистемы. Это может быть связано с улучшением или ухудшением кормовой базы и, как следствие, с изменением видового состава, численности и размещения на территории различных групп животных. Паразитические организмы, являясь многочисленными и важными компонентами экосистем, в первую очередь воздействуют на численность и физиологическое состояние организма хозяев, способствуют улучшению кормовой базы водоема, влияют на биоразнообразие.

Исследовано около 9,5 тысяч экземпляров рыб, 562 экземпляра земноводных, 174 экземпляра чайковых птиц. По результатам комплексных экспедиций на крупные озера Вологодской области были опубликованы книги: Паразиты рыб Белого озера (1999), Эколого-паразитологические исследования рыб Кубенского озера (2002), Паразиты рыб озера Воже (2002), Изучение озерных экосистем Вологодской области (2003), Экологический мониторинг водоемов Вологодской области (2005), Ихтиопаразитологический мониторинг крупных озер Вологодской области (2005), Методы биоиндикации в оценке состояния окружающей среды (2006), Антропогенное воздействие на экосистему озера Кубенское (2008), Изменение экосистемы озера Воже в связи с антропогенным воздействием (2011), Методы биологического контроля окружающей среды (2011).

Обобщая многолетние исследования и принимая во внимание то, что многие вопросы, в том числе вся паразитофауна рыб озера Воже, изучались впервые, на основе экосистемного подхода была подготовлена настоящая книга.

Глава 1. История изучения паразитических МЕТАЗОА РЫБ, ЗЕМНОВОДНЫХ И ЧАЙКОВЫХ ПТИЦ В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Начало ихтиопаразитологических исследований в Вологодской области было положено акад. К. И. Скрябиным. В 1926 г. под его руководством работала 32-я Союзная гельминтологическая экспедиция в окрестностях г. Великий Устюг (с. Морозовицы). При обследовании населения (152 чел.) выявлен опасный паразит *Opisthorchis felineus*, развивающийся в карповых рыбах. Исследованы стерлядь, щука и голавль из р. Сухона, а также карась из озера близ г. Великий Устюг [173]. В 1927 г. в г. Никольске работала 38-я Союзная гельминтологическая экспедиция под руководством А. М. Петрова. Было исследовано 20 экз. рыб (налим, язь, плотва), общая зараженность составила 65%. М. П. Гнедина [35] описала *Rhabdochona demudata* из карповых рыб рек Вычегда, Сухона и Юг. В работе М. П. Гнединой и Н. В. Савиной [36] приводятся данные о паразитических червях 14 видов рыб из указанных рек, обнаружено 17 видов гельминтов. Минога и стерлядь оказались незараженными, костистые рыбы инвазированы на 94%. Материалы экспедиций были опубликованы в работе К. И. Скрябина и В. П. Баскакова [220, 221].

С 1931 по 2001 гг. проводились исследования паразитофауны рыб крупных озер Вологодской области (Кубенское, Воже, Белое). Всего разными авторами было исследовано 26 видов рыб (более 12 000 экз.) [200].

Изучение гельминтофауны рыб Кубенского озера впервые было проведено в августе 1935 г. А. Л. Дулькиным, который исследовал 9 видов рыб (182 экз.) и обнаружил у них 15 видов паразитов. Отмечается интенсивное заражение щуки плероцеркоидами *Diphyllbothrium latum* (9 экз. на 1 рыбу). В 1940 г. А. Л. Дулькин исследовал 11 видов рыб из рек Вологда и Сухона (281 экз.), определено 20 видов паразитов [59, 60].

Значительные исследования паразитов рыб озера Кубенское и р. Сухона сделаны Е. С. Кудрявцевой в 1951–64 гг. Методом полного паразитологического вскрытия было исследовано 778 экз. рыб (20 видов) и обнаружено 96 видов паразитов, относящихся к различным систематическим группам. В августе 1951 г. и феврале – марте 1954 г. Е. С. Кудрявцева исследовала 140 экз. рыб Кубенского озера, относящихся к 8 видам, и выявила 32 вида паразитов [109]. В 1960 г. ею было вскрыто 25 экз. судака для выяснения изменения его паразитофауны в связи с интродукцией; в 1963 г. – 199 экз. ерша с целью выяснения сезонной динамики зараженности [113]; в 1964 г. исследовано 30 экз. окуня на наличие плероцеркоидов *Diphyllbothrium latum* [225]. Основной материал собран Е. С. Кудрявцевой на Верхней и Средней Сухоне (638 экз. 20 видов рыб). В 1967 г. ею проводились исследования паразитов рыб реки Молога, выявлено 27 видов [114].

С 1985 по 2003 гг. мы изучали паразитофауну рыб Кубенского озера. Методом полных и частичных вскрытий исследовано 5224 экз. 15 видов рыб и обнаружено 139 видов паразитов, среди которых 107 видов паразитических

Metazoa [174, 180, 182, 191, 247, 286]. Сбор материала проводился во все сезоны года.

Всего разными авторами в 1935–2001 гг. в Кубенском озере было вскрыто 5888 экземпляров рыб.

Исследования паразитов рыб Северо-Двинского бассейна выявили наличие антропоургических очагов дифиллоботриоза. В 1976–83 гг. в бассейне озера Кубенское (Вологодский, Усть-Кубинский р-ны) и р. Сухона работала экспедиция Института медицинской паразитологии и тропической медицины им. Е. И. Марциновского. Проводилось исследование населения на зараженность дифиллоботриозом, а также рыб, участвующих в его распространении [8], в связи с проектируемым перераспределением водных ресурсов в некоторых районах Европейской части РСФСР.

Изучена паразитофауна судака, интродуцированного в Кубенское озеро, и ее изменение в течение 68 лет после вселения; произошло обогащение паразитофауны судака 42 видами, из них 18 представлены личиночными формами [175, 181].

Дан анализ паразитофауны сиговых, шуковых, карповых, налимовых, окуневых рыб в связи с особенностями их экологии. На большом материале изучена возрастная динамика в зараженности рыб, а также изменение паразитофауны в различные сезоны и годы. На паразитофауну рыб мелководного Кубенского озера существенное влияние оказывает регуляция уровня воды, загрязнение промышленно-бытовыми и подсланиевыми водами [177].

Видовой состав паразитов некоторых видов рыб бассейна нижнего течения р. Сухона и ее притоков (Шарденьега, Луза) изучал Г. А. Ивашевский, где исследовал 17 видов рыб и обнаружил 60 видов паразитов [80, 81, 82, 83].

Озеро Воже — один из крупных водоемов Северо-Запада России, ранее не изучалось в ихтиопаразитологическом отношении. В 1990–93 гг. мы исследовали 3588 экз. рыб, относящихся к 15 видам, и выявили 84 вида паразитов разных систематических групп [188, 269]. Получены материалы по паразитофауне отдельных видов рыб. Наиболее зараженными оказались щука, лещ, плотва, язь, налим, окунь, ряпушка.

При сравнении паразитофауны озер Воже и Кубенское, имеющих сходство в генезисе, структуре ихтиоценоза и других характеристик, следует отметить, что паразитофауна оз. Воже значительно менее разнообразна, 84 и 139 видов соответственно. Отмечаются различия в зараженности одних и тех же видов рыб в озерах, что объясняется плотностью их популяций и кормовой базой водоемов, а также степенью антропогенного воздействия на гидробиоценозы. Изучены сезонные изменения в зараженности рыб, которые особенно характерны для мелководных мезотрофных водоемов. Сравнивая результаты исследований за длительный промежуток времени, удалось проследить изменение видового разнообразия и уровня зараженности рыб. Выяснилось, что в условиях угнетения популяции ряпушки и других сиговых из списка паразитов исчезла нематода *Cystidicola farionis*. Выявлены возрастные различия в паразитофауне массовых видов рыб. Рост рыб в озере Кубенское и Воже име-

ет разный темп. Рыбы оз. Воже тугорослые в связи с недостаточностью кормовой базы.

Прогнозируется тенденция к усилению напряженности зоонозов (лигулез, диплостомозы, ихтиокотилурозы, меторхоз) в связи с увеличением численности чайковых птиц в акватории озера [242, 243].

Вселенный в оз. Воже в 1987 г. судак интенсивно растет и размножается. Становление паразитофауны произойдет, по-видимому, в течение 50–60 лет, подобно тому, как это произошло при интродукции судака в озеро Кубенское.

В бассейне озера Воже сохраняется мощный очаг дифиллоботриоза, возникший, видимо, в средние века в связи с развитием судоходства в системе Белозерско-Онежского водного пути. Уровень зараженности щуки плероцеркоидами широкого лентеца (64,5%, индекс обилия – 1,8) и населения (319,3 на 100 тыс. населения) остается наиболее высоким в Вологодской области [9, 39].

Изучение паразитофауны рыб оз. Белое было начато Б. Е. Быховским в 1931 г., который исследовал моногеней 9 видов рыб [278]. В дальнейшем паразитофауну изучали Г. К. Петрушевский [166], Л. В. Королева [101], Н. А. Изюмова [89]. С 1970 года Институт биологии внутренних вод РАН (Борок) организует экспедиции по изучению рыб Шекснинского водохранилища, созданного в 1964 г. [116, 118]. В 1983–88 гг. паразитологические исследования рыб проводили студенты и аспиранты Ярославского ГУ под руководством проф. З. С. Донец [48, 49, 50]. А. Д. Тираховым выяснены особенности паразитофауны озера Лозско-Азатское и ее сходство с фауной паразитов рыб оз. Белое [231]. В 1992 г. на оз. Белое работала экспедиция Вологодского государственного педагогического института под руководством Н. М. Радченко. Было исследовано 390 экз. 13 видов рыб и определена их паразитофауна. В 1994 г. на оз. Белое проводились исследования совместно со специалистами лаборатории болезней рыб ГосНИОРХ, основной целью которых было изучение причин язвенного заболевания судака. Нами вскрыто около 120 экз. различных видов рыб и выявлена их паразитофауна. В 1997 г. в составе экспедиции лаборатории токсикологии ИБВВ РАН Н. М. Радченко исследовала паразитофауну 130 экз. 9 видов рыб. Основная задача экспедиции – изучение экосистемы Шекснинского водохранилища, включая оз. Белое, и оценка ихтиотоксикологической ситуации. Наиболее зараженными оказались рыбы в акватории населенных пунктов Топорня и Сизьма.

Всего разными авторами в оз. Белое в 1931–97 гг. было исследовано 2567 экземпляров рыб, относящихся к 19 видам, и обнаружено 174 вида паразитов, среди которых 99 видов паразитических Metazoa. С 1967 г. оз. Белое вошло в экосистему Шекснинского водохранилища, являющуюся частью Волго-Балта, и подвергается интенсивной антропогенной нагрузке. Изменения в паразитофауне рыб имеют тенденцию к снижению зараженности в связи с загрязнением водоемов промышленно-бытовыми стоками, интенсивным судоходством. Специфичные и широко распространенные виды паразитов, как правило, имеют стабильный характер распространения благодаря их устойчи-

вым связям в биоценозе. Основной состав паразитофауны сохраняется длительное время. Образование мелководной зоны в речной части водохранилища способствовало обогащению паразитофауны рыб. В течение 67 лет (1931–97 гг.) фауна моногеней увеличилась с 9 до 32 видов. Отмечена возрастная, сезонная, многолетняя динамика паразитофауны.

В Шекснинском водохранилище сформировались устойчивые антропоургические очаги дифиллоботриоза (Череповецкий, Шекснинский, Кирилловский, Белозерский, Вытегорский р-ны). Большой вклад в изучение зараженности рыб *D. latum* по трассе Волго-Балта внес Б. И. Куперман [116].

Основные исследования паразитов рыб Онежского озера относятся к началу 30-х годов [165, 167]. Изучалось распространение плероцеркоидов широкого лентеца, зараженность сиговых рыб.

Паразиты рыб Рыбинского водохранилища изучались с момента его образования. Подробно история эколого-фаунистических исследований паразитов рыб на этом водоеме изложена в статьях Б. И. Купермана, А. Е. Жохова [119] и А. Е. Жохова [67].

Возраст водохранилища составляет около 70 лет и, естественно, что за столь длительный период в сообществе иктиопаразитов водоёма произошли существенные изменения. В 1950-х гг. В. П. Столяровым [227] были получены первые сведения о наличии возбудителей опасного паразитарного заболевания человека – личинок *Diphyllobothrium latum* у хищных рыб Шекснинского плёса. Позднее личинки лентеца широкого также отмечались в исследованиях рыб Шекснинского плёса различными авторами [85, 118].

Начало гельминтологических исследований амфибий Вологодской области связано с работой 32 Советской гельминтологической экспедиции в Северо-Двинской губернии (ныне Великоустюгский район Вологодской области) в 1926 г. под руководством К. И. Скрябина [173]. Было вскрыто 50 экз. тритона обыкновенного, 58 экз. лягушки травяной, 1 экз. жабы серой. Материалы хранятся в музее ВИГИС, которые мы определили в 1982 г. С 1978 по 1992 г. гельминты амфибий изучались нами в Устюженском, Белозерском, Шекснинском, Усть-Кубинском, Сокольском районах, в г. Вологде и ее окрестностях. Всего исследовано 562 экз. амфибий, относящихся к 4 видам: тритон обыкновенный (62 экз.), лягушка травяная (469 экз.), лягушка остромордая (8 экз.), жаба серая (23 экз.). Были отмечены изменения в гельминтофауне фонового вида – лягушки травяной – редукция трематодного компонента в районах с усиленной антропогенной нагрузкой.

В 1968 г. в окрестностях г. Вологды было исследовано 45 экз. травяной лягушки (устн. сообщ. Е. С. Кудрявцевой) и обнаружена множественная инвазия мезоцеркарий *Alaria alata* во всех внутренних органах. В 1953–1975 гг. В. А. Савинов [212, 213] изучал резервуарный (паратенический) паразитизм трематод, используя *A. alata* как модельный объект.

Гельминтофауна рыбоядных птиц Вологодской области изучалась в Дарвинском заповеднике на Рыбинском водохранилище в 1950–1960-х годах А. А. Шигиным [248, 249, 250, 251, 252].

С 1985 по 2002 гг. А. А. Шабунов исследовал гельминтофауну чайковых птиц озера Кубенское и изучал их роль в распространении паразитов рыб. Было вскрыто 174 экз. 6 видов чайковых птиц и обнаружено 55 видов гельминтов. Выявлены различия в гельминтофауне у разных видов чайковых птиц, установлены возрастные, сезонные изменения зараженности птиц. Следует отметить, что чайковые птицы участвуют в распространении 23 видов паразитов рыб. Интенсивное заселение чайковыми птицами озер Кубенское и Воже привело к значительным изменениям в зараженности рыб гельминтами, особенно видами родов *Diplostomum*, *Ichthyocotylurus*, *Metorchis*, *Ligula* и других, завершающих развитие в чайковых птицах. Проведены учеты численности и распределения чайковых птиц в акватории озер Кубенское и Воже [238].

Материал и методика исследования. Методом полных и частичных паразитологических вскрытий по В. А. Догелю [30] в озерах Белое, Кубенское, Воже, Рыбинском и Шекснинском водохранилищах в 1931–2010 гг. паразитологами было исследовано 12043 экз. рыб, относящихся к 25 видам, в том числе 9382 экз. — собственные исследования (табл. 1.1). Сбор материала проводился во все сезоны года.

Исследования по методике В. А. Догеля предполагают полные паразитологические вскрытия, так как паразитофауна рыб исторически складывается для каждого вида в определенном водоеме при многочисленных трофических и пространственных связях организмов. Однако на практике получалось, что иногда невозможно было исследовать фауну протистов, в материалах других авторов также не всегда приводятся данных о них. В последние десятилетия система паразитических Protozoa пересматривается, что вызывает затруднение в идентификации прежних материалов. Изученность Protozoa в разных водоемах не одинакова, наиболее полно они исследованы у рыб Рыбинского и Шекснинского водохранилищ [97]. В связи с этим мы сочли возможным дать анализ только паразитических Metazoa.

Определение паразитов рыб проведено по «Определителю пресноводных рыб» под общей редакцией О. Н. Бауэра [157]. При определении трематод мы принимали во внимание исследования А. А. Шигина [258, 259], цестод рода *Proteocephalus* – Л. В. Аникиевой [3, 4], трематод рода *Phyllodistomum* – М. А. Кудиновой [107] и др.

Гельминты земноводных определены по «Гельминты амфибий фауны СССР» [210].

Гельминты чайковых птиц определялись по «Определителю трематод рыбоядных птиц Палеарктики» [158, 159]; *Helminths of Fish-Eating Birds ...* [283], «Гельминты водоплавающих и болотных птиц фауны Украины» [223], «Трематоды фауны России и сопредельных регионов. Род *Diplostomum*. Мариты» [259].

Таблица 1.1

Количество исследованных рыб (экз.)

Виды рыб	Оз. Белое			Оз. Кубенское				Оз. Воже				Всего
	Исследования разных авторов*	Наши исследования	Всего	Исследования разных авторов**	Наши исследования		Всего	Исследования разных авторов***	Наши исследования		Всего	
					Полные вскрытия	Частичные вскрытия			Полные вскрытия	Частичные вскрытия		
Нельма				53	116		169					169
Ряпушка европейская	125	51	176									176
Ряпушка сибирская									52		52	52
Нельмушка				49	352		401					401
Сиг-пыжьян									10		10	10
Снеток	218	120	338						172		172	510
Щука	95	37	132	70	401	637	1108	71	37		108	1348
Синец	122	53	175									175
Лещ	115	70	185	30	730	342	1102		246	2265	2511	3798
Белоглазка	15		15									15
Уклейка	30	30	60	40	35		75		62		62	197
Жерех		1	1									1
Густера	23	24	47		34		34		3		3	84
Карась					2		2					2
Пескарь	15		15		2		2					17
Язь		40	40	40	145	141	326		33		33	399
Елец									1		1	1
Чехонь	146	57	203									203
Плотва	166	62	228	36	595	369	1000		156		156	1384
Красноперка	2		2									2
Голавль					2		2					2
Гибрид леща и плотвы									6		6	6
Налим	55	16	71	4	21		25		6		6	102
Ерш	241	66	307	239	375		614		191		191	1112
Судак	179	35	214	31	521		552		37		37	803
Берш	111	35	146									146
Окунь	189	23	212	72	404		476	85	154		239	927
Подкаменщик									1		1	1
Всего:	1847	720	2567	664	3735	1489	5888	156	1173	2265	3588	12043

В табл. 1.1 «Исследования разных авторов» включены материалы из публикаций:

* [49, 50, 89, 97, 101, 116, 118, 166, 231, 278];

** [8, 59, 60, 109, 110, 111, 112];

*** [9].

Глава 2. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИССЛЕДУЕМЫХ ВОДОЁМОВ

В западной половине Вологодской области расположено более 5 тысяч озер, среди них крупные рыбопромысловые водоемы: озера Онежское (9880 км²), Белое (1280 км²), Воже (418 км²), Кубенское (417 км²). При зарегулировании стока рек Мологи и Шексны образовались Рыбинское (4500 км²) и Шекснинское (380 км²) водохранилища.

Озеро Кубенское имеет ледниковое происхождение, его образование связано с периодом Валдайского оледенения, граница которого в период минимума проходила по территории Вологодской области. Ледниковый язык во время максимальной бологовско-едровской стадии заполнял Кубенское озеро, котловина которого имеет тектоническое происхождение и вытянута с северо-запада на юго-восток. По мере дегляциации сформировалось обширное Кубено-Сухонское приледниковое озеро, разделившееся по мере стока в среднем дриасе на два самостоятельных озера – Кубенское и Сухонское. Позже Сухонское озеро было спущено р. Сухона, а в оз. Кубенское стали поступать воды обширного Сухонского бассейна [95].

Площадь современного озера Кубенское составляет 417 км², его средняя глубина – 2,5 м, максимальная – до 4,5 м. Это мезотрофный водоем с признаками эвтрофирования, подвергающийся длительному антропогенному воздействию (табл. 2.1). Из озера вытекает единственная река – Сухона, на которой в 7 км ниже истока в 1834 году построена плотина для регулирования стока воды. В настоящее время Кубенское озеро фактически представляет собой водохранилище с регулируемым уровнем воды.

Озеро Кубенское – ценный рыбопромысловый водоем. В нем обитает 19 видов рыб, среди которых промыслом охвачены лещ, судак, щука и другие виды [33, 124]. Общие уловы в 2001 – 2010 гг. достигали 162 – 286 тонн, что составляет от 9 до 15% добычи рыбы в области [98]. В озере встречается оседлая форма нельмы *Stenodus leucichthys nelma*, которая внесена в Красные книги России и Вологодской области [105, 106] и оседлая карликовая форма *Coregonus lavaretus* – нельмушка. В 1935–36 гг. в озеро вселен судак из озера Белое.

Озеро Воже также ледникового происхождения. Оно сформировалось во время лужской стадии оледенения к северу от Кубено-Сухонского озера в виде обширного озера Лача-Вожское, которое в позднем дриасе распалось на два водоема – озера Лача и Воже со стоком через реки Свидь и Онега. Площадь озера Воже равна 418 км², средняя глубина – 1,4 м, максимальная глубина в северной части водоема до 5 м. Озеро является мезотрофным водоемом с выраженным процессом эвтрофирования (табл. 2.1).

Озеро Воже является рыбопромысловым, в нем обитает 15 видов рыб. Общие уловы в 2001 – 2010 гг. достигали 82 – 146 тонн, что составляет от 4,6 до 8,8% добычи рыбы в области [98]. В озере происходят значительные изменения в ихтиоценозе, проявляющиеся в снижении доли сиговых и лососевых

рыб и в увеличении доли карповых и окуневых [23, 63, 64, 65, 76, 77, 153]. В 1987 г. в озеро интродуцирован судак из озера Кубенское.

Озеро Белое принадлежит к числу крупнейших озер Европы. Это самый крупный водоем бассейна Верхней Волги. Площадь его составляет 1280 км², средняя глубина 4,1 м. Основными изменениями, связанными с превращением озера в водохранилище, являются подъем его уровня на 1,9 м и увеличение площади зеркала. Большое влияние на водный режим озера оказывает судоходная трасса Волго-Балта, пересекающая его с северо-запада на юго-восток. Постоянное судоходство в течение навигационного сезона (май – октябрь) привело к возникновению зоны с повышенным содержанием нефтепродуктов (почти в 5 раз выше ПДК). Полоса взмученности шириной 5–6 км сохраняется от ледохода до ледостава [37]. В 1964 г. образовано Шекснинское водохранилище, и озеро Белое вошло в его состав.

В озере Белое зарегистрировано 38 видов рыб, в настоящее время обитает 24 вида [24]. Это ценный рыбопромысловый водоем, в котором общие уловы в 2001 – 2010 гг. достигали 160 – 702 тонн, что составляет от 9,3 до 39,9% добычи рыбы в области. Значительная динамика вылова связана с большими колебаниями численности и, соответственно, уловов снетка. В русловой части Шекснинского водохранилища общие уловы в 2001 – 2010 гг. достигали 114 – 172 тонн, что составляет от 8 до 10% добычи рыбы в области [98].

Очаги наиболее сильного загрязнения водной экосистемы, а также выраженного поражения рыб тяготеют к местам прибрежного складирования доменного шлака, продолжавшегося до конца 1990-х годов. За счет складирования шлаков АО «Северсталь» водохранилища загрязняются тяжелыми металлами. По содержанию в воде металлов, таких как Cd, Pb, Cu, Fe, Mn, выделяется наиболее неблагоприятный участок – северная русловая часть Сизьменского разлива. Нефтепродукты поступают в водоем в результате интенсивного судоходства и диффузного стока с территории населенных пунктов. Загрязняющие вещества, циркулируя в водных экосистемах, оказывают негативное воздействие на рыб, вызывая у них токсикозы, приводящие порой к гибели. Рыбы с признаками токсикоза встречаются по всему водоему, но наиболее часто в районе Топорни и в Сизьменском разливе [96, 224].

Рыбинское водохранилище – один из обширнейших искусственных водоемов на территории России, площадь которого составляет 4500 км². Расположено в зоне верхнего течения р. Волги. Водоем состоит из четырех плесов: Главного, Моложского, Волжского и Шекснинского. Условия Рыбинского водохранилища весьма разнообразны, при этом и в настоящее время наблюдается значительная их динамика [6, 99, 133, 147, 204]. В Рыбинском водохранилище зарегистрировано значительное количество рыб – 44 вида [277]. В водохранилище ведется активный промысел рыбы, в нем (в пределах Вологодской области) общие уловы в 2001 – 2010 гг. достигали 237 – 407 тонн, что составляет от 13,7 до 23,5% добычи рыбы в области [98].

Таблица 2.1

**Характеристика крупных озер Вологодской области,
по материалам Института озераедения АН РАН [37, 155, 156, 222]**

Характеристика	Озера		
	Белое	Кубенское	Воже
Наибольшая длина (км)	40	50	48
Наибольшая ширина (км)	40	13	16
Наибольшая глубина (м)	15	4,5	5
Средняя глубина (м)	4,1	2,5	1,4
Площадь зеркала (км ²)	1280	417	418
Конфигурация акватории	чашеобразная	вытянуто с С-З на Ю-В	вытянуто с С на Ю
Береговая линия	не изрезана	мало изрезана	значительно изрезана
Окружающий ландшафт	З, С – болота; В – лес; Ю – населенные пункты, антропогенно преобразованный ландшафт	С-В – болота, лес; Ю-З – антропогенно преобразованный ландшафт, населенные пункты	болото
Количество притоков	40	25	20
Наиболее крупные притоки	реки Кола, Шола, Ковжа	реки Уфтюга, Кубена, Б. Ельма	реки Вожега, Мадлона
Сезонные колебания уровня воды (лето, зима) (м)	2,0-2,5	4,0-4,5	1,3-2,0
Сброс	Шекснинское вдхр.	р. Сухона	р. Свидь
Связь с др. водоемами	Волго-Балт	Шекснинское вдхр. (через р. Порозовицу)	оз. Лача
Принадлежность к бассейну	Каспийское море (р. Волга)	Белое море (р. Сухона)	Белое море (р. Онега)
Продуктивность водоема (кг/га)	10	10,5	7,5
Объем промыслового лова (1985-1998) т/год	727,5	326,3	94,3
Состав ихтиоценоза (число видов)	22	19	15
Ихтиологическая характеристика водоема	снетково-судачий	лещевый	лещевый с тенденцией перехода в окунево-плотвичный
Промысловые виды рыб	снеток, судак, ряпушка, лещ, щука, чехонь, окунь, ерш, плотва, налим	лещ, щука, судак, язь, плотва, налим, окунь, ерш, нельмушка	лещ, щука, ерш, судак, окунь, плотва,
Интродуцированные рыбы	–	судак	судак

Интенсивность рыболовства	круглый год промысловый и любительский лов		
Трофность водоема	мезотрофный	мезотрофный	мезотрофный с признаками оли- готрофности
Зарастаемость водоема (%)	1	30	18,3
Зоопланктон (кол-во видов)	89	153	53
Зообентос (кол-во видов)	60	140	40
Минерализация	слабо щелочной гидрокарбонатный класс кальциевой группы		
Ветровые потоки	С-З и Ю-В	преоблад. С-З	
Расположение крупных на- селенных пунктов на побе- режье	Ю, С – г. Белозерск, Липин Бор, Шола, Троицкое	С-З, Ю, С-В – Устье- Кубенское, Кубен- ское, Новленское, Березники, Пески	З, В – Чаронда, Бекетовская, Нижняя
Антропогенное воздействие	судоходство, малый флот		
	промышленно-бытовые стоки		

Все озера относятся к числу мелководных с выраженным режимом паводков. Отмечается два паводка (весна – осень) и две межени (зима – лето). Кубенское озеро используется для водоснабжения г. Вологды и промышленно-сельскохозяйственного комплекса. В связи с этим условия обитания рыб в маловодный период вызывают заморы. Заболоченный в значительной степени окружающий ландшафт создает условия для заселения побережий чайковыми птицами. Фоновый вид земноводных *Rana temporaria* размножается в остаточных водоемах.

Экосистемы крупных водоемов значительно подвергаются антропогенному воздействию за счет непосредственного загрязнения промышленно-бытовыми стоками, воздушного переноса загрязняющих веществ, стоков с водосбора. Стабилизация экосистем происходит за счет водного обмена.

Глава 3. ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ МЕТАЗОА РЫБ

3.1. Систематический обзор

Всего в озерах Белое, Кубенское, Воже, Рыбинском и Шекснинском водохранилищах зарегистрировано 192 вида паразитических Metazoa, представленных различными систематическими группами (табл. 3.1, 3.2). В Шекснинском водохранилище доминируют моногенеи (32,3%), трематоды (25,3%), цестоды (16,1%), нематоды (10,1%); в Рыбинском водохранилище моногенеи составляют 42,7% от общего числа видов паразитических Metazoa, трематоды – 22,7% и цестоды – 12,0%. В оз. Кубенское доминируют трематоды (34,6%), цестоды (14,0%), моногенеи (14,0%), нематоды (12,1%); в оз. Воже – трематоды (39,7%), цестоды (22,2%), нематоды (14,3%), моногенеи (11,1%).

Следует иметь в виду разный уровень изученности водоемов в паразитологическом отношении, а также историю водоемов, площадь акватории.

В составе паразитофауны рыб озер Кубенское и Воже выявлено значительно меньше Monogenea, развивающихся прямым путем, чем в Шекснинском и Рыбинском водохранилищах.

Видовое разнообразие Cestoda примерно одинаково во всех трёх озерах (от 14 до 18 видов), в Рыбинском водохранилище – 24 вида.

Aspidogastrea – *Aspidogaster limacoides* отмечен в 2003 г. у плотвы и леща в Рыбинском и Шекснинском водохранилищах [163]. Этот каспийский вселенец появился в водохранилищах вслед за проникновением из Каспия в Верхнюю Волгу двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha* – облигатного окончательного хозяина *Aspidogaster limacoides*. В Рыбинском водохранилище дрейссена расселилась к 1961 году, а уже в 1978 г. аспидогастреи были впервые обнаружены у леща и у плотвы в 1980 г. [67, 205]. Интенсивно размножаясь, дрейссена стала доминировать в составе бентосного сообщества водохранилища; карповые рыбы-бентофаги перешли к питанию преимущественно этим моллюском, что привело к появлению новых факультативных постциклических хозяев *A. limacoides*.

В паразитофауне рыб Шекснинского водохранилища *Aspidogaster limacoides* до 1998 г. не встречался [68]. Мы обнаружили его у плотвы Шекснинского водохранилища в 2003 году, что свидетельствует о его дальнейшем активном расселении. В октябре 2007 г. мы исследовали плотву и леща озера Кубенское. В пищеварительном тракте плотвы обнаружено большое количество раковин дрейссены, но *A. limacoides* не обнаружен.

Trematoda доминируют в оз. Кубенское и Рыбинском водохранилище (37 и 34 вида соответственно). В озёрах Белое и Воже отмечено по 25 видов, однако и здесь они составляют более четверти видового состава ихтиопаразитофауны.

Nematoda представлены в озерах и водохранилищах от 9 до 15 видов.

Видовое разнообразие Acanthocephala невелико во всех изученных водоемах – от 2 до 5 видов.

Паразитические Hirudinea отмечаются у рыб всех изученных водоёмов, однако, только в паразитофауне рыб Шекснинского и Рыбинского водохранилищ присутствует вид-вселенец *Caspiobdella fadejevi*, проникший в водоёмы из Волгоградского водохранилища [69] и постепенно вытесняющий местный вид *Piscicola geometra*.

9 видов глохий *Bivalvia* отмечается в паразитофауне рыб оз. Кубенское, что связано с благоприятными условиями обитания двустворчатых моллюсков в проточном мелководном водоёме, в остальных водоемах по 1 виду.

Разнообразие паразитических Crustacea в разных водоемах составляет от 4 до 10 видов.

Клещи Arachnidea отмечены были только у рыб из оз. Кубенское.

Таблица 3.1

**Паразитические Metazoa рыб в экосистемах водоёмов
Вологодской области**

№ п/ п	Вид паразита	Водоёмы			
		Озеро Белое и русловая часть Шекс- нинского во- дохранилища	Озеро Кубен- ское	Озеро Воже	Рыбинское водохра- нилище*
1	2	3	4	5	6
	Monogenea				
1.	<i>Dactylogyrus crassus</i>				+
2.	<i>D. vastator</i>				+
3.	<i>D. sphyrna</i>	+	+		+
4.	<i>D. similis</i>	++	++		+
5.	<i>D. auriculatus</i>	+++	+		+
6.	<i>D. robustus</i>	+			+
7.	<i>D. fallax</i>	++			++
8.	<i>D. extensus</i>				+
9.	<i>D. intermedius</i>				+
10.	<i>D. amphibothrium</i>	++	+++		+
11.	<i>D. hemiamphibothrium</i>	++			+
12.	<i>D. formosus</i>				+
13.	<i>D. wegeneri</i>				+
14.	<i>D. inexpectatus</i>				+
15.	<i>D. tuba</i>	++			+
16.	<i>D. falcatus</i>	++	+		+
17.	<i>D. alatus f. typica</i>	++			+
18.	<i>D. macracanthus</i>				+
19.	<i>D. cryptomerus f. typica</i>	+			
20.	<i>D. simplicimalleata</i>	+++			+
21.	<i>D. minor</i>	++	++		+
22.	<i>D. wundeni</i>	+++	++		++
23.	<i>D. zandi</i>				+
24.	<i>D. difformoides</i>				+
25.	<i>D. izjumovae</i>				+

26.	<i>D. chraniilowi</i>	+++			+++
27.	<i>D. propinquus</i>				+
28.	<i>D. ramulosus</i>				+
29.	<i>D. fraternus</i>	+			+
30.	<i>D. parvus</i>	++	++		+
31.	<i>D. nanus</i>	+			+
32.	<i>D. suecicus</i>	+			+
33.	<i>D. rutili</i>				+
34.	<i>D. distinguendus</i>	+			+
35.	<i>D. rarissimus</i>				+
36.	<i>D. crucifer</i>	+++			+++
37.	<i>D. cobaleroi</i>	+			+
38.	<i>D. cornu</i>	++			+
39.	<i>D. robustus</i>				+
40.	<i>D. tincae</i>				+
41.	<i>D. difformis</i>				+
42.	<i>D. cornoides</i>				+
43.	<i>D. ancyoratus</i>				+
44.	<i>Ancyrocephalus paradoxus</i>	+++	++		+++
45.	<i>A. percae</i>	+		+	+
46.	<i>A. cruciatus</i>				+
47.	<i>Silurodiscoides magnus</i>				+
48.	<i>S. siluri</i>				+
49.	<i>S. vistulensis</i>				+
50.	<i>Tetraonchus monenteron</i>	+++	+++	+	+
51.	<i>Gyrodactylus katharineri</i>				+
52.	<i>G. lucii</i>		+		+
53.	<i>G. cernuae</i>		+	+	+
54.	<i>G. luciopercae</i>		+		
55.	<i>G. medius</i>				+
56.	<i>G. elegans</i>	+			+
57.	<i>Paradiplozoon megar</i>	+		+	+
58.	<i>P. rutili</i>	+			+++
59.	<i>P. nagibinae</i>				+
60.	<i>P. bliccae</i>			+	+
61.	<i>P. alburni</i>				+
62.	<i>P. sapae</i>	+			
63.	<i>P. homoion homoion</i>	+		+	+
64.	<i>P. pavlovskii</i>				+
65.	<i>P. homoion gracile</i>				+
66.	<i>Diplozoon paradoxum</i>	+++	++	+	++
67.	<i>Discocotyle sagittata</i>		+		
	Cestoda				
68.	<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	+++	+	+	++
69.	<i>C. fimbriceps</i>	+	++	+	++
70.	<i>Biacetabulum appendiculatum</i>			+	+++
71.	<i>Caryophyllaeides fennica</i>	+++	+	+	+
72.	<i>Cyatocephalus truncatus</i>	+	++	+	+

Продолжение табл. 3.1

73.	<i>Trienophorus nodulosus</i>	+++	+++	++	++
74.	<i>T. crassus</i>	+++	++	++	+
75.	<i>Eubothrium rugosum</i>	+++	+++	++	+
76.	<i>E. crassum</i>	++	+		
77.	<i>Diphyllobothrium latum</i> (pl.)	+++	+	+++	++
78.	<i>D. ditremum</i> (pl.)	+			
79.	<i>Ligula intestinalis</i> (pl.)	+	+	+	++
80.	<i>L. colymbi</i> (pl.)				+
81.	<i>Digramma interrupta</i> (pl.)				+
82.	<i>Proteocephalus exiguus</i>	++	++	+	+
83.	<i>P. osculatus</i>				+
84.	<i>P. percae</i>	++	++	++	+
85.	<i>P. cernuae</i>	+++	++	++	+
86.	<i>P. longicollis</i>	+++			+
87.	<i>P. torulosus</i>	+++	++	++	+
88.	<i>Neogryporhynchus cheilancristrotus</i> (l.)		+		
	Aspidogastrea				
89.	<i>Aspidogaster limacoides</i>	+			++
	Trematoda				
90.	<i>Sanguinicola volgensis</i>	+	+		+
91.	<i>S. inermis</i>				+
92.	<i>Bucephalus polymorphus</i> (met.)	+	++		+++
93.	<i>Rhipidocotyle campanula</i> (met.)	+	+	++	++
94.	<i>Bunocotyle cingulata</i>		+		
95.	<i>Asymphyliodora tincae</i>		+		+
96.	<i>A. demili</i>		+		
97.	<i>A. imitans</i>		+		+
98.	<i>Parasymphyliodora parasquamosa</i>		+		
99.	<i>P. markewitschi</i>				+
100.	<i>Crepidostomum farionis</i>		+		
101.	<i>Bunodera luciopercae</i>	+++	++	+	+
102.	<i>Phyllodistomum folium</i>	+++	+	+	+++
103.	<i>Ph. angulatum</i>	+++	+		+
104.	<i>Ph. conostomum</i>	+++	+	+	
105.	<i>Azygia lucii</i>	++	++	+	+
106.	<i>A. mirabilis</i>	+++	+	+	
107.	<i>A. robusta</i>		+		
108.	<i>Allocreadium isoporum</i>	+	+	+	+
109.	<i>A. dogieli</i>				+
110.	<i>A. transversale</i>				+
111.	<i>Nicola skrjabini</i>	+	+		
112.	<i>Sphaerostomum bramae</i>	++	++	+	++
113.	<i>S. globiporum</i>		+		+++
114.	<i>Echinochasmus</i> sp. (met.)		+		
115.	<i>Diplostomum volvens</i> (met.)	+	++	+	+
116.	<i>D. commutatum</i> (met.)	+	++		
117.	<i>D. gavius</i> (met.)		+	++	+
118.	<i>D. helveticum</i> (met.)	+	++	++	+

119.	<i>D. mergi</i> (met.)		+	+	+
120.	<i>D. pungiti</i> (met.)		+	+	+
121.	<i>D. spathaceum</i> (met.)	+++	++	++	+
122.	<i>Tyloderphys clavata</i> (met.)	++	++	+	+
123.	<i>T. podicipina</i> (met.)	+	+	++	++
124.	<i>Posthodiplostomum cuticola</i>				+
125.	<i>Posthodiplostomum brevicaudatum</i>				+
126.	<i>Ornithodiplostomum scardinii</i>				+
127.	<i>Apharhynchogostreia cornu</i> (met.)			+	+
128.	<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	++	++	+	++
129.	<i>I. variegatus</i> (met.)	+++	+++	+++	+++
130.	<i>I. pileatus</i> (met.)	++	++	+	+++
131.	<i>I. erraticus</i> (met.)	+	++	++	+
132.	<i>Apatemon annuligerum</i> (met.)	+	+	+	
133.	<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)	++	+	++	+
134.	<i>Pseudamphistomum truncatum</i> (met.)			+	
135.	<i>Metorchis xanthosomus</i> (met.)	++	+++	+++	+++
	Nematoda				
136.	<i>Capillaria tomentosa</i>	+	+		+
137.	<i>Hepaticola petruchewskii</i>	+	+	+	
138.	<i>Eustrongylides tubifex</i>	+	+	+	+
139.	<i>Rhabdochona denudata</i>	+		+	+
140.	<i>Esocinema bohemicum</i>		+		+
141.	<i>Cystidicola farionis</i>			+	+
142.	<i>Desmidocercella numidica</i>				+
143.	<i>Desmidocercella</i> sp. (l.)	++	++	++	
144.	<i>Camallanus lacustris</i>	+++	++	++	+++
145.	<i>C. truncatus</i>	+++	+++	+	++
146.	<i>Skrjabillanus tincae</i>				+
147.	<i>Philometra obturans</i>	+	+		
148.	<i>Ph. rishta</i>		+		+
149.	<i>Ph. ovata</i>	+	+	+	+
150.	<i>Ph. abdominalis</i>		+		+
151.	<i>Ph. sanguinea</i>				+
152.	<i>Haplonema hamulatum</i>	+			
153.	<i>Porrocaecum reticulatum</i> (l.)		+		
154.	<i>Raphidascaris acus</i>	++	++	++	+
155.	<i>Contracaecum microcephalum</i> (l.)		+	+	+
	Acanthocephala				
156.	<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	++			+
157.	<i>N. crassus</i>	+++	+		
158.	<i>Pseudoechinorhynchus borealis</i>	++	+		
159.	<i>Acanthocephala clavula</i>		++		
160.	<i>A. anguillae</i>	+++	+++	++	+
161.	<i>A. lucii</i>	++	+	+	+
	Hirudinea				
162.	<i>Cystobranchnus mammillatus</i>	+	+		
163.	<i>Piscicola geometra</i>	++	+	+	++

164.	Caspiobdella fadejewi				+
165.	Acipenserobdella volgensis				+
166.	Hemiclepsis marginata				+
	Bivalvia				
167.	Margaritifera margaritifera (gl.)		+		
168.	Unio (U.) rostratus (gl.)		+		
169.	U. (U.) pictorum (gl.)		+		
170.	U. (U.) conus (gl.)		+		
171.	Unionidae gen. sp. (gl.)	+++			++
172.	Pseudanodonta cletti (gl.)		+		
173.	P. complanata (gl.)		+		
174.	Anodonta cygnea (gl.)		++		
175.	A. stagnalis (gl.)		+	+	
176.	Colletopterion piscinale (gl.)		+++		
	Crustacea				
177.	Ergasilus briani	+++	++	+	++
178.	E. sieboldi	+++	++	++	++
179.	Paraergasilus rylovi				+
180.	Lernaea esocina		+		
181.	L. elegans	++	+	++	
182.	L. cyprinacea				+
183.	Lamproglana pulchella				+
184.	Caligus lacustris				+
185.	Achtheres percarum	++	+++		++
186.	Tracheliastes polycolpus	++	+		
187.	T. maculatus	+			+
188.	Argulus foliaceus	++	++		+
189.	A. coregoni		+	+	+
	Arachnida				
190.	Porohalacarus hydrachnoides		+		
191.	p. Hydrachna		+		
192.	p. Arrhenurus		+		
	ИТОГО:	99	107	63	151

* – А.Е. Жохов [68]

+ – зараженность до 10%;

++ – зараженность до 40%;

+++ – зараженность более 40%.

Таблица 3.2

**Таксономический состав паразитических Metazoa рыб
водоемов Вологодской области**

Систематические группы паразитов	Кол-во видов паразитов	Доля от общего числа видов, в %	Водоемы							
			Оз. Белое и русловая часть Шекснинского вдхр.		Оз. Кубенское		Оз. Воже		Рыбинское вдхр.	
			абс.	Доля от числа видов в озере, в %	абс.	Доля от числа видов в озере, в %	абс.	Доля от числа видов в озере, в %	абс.	Доля от числа видов в вдхр., в %
Monogenea	67	34,9	32	32,3	15	14,0	7	11,1	64	42,7
Cestoda	21	10,9	16	16,2	15	14,0	14	22,2	18	12,0
Aspidogastrea	1	0,5	1	1,0	0	0,0	0	0	1	0,7
Trematoda	46	24,0	25	25,3	37	34,6	25	39,7	34	22,7
Nematoda	20	10,4	10	10,1	13	12,1	9	14,3	15	10,0
Acanthocephala	6	3,1	5	5,1	5	4,7	2	3,2	3	2,0
Hirudinea	5	2,6	2	2,0	2	1,9	1	1,6	4	2,7
Bivalvia	10	5,2	1	1,0	9	8,4	1	1,6	1	0,7
Crustacea	13	6,8	7	7,1	8	7,5	4	6,3	10	6,7
Arachnida	3	1,6	0	0,0	3	2,8	0	0	0	0,0
Всего:	192	100	100	100	109	100	63	100	150	100

Фаунистические комплексы водоемов Вологодской области сложились, главным образом, в последледниковое время в условиях вновь образовавшихся водоемов и водотоков. В дальнейшем происходили миграции рыб и их паразитов, в основном в северном направлении, что привело к значительному увеличению числа понто-каспийских форм и утрате части ледовитоморских форм в связи с уменьшением числа видов рыб арктического пресноводного комплекса. Основной поток мигрантов рыб и их паразитов происходит по водным путям за счет судоходства, что вызывает постоянные изменения в экосистемах водоемов.

3.2. Фаунистический анализ

Различия в структуре ихтиоценозов, физико-географических характеристик водоемов, степени антропогенного воздействия обусловили различия в структуре паразитофауны рыб.

Паразиты являются естественными компонентами экосистем. В системе паразит–хозяин в процессе эволюции выработались такие отношения, когда сопряженность жизненных циклов паразитов и хозяев обеспечивает возможность существования паразитов на уровне численности, необходимой для под-

держания вида, но эта численность не должна превышать пределов такого патогенного значения, при котором нарушится система – произойдет массовая гибель хозяев [84, 228].

Паразитофауна у одних и тех же видов рыб в озерах Белое, Кубенское и Воже складывается по-разному, отличается видовым разнообразием, а также характеризуется разным уровнем зараженности, интенсивности заражения рыб и индекса обилия паразитов. Мы описываем паразитофауну 18 видов рыб, имеющих важное промысловое значение, а также редких и исчезающих видов (табл. 3.3).

Таблица 3.3

Количество видов паразитических Metazoa у рыб

Виды рыб	Оз. Белое и русловая часть Шекснинского вдхр.	Оз. Кубенское	Оз. Воже
Нельма		26	
Ряпушка европейская	12		
Ряпушка сибирская			16
Нельмушка		24	
Снеток	14		8
Щука	24	43	24
Синец	20		
Лещ	30	44	28
Уклейка	10	13	9
Густера	9	11	8
Язь	12	22	24
Чехонь	18		
Плотва	31	37	21
Налим	21	17	14
Ерш	34	25	17
Судак	20	38	4
Берш	16		
Окунь	25	31	29

Семейство сиговые – Coregonidae

Нельма – *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas)

Нельма (разновидность белорыбицы) встречается во всех реках Северного Ледовитого океана [19]. Кубенская нельма представляет собой жилую озерную форму, которая обособилась от северодвинской нельмы после сооружения плотины на реке Сухоне в 1834 г. для регулирования стока из Кубенского озера. Оставшаяся в озере рыба нашла в нем благоприятные условия. Встречается в озере круглый год, нерестится в октябре в реках Кубена и Большая Ельма. Основная пища нельмы – молодь окуня и ерша. В настоящее время редкий вид, занесенный в Красные книги России [106] и Вологодской области [105].

Мы исследовали 116 экз. нельмы в возрасте от 0⁺ до 8⁺ в 1985–1990 гг. Всего обнаружено 26 видов паразитов (табл. 3.4), 19 из них впервые отмечено нами [176]. В водоемах Сибири и Северо-Востока России зарегистрирован 51 вид [172]. Обеднение паразитофауны нельмы, вероятно, связано с ее изоляцией

в течение 175 лет. Ее паразитофауна представлена видами, встречающимися у многих рыб Кубенского озера, а также видами, характерными для сиговых: *Discocotyle sagittata*, *Triaenophorus crassus* (pl.), *Proteocephalus exiguus*, *Phyllodistomum conostomum*, *Ichthyocotylurus erraticus*, *Argulus coregoni*. Утрачены характерные для нельмы нематода *Cystidicola farionis* и рачки р. *Basanistes*.

Общая зараженность нельмы составляет 93,5%. Наибольший процент заражения приходится на летний и осенний сезоны (свыше 90%), зимой происходит снижение зараженности, а ранней весной зараженность составляет 50%. В течение всего года отмечается *Ergasilus siboldi*, но массовое заражение рыбы происходит в весенне-летнее время. Весной встречается глосидии двусторчатых моллюсков. В теплые годы (1988–1989) отмечается более высокий уровень зараженности кишечными паразитами: *P. exiguus*, *Bunodera luciopercae*, *Camallanus lacustris*, т.к. теплое лето обеспечивает высокую численность их промежуточных хозяев.

Наибольшая зараженность рыб отмечается в возрасте 3-х лет, в это время нельма усиленно питается, что и отражается на видовом разнообразии паразитов (14 видов). В этом возрасте рачок *E. sieboldi* встречается у 60% рыб. В таблицах приводятся показатели экстенсивности инвазии (ЭИ) и индекса обилия (ИО). Далее будет использована аббревиатура.

Таблица 3.4

Паразитофауна нельмы *Stenodus leucichthys nelma*

Вид паразита	ЭИ	ИО
Monogenea		
<i>Gyrodactylus</i> sp.	ед.	
<i>Discocotyle sagittata</i>	ед.	
Cestoda		
<i>Caryophyllaeus fennica</i>	ед.	
<i>Triaenophorus nodulosus</i> *	4,1–27,9	9,1–1,5
<i>T. crassus</i> *	3,5–31	4,2–1,2
<i>Diphyllbothrium</i> sp. (pl.)**	ед.	
<i>Proteocephalus exiguus</i> *	33,0–46,5	5,0
Trematoda		
<i>Bunodera luciopercae</i>	0,8	0,008
<i>Crepidostomum farionis</i> **	ед.	
<i>Phyllodistomum conostomum</i> *	3,1	0,014
<i>Azygia lucii</i> *	74,4	5,9
<i>A. mirabilis</i>	1,8	2,5
<i>Diplostomum helveticum</i> (met.)	0,8	0,008
<i>D. spathaceum</i> (met.)*	6,2	
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	0,8	0,008
<i>I. variegatus</i> (met.)	23,5	2,4
<i>I. pileatus</i> (met.)	10,4	0,6
<i>I. erraticus</i> (met.)*	31	1,7
Nematoda		
<i>Hepaticola petruschewskii</i>	ед.	

<i>Camallanus lacustris</i> *	3,5–6,2	0,3–0,5
Acanthocephala		
<i>Metechinorhynchus salmonis</i> *	18,6	0,4
Hirudinea		
<i>Piscicola geometra</i>	1,7	0,02
Crustacea		
<i>Ergasilus sieboldi</i>	30,0	2,0
<i>Argulus foliaceus</i>	ед.	
<i>A. coregoni</i>	6,1	0,17
Bivalvia		
<i>Margaritifera margaritifera</i>	0,8	0,008
Итого видов: 26	26	

По материалам исследований: * – Е. С. Кудрявцева [108], ** – О. Н. Юнчис (1997, устн. сообщ.).

Ряпушка европейская – *Coregonus albula* (L.)

Ареал охватывает бассейны Балтийского, Белого, Баренцева морей. В области распространена в озерах северо-западной части: Белое, Онежское и ряде малых озер.

Таблица 3.5

Паразитофауна ряпушки европейской *Coregonus albula*

Вид паразита	Оз. Белое	
	ЭИ	ИО
Cestoda		
<i>Triaenophorus crassus</i> (pl.)	11,7–60,0	0,1–1,0
<i>Proteocephalus exiguus</i>	3,9–56,0	0,25–1,17
<i>P. albulae</i>	7,8	0,35
Trematoda		
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	23,5–79,2	0,8–1,1
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i> (met.)	ед.	
<i>Apatemon annuligerum</i> (met.)	1,9	0,04
Nematoda		
<i>Camallanus lacustris</i>	3,8–39,6	0,25
<i>C. truncatus</i>	1,9	0,2
<i>Rhaphidascaris acus</i>	3,9	0,09
Crustacea		
<i>Ergasilus sieboldi</i>	78,4–100,0	31,4
<i>Argulus coregoni</i>	40–100	31,35
Итого видов: 11	11	

Всего нами исследован 51 экземпляр ряпушки и обнаружено 11 видов паразитических Metazoa (табл. 3.5). В оз. Белое отмечается высокий уровень зараженности ряпушки *Triaenophorus crassus* (60%, и.о. 1,0), *Phyllodistomum conostomum* (79,2%, и.о. 0,8), *Camallanus lacustris* (39,6%, и.о. 0,24), *Ergasilus sieboldi* (100%), *Argulus coregoni* (60%, и.о. 23,35). *Triaenophorus crassus* представляет серьезную опасность для молоди рыб [170]. У рыб весом от 2,1 до 2,7 г мы находили в скелетной мускулатуре от 1 до 4 плероцеркоидов. М. А. Ку-

динова [107] отмечала изменение выделительной системы рыб при высокой интенсивности заражения *Ph. conostomum*. У ряпушки длиной 19 см и весом 63,5 г мы обнаружили 21 экз. *Ph. conostomum*. Широко распространённый рачок *E. sieboldi* встречается на жабрах 79–100% рыб; у особи длиной 17 см и весом 49 г зарегистрировано 300 экз. *E. sieboldi*.

Ряпушка сибирская – *Coregonus sardinella* Valenciennes

Распространена в северной части Евразии, на восток от Северной Двины, но, вероятно, от озера Воже. В области обитает в озере Воже. Как редкий вид занесена в Красную книгу Вологодской области [105].

Всего исследовано 52 экз. и обнаружено 16 видов паразитических Metazoa (табл. 3.6). Отмечена редукция *Cystidicola farionis* – арктического компонента фауны, который зарегистрирован в 1968 г. Е. С. Кудрявцевой*.

Таблица 3.6

Паразитофауна ряпушки сибирской *Coregonus sardinella*

Вид паразита	Оз. Воже	
	ЭИ	ИО
Cestoda		
<i>Cariophyllaeides fennica</i>	1,9	0,019
<i>Triacnophorus crassus</i> (pl.)	22,6–33	0,4–0,6
<i>Proteocephalus exiguus</i>	3,8–5,5	0,03–0,2
Trematoda		
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	1,9–5,5	0,04–0,1
<i>D. helveticum</i> (met.)	1,9	0,04
<i>D. gavium</i> (met.)	3,2	0,06
<i>T. podicipina</i> (met.)	ед.	
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	7,6	0,25
<i>I. variegatus</i> (met.)	19,2–67,7	2,8–11,8
<i>I. erraticus</i> (met.)	23,0	30,7
Nematoda		
<i>Cystidicola farionis</i> *	16,5	0,3
<i>Camallanus lacustris</i>	1,9	0,02
<i>Rhaphidascaris acus</i>	1,9–5,5	0,05
<i>Desmidocercella</i> sp. (1.)	1,9	0,19
Crustacea		
<i>Ergasilus sieboldi</i>	5,5	0,2
<i>Argulus coregoni</i>	11,0	0,1–1,0
Итого видов: 16	16	

Нельмушка – *Coregonus lavaretus nelmuschka* (Pravdin)

Кубенский сиг (нельмушка) – карликовая реликтовая форма европейского сига. В 1985–1990 гг. и 1999 г. нами исследовано 352 экз. рыб различных возрастных групп от 0⁺ до 9⁺. Икрометание происходит в нижнем течении р. Кубены в октябре, нерестилища нельмы и нельмушки часто бывают общими. По характеру питания относится к эврифагам с преобладанием в пище представителей зоопланктона [125].

Паразитофауна нельмушки представлена 27 видами (табл. 3.7), 24 из которых отмечены нами впервые [176]. Среди них представители паразитов, развивающихся в моллюсках, планктонных организмах, олигохетах, что свидетельствует о широком спектре питания рыбы. Общая зараженность нельмушки составляет 69,5%, летом и осенью она составляет 100%.

С возрастом у нельмушки отмечается увеличение видового разнообразия паразитов, достигает максимума в возрасте 3+. В теплые годы (1989) в 2,5 раза увеличивается интенсивность заражения цестодой *P. exiguus* и в 5 раз – метацеркариями *I. variegatus*. В возрасте 7+ зараженность *P. exiguus* составляет 40%.

Таблица 3.7

Паразитофауна нельмушки *Coregonus lavaretus nelmuschka*

Вид паразита	ЭИ	ИО
Cestoda		
<i>Trienophorus crassus</i> (pl.)*	1,7–48,1	0,02–1,9
<i>T. nodulesus</i> *	11,1	0,5
<i>Eubothrium crassum</i>	0,3	0,02
<i>Proteocephalus exiguus</i> *	11,1–15,5	1,8–0,31
Trematoda		
<i>Bucephalus polymorphus</i> (met.)	ед.	
<i>Phyllodistomum conostomum</i> *	7,4	0,5
<i>Bunodera luciopercae</i>	0,3	0,01
<i>Rhipidocotyle campanula</i> (met.)	1,04	0,15
<i>Echinochasmus</i> sp. (met.)	ед.	
<i>Diplostomum commutatum</i> (met.)	1,4	0,07
<i>D. helveticum</i> (met.)	1,7	0,03
<i>D. gavium</i> (met.)	1	0,01
<i>Tylodelphys clavata</i> (met.)	1,4	0,03
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	10	1,5
<i>I. variegatus</i> (met.)	25,4	11,8
<i>I. pileatus</i> (met.)	23,2	9,3
<i>I. erraticus</i> (met.)*	33,3–2,4	18–0,34
<i>Apatemon annuligerum</i> (met.)	2,4	0,13
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)	0,3	0,01
<i>Metorchis xanthosomus</i> (met.)	0,3	0,01
Nematoda		
<i>Hepaticola petruschewskii</i>	1,4	1,4
<i>Camallanus lacustris</i> *	3,7–0,3	0,03–0,02
<i>C. truncatus</i>	5,2	0,02
<i>Rhaphidascaris acus</i>	1,4	0,05
Acanthocephala		
<i>Neoechinorhynchus crassus</i>	0,3	0,2
Crustacea		
<i>Ergasilus sieboldi</i>	4,9	0,11
Bivalvia		
<i>Margaritifera margaritifera</i> (gl.)	0,3	0,02
Итого видов: 27	27	

* – Е. С. Кудрявцева [108]

Особо нужно отметить увеличение зараженности нельмушки в теплые годы (1988, 1999) плероцеркоидами *Trienophorus crassus* (до 80%), которые, вероятно, приводят нельмушку к гибели, т.к. вслед за необычно теплыми годами отмечено значительное снижение ее численности, восстановление которой происходит через 10–12 лет.

Всего у сиговых обнаружено 45 видов паразитов, 15 из них в стадии личинки. 8 видов паразитов являются специфичными для сиговых: *D. salmonis*, *D. sagittata*, *T. crassus*, *P. exiguus*, *Ph. conostomum*, *C. farionis*, *I. erraticus*, *A. coregoni*.

Семейство корюшковые – Osmeridae

Снеток – *Osmerus eperlanus spirinchus* Pallas

Мелкая форма европейской корюшки. В области распространен в озере Белое, где сохраняет промысловое значение, в озере Воже стал редким видом, в озере Кубенское отлавливались единичные особи.

Таблица 3.8

Паразитофауна снетка *Osmerus eperlanus spirinchus*

Вид паразита	Оз. Белое		Оз. Воже	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
Cestoda				
<i>Eubothrium crassum</i>	9,9–28,4	0,48–0,6		
<i>Diphylobothrium ditremum</i> (pl.)	0,8	0,08		
<i>Proteocephalus longicollis</i>	86,6	1,2	1,7	0,017
<i>Trienophorus crassus</i> (pl.)			1,7	0,017
Trematoda				
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	20,8–40,9	0,57–1,9		
<i>Diplostomum helveticum</i> (met.)			4,1	0,05
<i>D. gavium</i> (met.)			4,0	0,005
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i> (met.)	4,2	0,53	87,2	20,2
<i>I. pileatus</i> (met.)	0,99	0,03		
<i>I. erraticus</i> (met.)	2,97	3,3	4,0	1,07
Nematoda				
<i>Camallanus lacustris</i>	4,2–20	0,1	5,2	0,05
<i>C. truncatus</i>	1,7–3,1	0,03		
<i>Raphidascaris acus</i>	1,7	0,06	1,7	0,02
Bivalvia				
<i>Glochidium</i> sp.	26,6			
Crustacea				
<i>Ergasilus briani</i>	0,1	0,01		
<i>E. sieboldi</i>	0,03	0,22		
<i>Argulus foliaceus</i>	10			
Итого видов: 17	14		8	

Белозерский снеток – ценный промысловый вид. Высокая численность снетка создает отличную кормовую базу для судака и щуки. Снеток является

одним из звеньев трофических цепей, по которым распространяются некоторые паразиты.

В озере Белое всего исследовано 176 экз. сетка, в озере Воже нами вскрыто 172 экз. Обнаружено 14 видов паразитов (табл. 3.8), 9 из них впервые отмечены нами [178, 179]. В паразитофауне сетка преобладают виды, заражение которыми связано с питанием копеподами: *Eubothrium crassum*, *Diphyllobothrium* sp., *Proteocephalus longicollis*, *Camallanus lacustris*, *C. truncatus*. Сравнительно слабой зараженности сетка способствует короткий жизненный цикл этого вида (3 года).

Семейство шуковые – Esocidae

Щука – *Esox lucius* L.

Широко распространена в Европе, Азии, Северной Америке. В области обитает везде при наличии подходящих условий. В озерах Белое, Кубенское, Воже и Рыбинском водохранилище щука как промысловый вид занимает важное место. После судака это наиболее ценный биологический мелиоратор водоема [34, 76].

Всего нами исследовано 1112 рыб, обнаружено 45 видов паразитов: в оз. Белое – 24, в оз. Кубенское – 43, в оз. Воже – 24 (табл. 3.9). В паразитофауне щуки отмечены виды, имеющие эпизоотическое и эпидемическое значение. Среди них *Diphyllobothrium latum* – широко распространенный в акватории всех изученных водоемов, но более всего – в оз. Белое, входящим в систему Волго-Балта, где сформировались антропоургические очаги дифиллоботриоза [116, 184, 185, 190]. Наиболее заражена щука в возрасте 3–6 лет в оз. Кубенское и в возрасте 4–5 лет в оз. Воже, когда происходит увеличение пищевого спектра хищника и накопление плероцеркоидов широкого лентеца.

Специфичные цестоды щуки р. *Triaenophorus* развиваются в печени ерша, окуня, налима (*T. nodulosus*), в мускулатуре сиговых (*T. crassus*). Изучение цестод рода *Triaenophorus* началось более 200 лет назад. *T. nodulosus* относится к тем видам, которые были известны первым исследователям паразитических червей, название этому паразиту было дано в 1781 году Палласом. Половозрелые *T. nodulosus* достигают 380 мм длины, максимальная ширина – 6 мм. Общая экстенсивность заражения триенофорозом составила 78%, средняя интенсивность – 17 экз. Благодаря небольшим глубинам озеро хорошо прогревается, аэрируется, что создает благоприятные условия для развития промежуточных хозяев – веслоногих рачков, а также окуневых, являющихся вторым промежуточным хозяином [115]. Триенофорозом заражены щуки всех возрастов, причем происходит постепенное увеличение экстенсивности инвазии с 40% (1+) до 100% (8+ – 10+) (рис. 3.1). Триенофороз имеет важное значение в формировании паразитофауны щуки. При высоком уровне зараженности *T. nodulosus* в кишечнике отсутствуют скребни, трематоды, а нематоды имеют невысокий уровень зараженности. Несомненно, что *Triaenophorus*, достигающий максимальной интенсивности до 136 экз. в одной рыбе, а в редких случа-

ях – 800 экз. (весна 1991 г.), оказывает антагонистическое воздействие на других паразитов кишечника щуки [189].

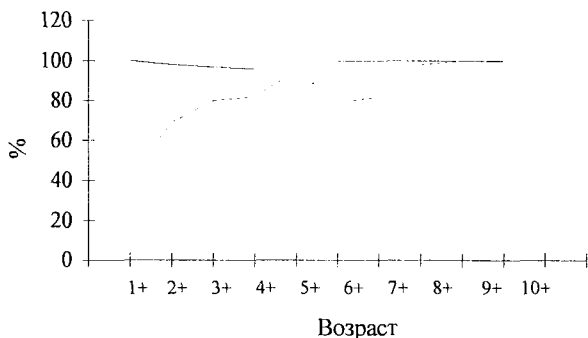


Рис. 3.1. Конкурентные отношения в паразитоценозе кишечника щуки (сплошная линия – общая зараженность щуки паразитами, пунктир – динамика зараженности щуки *Triaenophorus*)

Общая зараженность щуки паразитами уже в возрасте 1+ достигает 100%, а зараженность *T. nodulosus* – 41%. По мере возрастания зараженности и интенсивности заражения этой цестодой, что связано с увеличением потребления окуня, в печени которого развиваются плероцеркоиды, происходит снижение общей зараженности. При достижении уровня зараженности щуки триенофорозом 82% (4+) происходит резкое снижение общей зараженности до 81% (5+) и увеличение экстенсивности инвазии *T. nodulosus* до 95%. Далее отмечается снижение зараженности *T. nodulosus* до 79% (6+) и возрастание общей зараженности до 100%. По-видимому, существуют механизмы регуляции численности сочленов в паразитоценозе кишечника щуки.

Биохимические исследования мышечной ткани щуки показывают уменьшение белка, глюкозы, железа и увеличение содержания мочевины при зараженности ее различными паразитами [191].

Таблица 3.9

Паразитофауна щуки *Esox lucius*

Вид паразита	Оз. Белое		Оз. Кубенское		Оз. Воже	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
Monogenea						
<i>Tetraonchus monenteron</i>	7,1–50,0	0,64–3,7	52,8	0,3	7,1–8,3	0,82–1,16
<i>Gyrodactylus lucii</i>			1,0	0,03		
Cestoda						
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	50–75,0	1,7–26,8	78,0	15,8	4,1–78	2,04–16
<i>T. crassus</i>	27–28,0	0,29–1,1	10	1,5	8,8–14,3	0,74–2,2
<i>Diphyllobothrium latum</i> (pl.)	44,4–52,3	0,91–2,3	2,5–13,3	0,17–0,43	65,6	1,18
<i>Cyathocephalus truncatus</i>			ед.			
Trematoda						
<i>Rhipidocotyle campanula</i>			ед.		2,1–16,6	0,08–6,1

<i>Asymphyllodora tincae</i>			4,2	0,3		
<i>Bunodera luciopercae</i>			2,6	0,19	8,3	0,29
<i>Phyllodistoinum folium</i>	ед.		6,6	0,01		
<i>Azygia lucii</i>	7,1–25,0	0,2–0,5	16,9	0,39	4,2–8,3	0,22–0,61
<i>A. mirabilis</i>	42,3	0,8	0,5	0,01	5,4	0,05
<i>Diplostomum commutatum</i> (met.)	ед.		2,0	0,17		
<i>D. mergi</i> (met.)			1,4	0,01		
<i>D. helveticum</i> (met.)	ед.		4,2	0,12		
<i>D. spathaceum</i> (met.)	12,5–57,1	0,21–2,3	16,9	1,05		
<i>D. volvens</i> (met.)			1,4	0,06		
<i>Tylodelphys clavata</i> (met.)	8,3–14,3	0,5–0,85	5,0	0,4		
<i>T. podicipina</i> (met.)			5,3	0,7	5,4	0,78
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)			4,6	0,41	10,8	1,1
<i>I. variegatus</i> (met.)	7,1–16,6	0,17–2,43	8,6	2,89	25,0	1,72
<i>I. pileatus</i> (met.)	7,1	13,36	2,3	2,5		
<i>Apatemon annuligerum</i> (met.)			0,3	0,01	2,7	0,03
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)			0,7	0,03	2,7	0,03
Nematoda						
<i>Hepaticola petruschewskii</i>			6,7	0,01	2,7	0,03
<i>Desmidocerella</i> sp. (1.)	4,2	0,16	2,0	0,06	2,7	0,03
<i>Camallanus lacustris</i>	4,2	1,04	9,6	0,42	8,2	0,2
<i>C. truncatus</i>	12–37,5	0,13–6,7	0,7	0,01	2,7	0,16
<i>Esocinema bohemicum</i>			0,25	0,01		
<i>Philometra obturans</i>	ед.		1,6	0,02		
<i>Raphidascaris acus</i>	7,1–29,0	0,07–3,9	6,0	0,46	2,7	0,03
<i>Contracaecum microcephalum</i> (1.)			0,5	0,28	2,7	0,03
Acanthocephala						
<i>Acanthocephalus anguillae</i>	16,0	2,4	0,5	0,03	2,7	0,03
<i>A. lucii</i>	12,5	1,5	3,2	0,17	2,7	0,03
Hirudinea						
<i>Piscicola geometra</i>	4,6	0,05	6,9	0,26		
Bivalvia						
<i>Unio rostratus</i> (gl.)			ед.			
<i>Unio</i> sp. (gl.)	4,2–7,1	0,07				
<i>Pseudoanodonta cletti</i> (gl.)			ед.			
<i>Anodonta cygnea</i> (gl.)			1,0	0,02		
Crustacea						
<i>Ergasilus briani</i>	29–71,4	0,03–0,7	0,7	0,09	82,6	29,3
<i>E. sieboldi</i>	3,8–96	0,07–32	66,0	20,13	13 из 14	77,3
<i>Lernaea elegans</i>					8,7	0,26
<i>Achtheres percarum</i>			0,7	0,03		
<i>Argulus foliaceus</i>			5,0	0,1		
Arachnida						
<i>Porohalacarus hydrachnoides</i>			ед.			
Итого видов: 45	24		43		24	

Семейство карповые – Cyprinidae

Синец – *Abramis ballerus* (L.)

Распространен в Европе от Рейна до Урала в бассейнах Северного, Балтийского, Черного, Каспийского морей. В крупных озерах Северо-Запада Вологодской области встречается только в оз. Белое, обычен в Рыбинском водохранилище.

Всего исследовано 175 экз. синца. Обнаружено 20 видов паразитических Metazoa (табл. 3.10), для 2 из них – синец новый хозяин: *Dactylogyrus auriculatus*, *Paracoenogonimus ovatus*. Значительна зараженность синца моногенами *Dactylogyrus chranilowi* (33,3–77,3%; индекс обилия 2,4–112,3). Инвазированность синца цестодой *Proteocephalus torulosus* (9,4–60%, индекс обилия 9,79) также указывает на преимущественное питание синца планктоном. Однако зараженность синца *Caryophyllaeus laticeps* (2,1–4,5%; 1–7 экз., 0,02–0,3) и *Acanthocephalus anguillae* (2,3%; 1 экз., 0,02) свидетельствует о питании его на мелководье бентосными организмами.

Таблица 3.10

Паразитофауна синца *Abramis ballerus*

Вид паразита	Оз. Белое	
	ЭИ	ИО
Monogenea		
<i>Dactylogyrus fallax</i>	4,2	0,7
<i>D. chranilowi</i>	33,3–77,3	2,4–112,3
<i>D. auriculatus</i>	ед.	
<i>Paradiplozoon sapae</i>	6,6	0,2
Cestoda		
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	2,08–4,5	0,02–0,3
<i>Proteocephalus torulosus</i>	9,4–60	9,79
Trematoda		
<i>Phyllodistomum folium</i>	10,4	1,33
<i>Bucephalus polymorphus</i> (met.)	7	0,07
<i>Diplostomum spathaceum</i> (met.)	7–27,3	0,77–3,7
<i>Tylodelphys clavata</i> (met.)	6,25	0,15
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i> (met.)	2,1	0,06
<i>I. pileatus</i> (met.)	2,3–2,08	0,04–0,27
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)	23	0,85
Nematoda		
<i>Camallanus lacustris</i>	2,08	0,02
<i>Raphidascaris acus</i>	7	0,77
Acanthocephala		
<i>Acanthocephalus anguillae</i>	2,3	0,02
Hirudinea		
<i>Piscicola geometra</i>	2,5	0,03
Bivalvia		
<i>Unionidae</i> gen. sp. (gl.)	2,3	0,02
Crustacea		
<i>Ergasilus briani</i>	2,1–11,4	0,02–0,3
<i>E. sieboldi</i>	4,2–15	0,38
Итого видов:	20	

В июле 1990 г. мы обнаружили 2 экз. *Biacetabulum appendiculatum* в кишечнике 1 леща в оз. Воже. Никто из исследователей Севера и Северо-Запада европейской части России этот вид не отмечал. Следовательно, озеро Воже является северной границей ареала этого вида.

Лещ – *Abramis brama* (L.)

Широко распространен в Европе, в некоторых частях Азии. В области обычный вид, заселяющий озера, водохранилища, реки. Лещ по численности и биомассе занимает первое место среди других видов рыб.

Паразитофауна леща исследовалась во все сезоны года на протяжении 10 лет. Всего нами исследовано 3678 экз.: 70 – в оз. Белое, 1072 – в оз. Кубенское, 2511 – в оз. Воже. У леща обнаружено 54 видов паразитов: в оз. Белое – 31, в оз. Кубенское – 44, в оз. Воже – 29 (табл. 3.11).

Видовое разнообразие паразитов леща связано со смешанным характером питания, высокой его численностью [192].

Таблица 3.11

Паразитофауна леща *Abramis brama*

Название паразита	Шекснинское вдхр. (оз. Белое)		Оз. Кубенское		Оз. Воже	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
Monogenea						
<i>Dactylogyrus sphyra</i>	6,6	0,6				
<i>D. auriculatus</i>	53,3	34,3	ед.			
<i>D. falcatus</i>	13,3	0,4	ед.			
<i>D. wunderi</i>	70	2,9	19,8			
<i>D. cornu</i>	13,3	0,8				
<i>Gyrodactylus elegans</i>	6,6	1,0				
<i>Paradiplozoon bliccae</i>					0,25	0,01
<i>Diplozoon paradoxum</i>	60,0		8,0	0,01	0,38	0,01
Cestoda						
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	37,0	1,15	9,4	0,99	ед.	
<i>C. fimbriceps</i>	7,7	0,74	13,0	1,76	5,1	0,06
<i>Biacetabulum appendicularum</i>					4	0,01
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	68,0	1,23	2,8	0,06	1,8	0,04
<i>Ligula intestinalis</i> (pl.)	7,0	0,15	0,9	0,01	3,6	0,03
<i>Proteocephalus torulosus</i>			0,9	0,01	0,13	0,01
Aspidogastrea						
<i>Aspidogaster limacoides</i>	8,5	0,92				
Trematoda						
<i>Bucephalus polymorphus</i> (met.)	6,7		13,2			
<i>Rhipidocotyle campanula</i> (met.)					ед.	
<i>Asymphylodora imitans</i>			3,1	0,1		
<i>Phyllodistomum folium</i>	19,7	4,89	3,4	0,14	0,06	0,01
<i>Allocreadium isoporum</i>	6,7		0,15	0,01		
<i>Sphaerostomum bramae</i>	28,0	0,41	13,2	0,09	0,06	0,01
<i>Diplostomum commutatum</i> (met.)			0,3	0,01		
<i>D. mergi</i> (met.)			1,1	0,05		

Окончание табл. 3.11

<i>D. helveticum</i> (met.)			0,3	0,01	0,25	0,01
<i>D. gavium</i> (met.)					0,25	0,01
<i>D. spathaceum</i> (met.)	85,7	17,8	1,8	0,09	1,0	0,33
<i>Tylodelphys clavata</i> (met.)	17,0	0,02	0,8	0,01	0,56	0,01
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)			12,0	4,56	0,57	0,01
<i>I. variegatus</i> (met.)	10,7	1,59	15,0	0,23	34,1	4,56
<i>I. pileatus</i> (met.)	13,0	1,37	3,7	0,35	1,5	0,21
<i>Apatemon annuligerum</i> (met.)			0,6	0,01	ед.	
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)			0,92	0,01	4,2	12,95
<i>Metorchis xanthosomus</i> (met.)	7,0	0,23	30,7	2,32	3,9	0,46
Nematoda						
<i>Capillaria tomentosa</i>	6,6	0,4	5,4	5,65		
<i>Rhabdochona denudata</i>					ед.	
<i>Desmidocercella</i> sp. (1.)			0,31	0,01	ед.	
<i>Camallanus lacustris</i>			0,31	0,01	0,12	0,01
<i>Philometra rischta</i>			ед.			
<i>Ph. ovata</i>	ед.		0,6	0,01	ед.	
<i>Ph. abdominalis</i>			0,13	0,01		
<i>Raphidascaris acus</i>			2,6	0,73	0,88	0,1
Acanthocephala						
<i>Acanthocephalus anguillae</i>	42,9		2,2	0,13	0,06	ед.
<i>A. lucii</i>			0,6	0,01		
Hirudinea						
<i>Piscicola geometra</i>	2,0	0,02	0,5	0,01		
Bivalvia						
<i>Unio</i> (U.) <i>rostratus</i> (gl.)			ед.			
<i>Unionidae</i> gen. sp. (gl.)	20,0	0,7				
<i>Pseudanodonta kletti</i> (gl.)			3,0	0,1		
<i>Anodonta cygnea</i> (gl.)			0,46	0,01		
Crustacea						
<i>Ergasilus briani</i>	0,56	0,01	35,0	2,3	5,8	0,12
<i>E. sieboldi</i>	69,0	3,3	4,76	0,17		
<i>Lernaea esocina</i>			1,1	0,02		
<i>L. elegans</i>	0,88	0,01	15,0	0,23	5,6	0,18
<i>Tracheliastes maculatus</i>	6,7	0,07	1,1	0,03		
<i>Argulus foliaceus</i>	6,0	0,1				
Итого видов: 54						
	31		44		29	

Уклейка – *Alburnus alburnus* (L.)

Вид широко распространен в Европе. В области обитает повсеместно в реках, озерах, водохранилищах.

Всего исследовано 197 экз. уклейки: в оз. Белое – 60, в оз. Кубенское – 75, в оз. Воже – 62.

Паразитофауна представлена 24 видами: 10 – в озере Кубенское, 13 – в озере Белое, 9 – в оз. Воже (табл. 3.12). Присутствие в паразитофауне уклейки *Proteocephalus torulosus* (15,3–44,4%, и.о. 1,3) характеризует ее как типичного

планктофага. Более всего уклейка заражена *Diplostomum spathaceum* (53,8%; и.о. 3).

Таблица 3.12

Паразитофауна уклеи Alburnus alburnus

Название паразита	Оз. Белое		Оз. Кубенское		Оз. Воже	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
Monogenea						
<i>Dactylogyrus alatus</i> f. <i>typica</i>	13,3	0,13				
<i>D. minor</i>	23	4,7	19,8			
<i>D. fraternus</i>	4,9	0,6				
<i>D. parvus</i>	33,3	0,6	26,4			
<i>Diplozoon paradoxum</i>			39,6			
Cestoda						
<i>Proteocephalus torulosus</i>	15,3	1,3	12,9	0,32	4,8	0,06
Trematoda						
<i>Rhipidocotyle campanula</i>					3,2	0,08
<i>Phyllodistomum folium</i>	7,6	0,23			1,6	0,02
<i>Allocreadium isoporum</i>					1,6	0,02
<i>Sphaerostomum bramae</i>			3,2	0,097		
<i>Diplostomum commutatum</i> (met.)			3,2	0,07		
<i>D. helveticum</i> (met.)					1,6	0,02
<i>D. gavium</i> (met.)					1,6	0,02
<i>D. spathaceum</i> (met.)	53,8	3				
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)			6,5	0,19		
<i>I. variegatus</i> (met.)	ед.		12,9	0,61	21	1,82
<i>I. pileatus</i> (met.)			3,2	0,97		
<i>Metorchis xanthosomus</i> (met.)					1,6	0,05
Nematoda						
<i>Capillaria tomentosa</i> (l.)			6,5	0,16		
<i>Philometra abdominalis</i>			3,2	0,07		
<i>Raphidascaris acus</i>					4,8	0,06
<i>Colletopterum piscinale</i> (gl.)			ед.			
Crustacea						
<i>Ergasilus briani</i>	15,5	0,3				
<i>E. sieboldi</i>	ед.		3,2	0,1		
Итого видов: 24		10		13		9

Густера – *Blicca bjoerkna* (L.)

Широко распространена в Европе, в области обитает во многих озерах, водохранилищах, реках.

Всего исследовано 84 экз.: в озере Белое – 47, в озере Кубенское – 34, в оз. Воже – 3. Паразитофауна представлена 24 видами (табл. 3.13). В Белом озере разными авторами обнаружено 9 видов, в озере Кубенское – 11, в оз. Воже – 8 видов.

Таблица 3.13

Паразитофауна густеры *Blicca bjoerkna*

Название паразита	Оз. Белое		Оз. Кубенское		Оз. Воже	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
Monogenea						
<i>Dactylogyrus sphyrna</i>	3 из 4					
<i>D. cornu</i>	ед.					
<i>D. distinguendus</i>	1 из 9					
<i>Diplozoon paradoxum</i>	66					
Cestoda						
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	6,6	11			1 из 3	0,33
<i>Ligula intestinalis</i> (pl.)			6,6		1 из 3	0,33
Trematoda						
<i>Sanguinicola volgensis</i>			3,2	0,03		
<i>Phyllodistomum folium</i>	ед.					
<i>Ph. angulatum</i>	ед.					
<i>Diplostomum commutatum</i> (met.)			12,9	2,19		
<i>D. mergi</i> (met.)					1 из 3	0,33
<i>D. spathaceum</i> (met.)			19,4	1,4		
<i>Tylodelphys clavata</i> (met.)	1 из 2	2				
<i>T. podicipina</i> (met.)					1 из 3	0,67
<i>Apharhyngostrigea cornu</i> (met.)					1 из 3	0,33
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)			3,2	0,03		
<i>I. variegatus</i> (met.)			48,4	12,16	3 из 3	19,0
<i>I. pileatus</i> (met.)			25,8	6,16		
<i>Metorchis xanthosomus</i> (met.)			48,4	6,61	2 из 3	313
Nematoda						
<i>Hepaticola petruschewskii</i>			9,1	1		
<i>Desmidocercella</i> sp. (l.)	1 из 2	19				
<i>Raphydascaris acus</i>					1 из 3	0,7
Crustacea						
<i>Ergasilus briani</i>			25,8	1,0		
<i>Lernaea elegans</i>			3,2	0,07		
Итого видов: 24		9		11		8

Язь – *Leuciscus idus* (L.)

Широко распространен: от бассейна Рейна в Европе на восток до Западной Якутии в Азии. В области встречается повсеместно в реках, озерах, водохранилищах.

Мы исследовали 359 экз. язя: в озере Белое – 40, в озере Кубенское – 286, в оз. Воже – 33. Выявлено 39 видов паразитов (табл. 3.14): в оз. Белое – 12, в оз. Кубенское – 22, в оз. Воже – 24. Язь наиболее заражен скребнями *Acanthocephalus anguillae* (66,6%, и.о. 6,2) и *A. lucii* (20%, и.о. 0,8), что свидетельствует об активном питании язя бентосом, в частности *Asellus aquaticus*.

Таблица 3.14

Паразитофауна язя *Leuciscus idus*

Название паразита	Оз. Белое		Оз. Кубенское		Оз. Воже	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
Monogenea						
<i>Dactylogyrus robustus</i>	5	0,1				
<i>D. tuba</i>	12,2	1,2				
<i>D. crucifer</i>	2,5	0,08				
<i>Paradiplozoon megan</i>	2,5	0,08			ед.	
<i>P. homoion homoion</i>					6,0	0,54
<i>Diplozoon paradoxum</i>	60		26,4		6,6	0,55
Cestoda						
<i>Caryophyllaeides fennica</i>					3,03	0,24
<i>Proteocephalus torulosus</i>			5,9	0,33	15,5	1,85
Trematoda						
<i>Rhipidocotyle campanula</i>					6,6	0,06
<i>Phyllodistomum folium</i>	26,6–28	0,3				
<i>Allocreadium isoporum</i>					6	0,67
<i>Sphaerostomum bramae</i>					6	0,06
<i>Diplostomum commutatum</i> (met.)			2,6	0,16		
<i>D. mergi</i> (met.)			2,6	0,2	3	0,09
<i>D. helveticum</i> (met.)					3	0,03
<i>D. spathaceum</i> (met.)			24,1	5,1	3 из 3	0,33
<i>D. pungitii</i> (met.)			11,2	2,1		
<i>D. gavium</i> (met.)					5,6	0,04
<i>Tylodelphys clavata</i> (met.)			25	13,6	3 из 3	0,09
<i>T. podicipina</i> (met.)					3 из 3	0,09
<i>Apharhyngostrigea cornu</i> (met.)					1 из 3	0,09
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i> (met.)			33,1	5,3	1 из 3	12,09
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)					1 из 3	0,5
<i>Metorchis xanthosomus</i> (met.)			32,2	10,98	54,5	76,85
Класс Nematoda						
<i>Capillaria tomentosa</i>			2,5	0,38		
<i>Hepaticola petruschewskiji</i>			11	0,51	9	0,12
<i>Camallanus lacustris</i>			5,4	0,136	9,01	0,12
<i>C. truncatus</i>			4,2			
<i>Porrocaecum reticulatum</i> (l.)			4,2			
<i>Raphidascaris acus</i> (l.)			16,5	3,86	39,4	8,67
Acanthocephala						
<i>Metechimorhynchus salmonis</i>			2,5	0,17		
<i>Acanthocephalus anguillae</i>	66,6	6,2	48,3	12,12	15,5	1,03
<i>A. lucii</i>	20	0,8	4,2	0,42	3	0,12
Hirudinea						
<i>Piscicola geometra</i>	4	0,4	0,85	0,009	3	0,03
Bivalvia						
<i>Pseudanodonta cletti</i> (gl.)						
Crustacea						
<i>Ergasilus briani</i>			36,4	3,33	9,09	1,06
<i>E. sieboldi</i>	16	0,56	12,7	2,59		
<i>Tracheliaestes polycolpus</i>	12	0,4	ед.			
<i>Argulus foliaceus</i>	4	0,4				
Итого видов: 39	12		22		24	

Чехонь – *Pelecus cultratus* (L.)

Распространена в реках и озерах Европы. В области обитает в западной части в Рыбинском, Шекснинском водохранилищах. Чехонь проникла в озеро Белое из р. Шексны до постройки Крохинской плотины (1896 г.); здесь она прижилась, популяция отличается высокой численностью.

Разными авторами исследовано 203 экз. Обнаружено 18 видов паразитов (табл. 3.15), наиболее высокая зараженность моногенеей *D. simplicimalleata* (до 62%), специфичной для чехони.

Таблица 3.15

Паразитофауна чехони *Pelecus cultratus*

Название паразита	Оз. Белое	
	ЭИ	ИО
Monogenea		
<i>Dactylogyrus simplicimalleata</i>	5–62	2,2–96,5
<i>Diplozoon paradoxum</i>	13,3	
Cestoda		
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	5,5	
Trematoda		
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	ед.	
<i>Phyllodistomum folium</i>	4,3	1,09
<i>Sphaerostomum bramae</i>	2,1–4	0,02–0,06
<i>Diplostomum spathaceum</i> (met.)	8,0	0,12
<i>Tylodelphys clavata</i> (met.)	4,3	0,31
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i> (met.)	4–10,6	0,08–0,15
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)	7,0	0,51
Nematoda		
<i>Capillaria tomentosa</i>	2,5	0,08
<i>Desmidocerella</i> sp. (l.)	29,8	3,81
<i>Camallanus lacustris</i>	2,13	0,06
<i>C. truncatus</i>	14–46,8	0,48–4,49
Bivalvia		
<i>Unionidae</i> gen. sp. (gl.)	18–57	0,3–0,64
Crustacea		
<i>Ergasilus briani</i>	4,6–29	0,02–0,6
<i>E. sieboldi</i>	12,5–23	0,2–1,4
<i>Argulus foliaceus</i>	2,0	0,02
Итого видов: 18		18

Плотва – *Rutilus rutilus* (L.)

Евро-азиатский вид с большим ареалом, в области обитает повсеместно в реках, озерах, водохранилищах.

Нами исследовано 1182 экз. рыб, в том числе в озерах Белое – 62 экз., Кубенское – 964, Воже – 156. Паразитофауна плотвы представлена 52 видами: в оз. Белое – 31, в оз. Кубенское – 37, в оз. Воже – 21 (табл. 3.16).

Зараженность плотвы плероцеркоидами *Ligula intestinalis* приводит к тугорослости рыб, снижению товарных качеств. Плотва, как и другие карповые, относится к числу потенциально опасных в связи с передачей метацеркарий *O. felineus* человеку и животным.

Таблица 3.16

Паразитофауна плотвы *Rutilus rutilus*

Название паразита	Оз. Белое		Оз. Кубенское		Оз. Воже	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
Monogenea						
<i>Dactylogyrus sphyrna</i>	8,7	0,44	6,6			
<i>D. similis</i>	16,6	0,9	13,2			
<i>D. fallax</i>	3,3–12,2	0,03–0,7				
<i>D. nanus</i>	1,7–3,3	0,03–0,8				
<i>D. suecicus</i>	3,3	0,03				
<i>D. crucifer</i>	2,5–50,9	0,03–7,0				
<i>D. coballeroi</i>	13,2					
<i>Paradiplozoon rutili</i>	7	0,07				
<i>P. homoion homoion</i>	6,6	0,07	2,9	0,22		
<i>Diplozoon paradoxum</i>	6,7–20		1,5–19,8	0,05		
Cestoda						
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	1,9	0,5	2,5	0,06		
<i>Caryophyllaeides fennica</i>			0,6	0,03	0,7	0,01
<i>Ligula intestinalis</i> (pl.)	1	0,01	0,5	0,01	1,4	0,03
<i>Proteocephalus torulosus</i>			1,0	0,01	2	0,02
Trematoda						
<i>Rhipidocotyle campanula</i> (met.)	ед.				15,65	0,56
<i>Sanguinicola volgensis</i>			0,5	0,01		
<i>Asymphyiodora demeli</i>			1	0,01		
<i>Parasymphyiodora parasquamosa</i>			0,5	0,01		
<i>Phyllodistomum folium</i>	1,9	5,2	5,1–24	0,29–0,5	2,04	0,02
<i>Allocreadium isoporum</i>	5,7–9	36	2–3,3	19,8		
<i>Sphaerostomum bramae</i>	1,9–21,8	1–34	0,03	7,2	0,6	1
<i>Sp. globiporum</i>			0,5	0,02		
<i>Diplostomum commutatum</i> (met.)			4,5	0,5		
<i>D. mergi</i> (met.)			7,0	0,33		
<i>D. helveticum</i> (met.)			9,5	0,64	4	0,04
<i>D. gavium</i> (met.)					4,1	0,04
<i>D. spathaceum</i> (met.)	9–68	0,27–21	3,5	0,14	1,36	0,01
<i>Tyloodelphys clavata</i> (met.)	9–13,8	4,4	3,5	1,33	2,7	0,09
<i>T. podicipina</i> (met.)	ед.					
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)			0,5	0,03		
<i>I. variegatus</i> (met.)	8,6–27	1,6–0,24	10,5	1,30	20,4	много
<i>I. pileatus</i> (met.)	1,72	0,02	0,5	7,95		
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)			6,5	0,62	12,9	2,5
<i>Pseudoamphistomum truncatum</i> (met.)					0,68	0,11
<i>Metorchis xanthosomus</i> (met.)	18	3,27	13	10,19	21	8,7
Nematoda						
<i>Capillaria tomentosa</i>	5,7	0,05	0,5	0,01		
<i>Hepaticola petruschewskji</i>			0,5	0,01	0,68	0,01

Desmidocercella sp. (1.)	8,62	0,12	1,5	0,07	2,04	0,16
Camallanus truncatus	5,2	0,4				
Raphidascaris acus			0,5	0,02	1,4	0,03
Acanthocephala						
Neoechinorhynchus rutili	6,7	0,13				
Acanthocephalus anguillae			3,5	0,4	0,7	0,01
Hirudinea						
Piscicola geometra			0,5	0,01		
Bivalvia						
Unionidae gen. sp. (gl.)	11,3–16	0,13–0,4				
Anodonta stagnalis (gl.)			3 из 9	0,5	0,68	0,01
Colletopterion piscinale (gl.)			1 из 9	0,1		
Crustacea						
Ergasilus briani	1,7–12,2	1,4–5,8				
E. sieboldi	1,9–20	0,2–0,6	1,3–12	0,27–3,1	2	0,05
Lernaea elegans	1,9	0,01			0,68	0,01
Argulus foliaceus	13,3	0,07	1	0,02		
Arachnida						
Hydrachna sp.			0,5	0,01		
Arthenurus sp.			0,5	0,01		
Итого видов: 52	31		37		21	

Семейство налимовые – Lotidae

Налим – *Lota lota* (L.)

Широко распространен в пресных водах Европы, Азии, Северной Америки. В области обитает повсеместно.

Исследовано 102 экз. рыб: в озере Белое – 71 экз., в озере Кубенское – 25, в озере Воже – 6. Обнаружено 34 вида паразитов (табл. 3.17), из них 2 вида специфичны для налима: *Eubothrium rugosum* (5–67,6%), *Cystobranchnus mammilatus* (9%). Являясь эврифагом, налим аккумулирует многие группы паразитов, распространяющиеся через планктон и бентос. Так же, как и щука, налим участвует в циркуляции широкого лентеца, накапливающего в печени и мышцах плероцеркоидов *Diphyllbothrium latum*.

Таблица 3.17

Паразитофауна налима *Lota lota*

Название паразита	Оз. Белое		Оз. Кубенское		Оз. Воже	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
Cestoda						
Trienophorus nodulosus	26,5–62,5	13,2	16,6	2,5–22,1	1 из 4	154,2
Eubothrium rugosum	5–67,6	17,5–20	44	17,7	1 из 4	0,77
Diphyllbothrium latum (pi.)	12,5–55	0,5	5,5	0,02	1 из 4	4,25
Cyathocephalus truncatus	6,3	0,01			1 из 2	1,25
Trematoda						
Bunodera luciopercae	12,5	1,2	11,1	2,05		
Phyllodistomum folium	6,3	0,6				
Diplostomum helveticum (met.)			11,1	0,94	1 из 4	1
D. spathaceum (met.)	4	3,13	5,5	0,05		
D. volvens (met.)			11,1	2,6		

<i>Tylodelphys clavata</i> (met.)	11,8	0,12				
<i>T. podicipina</i> (met.)			5,5	2,6		
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i> (met.)					2 из 4	78,2
<i>I. pileatus</i> (met.)	14,7	0,74				
<i>Apatemon annuligerum</i> (met.)					1 из 4	0,75
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)					1 из 4	0,5
Nematoda						
<i>Hepaticola petruschewskii</i>			5,5	0,05	1 из 4	0,25
<i>Desmiodocerca</i> sp. (1.)					1 из 4	0,75
<i>Camallanus lacustris</i>	3–25	2,44–3,38	16,6	2,05	9,0	0,72
<i>C. truncatus</i>	5–20,6	2,97–12				
<i>Haplonema hamulatum</i>	2,9	0,29				
<i>Porrocaecum reticulatum</i>			8,3	0,1		
<i>Raphidascaris acus</i>			22,2–27,7	1,4–8,6	4	8,49
<i>Contracaecum microcephalum</i>			5,5	1,1		
Acanthocephala						
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	18,8	0,3				
<i>N. crassus</i>	43,8	1,44				
<i>Acanthocephalus anguillae</i>	18,2–75	0,13				
<i>A. lucii</i>	8,8–12,5	0,21	2,3–25	2,13	5,5	0,11
Hirudinea						
<i>Cystobranchus mammilatus</i>	9	0,15	5,5	0,22		
<i>Piscicola geometra</i>	6	0,03				
Bivalvia						
<i>Unionidae</i> gen. sp. (gl.)	2–37,5	42				
Crustacea						
<i>Ergasilus briani</i>	1,0–9	0,3–21				
<i>E. sieboldi</i>	4–33,7	2,6–45			1 из 4	4,0
<i>Lernaea elegans</i>			5,5	0,11		
<i>Argulus foliaceus</i>			16	1,9		
Итого видов: 34	21		17		14	

Семейство окуневые – Percidae

Ерш – *Gymnocephalus cernuus* (L.)

Широко распространенный в Евразии вид. В озерах Северо-Запада России ерш – многочисленный и характерный вид, имеющий промысловое значение. Он занимает важное место в питании судака, берша, щуки, крупного окуня, налима.

Всего исследовано 1112 экз. рыб: в озере Белое – 307, в озере Кубенское – 614, в озере Воже – 191. Список паразитофауны ерша представлен 43 видами: в озере Белое – 34, в озере Кубенское – 25, в озере Воже – 17. Бедный планктон и бентос оз. Воже определяют низкий уровень зараженности этой рыбы (табл. 3.18).

Сильно зараженный ерш в озерах Белое и Кубенское является одним из главных звеньев трофических цепей водоемов, через которые происходит передача паразитов; таким образом, ерш участвует в формировании зоонозов и зооантропонозов (дифиллоботриоз).

Таблица 3.18

Паразитофауна ерша *Gymnocephalus cernuus*

Название паразита	Оз. Белое		Оз. Кубенское		Оз. Воже	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
Monogenea						
<i>Dactylogyrus amphibothrium</i>	4-40	0,08-1,5	72,6			
<i>D. hemiamphibothrium</i>	28	0,4				
<i>Gyrodactylus cernuae</i>					0,5	0,01
Cestoda						
<i>Trienophorus nodulosus</i> (pl.)	3,6-12,9	0,2	1,3	0,02	9,2	0,2
<i>Dyphyllobothrium latum</i> (pl.)	4,2	0,1	1,3	0,03		
<i>Proteocephalus percae</i>	2,1-4,5	1,02-0,24	17,2	0,68	6,4	0,24
<i>P. cernuae</i>	4,3-42,2	0,1	24,5	1,36	2,9	0,06
Trematoda						
<i>Rhipidocotyle campanula</i>					4,0	0,06
<i>Sanguinicola volgensis</i>	1,5	0,01				
<i>Bunodera luciopercae</i>	7,6-32,0	0,4-0,5	6,3	1,6		
<i>Phyllodistomum folium</i>	1,5-8,5	0,1				
<i>Allocreadium isoporum</i>	4,5	0,36				
<i>Nicolla skrjabini</i>	2,1	0,02	0,7	0,05		
<i>Sphaerostomum globiporum</i>			0,7	0,01		
<i>Diplostomum helveticum</i> (met.)			1,3	0,12		
<i>D. spathaceum</i> (met.)	13,2	0,61				
<i>D. pungitii</i> (met.)			1,9	0,29		
<i>D. volvens</i> (met.)			1,9	1,66		
<i>D. gavium</i> (met.)					0,5	0,01
<i>Tylodelphys clavata</i> (met.)	7,9	0,37	3,6	0,13	0,6	0,01
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	+		2,7	0,99		
<i>I. variegatus</i> (metl.)	31,6-45,5	3,11-5,96	95,4	273,2	83,0	94,0
<i>I. pileatus</i> (met.)	47,4	7,95	4,0	2,58	1,0	0,29
<i>I. erraticus</i> (met.)					1,0	1,1
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)					11,3	1,13
<i>Metorchis xanthosomus</i> (met.)	3	0,06	5,3	0,19	11,6	0,5
Nematoda						
<i>Hepaticola petruschewskii</i>	2,1	0,02	1,9	0,02		
<i>Desmidocerella</i> sp.					0,6	0,01
<i>Camallanus lacustris</i>			4,0	0,01	2,9	0,54
<i>C. truncatus</i>	4,5-15,8	0,04-1,37				
<i>Phylometra obturans</i>			0,9	0,02		
<i>Raphidascaris acus</i>			1,5	0,01	2,3	0,02
Acanthocephala						
<i>Pseudoechinorhynchus borealis</i>	16	3	1,3	0,02		
<i>Acanthocephalus anguillae</i>	4,3	0,9				
<i>A. lucii</i>	2,1-13,2	0,02-0,5				
Bivalvia						
<i>Unio</i> (U.) <i>pictorum</i> (gl.)			3,3	1,48		
<i>Unionidae</i> gen. sp. (gl.)	4,2-19	3,5				
<i>Pseudanodonta complanata</i> (gl.)			2	0,08		
<i>Anodonta cygnea</i> (gl.)			18,5	2,85		
<i>A. stagnalis</i> (gl.)			1 из 14	0,14		
<i>Colletopterum piscinale</i> (gl.)			78,5	6,5		
Crustacea						
<i>Ergasilus briani</i>	61,8	0,89			2,0	0,04
<i>E. sieboldi</i>	68,2	11,74	33,1	1,8	2,0	0,04
Итого видов: 43		34		25		17

Судак – *Stizostedion lucioperca* (L.)

Широко распространен в Европе, местами – в Азии. Судак в оз. Белое – самый ценный и наиболее характерный представитель ихтиофауны. В середине XX века судак становится основной промысловой рыбой в озере. Это позволило охарактеризовать оз. Белое как типичный судачий водоем [150]. В 1935–1936 гг. судак переселен из оз. Белое в оз. Кубенское, а в 1987 г. из оз. Кубенское в оз. Воже.

Исследована паразитофауна 803 экз. судака, в том числе в оз. Белое – 214, в оз. Кубенское – 552, в оз. Воже – 37. У судака обнаружено 45 видов паразитов: в оз. Белое – 23, в оз. Кубенское – 38, в оз. Воже – 4 (табл. 3.19). Паразитофауна представлена широко распространенными видами, а также специфичными для судака: *Ancyrocephalus paradoxus*, *Phyllodistomum angulatum*, *Achtheres percarum*.

Таблица 3.19

Паразитофауна судака *Stizostedion lucioperca*

Название паразита	Оз. Белое		Оз. Кубенское		Оз. Воже	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
Monogenea						
<i>Ancyrocephalus paradoxus</i>	4–55	0,3–1,4	22,6	1,65		
<i>Gyrodactylus cernuae</i>			1,3	2,0		
<i>G. luciopercae</i>			ед.			
Cestoda						
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	7,5	0,15	2,5	0,16		
<i>T. crassus</i>			ед.			
<i>Proteocephalus percae</i>	3,8–6,3	0,05	3,5	0,07		
<i>P. cernuae</i>			2,5	0,03		
Trematoda						
<i>Rhipidocotyle campanula</i>					3,3	0,03
<i>Sanguinicola volgensis</i>			ед.			
<i>Bunocotyle cingulata</i>			0,6	0,21		
<i>Bunodera luciopercae</i>	19,7–66	6,5	16	11,1		
<i>Phyllodistomum angulatum</i>	37,5–85,8	5,1–20,8	1	0,09		
<i>Azygia lucii</i>	2,0–10,6	0,04	0,4	0,01		
<i>Nicolla skrjabini</i>			6,6	15,3		
<i>Diplostomum commutatum</i> (met.)			0,21	0,01		
<i>D. helveticum</i> (met.)			3,1	0,36		
<i>D. spathaceum</i> (met.)	2,3–4,3	0,1–0,13	0,26	0,01		
<i>D. volvens</i> (met.)	ед.		0,21	0,01		
<i>Tylodelphys clavata</i> (met.)	2,5	0,13	1,2	0,03		
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	10,2–26,7	5,1	5,5	3,9		
<i>I. variegatus</i> (met.)	6,3	0,2	86,5	125,0	10,0	2,67
<i>I. pileatus</i> (met.)	4,3–5	0,35–0,48	8,4	7,95		
<i>I. erraticus</i> (met.)			0,2	0,01		
<i>Apatemon amuligerum</i> (met.)			0,8	0,01		
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)			0,4	0,01		
<i>Metorchis xanthosomus</i> (met.)			0,2	0,01		

Nematoda						
<i>Hepaticola petrushewskii</i>			0,2	0,01		
<i>Desmidocercella</i> sp. (1.)	12,5	0,83	13,9	3,53		
<i>Camallanus lacustris</i>	6,2–94,4	0,25–3,5	14,7	0,74		
<i>C. truncatus</i>	34,7–95,6	9,7–30,6	0,24	0,01	10	0,01
<i>Porrocoecum reticulatum</i> (1.)			0,2	0,25		
<i>Raphidascaris acus</i>	6,3	0,06	2,0	0,48		
Acanthocephala						
<i>Pseudoechinorhynchus borealis</i>	5,3					
<i>Acanthocephalus lucii</i>	5,3–6,6		0,2	0,01		
<i>A. anguillae</i>			ед.			
Hirudinea						
<i>Piscicola geometra</i>	2,5–5,3	0,03	1,8	0,03		
Bivalvia						
<i>Unio conus</i> (gl.)			0,4	0,07		
<i>U. gen. sp.</i> (gl.)	6,1	0,4				
<i>Anodonta stagnalis</i> (gl.)			0,2	0,01		
<i>A. cygnea</i> (gl.)			0,2	0,01		
Crustacea						
<i>Ergasilus briani</i>	2,5–8,6	0,02–0,17	0,2	0,01		
<i>E. sieboldi</i>	12,2–46,7	1,9–37,4	7,4	0,18	6,7	7
<i>Achtheres percarum</i>	20–32,7	0,6–2,5	51,7	3,16		
<i>Argulus foliaceus</i>			1,8	0,03		
Arachnida						
<i>Porohalacarus hydrachnoides</i> (1.)			0,8	0,01		
Итого видов: 45	23		38		4	

Физико-географические особенности водоемов, различия в составе гидробиоценозов (планктон, бентос, ихтиофауна, ихтиофаги) определяют разный уровень в зараженности судака паразитами. В оз. Кубенское зараженность судака выше, несмотря на более высокую плотность популяции судака в оз. Белое. В оз. Белое более многочисленна трематода *Phyllodistomum angulatum*, развивающаяся в сферидах, доминирующих в бентосе.

У судака в оз. Воже зарегистрирован новый вид *Rhipidocotyle campanula* (3,3%, и.о. 0,03), в оз. Кубенское у судака эта трематода не обнаружена. Три вида: *Ichthyocotylurus variegatus* (10%, и.о. 2,67), *Camallanus truncatus* (6,7%, и.о. 0,01) и *Ergasilus sieboldi* (6,7%, и.о. 7) отмечены у судака во всех исследованных водоемах.

Берш – *Stizostedion volgensis* (Gmelin)

Распространен в бассейне Волги, Урала, в бассейнах рек Черного моря. В области обитает в Рыбинском водохранилище, в озере Белое. Берш проник в оз. Белое из р. Шексны и акклиматизировался здесь. Внешним видом берш схож с судаком и конкурирует с ним в питании. При значительно меньших размерах он потребляет корм, свойственный младшим возрастным группам судака.

Разными исследователями вскрыто 146 экз. Обнаружено 17 видов паразитов (табл. 3.20), из которых ранее у берша не регистрировался *Eubothrium crassum* (4,3%).

Паразитофауна берша сходна с таковой судака, что объясняется близким родством видов, общими чертами биологии, сходством в питании, однако она значительно беднее, чем у судака. Наиболее зараженным берш оказался рачками р. *Ergasilus* и нематодой *Camallanus truncatus*.

Таблица 3.20

Паразитофауна берша *Stizostedion volgensis*

Вид паразита	Оз. Белое	
	ЭИ	ИО
Monogenea		
<i>Ancyrocephalus paradoxus</i>	1,7	0,17
Cestoda		
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	6,6	0,06
<i>T. crassus</i>	6,6	0,1
<i>Eubothrium crassum</i>	4,3	0,39
<i>Proteocephalus percae</i>	15,0	0,3
Trematoda		
<i>Bunodera luciopercae</i>	6,6	0,1
<i>Ph. angulatum</i>	5,0	1,38
<i>Diplostomum spathaceum</i> (met.)	5,7	0,17
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i> (met.)	12–30,2	0,55
<i>I. pileatus</i> (metl.)	3,4	0,88
Nematoda		
<i>Camallanus lacustris</i>	30,0	0,75
<i>C. truncatus</i>	5–83	1,37–44,72
<i>Raphidascaris acus</i>	5,0	0,1
Bivalvia		
<i>Unionidae</i> gen. sp.	3,0	0,06
Crustacea		
<i>Ergasilus briani</i>	19–63,6	0,33–5,3
<i>E. sieboldi</i>	8–80	4,5–13
<i>Achtheres percarum</i>	3–26,6	0,03–0,5
Итого видов: 17	17	

Окунь – *Perca fluviatilis* L.

Широко распространенный в Евразии вид. В области обитает повсеместно.

Нами исследован 581 экз. окуня: оз. Белое – 23 экз., оз. Кубенское – 404 экз., оз. Воже – 154 экз. У окуня зарегистрировано 46 видов паразитов (табл. 3.21): оз. Белое – 25, оз. Кубенское – 31, оз. Воже – 29. Состав паразитофауны окуня характеризует его как хищника и бентофага. Наиболее высокий процент заражения характерен для *Camallanus lacustris* (71,43%), *I. variegatus* (60,71%), *B. luciopercae* (56%), *C. truncatus* (64,6%), *T. clavata* (40%).

В печени окуня часто встречаются плероцеркоиды *Trienophorus nodulosus* – до 10 экз. на 1 рыбу. Паразиты приводят к почти полному разрушению печени. А.М. Лопухина [130] указывает на значительную гибель молоди рыб в связи с поражением печени *T. nodulosus*. От триенофороза погибает 80% рыб [131], что, по-видимому, можно рассматривать как естественный паразитарный фактор, регулирующий численность рыб.

Таблица 3.21

Паразитофауна окуня *Perca fluviatilis*

Название паразита	Оз. Белое		Оз. Кубенское		Оз. Воже	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
Monogenea						
<i>Ancyrocephalus percae</i>	4	0,06			1 из 1	
Cestoda						
<i>Caryophyllaeides laticeps</i>			0,8	0,002	0,6	0,01
<i>C. fennica</i>	4					
<i>Trienophorus nodulosus</i> (pl.)	5,1–14	0,1	10,5	0,39	24,0	1,77
<i>Diphyllbothrium latum</i> (pl.)	2,6–8	0,03	1,6	0,03	2,0	0,22
<i>Cyatocephalus truncatus</i>	9	0,3			1,3	0,35
<i>Proteocephalus percae</i>	4–16	0,02–0,03	25,6–52	5,1–6,9	26,0	3,65
<i>P. cernuae</i>			5,8	0,36		
<i>Neogryporhynchus cheilancristotus</i> (l.)			13	1,7		
Trematoda						
<i>Rhipidocotyle campanula</i> (l.)					3,25	0,06
<i>Bunodera luciopercae</i>	25,6–56	0,24–2,4	5	0,97	4,6	1,59
<i>Phyllodistomum folium</i>	4,4	0,17				
<i>Azygia lucii</i>	6,6				0,9	0,01
<i>Diplostomum mergi</i> (met.)					1,3	0,03
<i>D. helveticum</i> (met.)			9,7	1,5	10,5	0,65
<i>D. spathaceum</i> (met.)	10–13	0,12–1,36	2,4	1,3		
<i>D. pungitii</i> (met.)			1,9	0,49		
<i>D. volvens</i> (met.)			1,9	0,47	8,4	0,34
<i>D. gavium</i> (met.)					11	0,58
<i>Tylodelphys clavata</i> (met.)	40	103			9,0	0,53
<i>T. podicipina</i> (met.)			3,1	1,5	19,54	0,77
<i>Apharhyngostrigea cornu</i> (met.)					2,0	0,05
<i>Ichthyocotylurus platycephalis</i> (met.)			4,7	1,99	4,0	0,26
<i>I. variegatus</i> (met.)	26–55	7,14	85,7	124,2	74,7	52,8
<i>I. pileatus</i> (met.)	20–34	0,74–1,64	9,7	9,94	9,7	1,89
<i>Apatemon annuligerum</i> (met.)			0,4	0,03		
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)					0,68	0,01
<i>Metorchis xanthosomus</i> (met.)			0,8	0,01		
Nematoda						
<i>Hepaticola petruschewskii</i>			0,4	0,01	4,0	0,11
<i>Desmidocercella</i> sp. (l.)	26,7	0,96	8,3	0,7	1,29	9,02
<i>Camallanus lacustris</i>	15,4–48	0,3–9,4	46,7	5,02	14,3	1,49
<i>C. truncatus</i>	64,6	8,6	47,1	6,08	3,7	1
<i>Raphidascaris acus</i>			1,2	0,02	2,6	0,14

Acanthocephala						
<i>Pseudoechinorhynchus borealis</i>	20		4	0,04		
<i>Metechynorhynchis salmonis</i>			ед.			
<i>Acanthocephalus anguillae</i>	8,9	0,9	1,9	0,09	31,0	2,2
<i>A. lucii</i>	11,1–36	0,46–2,1	5,8	0,45	3,3	0,11
Hirudinea						
<i>Piscicola geometra</i>	12		0,4	0,01	0,65	0,01
Bivalvia						
Unionidae gen. sp. (gl.)	10–18	0,52–30,9				
<i>Anodonta stagnalis</i> (gl.)			2 из 7	2,7		
<i>A. sp.</i> (gl.)			2,7	0,17		
<i>Colletopterum piscinale</i> (gl.)			1 из 7	много		
Crustacea						
<i>Ergasilus briani</i>	10–18	0,52–30,9			2,0	0,04
<i>E. sieboldi</i>	20	0,2			1,3	0,03
<i>Achtheres percarum</i>	4,3–16	0,04	4,3	0,16		
<i>Argulus foliaceus</i>	4,5	22	1,9	0,08		
Итого видов: 46	25		31		29	

Окунь играет большую роль в передаче инвазионного начала хищникам – судаку и щуке, которые им питаются. Окунь является дополнительным хозяином широкого лентеца и участвует в поддержании природных очагов дифиллоботриоза [10, 11, 12].

3.3. Экологический анализ паразитофауны рыб

Эколого-паразитологические исследования, начатые в нашей стране В. А. Догелем и его учениками, достигли широкого размаха и охватили почти все основные водоемы территории России и сопредельных стран. Изучалось влияние на паразитофауну рыб самых разнообразных экологических факторов. Основные итоги исследований были подведены в ряде работ В. А. Догеля [40, 46, 47].

Рассмотрение зависимости паразитофауны от различных внешних условий бывает затруднено тем, что эти условия иногда складываются из нескольких, различных по своему характеру экологических факторов. Другой трудностью является двойственный характер среды обитания паразитов: хозяин (среда обитания 1 порядка) и окружающая его среда (среда обитания 2 порядка).

Различные факторы оказывают на паразитов разное влияние. Из факторов внешней среды основным является температура, в некоторых случаях другие факторы, например, эвтрофикация водоемов. Характер питания – один из самых существенных факторов, обуславливающий заражение рыб большинством паразитов. У рыб бентофагов и планктофагов складывается характерная для них паразитофауна. У планктофагов чаще можно встретить паразитов, промежуточные хозяева которых – планктонные веслоногие раки. У бентофа-

гов преобладают гельминты, промежуточные хозяева которых – моллюски, олигохеты и другие бентосные организмы.

3.3.1. Возрастные изменения

Одним из основных факторов, определяющих качественный и количественный состав паразитофауны, является возраст хозяина [46]. С возрастом идет увеличение не только числа паразитов, но и интенсивности заражения. Причины этого явления для отдельных видов паразитов различны. С возрастом рыб увеличивается количество потребляемой пищи, в том числе промежуточных хозяев паразитов. Для эктопаразитов, вероятно, имеет также значение увеличение площади, пригодной для заселения.

Видовое разнообразие паразитов рыб является показателем пищевой специализации рыб в разном возрасте, а также принадлежности их различным биотопам и водоемам.

В. А. Догель [40, 41, 44], анализируя возрастные изменения паразитофауны рыб, установил следующие закономерности:

- в начальный период существования хозяина экстенсивность и интенсивность заражения, а также разнообразие видового состава паразитов увеличивается с возрастом хозяев;
- ранее всего животное заражается теми паразитами, которые не требуют для своего развития промежуточных хозяев.

Результаты наших исследований в озере Кубенское в целом соответствуют закономерностям, установленным В. А. Догелем. Уже в первый год жизни рыб идет постепенное нарастание качественного и количественного состава паразитов (табл. 3.22, рис. 3.2). В первую очередь происходит заражение паразитами с прямым жизненным циклом, или гельминтами, личиночные стадии которых, например церкарии, сами активно проникают в хозяина.

Таблица 3.22

Разнообразие паразитов у рыб разного возраста в озере Кубенское

Виды рыб	Возраст и количество паразитов																
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	14+	15+	>15+
Нельма	5	4	3	13	8	8	7	4	4								
Нельмушка	5	12	14	15	10	9	9	8	9								
Щука	1	3	16	24	23	21	16	9	6	6	6						
Судак	8	4	13	29	22	23	23	20	24	11	5	5					
Лещ	10	12		10	14	13	21	18	11	12	12		12	12	12	13	20
Плотва		8	7	10	11	9	12	11	12	10	12	12	7	6	2		
Язь			16	16	16	16	15	17	12	15	15	14	14	9	9	9	

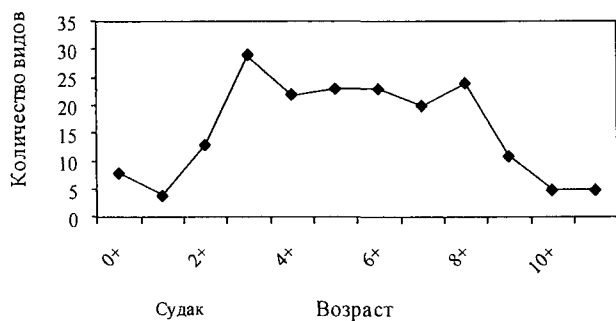
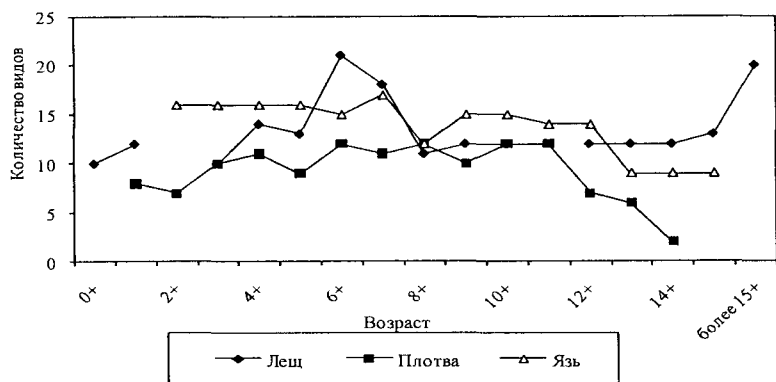
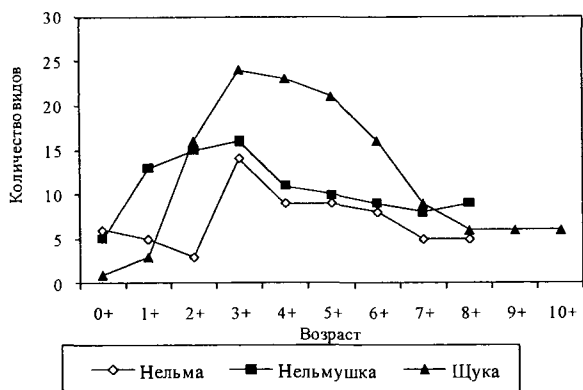


Рис. 3.2. Динамика числа паразитов рыб в связи с возрастом в озере Кубенское

Нельма, питаясь на первых этапах жизни зоопланктоном, в первую очередь заражается ленточным червем *Proteocephalus exiguus*, первым промежуточным хозяином которого являются веслоногие раки

(рис. 3.3). С переходом нельмы к хищничеству эти паразиты постепенно из кишечника исчезают. Накопление с возрастом видового разнообразия паразитов связано с расширением спектра питания. Основной пищей ее становятся молодь окуня и ерша. Наиболее заражена нельма в возрасте 3+. В это время нельма усиленно питается, что отражается на видовом разнообразии ее паразитофауны (табл. 3.22). В возрасте 3+ – 4+ нельма впервые заражается *Camallanus lacustris*, *Azigia lucii*, *A. mirabilis*, *Diplostomum helveticum*, *Argulus coregoni*. Зараженность рачком *Ergasilus sieboldi* также максимальна в трехлетнем возрасте (более 60%), затем резко снижается и в возрасте 5+ составляет чуть больше 10%.

Размерно-весовые характеристики **ряпушки сибирской** озера Воже коррелируют с увеличением её общей зараженности, видовым разнообразием паразитов (табл. 3.23), а также интенсивностью заражения.

Таблица 3.23

Зараженность паразитами различных размерных групп ряпушки озера Воже

Вес рыб (г)	Длина (см)	Общая зараженность (%)	Количество видов паразитов	Виды паразитов
2,1 – 3 среднее 2,3	5,3 – 6,5 среднее 5,7	64,7	3	<i>T. crassus</i> , <i>I. variegatus</i> , <i>I. erraticus</i>
7 – 13 среднее 9,8	9 – 12,5 среднее 10,5	78,5	5	<i>C. fennica</i> , <i>T. crassus</i> , <i>I. variegatus</i> , <i>I. erraticus</i> , <i>R. acus</i>
20 – 40 среднее 35,3	9,5 – 18,5 среднее 13,6	100	6	<i>I. variegatus</i> , <i>I. erraticus</i> , <i>D. helveticum</i> , <i>D. gavium</i> , <i>C. lacustris</i> , <i>C. acus</i>

Нельмушка, являясь планктофагом, заражается через пищу – планктон, многие виды которого являются промежуточными хозяевами паразитов. Особенность паразитофауны нельмушки состоит в том, что у нее преобладают личиночные формы, завершающие свое развитие в других хозяевах (табл. 3.22). С возрастом у нельмушки происходит увеличение числа паразитов, что объясняется усилением питания в период созревания (3+). На втором году жизни у нельмушки появляются плероцеркоиды *Triaenophorus crassus*. В возрасте 6–7 лет зараженность *P. exiguus* составляет 40%.

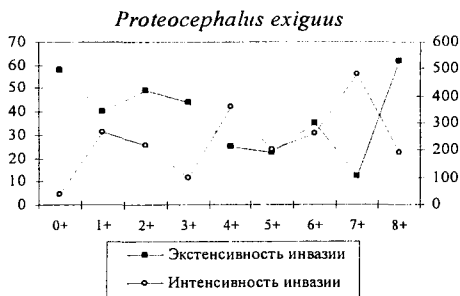


Рис. 3.3. Возрастная динамика зараженности нельмы

**Возрастная динамика зараженности (экстенсивность инвазии) щуки
озера Кубенское**

Виды паразитов	Возраст								
	0+ 2 экз.	1+ 7 экз.	2+ 35 экз.	3+ 96 экз.	4+ 151 экз.	5+ 76 экз.	6+ 51 экз.	7+ 9 экз.	8+–10+ 8 экз.
<i>Tetraonchus monenteron</i>			25	10	21,5	15			
<i>Trienophorus nodulosus</i>		2 из 7	65,2	60	50,3	92,4	53,2	9 из 9	ед.
<i>T. crassus</i>			33	23,3	27,3	60,5	49,3		
<i>Diphyllbothrium latum</i> (pl.)					20,3	28	18,8	1 из 9	
<i>Proteocephalus percae</i>						14			
<i>Cyathocephalus truncatus</i>					4	40	12		
<i>Asymphyiodora tincae</i>					24,2	20,2	46,2	ед.	ед.
<i>Bunodera luciopercae</i>			17						
<i>Phyllodistomum folium</i>					20	39,3	28,5		
<i>Azygia lucii</i>			33	19,9					
<i>A. mirabilis</i>				13	13,5				
<i>Diplostomum commutatum</i> (met.)			39	18	17				
<i>D. mergi</i> (met.)				6	35,5	66			
<i>D. helveticum</i> (met.)				12,3		13			
<i>Tylodelphys clavata</i> (met.)			58	10	21,2	32	28	ед.	ед.
<i>T. podicipina</i> (met.)			41,5	31,3		40			
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)			8	14,3					ед.
<i>I. variegatus</i> (met.)			47,5	25,2					
<i>I. pileatus</i> (met.)				6,6	7,5				
<i>Apatemon annuligerum</i> (met.)				4	4	20			
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)				4	21,1	23,6	27,5	ед.	ед.
<i>Hepaticola petruschewskii</i>					7	10	13		
<i>Desmiodocerca</i> sp. (1.)				6,5					
<i>Camallanus lacustris</i>			20,5	5,5	13				
<i>C. truncatus</i>					14,5	32,4	58	ед.	
<i>Esocinema bohemicum</i>			ед.		20	33	13		
<i>Philometra obturans</i>		ед.	8	13			11		
<i>Raphidascaris acus</i>			8	6,5	17		33,5		
<i>Contracaecum microcephalum</i> (1.)			25		20,3	44,6	57	ед.	
<i>Acanthocephalus anguillae</i>									
<i>A. lucii</i>				20	62,1	65,7	51	ед.	ед.
<i>Piscicola geometra</i>					4	14			
<i>Ergasilus briani</i>				7	4	26,5	29	ед.	
<i>E. sieboldi</i>	2 из 2	1 из 7	77,5	69,2					
<i>Achtheres percarum</i>					4				
<i>Argulus foliaceus</i>				9,3					

Щука. Для выяснения влияния возраста хозяина на паразитофауну, щука является одним из наиболее удобных объектов. Увеличение с возрастом массы потребляемых объектов способствует быстрому накоплению паразитов и в возрасте 3+ у щуки отмечено 24 вида (табл. 3.24). Наиболее высокий уровень зараженности отмечен в возрасте 3+ – 8+, затем идет снижение видового состава. Щука уже на первом году жизни переходит на хищное питание. На втором году жизни (1+) у нее появляются *Triaenophorus nodulosus* (67%), *Ergasilus sieboldi* (67%), *Philometra obturans* (33%). В возрасте 2+ значительно увеличивается зараженность щуки паразитами, связанными с ихтиофагией – *T. crassus* (33%). Специфичный паразит щуки *T. nodulosus* имеет высокий уровень зараженности, начиная с годовиков. Экстенсивность заражения достигает максимума в возрасте 5+ (92,4%), что связано с увеличением пищевой активности. В этом возрасте отмечается снижение общей зараженности щуки паразитами – до 80%. Пищей крупных щук служит окунь большого размера, в печени которого насчитывается до 10 плероцеркоидов. *Tetraonchus monenteron* отмечен у щуки 3+ – 5+, максимально в возрасте 4+ (21,5%), средняя интенсивность инвазии 6,3.

Щука предпочитает прибрежные биотопы для охоты, где сосредоточены моллюски – промежуточные хозяева трематод; у щуки в возрасте 2+ – 4+ отмечено десять видов метацеркарий трематод. Зараженность щуки метацеркариями трематод более значительна в младшем возрасте, что связано с ее привязанностью к мелководьям. Крупные рыбы держатся в более глубоких местах, что и приводит к снижению зараженности (табл. 3.25).

Таблица 3.25

Зараженность щуки метацеркариями трематод в озере Кубенское

Виды паразитов	Возраст									
	2+ (33 экз.)		3+ (83 экз.)		4+ (114 экз.)		5+ (57 экз.)		6+ (39 экз.)	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
Diplostomum commutatum	6	0,15								
D. helveticum	3	0,06	7,2	0,19	2,6	0,04				
Tylodelphys clavata	21,2	3,6	7,2	0,5	9,7	0,4			2,6	0,18
T. podicipina	21,2	2,7	12,1	2	3,5	0,31			2,6	0,13
Ichthyocotylurus pileatus			4,8	0,5			3,5	2,3		
I. platycephalus	30,3	8,8	21,7	8,4	7,9	1,7	3,5	0,18	5,1	21,1
I. variegatus	3	0,12	1,2	0,03			1,8	0,04		
Metorchis xanthosomus	3,0	3,6								

Наши материалы по возрастной динамике в зараженности щуки озера Воже показывают, что максимальное число видов паразитов отмечено в возрасте 4+, что значительно меньше, чем у щуки этого возраста в озере Кубенское (табл. 3.29). Выражены возрастные изменения в паразитофауне щуки озе-

ра Воже в разные сезоны. Жаберный паразит – рачек *E. sieboldi* осенью имеет высокий уровень интенсивности инвзии и индекса обилия (табл. 3.26).

Таблица 3.26

Возрастная динамика в зараженности щуки озера Воже в разные сезоны

Виды паразитов	Лето			Осень		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
Возраст 3+ (4 экз.)						
<i>Tetraonchus monenteron</i>	1 экз.	5				
<i>Triacnophorus nodulosus</i>				3 из 3	14,6	
<i>Azygia lucii</i>	1 экз.	13				
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	1 экз.	8				
<i>Raphidascaris acus</i>				1 из 3	146	
<i>Ergasilus briani</i>	1 экз.	2				
<i>E. sieboldi</i>				2 из 3	94,5	
Возраст 4+ (18 экз.)						
<i>Triacnophorus nodulosus</i>	4 из 11	4	1,45	4 из 7	9,8	5,5
<i>T. crassus</i>	2 из 11	8,5	1,55	2 из 7	15,5	4,4
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	5 из 11	61,2	27,9			
<i>Azygia lucii</i>	2 из 11	1	0,18			
<i>A. mirabilis</i>	1 из 11	1	0,09			
<i>Tylodelphys podicipina</i> (met.)	3 из 11	2,33	0,6			
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	4 из 11	3,25	1,8	1 из 7	2	0,28
<i>I. variegatus</i> (met.)	1 из 11	1	0,09	1 из 7	1	0,14
<i>Apatemon annuligerum</i> (met.)	1 из 11	1	0,09			
<i>Hepaticola petruschewskji</i>				1 из 7	1	0,14
<i>Camallanus lacustris</i>	5 из 11	3,6	1,63			
<i>Raphidascaris acus</i>	2 из 11	1,5	0,27	1 из 7	11	1,57
<i>Acanthocephalus anguillae</i>	1 из 11	1	0,09			
<i>Ergasilus briani</i>	8 из 11	38	27,7			
<i>E. sieboldi</i>	1 из 11	25	2,27	6 из 7	38	32,6
<i>Lernaea elegans</i>	1 из 11	2	0,18			
Возраст 5+ (12 экз.)						
<i>Triacnophorus nodulosus</i>	2 из 9	2,5	0,5	3 из 3	44	
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	2 из 9	45	10			
<i>Bunodera luciopercae</i>				1 из 3	5	
<i>Azygia lucii</i>				1 из 3	1	
<i>Tylodelphys podicipina</i> (met.)				1 из 3	27	
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	1 из 9	7	0,7			
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)				1 из 3	1	
<i>Camallanus lacustris</i>	1 из 9	1	0,1	1 из 3	11	
<i>Raphidascaris acus</i>				1 из 3	3	
<i>Ergasilus briani</i>	8 из 9	41,1	36,5			
<i>E. sieboldi</i>				3 из 3	128,6	
<i>Lernaea elegans</i>	1 из 9	4	0,4			
Возраст 6+ (1 экз.)						
<i>Tetraonchus monenteron</i>				1 экз.	23	
<i>Triacnophorus nodulosus</i>				1 экз.	12	
<i>Azygia lucii</i>				1 экз.	1	
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)				1 экз.	28	
<i>Ergasilus sieboldi</i>				1 экз.	102	

Возраст 7+(1 экз.)						
<i>Trienophorus nodulosus</i>	1 экз.	28				
<i>Ergasilus briani</i>	1 экз.	18				
Возраст 9+ (1 экз.)						
<i>Trienophorus nodulosus</i>	1 экз.	8				
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	1 экз.	33				
<i>Azygia lucii</i>	1 экз.	6				
<i>A. mirabilis</i>	1 экз.	1				
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	1 экз.	4				
<i>Camallanus lacustris</i>	1 экз.	6				
<i>Raphidascaris acus</i>	1 экз.	66				

Специфичный паразит щуки (*T. nodulosus*) также имеет высокий уровень зараженности (табл. 3.27).

Таблица 3.27

Динамика зараженности щуки озера Воже *Trienophorus nodulosus*

Показатели зараженности	Возраст					
	3+ (3 экз.)	4+ (18 экз.)	5+ (12 экз.)	6+ (1 экз.)	7+ (1 экз.)	9+ (1 экз.)
ЭИ	3 из 3	44,4	3 из 12	1 экз.	1 экз.	1 экз.
ИИ	14,6	6,87	27,4	12	28	8
ИО	11	3,05	11,4			

Лещ. Уже в первый год жизни леща идет постепенное увеличение паразитофауны. В первую очередь, происходит заражение паразитами с прямым циклом развития и гельминтами, личинки которых активно проникают в хозяев. Особенности паразитофауны молоди леща целиком связаны с особенностями биологии хозяина. Мелкий лещ обитает в поверхностных слоях воды прибрежной зоны, питаясь планктоном, и через кормовые объекты заражается паразитами. Затем молодь леща меняет место своего обитания, отходя на более глубокие участки водоема, питаясь планктоном и обрастаниями с растений. В этот же период лещи начинают питаться и бентосными организмами. Смешанный способ питания приводит к обогащению паразитофауны леща, т.к. при поедании донных беспозвоночных происходит заражение рядом паразитов. Таким образом, уже на первом году жизни лещи имеют чрезвычайно разнообразный набор паразитов (табл. 3.28). В возрасте 1+ отмечаются скребни, а также цестоды, заражение которыми происходит через планктонные формы – *Proteocephalus torulosus*. В молодом возрасте (3+) лещ заражается лигулой – 2,1%. В дальнейшем с возрастом увеличивается число видов паразитов и максимум видового разнообразия отмечается в возрасте 6 лет (табл. 3.28). На этот возраст приходится пик нарастания ихтиомассы леща в связи с максимальной активностью в питании.

Для эктопаразитов, вероятно, имеет значение увеличение площади, пригодной для заселения. Совершенно естественно увеличение интенсивности заражения *E. briani*.

Таблица 3.28

Возрастная динамика в зараженности леща паразитами в озере Кубенское

Паразиты рыб	Возраст											
	0+30 экз.		1+102 экз.		3+46 экз.		4+43 экз.		5+33 экз.		6+133 экз.	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
<i>Diplozoon paradoxum</i>											1,3	0,01
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>									13	0,9	8,9	1,1
<i>C. fimbriceps</i>					2,1	0,02	15	0,4	20,1	2,1	16,5	1,4
<i>Caryophyllaeus fennica</i>	6,7	0,1	0,8	0,01			2,3	0,07			7,6	0,2
<i>Ligula intestinalis</i> (pl.)					2,1	0,02					1,3	0,01
<i>Proteocephalus torulosus</i>					2,1	0,02	2,3	0,02				
<i>Allocreadium isoporum</i>											1,3	0,03
<i>Sphaerostomum brahami</i>			1,96	0,07							1,3	0,05
<i>Diplostomum commutatum</i> (met.)							2,3	0,1	4,2	0,9		
<i>D. mergi</i> (met.)	3,3	0,03	2	1,6	2,1	0,1			4,3	0,1	2,5	0,1
<i>D. helveticum</i> (met.)	3,3	0,1	0,1	0,01	4,3	0,09					1,3	0,03
<i>D. gavium</i> (met.)											1,3	0,01
<i>D. spathaceum</i> (met.)			2	0,02			2,3	0,05	8,7	0,2	1,3	0,1
<i>Tylodelphys clavata</i> (met.)			0,1	0,01							1,3	0,1
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	100	13,9	70,6	6,7	2,1	0,1	25	2,1	17,4	2,9	59,5	8
<i>I. variegatus</i> (met.)	16,7	0,8	7,8	0,4	23,4	0,6	13,6	1,4	8,7	0,7	7,6	3
<i>I. pileatus</i> (met.)	13,5	0,5	2	0,03			2,3	0,02			45,6	0,5
<i>Apotemon annuligerum</i> (met.)	3,3	0,1					1,3	0,03	2	0,1		
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)			5,9	0,08								
<i>Metorchis xanthosomus</i> (met.)	56,7	2,3	41,2	2,5			4,5	0,5	33,3	1,9	69,2	5,7
<i>Capillaria tomentosa</i>	23,5	3,2									6,3	0,8
<i>Desmidocerella</i> sp. (l.)	6,7	0,1										
<i>Camallanus lacustris</i>												
<i>Philometra rischta</i>												
<i>Ph. ovata</i>									4,3	0,1	1,3	0,03
<i>Raphidascaris acus</i>												
<i>Acanthocephalus anguillae</i>									4,3	0,1	3,8	0,2
<i>Piscicola geometra</i>												
<i>Anodonta cygnea</i> (gl.)					2,1	0,1	2,3	0,05				
<i>Ergasilus briani</i>			2	0,03	2,1	0,01	4,6	0,1	26	0,4	5,1	0,1
<i>E. sieboldi</i>					4,3	0,1	2,3	0,05	17,4	0,2	7,6	0,4
<i>Lernaea elegans</i>												
<i>Argulus foliaceus</i>							2,3	0,02				

Окончание табл. 3.28

Паразиты рыб	Возраст											
	7+67 экз.		8+16 экз.		9+,10+ 21 экз.		12-14+ 21 экз.		15+21 экз.		>15+ 119 экз.	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
<i>Diplozoön paradoxum</i>											0,85	0,01
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	10	0,2	9,1	2,8	4,8	0,5	4,8	0,3	33,3	1,2	25,6	4,1
<i>C. fimbriceps</i>	6	0,5	9,1	1	42,8	5,5	42,9	8,7	4,8	5,2	25,6	4,5
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	10	0,3	9,1	0,5	+		9,5	0,2				
<i>Ligula intestinalis</i> (pl.)	2	0,4							4,8	0,05		
<i>Proteocephalus torulosus</i>	2	0,4	9,1	0,09							1,7	0,06
<i>Allocreadium isoporum</i>												
<i>Sphaerostomum bramaе</i>					9,5	1,4						
<i>Diplostomum commutatum</i> (met.)												
<i>D. mergi</i> (met.)												
<i>D. helveticum</i> (met.)	2	0,02										
<i>D. gavium</i> (met.)											0,85	0,01
<i>D. spathaceum</i> (met.)			9,1	1	4,8	0,3	4,8	0,4			1,79	0,11
<i>Tylodelphys clavata</i> (met.)	2	0,3									0,9	0,04
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	52	8	9,1	0,4	14,3	0,7	19	3,7	4,8	2,7	17	4,5
<i>I. variegatus</i> (met.)	8	1,3	9,1	0,3	14,3	0,8	4,8	1,2	23,8	6,1	24,8	7,7
<i>I. pileatus</i> (met.)	12	0,7	9,1	0,3					19	4,9	2,6	0,3
<i>Apatemon annuligerum</i> (met.)											0,85	0,09
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)												
<i>Metorchis xanthosomus</i> (met.)	46,3	5,2	31,3	0,3							1,7	0,02
<i>Capillaria tomentosa</i>	12	6,1										
<i>Desmidocercella</i> sp. (1.)												
<i>Camallanus lacustris</i>	1,3	0,06	2	0,02								
<i>Philometra rischta</i>					+							
<i>Ph. ovata</i>					4,8	0,05					0,85	0,01
<i>Raphidascaris acus</i>	24	0,02					19	6,9	4,8	0,05	8,5	2,4
<i>Acanthocephalus anguillae</i>	2	0,04					4,8	0,4	4,8	0,1	0,9	0,05
<i>Piscicola geometra</i>											2,6	0,04
<i>Anodonta cygnea</i> (gl.)									4,8	0,05		
<i>Ergasilus briani</i>	10	0,3			9,5	0,3	19	0,3	4,8	0,6	5,9	0,11
<i>E. sieboldi</i>	6	0,1			4,8	0,4	4,8	0,09	4,8	0,2	10,3	0,35
<i>Lernaea elegans</i>	4	0,1	63,6	1,9	9,5	0,6	19	0,3	19	0,5	14,5	0,5
<i>Argulus foliaceus</i>							4,8	0,05	14,2	0,1	1,7	0,03

Метацеркарии накапливаются в леще с возрастом в течение нескольких лет, однако можно отметить, что у старших возрастных групп леща происходит снижение зараженности этой группой паразитов, что, возможно, связано с резистентностью организма хозяина за счет приобретенного иммунитета. Кроме того, мелкий и крупный лещ имеет разные места обитания, что и обуславливает различия в зараженности личиночными формами трематод.

Мы располагаем материалами, позволяющими проследить становление паразитофауны леща в озерах Воже и Кубенское от 0+ до 15+ (табл. 3.29). Лещ в озере Кубенское в возрасте 6 лет имеет наибольшее видовое разнообразие паразитов (21 вид). Далее, в возрастных группах 9–14 лет, число видов паразитов уменьшается до 12, а в возрасте 15 лет и более происходит их увеличение до 20 видов. У сеголетков леща озера Кубенское зарегистрировано в 5 раз больше видов паразитов, чем в озере Воже. Максимальное число видов у леща озера Воже отмечается в возрасте 6+. Далее происходит уменьшение числа видов паразитов, вероятно, в связи с недостаточностью кормов.

Таблица 3.29

**Количество видов паразитов у рыб разного возраста
в озерах Кубенское и Воже**

Возраст рыб	Виды рыб			
	Лещ		Щука	
	Воже	Кубенское	Воже	Кубенское
0+	2	10		1
1+	8	12		3
2+	5			16
3+	6	10	7	24
4+	7	14	16	23
5+	10	13	12	21
6+	18	21	5	16
7+	15	18	2	9
8+	7	11		6
9+	11	12	7	6
10+	2	12		6
11+	2			
12+	5	12		
13+	8	12		
14+	6	12		
15+	5	13		
>15	5	20		

Доминанту в зараженности леща на протяжении всей жизни составляют личиночные формы гельминтов, заражение которыми происходит на мелководье путем внедрения через кожу и жаберный аппарат (трематоды), а также при питании зоопланктоном (цестоды). Мелкий лещ рано переходит на бентосное питание. В возрасте 1+ обнаружен скребень *A. anguillae*, развитие которого происходит в водяном ослике. Гвоздичники появляются в 3-летнем возрасте, максимум в заражении *Caryophyllaeus fimbriceps* отмечается у леща

в возрасте 9–14 лет (32%). В паразитофауне леща отмечено 10 видов паразитов, локализирующихся в разных структурах глаза (ретины, стекловидное тело, хрусталик), 8 из них заканчивают развитие в чайках (табл. 3.30).

Таблица 3.30

Возрастная динамика в зараженности леща оз. Воже в разные сезоны

Вид паразита	Год, сезон	Лето 1990 г.			Осень 1990 г.		
		ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
Возраст 0+ (2 экз.)							
<i>Rhipidocotyle campanula</i> (met.)		1 из 2	3				
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)		1 из 2	2				
Возраст 1+ (21 экз.)							
<i>Ligula intestinalis</i> (pl.)		4,8	1	0,04			
<i>Rhipidocotyle campanula</i> (met.)		14,2	3	0,4			
<i>Diplostomum helveticum</i> (met.)		4,8	1	0,04			
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)		19,04	6	1,1			
<i>Metorchis xanthosomus</i> (met.)		19,04	2,5	0,4			
<i>Raphidascaris acus</i>		4,8	2	0,09			
<i>Acanthocephalus anguillae</i>		0,06	1	0,001			
<i>Ergasilus briani</i>		9,5	5	0,4			
Возраст 2+ (18 экз.)							
<i>Rhipidocotyle campanula</i> (met.)		14,2	1,7	0,2			
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)		25	4	1			
<i>I. pileatus</i> (met.)		5,6	2	0,07			
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)		19,4	3,5	0,7			
<i>Metorchis xanthosomus</i> (met.)		11,2	8	0,5			
Возраст 3+ (13 экз.)							
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>		8,3	1	0,08			
<i>Ligula intestinalis</i> (pl.)					1 из 6	1	0,17
<i>Proteocephalus torulosus</i>					1 из 6	3	0,5
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)		58,3	6	3,5	1 из 6	1	0,17
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)		16,7	32	5,3			
<i>Metorchis xanthosomus</i> (met.)		16,7	8	1,3			
Возраст 4+ (22 экз.)							
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>		11,1	1	0,1	7,7	14	1,2
<i>Caryophyllaeides fennica</i>					7,7	4	0,3
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)		55,5	6,8	3,9	46,2	28,5	13,2
<i>I. variegatus</i> (met.)		11,1	1	0,1			
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)					15,4	7	1,2
<i>Metorchis xanthosomus</i> (met.)		33,3	12,5	4,1	15,4	10	1,5
<i>Raphidascaris acus</i>					7,7	1	0,08
Возраст 5+ (16 экз.)							
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>		1 из 7	2	0,3			
<i>Ligula intestinalis</i> (pl.)		2 из 7	5,5	1,5	4 из 9	4,5	2
<i>Rhipidocotyle campanula</i> (met.)		1 из 7	1	0,1			
<i>Diplostomum spathaceum</i> (met.)		1 из 7	3	0,9			
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)		5 из 7	46,4	33,1	8 из 9	15,5	13,7
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)		2 из 7	2,5	1,8	5 из 9	11,8	6,3
<i>Metorchis xanthosomus</i> (met.)		2 из 7	6	1,7	2 из 9	20	4,4
<i>Philometra abdominalis</i>		1 из 7	1	0,1			
<i>Raphidascaris acus</i>					2 из 9	2	0,4
<i>Acanthocephalus anguillae</i>					1 из 9	1	0,1

Продолжение табл. 3.30

Возраст 6+ (44 экз.)						
Diplozoon paradoxum	6,7	1	0,06			
Caryophyllaeus laticeps	13,2	2,2	0,3	1 из 14	1	0,07
C. fimbriceps	13,2	1,3	0,2			
Caryophyllaeides fennica	16,7	3,4	0,6	1 из 14	1	0,07
Ligula intestinalis (pl.)	3,3	1	0,03			
Proteocephalus torulosus				1 из 14	4	0,3
Rhipidocotyle campanula (met.)	6,7	84	5,6			
D. helveticum (met.)	3,3	1	0,03			
Diplostomum spathaceum (met.)	6,7	3	0,2			
Tylodelphys clavata (met.)	6,7	1,5	0,1			
Ichthyocotylurus platycephalus (met.)	63,3	8,7	5,5	11 из 14	19,1	1,5
Paracoenogonimus ovatus (met.)	16,7	14,4	2,4	1 из 14	1	0,07
Metorchis xanthosomus (met.)	10	13,3	1,3			
Camallanus lacustris	3,3	3	0,1			
Philometra abdominalis				1 из 14	1	0,07
Raphidascaris acus				1 из 14	1	0,07
Ergasilus briani	3,3	1	0,03			
Lernaea elegans	6,7	1,5	0,1	1 из 14	2	0,1
Возраст 7+ (28 экз.)						
Paradiplozoon bliccae				1 из 10	2	0,2
Diplozoon paradoxum	5,6	2	0,1			
Caryophyllaeus laticeps				1 из 10	1	0,1
C. fimbriceps	5,6	1	0,06			
Caryophyllaeides fennica	11,1	1	0,06			
Ligula intestinalis (pl.)	5,6	4	0,2	1 из 10	3	0,3
Proteocephalus torulosus	5,6	3	0,3			
Rhipidocotyle campanula (met.)	11,1	20,5	2,2			
Diplostomum spathaceum (met.)				1 из 10	1,5	0,3
Ichthyocotylurus platycephalus (met.)	88,9	10,6	9,5	8 из 10	80	6,4
Paracoenogonimus ovatus (met.)	16,7	8,7	1,3	1 из 10	56	5,6
Metorchis xanthosomus (met.)	16,7	9,6	1,6	2 из 10	40	8
Desmidocerella sp. (1.)	5,6	2	0,1			
Ergasilus briani	5,6	2	0,1			
Lernaea elegans	16,7	1,7	0,3	2 из 10	1	0,2
Возраст 8+ (5 экз.)						
Diplozoon paradoxum	1 из 4	1				
Caryophyllaeus laticeps	1 из 4	1				
Caryophyllaeides fennica	1 из 4	2				
Diplostomum helveticum (met.)				1 экз.	1	
Ichthyocotylurus platycephalus (met.)	4 из 4	7,8		1 экз.	33	
Paracoenogonimus ovatus (met.)	1 из 4	1				
Metorchis xanthosomus (met.)	1 из 4	48				
Возраст 9+ (24 экз.)						
Paradiplozoon bliccae				1 из 5	3	0,6
Caryophyllaeus laticeps	10,5	1	0,1			
C. fimbriceps				1 из 5	6	1,2
C. fennica	5,3	2	0,1	1 из 5	3	0,6
Ligula intestinalis (pl.)	5,3	2	0,1			
Tylodelphys clavata (met.)	5,3	1	0,05			
Ichthyocotylurus platycephalus (met.)	78,9	17,1	13,5	4 из 5	27,5	22
Paracoenogonimus ovatus (met.)	5,3	50	2,6	2 из 5	9	3,6

<i>Metorchis xanthosomus</i> (met.)	26,3	12	3,1	2 из 5	8	1,6
<i>Raphidascaris acus</i>				2 из 5	17	6,8
<i>Lernaea elegans</i>	10,5	1,5	0,2			
Возраст 10+ (2 экз.)						
<i>Ligula intestinalis</i> (pl.)	1 экз.	10				
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	1 экз.	1	1	1 экз.	56	
Возраст 11+ (5 экз.)						
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	1 из 5	4	0,8			
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	4 из 5	16,7	13,4			
Возраст 12+ (5 экз.)						
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	1 из 5	2	0,4			
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	1 из 5	4	0,8			
<i>Rhipidocotyle campanula</i> (met.)	1 из 5	24	4,8			
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	5 из 5	52,8	52,8			
<i>Apatemon annuligerum</i> (met.)	1 из 5	1	0,2			
Возраст 13+ (6 экз.)						
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	2 из 5	7	2,8			
<i>C. fimbriceps</i>	1 из 5	1	0,2			
<i>Rhipidocotyle campanula</i> (met.)	1 из 5	1	0,2			
<i>Diplostomum helveticum</i> (met.)	1 из 5	3	0,6			
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	4 из 5	14,3	11,4			
<i>I. variegatus</i> (met.)	1 из 5	6	1,2			
<i>Metorchis xanthosomus</i> (met.)				1 экз.	14	
<i>Desmidocerella</i> sp. (1.)	1 из 5	1	0,2			
Возраст 14+ (7 экз.)						
<i>Caryophyllaeus fimbriceps</i>	1 из 7	1	0,1			
<i>Diplostomum spathaceum</i> (met.)	1 из 7	5	0,7			
<i>Tylodelphys clavata</i> (met.)	1 из 7	1	0,1			
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	6 из 7	28,3	24,2			
<i>I. pileatus</i> (met.)	1 из 7	1	0,1			
<i>Raphidascaris acus</i>	1 из 7	4	0,5			
Возраст 15+ и более (3 экз.)						
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	1 из 3	3				
<i>Phyllodistomum folium</i>	1 из 3	4				
<i>Sphaerostomum bramae</i>	1 из 3	10				
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	2 из 3	11				
<i>Metorchis xanthosomus</i> (met.)	1 из 3	16				

Язь. С возрастом количество видов паразитов увеличивается, максимум в возрасте 7+ – 17 видов (табл. 3.31). В паразитофауне язя отмечается появление скребней и гвоздичников в раннем возрасте в связи с тем, что он рано переходит на бентосное питание. Следует отметить также высокий уровень зараженности язя метацеркариями трематод. Среди них высок процент заражения трематодами, личинки которых активно проникают через кожу (род *Ichthyocotylurus*, *Metorchys*, *Diplostomum*).

Плотва. Максимальное число видов паразитов отмечается в возрастах 6+, 8+, 10+, 11+ – 12 видов, затем резко снижается (табл. 3.32). Разнообразие паразитов отличается в разных возрастных группах, что связано с интенсивностью питания, местом обитания в озере.

Таблица 3.31

Возрастная динамика зараженности язя в озере Кубенское

Виды паразитов	Возраст													
	2+–5+ (22 экз.)		6+ (21 экз.)		7+ (18 экз.)		8+ (15 экз.)		9+10+ (16 экз.)		11+12+ (10 экз.)		13+–15+ (16 экз.)	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
<i>Diplozoon paradoxum</i>					6,2	0,1					10	0,1		
<i>Proteocephalus torulosus</i>	10	0,5			6,2	1,3			12,5	4,4	20	0,2	40	2,1
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	5	0,04	10	0,1										
<i>Allocreadium isoporum</i>							3,3	0,1	6,3	12,3			20	0,3
<i>Diplostomum commutatum</i> (met.)	5	0,1			6,2	2,8								
<i>D. mergi</i> (met.)	5	0,1	5	0,1	6,2	3,9								
<i>D. spathaceum</i> (met.)	10	0,4	35	1,9	20,7	3,6	6,5	3,6	28	9,7	10	0,8		
<i>D. pungitii</i> (met.)	20	2,5	42,5	6,9	12,3	0,7	6,5	1,9	25	4,5	20	5,1	50	18
<i>Tylodelphys clavata</i> (met.)	20	10,5	10	4,7	12,3	7,7	25	22,8	25	21,6	20	1,3	20	3,5
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i> (met.)	30	1,4	22	1,3	12,3	0,6	37	3,8	31,3	2,1	20	0,9	50	5,6
<i>Metorchis xanthosomus</i> (met.)	50	13,1	18	8,8	44,6	10,9	37	9,1	37,5	26,8	50	24,4	63	28,3
<i>Capillaria tomentosa</i>											10	3,9		
<i>Desmidocerca</i> sp.					12,3	0,2			12,5	0,4	10	1,3	20	1,8
<i>Hepaticola petruschewskii</i>	5	0,2	5	0,1	18,5	0,2			31,3	0,6	10	0,1		
<i>Camallanus lacustris</i>	25	0,5	5	0,1	6,2	1,4	3,3	0,7	20	0,2	20	1,1		
<i>Raphidascaris acus</i> (l.)	10	0,5	18	0,4	6,2	0,1	6,5	0,7	8,8	18,4				
<i>Acanthocephalus anguillae</i>	38	3,3	42,5	7,4	74	25,6	40,3	9,2	37,5	4,1	30	22,9		
<i>A. lucii</i>	5	1,6	10	2,6	6,2	0,6			6,3	0,2				
<i>Piscicola geometra</i>			5	0,1			6,5	0,4						
<i>Ergasilus briani</i>	35	2,2	46,2	3,3	44,6	4,7	25	4,8	31,3	5	70	10	20	1,8
<i>E. sieboldi</i>	10	0,9	10	2,1	18,5	2,6	6,5	0,7	12,5	4,3	30	3,6	40	12,3

В первые годы жизни плотва заражается паразитами с прямым циклом развития и гельминтами, для которых планктонные организмы являются промежуточными хозяевами, либо личинками, активно проникающими в рыбу через кожу и жабры. Изменение качественного состава паразитов с возрастом объясняется изменением в рационе питания плотвы количества поедания планктона и бентоса. Специфичный паразит *P. torulosus* появляется в самом раннем возрасте. Гвоздичники появляются в возрасте 3+, что свидетельствует о питании плотвы бентосом, т.к. промежуточные хозяева гвоздичников – олигохеты. Паразиты, внедряющиеся через кожу, наиболее многочисленны в возрасте 4+, личинки трематод имеют высокий уровень зараженности и большое видовое разнообразие.

Таблица 3.32

Возрастная динамика зараженности плотвы в озере Кубенское

Виды паразитов	Возраст													
	1+		2+		3+		4+		5+		6+		7+	
	(44 экз.)		(16 экз.)		(102 экз.)		(89 экз.)		(18 экз.)		(28 экз.)		(18 экз.)	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>					2,0	0,07	1,9	0,02			10,5	0,5		
<i>Caryophyllaeides fennica</i>									9,0	0,39				
<i>Ligula intestinalis</i> (pl.)							0,9	0,01	1,8	0,5				
<i>Proteocephalus torulosus</i>	32,5	1	12,6	0,18									1,8	0,6
<i>Sphaerostomum bramaе</i>											3	0,2		
<i>Bucephalus polymorphus</i>													1,8	0,4
<i>Diplostomum commutatum</i> (met.)											10,5	0,2		
<i>D. mergi</i> (met.)	2,3	0,02			3,5	0,02	4	0,2	9	1,1	5,7	0,11	2,6	0,16
<i>D. helveticum</i> (met.)	15,9	0,57	3,9	0,88	1	0,01	4	0,26	3,8	0,08	2,9	0,4	10,5	0,39
<i>D. spathaceum</i> (met.)	2,3	0,05	9,8	0,3	3,5	0,06	8	0,4	18,9	0,5	5,7	0,49	5,3	0,24
<i>Tylodelphys clavata</i> (met.)			2	1,15	0,9	0,04	11,1	1,3	16,9	1,6	5,7	4,8	2,6	2
<i>T. podicipina</i> (met.)	6,8	0,9	9,8	0,4	1,8	0,18	2,0	0,6						
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	4,6	0,97			0,9	0,19	3	0,48			5,7	0,14		
<i>I. variegatus</i> (met.)	4,5	6,1	7,8	0,45	2,7	1,8	8	0,5	5,7	0,7	5,7	2,6	2,6	0,03
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)													1,8	0,1
<i>Metorchis xanthosomus</i> (met.)	54,6	42,3	17,7	19,6	7,96	11,4	17,2	61,5	1,9	0,79	8,6	83	13,2	19,3
<i>Hepaticola petruschewskiji</i>													1,8	0,1
<i>Raphidascaris acus</i>											3	0,3		
<i>Acanthocephalus anguillae</i>														
<i>Ergasilus briani</i>					1	0,2			25	4,3	12,5	0,6		
<i>E. sieboldi</i>							0,9	0,01					1,8	0,15

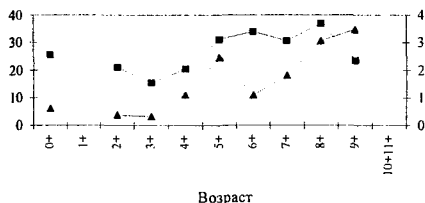
Виды паразитов	Возраст													
	8+ (28 экз.)		9+ (18 экз.)		10+ (20 экз.)		11+ (15 экз.)		12+ (8 экз.)		13+ (6 экз.)		14+ (4 экз.)	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
Caryophyllaeus laticeps			5,5	0,1	20	0,2	30	0,8	25	0,4				
Caryophyllaeides fennica	2,8	0,1					3	0,2						
Ligula intestinalis (pl.)														
Proteocephalus torulosus			5,5	0,2										
Sphaerostomum brahmae														
Bucephalus polymorphus	2,8	0,4			20	0,2								
Diplostomum commutatum (met.)	2,8	0,1					6,2	0,8	12,5	0,8				
D. mergi (met.)	12,8	9,2	22,5	0,5	20,5	2,6	18,3	2	29	1,4				
D. helveticum (met.)	24	3,1	45,2	6,4	25	13	18,3	3	50	4				
D. spathaceum (met.)	26,5	2,7	5,5	1,3	4,0	1	3	0,3			35,5	2,3		
Tylodelphys clavata (met.)	24	1,7			2	0,1	6	2,6	50	2	50	3,3	50	6,2
T. podicipina (met.)														
Ichthyocotylurus platycephalus (met.)	24	11,7	30,5	1,5	85,5	8,9	18,3	37			35,5	1,5		
I. variegatus (met.)	7	1			2	0,1								
Paracoenogonimus ovatus (met.)											20,5	1,1	25	1,7
Metorchis xanthosomus (met.)	30,5	91,3	65,5	38,1	45,5	16,4	6	46	25	3,3	20,5	2,7		
Hepaticola petruschewskii														
Raphidascaris acus							3	0,2						
Acanthocephalus anguillae	2,8	2,8	5,5	0,1	20	0,3	3	0,2	12,5	3,2	25	8,5		
Ergasilus briani	5,6	0,3	11	0,2	14,5	1,2	3	0,4						
E. sieboldi			5,5	0,1	20	0,1								

У судака в озере Кубенское максимум в зараженности приходится на 3+, в этом возрасте у него зарегистрировано 29 видов паразитов (табл. 3.33). С возрастом происходит изменение экстенсивности и интенсивности инвазии, что связано с изменениями характера питания молодых и взрослых рыб, занимающих разные экологические ниши. Судак в возрасте 0+ – 1+ держится на отмели, питаясь главным образом планктоном. Взрослые судаки основную часть жизни проводят на глубинах. У судака в возрасте 2+ появляются скребни. У старших возрастных групп рыб (10+ – 11+) происходит снижение зараженности паразитами до 5 видов. Это отмечено для многих видов рыб, обитающих в разных водоемах [46]. У крупных судаков (6+ – 8+) отмечается одновременное паразитирование на жабрах *Ancyrocephalus paradoxus*, *Achtheres*

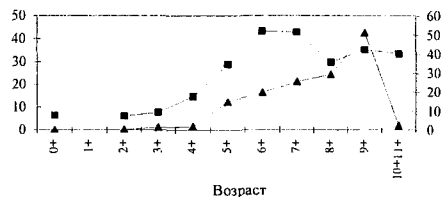
percarum при высоких значениях экстенсивности и интенсивности заражения. Поселение указанных паразитов на жабрах таково, что они занимают разные места: *A. paradoxus* – на эпителии жаберных лепестков, *Achtheres percarum* – на жаберных дугах. Специфичная моногеней *A. paradoxus* в возрасте 1+ не обнаружена. Далее происходит значительное увеличение зараженности, в возрасте 7+ она составляет более 35%. *Ichthyocotylurus platycephalus* отмечен у всех исследованных рыб. Метациркории локализируются во всех исследованных органах и тканях: на сердце образуется оболочка, состоящая из множества цист (до 3,5 тысяч экз. у крупных судаков).

В целом, следует отметить, что с возрастом происходит увеличение зараженности и индекса обилия основными группами паразитов судака (рис. 3.4, табл. 3.33).

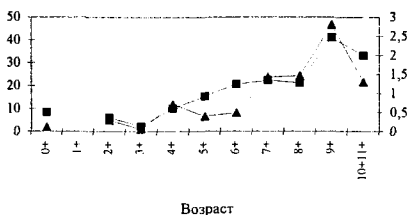
Ancyrocephalus paradoxus



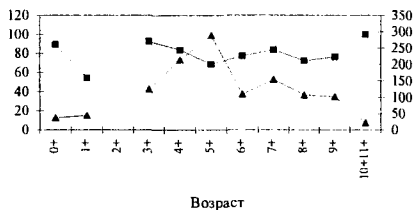
Bunodera lucioperca



Camallanus lacustris



Ichthyocotylurus platycephalus



Achtheres percarum

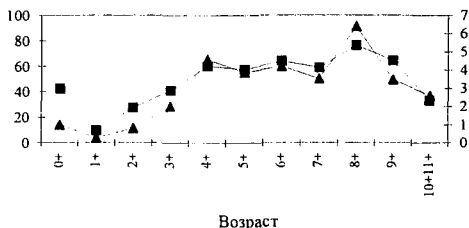


Рис. 3.4. Зараженность судака некоторыми видами паразитов

■ экстенсивность инвазии, ▲ индекс обилия

Возрастная динамика зараженности судака в озере Кубенское

Паразиты рыб	Возраст																					
	0+ (47 экз.)		1+ (11 экз.)		2+ (33 экз.)		3+ (169 экз.)		4+ (69 экз.)		5+ (45 экз.)		6+ (53 экз.)		7+ (49 экз.)		8+ (46 экз.)		9+ (17 экз.)		10+11+ (6 экз.)	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
<i>Ancyrocephalus paradoxus</i>	25,5	0,6			21,2	0,39	15,5	0,33	20,5	1,1	31,1	2,46	33,9	1,09	30,6	1,8	36,9	3,06	23,5	3,47		
<i>Gyrodactylus cernuae</i>																	4,2	0,53				
<i>G. luciopercae</i>							0,59	0,01	1,5	0,01	2,2	0,2	13,2	0,58	8,1	0,38			5,8	0,35		
<i>Triacnophorus nodulosus</i>							0,59	0,01			4,4	0,11	3,8	0,5	4,1	0,12	2,1	0,02				
<i>Proteocephalus percae</i>	21,2	0,4					4,2	0,05	4,4	0,01	4,4	0,02	9,4	0,15	12,2	0,24	2,1	0,02				
<i>P. cernuae</i>							1,2	0,01														
<i>Sanguinicola volgensis</i>							0,6	0,01					1,9	0,09			2,1	0,02				
<i>Bunocotyle cingulata</i>							2,4	0,74														
<i>Bunodera luciopercae</i>	6,3	0,08			6,1	0,42	7,8	1,4	14,7	1,86	28,8	14,7	43,3	19,6	42,8	25,4	29,7	29,2	35,2	51	33,3	2,3
<i>Phyllodistomum angulatum</i>					3,03	1,15	1,3	0,01	1,5	0,01			1,88	0,24	2,04	0,06	4,2	0,13				
<i>Azygia lucii</i>							0,59	0,01	1,5	0,01			1,9	0,01	2,04	0,02	2,1	0,02				
<i>Nicolla skrjabini</i>																	2,1	0,02				
<i>Diplostomum commutatum</i> (met.)					6,1	0,09					2,2	0,06					6,3	0,53				
<i>D. helveticum</i> (met.)							1,8	0,02	5,9	0,27	6,7	0,08	3,8	0,13	8,1	0,4	4,2	0,1				
<i>D. volvens</i> (met.)							1,6	0,05			2,2	0,02										
<i>Tylodelphys clavata</i> (met.)							2,4	0,04	2,9	0,08												
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	89,3	37,3	54,5	44,5			93	125,6	83,8	214	68,8	289	77,3	109	83,6	153,7	72,3	106,5	76,4	101,5	100	22,1

Окончание табл. 3.33

<i>I. variegatus</i> (met.)			9,6	0,45	90,9	43,6	3,6	1,01	1,5	0,44	11,1	3,77	9,4	21,9	6,1	4,63	4,2	11,04	17,6	17,0		
<i>I. pileatus</i> (met.)	28,9	1			12,1	1,3	0,6	0,01	7,4	3,08	17,7	9,33	15	12,3	6,1	32,3	10,6	22,2				
<i>Apatemon amuligerum</i> (met.)							1,2	0,04	1,5	0,01			1,9	0,01								
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)					3	0,03	0,6	0,01	1,5	0,04												
<i>Metorchis xanthosomus</i> (met.)							0,59	0,52					1,9	0,03								
<i>Hepaticola petrushevis</i>																	2,1	0,1	5,8	0,11		
<i>Desmiodocerca</i> sp. (1.)			9,6	0,45	3,03	0,03	6	0,59	11,8	2,67	26,6	4,22	28,3	9,05	18,3	5,8	23,4	6,2	23,5	5,3	16,6	5,6
<i>Camallanus lacustris</i>	8,5	0,12			6,1	0,3	2,4	0,06	10,2	0,22	15,5	0,4	20,7	0,49	22,4	1,42	21,2	1,46	41,1	2,8	33,3	1,3
<i>C. truncatus</i>											2,2	0,06										
<i>Porrocoecum reticulatum</i> (1.)									1,5	0,01	2,2	2,8										
<i>Raphidascaris acus</i>					3,03	0,03	0,6	0,01	1,5	0,01	4,4	4,4	3,8	0,05	2,04	0,16	2,1	0,57	5,8	0,05	16,6	0,33
<i>Acanthocephalus lucii</i>					6,1	0,06	0,6	0,01	1,5	0,04			1,9	0,07								
<i>A. anguillae</i>							0,6	0,01			2,2	0,02	3,8	0,05	4,08	0,1	4,2	0,06				
<i>Piscicola geometra</i>											4,4	0,04	8,7	0,2	6,1	0,08	2,1	0,02	11,7	0,23		
<i>Unio conus</i> (gl.)							0,6	0,06	2,9	0,48												
<i>A. cygnea</i> (gl.)					3	0,09					2,2	0,22										
<i>Pseudanadonta cletti</i>	6,3	0,1																				
<i>Ergasilus briani</i>							0,6	0,01			2,2	0,04										
<i>E. sieboldi</i>							1,8	0,01	8,8	0,23	13,3	0,04	13,2	0,3	10,2	0,16	4,2	0,04				
<i>Achtheres percarum</i>	42,5	1	9,6	0,27	27,2	0,8	41,3	2	60,3	4,58	57,7	3,86	64,2	4,2	59,1	3,51	76,5	6,4	64,7	3,47	33,3	2,6
<i>Argulus foliaceus</i>							1,8	0,02	2,9	0,05	6,7	0,13	3,8	0,07	10,2	0,3	4,2	0,04				
<i>Porohalacarus hydrachnoides</i> (1.)															4,8	0,02	2,1	0,02				

Оригинальные материалы по возрастной динамике в зараженности судака паразитами показывают, что минимальное число видов отмечается в возрасте 1+ – 4 вида (табл. 3.33). В соответствии с новой технологией при акклиматизации судака применяется биотехнический посадочный материал именно этого возраста [100].

3.3.2. Сезонные изменения

Сезонные изменения природных условий – один из важнейших экологических факторов, оказывающих на паразитов и всю паразитофауну рыб в целом двоякое воздействие: непосредственное влияние и опосредованное через организм хозяина. Зависимость паразитофауны от сезона определяет как возможность существования паразитов в данных широтах, так и численность его в те или иные сезоны.

В процессе приспособления паразитов к сезонным изменениям у каждого вида вырабатывается свой жизненный цикл определенной продолжительности: одногодичный, многолетний или дающий несколько генераций в течение года [266].

Изменения температуры – главный фактор, обуславливающий сезонную динамику паразитофауны. Особенно четко это проявляется у моногенетических сосальщиков. Представители рода *Dactylogyrus* имеют совершенно ясно выраженные сезонные изменения численности, зависимость которых от температурных условий весны и раннего лета показана в ряде работ [88, 91, 135, 262, 273, 282]. В течение года у червей сменяется несколько генераций. Кладка яиц происходит в течение всей жизни паразитов, но с неодинаковой интенсивностью; при более высокой температуре и повышенном содержании кислорода она заметно интенсивнее. Все авторы отмечают, что наибольшие экстенсивность и интенсивность заражения рыб моногенетиями наблюдаются в весенне-летний период. К концу лета и к осени снижается темп размножения, скорость развития, зимой процент заражения снижается. При понижении температуры воды осенью и зимой в северных водоемах ряд видов моногенетов полностью исчезает: *D. auriculatus*, *D. falcatus*, *D. nanus*, *D. wunderi* [87]. Е. А. Румянцев [207] отмечает, что в водоемах Северной Карелии представители родов *Dactylogyrus* и *Gyrodactylus* встречаются в значительном количестве лишь со второй половины весны и летом, причем зараженность рыб в одном и том же водоеме в течение определенного сезона может быть различной в разные годы.

В условиях озера Белое наибольшая зараженность дактилогирусами приходится на лето. На протяжении двух первых летних месяцев зараженность чехони *D. simplicimaileata* (62%) и синца *D. chranilowi* (77,3%) поддерживалась на значительном уровне. Инвазированность плотвы *D. crucifer* и *D. fallax* составляла соответственно 56,6 и 3,8%.

Максимальное количество моногеней *D. simplicimaileata* (160 – 800 экз.) было отмечено у чехони в первые две декады июня 1984 г. При понижении температуры численность моногенетических сосальщиков резко снижается.

На рыбах озера Белое зарегистрировано 32 вида моногенетических сосальщиков. Лишь 3 из них встречались в течение всего года: *D. crucifer* – у плотвы, *D. simplicimaileata* – у чехони и *D. chranilowi* – у синца. *D. amphibothrium* на ерше был встречен в марте (две из трех вскрытых рыб, средняя интенсивность – 4,5 экз.), в июне (две из семи вскрытых рыб, средняя интенсивность – 6 экз.) и в сентябре (две из трех вскрытых рыб, средняя интенсивность инвазии – 3,5 экз.). *Ancyrocephalus paradoxus* на судаке встречался во все сезоны года, но интенсивность инвазии была выше в мае (до 5 паразитов на одну рыбу). *Tetraonchus monenteron* на щуке был найден только в конце мая и июне; интенсивность составила до 10 экз. на одну рыбу. *D. falcatus*, *D. wunderi* на леще были обнаружены в мае, *Diplozoon paradoxum* – в марте. *D. sphyrna*, *D. fallax*, *D. nanus*, *D. similis* и *Paradiplozoon homoion homoion* отмечены на плотве с мая до середины июня в единичных экземплярах.

Зависимость жизненного цикла от сезона имеет место и у паразитических ракообразных. Для рачков рода *Ergasilus* озеро Белое является почти идеальным водоемом, и рачком заражено большинство видов исследованных рыб. Изучением сезонного влияния на зараженность рыб рачками *E. sieboldi* занималась Е. И. Змерзлая [71]. Было отмечено, что паразитический образ жизни ведут самки, которые прикрепляются к жабрам рыбы сразу же после копуляции. Начало первой летней генерации дают перезимовавшие самки, образование яйцевых мешков у которых наблюдается при температуре не ниже 14°C. Самая низкая интенсивность заражения – в июне, во время полного отмирания самок предшествующего года. В начале июля – первый пик в заражении рыб; в это время прикрепляются к жабрам самки нового поколения. Появление самок второй генерации отмечается в конце июля – начале августа. Лишь первое летнее поколение продуцирует яйцевые мешки. У второго поколения, несмотря на довольно высокую температуру осенью, яйцевые мешки в текущем сезоне не формируются, а у самок первого поколения этот процесс постепенно затухает и прекращается к сентябрю. В течение зимы происходит постепенное вымирание летнего поколения. Долго оставалось неясным, почему весной самки начинают формировать яйцевые мешки при сравнительно низкой температуре, а осенью при гораздо более высокой температуре этот процесс затухает и быстро сходит на нет. В процессе экспериментальных исследований и наблюдений в природе Б. И. Куперман и Р. Е. Шульман [121] установили, что с января до середины лета формирование яйцевых мешков стимулируется только температурой, а с середины лета и осенью оно в основном зависит от длины светового дня.

В зимний период в озере Белое наблюдается снижение экстенсивности и интенсивности заражения рыб паразитическими рачками р. *Ergasilus*: на налиме – до 5% при интенсивности – 2–3 экз., на леще – до 8% при интенсивно-

сти – 2–5 экз., у щуки интенсивность инвазии снижается до 5–8 экз., у берша – до 6–8 экз.

В весеннее время отмечались паразитирующие перезимовавшие самки *E. sieboldi*. Экстенсивность инвазии чехони, леща, синца, плотвы и уклейки достигала соответственно 46, 33,3, 11,4, 17 и 15,3%. Вероятно, это были самки первой генерации. Небольшая зараженность плотвы, синца и уклейки *E. briani* свидетельствует о близости их к прибрежным зарослям высшей водной растительности, лимитирующей развитие паразитических рачков. Такую причину малой зараженности плотвы отмечали и для озера Селигер [263, 264].

Следует отметить, что зараженность рыб паразитическими рачками зависит не только от сезона, погодных условий и биологии хозяина, но и от вида рыбы, её возраста и размера [71].

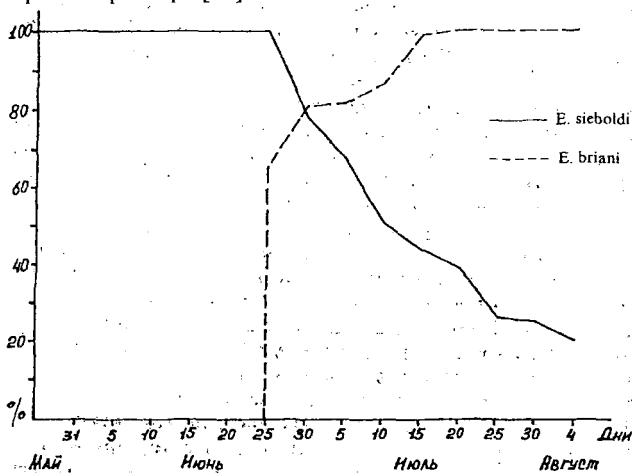


Рис. 3.5. Сезонные изменения в зараженности рыб озера Белое *Ergasilus sieboldi* и *E. briani* (по материалам З. С. Донец)

В результате исследований 1983–1984 гг. было установлено, что максимум размножения *E. sieboldi* и *E. briani* в озере Белое приходится на разное время, что связано, видимо, с различиями в их биологии и борьбой за экологическую нишу, обычную для близкородственных видов. Так, весной и в начале лета рыбы заражены исключительно *E. sieboldi* (рис. 3.5), а с 25 июня появляется на жабрах рыб *E. briani*. В течение последующих 2–3 недель оба вида встречались одновременно и, часто, совместно. При этом численность *E. sieboldi* имела тенденцию к уменьшению, а *E. briani* – к увеличению. С середины июля наблюдается явное преобладание *E. briani*. У карповых *E. sieboldi* ни разу не отмечался уже с 6 июля.

Менее распространен в озере *Achtheres percarum*, найденный у судака и берша, он отмечен с 28 июня по 20 июля. Все три вида рачков различаются

локализацией на жабрах. *A. percarum* прикрепляется к жаберным дугам, и между ними, вероятно, не существует четко выраженного антагонизма, отмеченного для других групп паразитов.

Сезонные изменения наблюдаются и у глохий. Они обнаружены только в весенний период, что связано с биологией двустворчатых моллюсков. Выбрасывание глохий приходится на начало мая (момент заражения), и на рыбе они остаются примерно 1 месяц. В середине июня глохий на рыбах не найдено.

Влияние температуры, но в менее выраженной форме, можно проследить и на изменениях численности эндопаразитов. Стенотермной холодолюбивой цестодой является *Proteocephalus percae*. В летний период паразит покидает хозяина или лишается стробилы, что связано с повышением температуры и возрастанием резистентности организма хозяина [116, 262]. Из наблюдений в природе и в экспериментах [116, 262, 266, 280] известно, что *Triaenophorus nodulosus* покидает кишечник щуки, когда температура воды достигает или превышает 12°C, или происходит дестробиляция паразита. Однако, в нашем материале *T. nodulosus*, имеющий стробилы, встречался с конца мая до конца июля, когда температура в озере достигала 20°C и более.

Налим — холодолюбивая рыба, наиболее активно питающаяся зимой и ранней весной. Летом активность налима сильно снижается и он почти не питается, поэтому в теплое время года он менее заражен эндопаразитами [116, 135]. В холодных глубинных озерах налим может питаться и, следовательно, заражаться кишечными паразитами в течение всего года [116, 214]. Предполагалось, что в мелководном хорошо прогреваемом озере Белое налим летом активно не питается и мало заражен эндопаразитами. Однако проведенные в мае — июле 1983—1984 гг. вскрытия показали иную картину. Все рыбы были с наполненными снетком и ершом желудками. В желудке одного из налимов находилось одновременно 18 рыб (16 снетков и 2 ерша). Налим не только активно питался, но и был сильно заражен цестодами, нематодами и скребнями: в каждой рыбе находилось от 10 до 160 кишечных паразитов. Налимы, вскрытые в феврале 1983 г., оказались не зараженными.

Зараженность планктофагов и бентофагов многими кишечными паразитами с одногодичным циклом развития также носит сезонный характер. Заражение хищников паразитами, которые живут у них до 3—4 лет, может наступать практически в любое время года при поедании инвазированной рыбы [15, 262, 266]. В связи с этим, анализ сезонных изменений кишечной паразитофауны хищных рыб значительно затруднен.

Ниже мы приводим сводные данные (наиболее полные и достоверные) по сезонным изменениям паразитофауны леща (табл. 3.34) в весенне-летний период различных лет, а также сведения о зараженности рыб озера Белое в зимний сезон 1983 г. (табл. 3.35). Необходимость последней, на наш взгляд, определяется тем, что в зимний период никто не проводил на озере паразитологических исследований.

Сезонные изменения в паразитофауне леща

Вид	Годы	Экстенсивность инвазии	Средняя интенсивность	Индекс обилия
<i>Dactylogyrus auriculatus</i>	1965–66	лето, 14,3%	1,1	
	1984	весна, 53,3%	64,2	34,3
<i>D. wunderi</i>	1931	лето, 70%		
	1984	весна–лето, 6,6%	15	1
<i>D. spathaceum</i>	1970–76	лето, 85,7%		
	1984	весна–лето, 46,6%	38	17,8
<i>Diplozoon paradoxum</i>	1931	лето, 60%		
	1970–76	лето, 20%		
<i>Ligula intestinalis</i>	1970–76	лето, 6,7%		
	1992	осень, 7,7%	2	0,2
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	1984	весна–лето, 20%	4,3	0,9
	1992	осень, 30,8%	4	1,2
<i>Tylodelphys clavata</i>	1970–76	лето, 7,2%		
	1983	лето, 6,7%	13	0,9
	1984	весна–лето, 13,3%	4	0,5
	1992	осень – 9 из 13 рыб	10,2	7,07

Таблица 3.35

Зараженность рыб озера Белое в зимний сезон 1983 г.

Вид паразита	Вид рыбы	Экстенсивность инвазии	Средняя интенсивность инвазии (экз.)	Индекс обилия
<i>Dactylogyrus simplicimalleata</i>	Чехонь	37,6	5,8	2,2
<i>Trienophorus nodulosus</i>	Щука	73,3	16,4	12,0
<i>T. crassus</i>	*	13,3	4	0,53
<i>Diphyliobothrium latum</i>	*	46,7	2	0,97
<i>Bunodera luciopercae</i>	Судак	33,8	17,4	6,5
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	*	26,7	19,3	5,1
<i>Camallanus truncatus</i>	*	46,7	20,6	9,7
	*	6,7	2	0,13
<i>Ergasilus sieboldi</i>	Судак	46,7	80,9	37,7
	Щука	26,7	19,3	5,1
	Окунь	26,7	4,3	1,1
	Чехонь	12,5	11	1,4
	Лещ	6,7	13	0,87
<i>Argulus foliaceus</i>	*	6,7	1	0,07

* данные исследований 1986–1988 гг.

Для озера Кубенское изменение сезонных колебаний температуры также является главным фактором, обуславливающим сезонную динамику паразитофауны. Заражение рыб моногенными *Diplozoon paradoxum* наблюдается в течение круглого года, достигая максимальной экстенсивности и интенсивно-

сти заражения весной. Сопряженная эволюция паразитов и их хозяев привела к совпадению их жизненных циклов. Весенний пик численности паразитов совпадает с преднерестовым и нерестовым периодами рыб. В этот период изменяется соотношение белков, уровень гемоглобина и состав липидов в крови, а также содержание и количество белка и жира в печени рыб. Н. А. Изюмова и А. В. Маштаков [91] предполагают, что под влиянием гонадотропных гормонов хозяина начинается процесс созревания паразитов, ускорение развития яиц и выхода личинок. Это, по-видимому, один из главных факторов, обеспечивающих расселение вида. К моменту нереста рыбы экстенсивность заражения достигает максимума. В период нереста и скученности рыб передача паразитов наиболее вероятна.

Зависимость жизненного цикла от сезона четко просматривается у паразитических ракообразных. Согласно общепринятому мнению *Ergasilus sieboldi* – паразит теплолюбивый. По нашим наблюдениям, прямой зависимости численности эргасилид и средней температуры воды не наблюдается. Так в условиях обычного лета 1985–1987, 1991 экстенсивность заражения была больше (10%), чем в жаркие годы 1988, 1989, 1992 (6,1%). На отсутствие такой закономерности указывает также Ю. А. Стрелков [228].

Для карповых более характерен рачок *E. briani*. На леща он встречается практически круглый год, но в жаркие годы зараженность увеличивается. Увеличение численности *E. sieboldi* и *E. briani* происходит в разные периоды года, что, видимо, связано с различиями в их биологии и борьбой за экологическую нишу, характерной для близкородственных видов. Зараженность *E. sieboldi* в годы с жарким летом имела тенденцию к уменьшению, а *E. briani* – к увеличению.

Большинство эктопаразитов, испытывающих прямое воздействие окружающей среды, – это относительно теплолюбивые формы, развитие которых находится в значительной степени под воздействием температуры воды. Температура воды мелководного озера Кубенское очень быстро меняется вслед за изменением температуры воздуха. В результате этого довольно четко проявляются сезонные изменения в зараженности леща эктопаразитами (рис. 3.6).

Влияние факторов внешней среды на паразитов со сложным циклом развития осуществляется как путем непосредственного воздействия на отдельные стадии развития, проходящие во внешней среде, так и опосредованно, через организм промежуточных и окончательных хозяев.

На зараженность леща цестодами в первую очередь оказывает влияние его пищевая активность в различные сезоны. В годы с жарким летом жизненный цикл завершается полностью и, естественно, зараженность в этих условиях повышается. В озере Кубенское высокая зараженность леща цестодами приходится на более теплые 1988, 1989, 1992 годы. Отмечая сезонную динамику в зараженности леща *Caryophyllaeus laticeps* необходимо учитывать и тот факт, что этот паразит способен покидать хозяина весной в силу высокого уровня резистентности хозяина в этот период [285]. Летом резистентность хозяина снижается и зараженность *C. laticeps* бывает выше, чем в остальные сезоны. Осенью зараженность леща многими видами паразитов выше, чем в остальные се-

зоны, что связано с накоплением паразитов в течение предшествующих сезонов, благоприятных для развития паразитов (рис. 3.6).

Взаимодействие различных факторов внешней среды, конкретных погодных условий и физиологического состояния хозяина определяет ту или иную годичную и сезонную динамику в зараженности рыб паразитами.

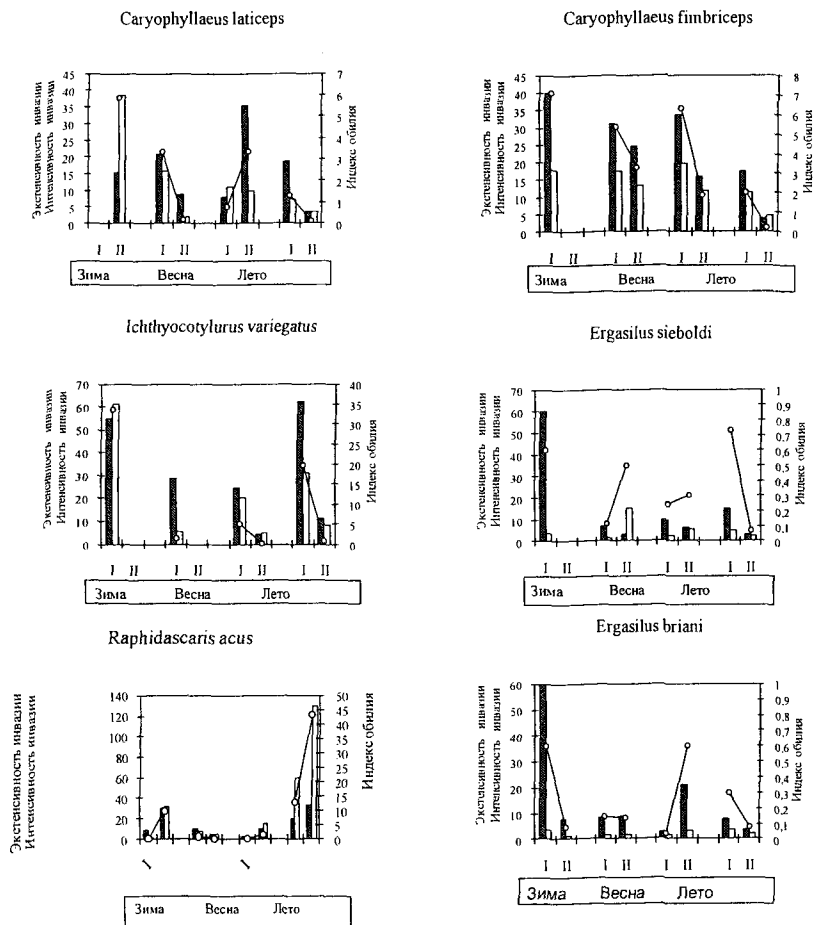


Рис. 3.6. Зараженность леща озера Кубенское в годы с различными условиями:

I – обыкновенное лето, 1985–87, 1990–91 гг.,

II – жаркое лето, 1988–89, 1992 гг.,

■ – экстенсивность инвазии,

□ – интенсивность инвазии,

○ – индекс обилия

Заражаемость нельмы метацеркариями р. *Ichthyocotylurus* происходит максимально в летний период. Отмечается более высокий уровень зараженности осенью по сравнению с летом метацеркариями трематод: *I. platycephalus* осенью встречается в 5 раз чаще (30,2%), чем летом (5,6%), *I. erraticus* – в 2 раза (22,1% и 11,1%). В теплые годы почти в 3 раза *I. platycephalus* отмечен чаще (38,9% в теплые годы, 13,5% в обычные годы), *I. pileatus* – 16,7% и 2,7% соответственно.

Сезонная динамика зараженности нельмушки имеет сходный характер с нельмой (табл. 3.36, рис. 3.8). Метацеркарии у нельмушки также накапливаются к осени, зараженность значительно выше в теплые годы. В теплые годы (1989) в 2,5 раза увеличивается интенсивность заражения цестодой *P. exiguus* и в 5 раз – метацеркариями *I. variegatus*. Особо нужно отметить увеличение зараженности нельмушки в теплые годы (1988, 1999) плероцеркоиды *Triaenophorus crassus* (до 80%), которые, вероятно, приводят нельмушку к гибели, т.к. вслед за необычно теплыми годами отмечено значительное снижение ее численности, восстановление которой происходит через 10–12 лет [125].

Таблица 3.36

**Сезонная динамика зараженности нельмушки озера Кубенское
метацеркариями трематод**

Виды паразитов	Сезоны					
	Лето (264 экз.)			Осень (61 экз.)		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
<i>Diplostomum helveticum</i>	0,8	6(2–10)	0,05	9,8	1,3(1–3)	0,13
<i>Tylodelphys clavata</i>	0,4	2	0,01	6,6	2(1–3)	0,13
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i>	5,3	13,6(1–57)	0,72	23	12,1(1–26)	2,77
<i>I. variegatus</i>	13,3	36,8(1–179)	4,88	50,8	52,3(1–307)	26,55
<i>I. pileatus</i>	17,8	47,4(1–407)	8,44	39,3	21,6(1–112)	8,49

Triaenophorus nodulosus встречается у щуки во все сезоны разных лет, однако уровень зараженности отличается. В обычные по термическому режиму годы (1985) зараженность весной в 2,6 раза выше, чем осенью, в жаркие годы (1989) зараженность щуки *T. nodulosus* в 1,5 раза выше весной по сравнению с осенью. *T. crassus* относится к числу холодолюбивых форм паразитов, его зараженность осенью 1985 г. составляла 47%, а осенью 1989 г. – 17,5%.

Различия в зараженности метацеркариями трематод в жаркие и обычные годы не носили закономерного характера. В 1988–89 гг. отмечено массовое размножение теплолюбивого рачка *Argulus foliaceus* (летом и осенью 7,6%, средняя интенсивность 2, максимальная до 20 экз. на одну рыбу). В 1985–87 гг. у щуки он не обнаружен. Зараженность *E. sieboldi* в 1985–86 гг. составляла 82–80%, в 1988–89 гг. – 58–56%. Зараженность щуки *Triaenophorus crassus* в Кубенском озере значительно снижается в теплые годы: 1985 г. – 43%, индекс обилия 3,8; 1989 г. – 18%, индекс обилия 1,1. От температуры воды зависит пищевая активность рыб и, в связи с этим заражаемость паразитами через промежуточных хозяев. Зараженность леща *Raphidascaris acus* в озере Кубенское в годы с жарким летом (1988, 1989) значительно увеличивается, что связано с интенсивным развитием промежуточных хозяев нематоды (табл. 3.37).

Зараженность нельмы паразитами в озере Кубенское увеличивается к осени (до 90%), зимой происходит снижение зараженности, а ранней весной она составляет 50%. Сиговые в течение всего года заражены рачком *E. sieboldi*, но максимальное заражение отмечается в весенне-летнее время, когда происходит развитие нового поколения паразита. Весной отмечаются глосидии, что связано с их жизненным циклом. При сравнении зараженности нельмы кишечными паразитами *P. exiguus*, *B. luciopercae*, *C. lacustris*, *R. acus* в летний сезон разных лет показало, что в теплые годы (1988–89) экстенсивность и интенсивность инвазии выше, так как теплое лето обуславливает высокую численность промежуточных хозяев (рис. 3.7).

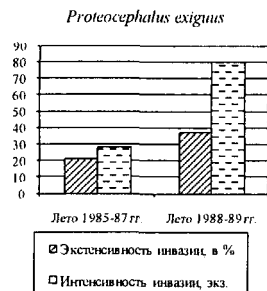


Рис. 3.7. Зараженность нельмы в летний сезон разных лет

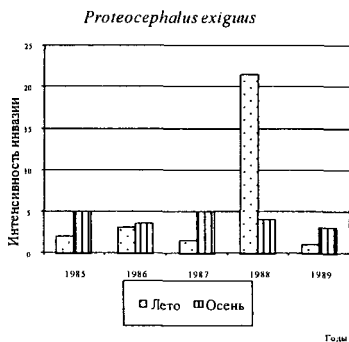
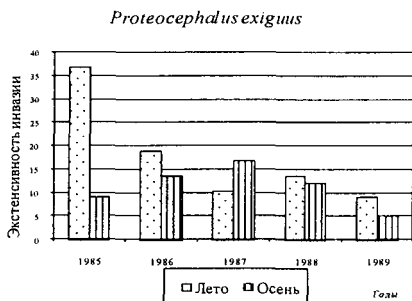
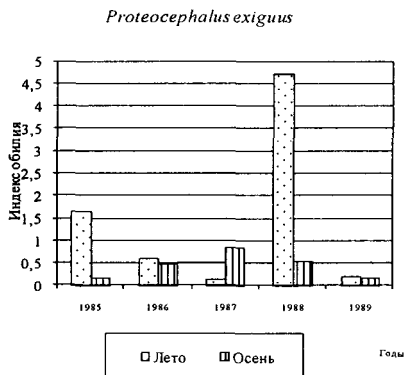


Рис. 3.8. Динамика зараженности нельмушки озера Кубенское по годам

Таблица 3.37

**Зараженность леща в озере Кубенское *Raphidascaris acus*
в различные по погодным условиям годы**

	Экстенсивность инвазии	Средняя интенсивность инвазии	Индекс обилия
Обычное лето	20	60,0	13
Жаркое лето (1988, 1989)	33,3	130,0	43,8

Сезонные различия в зараженности рыб нами отмечены также и на озере Воже. Так, зараженность леща гвоздичниками летом выше, чем осенью, а интенсивность заражения и индекс обилия выше осенью (рис. 3.9). В течение лета лещ интенсивно питается, происходит накопление паразитов, что согласуется с правилом В.А. Догеля [46].

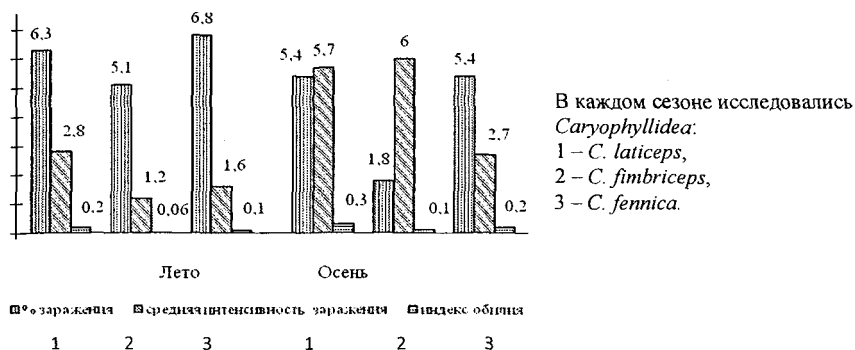


Рис. 3.9. Сезонные изменения в зараженности леща озере Воже кариофиллидными цестодами

Таблица 3.38

**Сезонные изменения в зараженности леща паразитами
в разных участках озера Воже**

Вид паразита	Лето									Осень								
	Север (74 экз.)			Центр (61 экз.)			Юг (38 экз.)			Север (19 экз.)			Центр (14 экз.)			Юг (22 экз.)		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	6,8	6,2	0,4	8,9	1,7	0,2				5,2	1	0,05	13,9	7,5	1,7			
<i>Caryophyllaeus fennica</i>	1,4	2	0,03	8,9	3,5	0,3	5,2	1,5	0,07	10,5	3,5	0,4				4,5	1	0,05
<i>Ligula intestinalis</i> (pl.)	4,1	4	0,2	4,2	1,7	0,07	2,7	1	0,03				13,9	2	0,1	18,1	4,5	0,8
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	47,3	10,1	4,7	56,7	10,5	5,9	81,5	20,3	16,6	78,9	14,6	11,6	92,8	22,1	20,5	77,2	45,8	3,5
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)				21,0	12,1	2,5							42,8	13,6	5,8			
<i>Raphidascaris acus</i>	1,4	2	0,03							26,3	15,6	4,1						
<i>Lernaea elegans</i>	2,7	2	0,05	4,2	1,7	0,07	5,2	1,5	0,07	5,2	1	0,05	7,1	2	0,1	4,5	1	0,05

К осени происходит накопление паразитов в организме рыбы, что характерно для всех водоемов области, уровень зараженности отдельными видами гельминтов увеличивается в несколько раз (табл. 3.38).

Изменения зараженности биогельминтами Р. П. Малахова [135] связывает с температурным режимом лета предыдущего года; более высокая температура способствует увеличению численности промежуточных хозяев. В жаркий 1989 г. и предшествующий ему 1988, тоже теплый год, зараженность плотвы *M. xanthosomus* достигала 99,5%, *T. clavata* – 21%. Увеличивается интенсивность заражения; осенью 1989 г. в одной плотве было обнаружено 1236 экз. метацеркарий *M. xanthosomus*, 138 экз. *D. spathaceum*, 42 экз. *T. clavata* и др. Таким образом, высокий процент заражения рыб метацеркариями в теплые 1988–1989 гг. объясняется значительным развитием планктона и бентоса на протяжении ряда благоприятных лет, а также тем, что паразиты успевают закончить свой цикл развития, что отражается на результатах следующего года. Виды, встречающиеся в больших количествах, образуют ядро паразитофауны, качественный и количественный состав которого, в основном, сохраняется из года в год постоянным и лишь при значительных изменениях условий водоема может изменяться их численность. Это как раз имеет отношение к метацеркариям трематод, способных накапливаться в организме рыб на протяжении нескольких лет, что характерно и для короткоцикловых рыб, таких как ерш. Зараженность ерша *I. variegatus* в 1989–92 гг. составляла 82,6–95,5%, максимальная интенсивность зараженности достигала 1200–6967 экз., средняя – 233–475, индекс обилия – 192,3–453,3.

Взаимодействие различных факторов внешней среды, конкретных погодных условий и физиологического состояния организма хозяина, определяют ту или иную годовичную и сезонную динамику в зараженности рыб паразитами.

Для выявления сезонных и годовичных изменений в зараженности судака мы рассмотрели уровень зараженности специфичными паразитами: *Ancyrocephalus paradoxus* и *Achtheres percarum* (табл. 3.39, рис. 3.10).

Таблица 3.39

**Зараженность судака паразитами в разные годы и сезоны
в озере Кубенское (3+ – 8+)**

Виды паразитов	Сезон	Обычные годы			Жаркие годы		
		Экстен-сивность инвазии	Ср. интен-сивность заражения	Ин-декс обилия	Экстен-сивность инвазии	Ср. интен-сивность заражения	Индекс обилия
<i>Ancyrocephalus paradoxus</i>	Зима	11,7	2,5	0,29	53,3	11,5	6,13
	Весна	20,0	2,7	0,53	34,8	2,8	1,0
	Лето	23,8	3,1	0,7	20,8	6,0	1,2
	Осень	50,0	5,5	2,7	33,3	61,0	2,03
<i>Achtheres percarum</i>	Зима	41,1	13,7	5,6	66,6	4,1	2,9
	Весна	46,6	4,9	2,27	39,1	6,8	2,7
	Лето	52,3	8,6	4,5	58,3	6,7	3,9
	Осень	91,6	5,4	49,5	66,6	6,1	4,1

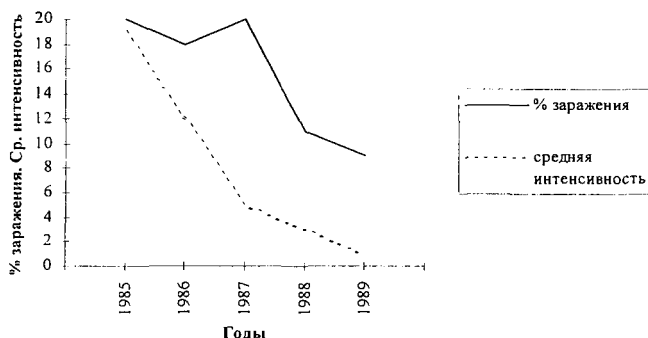


Рис. 3.10. Различия в зараженности судака в озере Кубенское *Ancyrocephalus paradoxus* в разные годы (лето)

В условиях необычно жаркого лета в некоторых случаях происходит резкое снижение уровня зараженности холодолюбивых форм паразитов и интенсивное размножение теплолюбивых.

Летом и осенью необычно теплых лет (1988–1989 гг.) отмечается уменьшение инвазии *Ancyrocephalus paradoxus*; зимой и весной зараженность этой моногенной более высокая. Рачок *Achtheres percarum* более распространен осенью в обычные годы; осенью и зимой в жаркие годы (табл. 3.39). Ихтиокотилуриды среди метациркий доминируют у всех окуневых рыб. Зараженность и интенсивность заражения достигают высокого уровня. У судака зараженность в различные по термическим условиям годы различается и достигает максимума (90,7%) в 1992 г.; максимальная интенсивность инвазии (9111 экз.) отмечена у судака в 1988 г.

У окуня в оз. Кубенское в 1989 и 1992 гг. отмечается наибольшее разнообразие диплостомид (5 видов). Ихтиокотилуриды имеют также высокие показатели зараженности как и у других окуневых.

Таблица 3.40

Сезонные различия в зараженности окуня паразитами в разных участках озера Воже

Район исследования Сезон Паразиты	Север						Центр						Юг					
	Лето			Осень			Лето			Осень			Лето			Осень		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	30,0	3,4	1,3	35,7	2,2	0,8	9,7	34,7	3,4	20,0	15,0	3,0	2,5	10,3	2,6	10,0	5,0	0,5
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i>	65,7	38,0	38,2	92,8	99,1	92,0	80,6	51,8	41,7	100	120	120	62,5	40,8	25,5	90,0	101,5	91,4
<i>Camallanus lacustris</i>	8,6	6,7	0,06	28,6	18,3	3,2	16,1	13,0	2,1	20,0	4,0	0,8	6,3	3,0	0,2	30,0	9,5	2,9
<i>Ergasilus briani</i>	1,4	3,0	0,04										6,3	1,0	0,06			
<i>E. siboldi</i>				7,1	5,0	0,4										5,0	2,0	0,1

В зараженности окуня в озере Воже некоторыми видами паразитов также отмечаются сезонные различия (табл. 3.40). Среди распространенных эктопаразитов рачки рода *Ergasilus*: *E. briani* встречаются летом, *E. sieboldi* – осенью. При таком распределении рачков по сезонам не создается перенаселение жаберного паразитоценоза.

3.3.3. Многолетняя динамика

Естественно ожидать, что за длительный промежуток времени, составляющий несколько десятилетий, паразитофауна рыб претерпевает вполне определенные изменения, причем более серьезные, чем в отдельные следующие друг за другом годы. Изучение этих изменений очень важно в плане прогнозирования паразитологической ситуации озер, особенно в условиях, связанных с антропогенным воздействием [148].

Мы располагаем материалом, позволяющим сравнить зараженность рыб озера Белое паразитами в разные годы (табл. 3.41).

Таблица 3.41

Паразитофауна рыб озера Белое в разные годы исследования

Вид паразита	Годы исследования	Экстенсивность инвазии	Средняя интенсивность инвазии (экз.)	Индекс обилия
Ряпушка				
<i>Phylodistomum conostomum</i>	1950	79,2	3	
	1992	23,5	5	1,12
<i>Camallanus lacustris</i>	1950	39,6	1,5	
	1992	5,9	4	0,24
<i>Ergasilus sieboldi</i>	1950	100	24,9	
	1992	78,4	40	31,35
Снеток				
<i>Eubothrium crassum</i>	1963	28,1	2,1	0,6
	1986 – 88	9,9	4,8	0,48
	1992	28	4	0,48
<i>Proteocephalus longicollis</i>	1986 – 88	20,8	2,8	0,57
	1992	40,9	5	1,9
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	1986 – 88	2,3	1,33	0,04
	1992	0,8	3	
<i>Camallanus lacustris</i>	1950	20		
	1992	42	2	0,1
<i>C. truncatus</i>	1983 – 84	3,1	1	0,03
	1986 – 88	18,8	3,9	0,84
	1992	1,7	2	0,03
<i>Diplostomum spathaceum</i>	1983 – 84	14,3	3	0,21
	1986 – 88	12,5	4	0,5
Щука				
<i>Trianaephorus nodulosus</i>	1965 – 68	50	3,4	1,2
	1983 – 84	71,4	10	0,71
	1986 – 88	75	30,2	26,83

Продолжение табл. 3.41

T. crassus	1965 – 68	27	4,1	1,1
	1970 – 76	24	6,7	1,6
	1983 – 84	28,6	3	0,29
	1986 – 88	20,1	3,4	0,71
Diphyllobothrium latum	1965 – 68	44,4	5,3	2,3
	1970 – 76	48	2,5	1
Azygia lucii	1965 – 68	11,5	1,3	0,55
	1970 – 76	20	1,6	0,56
	1983 – 84	7,1	3	0,21
	1986 – 88	25	2	0,5
Diplostomum spathaceum	1983 – 84	14,3	3	0,21
	1986 – 88	12,5	4	0,5
Tyloodelphys clavata	1983 – 84	14,3	5–12	0,86
	1986 – 88	8,3	6	0,5
Cammalanus truncatus	1970 – 76	12	3,7	0,44
	1983 – 84	21,4	2,7	2,79
	1986 – 88	37,5	11,7	6,66
Raphidascaris acus	1970 – 76	20	2,8	0,56
	1983 – 84	7,1	1	0,07
	1986 – 88	29,2	13,3	3,88
Ergasilus briani	1983 – 84	71	5–130	9,3
	1986 – 88	29	2	0,7
E. sieboldi	1983 – 84	79	4–116	8,3
	1986 – 88	96	33	3,2
Синец				
Dactylogyrus chraniłowi	1964–68	33,3	7,4	
	1983 – 84	77,3	145,3	112,3
	1986 – 88	36,5	68	24
Proteocephalus torulosus	1983 – 84	9,1	5	0,5
	1986 – 88	35,4	27,6	9,79
Caryophyllaeus laticeps	1983 – 84	4,5	7	0,3
	1986 – 88	2,8	1	0,02
Phyllodistomum folium	1983 – 84	30	6,2	1,8
	1986 – 88	10,4	17,2	1,63
Diplostomum spathaceum	1983 – 84	27,3	13,6	3,7
	1986 – 88	14,6	7,2	1,04
	1992	7	10	0,77
Ichthyocotylurus pileatus	1983 – 84	2,3	1	0,27
	1986 – 88	2,1	2	0,04
Ergasilus briani	1983 – 84	11,4	3	0,3
	1986 – 88	2,1	1	0,02
Лем				
Dactylogyrus auriculatus	1965 – 68	14,3	5	
	1983 – 84	53,3	64,2	34,3
	1986 – 88	16,3	25	
D. falcatus	1983 – 84	13	23	3
	1986 – 88	4	9,5	0,4

D. wunderi	1983 – 84	20	15	3
	1986 – 88	2	2	0,04
Diplozoon paradoxum	1931	60		
	1970 – 76	20		
	1983 – 84	14,3	3,5	0,5
	1986 – 88	8	1	0,88
Caryophyllaeus laticeps	1983 – 84	20	4,3	0,85
	1986 – 88	37	5,9	2,7
Phyllodistomum folium	1970 – 76	19		
	1986 – 88	19,6	25	4,89
	1992	7	3	0,33
Diplostomum spathaceum	1970 – 76	85,7		
	1983 – 84	46,6	38	17,8
	1986 – 88	23,5	8,2	1,78
Ichthyocotylurus variegatus	1983 – 84	26,6	2,2	0,6
	1986 – 88	6,5	3	0,19
	1992	15	0,5	0,23
Unionidae gen. sp.	1983 – 84	20	3,3	0,7
	1986 – 88	2	1	0,02
Ergasilus briani	1983 – 84	33	7	2,3
	1986 – 88	35	6	1,5
E. sieboldi	1983 – 84	13	4	0,5
	1986 – 88	30	11	3,3
Чехонь				
Dactylogyrus simplicimalleata	1931	37,6	5,8	2,2
	1970 – 76	68	13,3	9
	1983 – 84	62	155,6	90,5
	1986 – 88	58	60,4	
Camallanus truncatus	1970 – 76	16	3	0,48
	1983 – 84	14	3,4	0,5
	1986 – 88	46,8	8,6	4,4
	1992	23	14	0,52
Ichthyocotylurus variegatus	1983 – 84	4	2	0,08
	1986 – 88	10,6	2,4	0,26
	1992	7	2	0,15
Unionidae gen. sp.	1983 – 84	18	3,5	0,66
	1986 – 88	5,7	5	0,3
Ergasilus briani	1983 – 84	46	8,8	4
	1986 – 88	29	2	0,6
E. sieboldi	1983 – 84	16	5,3	0,9
	1986 – 88	23	3,8	0,88
Плотва				
Dactylogyrus crucifer	1983 – 84	56,6	48,1	27,2
	1986 – 88	51	13	1
D. fallax	1931	3,3	1	0,03
	1983 – 84	3,8	2	0,07
	1986 – 88	12	5,4	0,7

Продолжение табл. 3.41

Paradiplozoon homoion homoion	1983 – 84	7,5	1	0,07
	1986 – 88	7	1	0,07
Diplozoon spathaceum	1931	20		
	1970 – 76	6,7		
Phyllodistomum folium	1983 – 84	1,9	1	0,01
	1986 – 88	5,2	5,7	0,29
Sphaerostoma brame	1983 – 84	1,9	2	0,03
	1986 – 88	13,8	17,9	3,16
Diplostomum spathaceum	1970 – 76	100	21,4	21,4
	1983 – 84	68	18	12,2
	1986 – 88	24,1	24,1	8,07
	1992	9	3	0,27
Tylodelphys clavata	1983 – 84	43,4	24,8	10,8
	1986 – 88	13,8	29,4	4,05
Unionidae gen. sp.	1983 – 84	11,3	3,5	0,4
	1986 – 88	16		
Ergasilus briani	1983 – 84	17	6	1
	1986 – 88	12,2	1,4	0,2
E. sieboldi	1983 – 84	2	8	0,16
	1986 – 88	10,5	12	1,6
Налим				
Acanthocephalus anguillae	1965 – 68	18,6	2	0,29
	1970 – 76	75		
Unionidae gen. sp.	1970 – 76	37,5		
	1983 – 84	2	25,5	4
Ерш				
Dactylogyrus amphyobothrium	1983 – 84	5,5	6–36	1
	1986 – 88	23	7	1,5
Bunodera lucioopercae	1965 – 68	14,9	2,7	0,4
	1983 – 84	3,6	2–7	0,13
	1986 – 88	18,4	3,14	1,05
	1992	7,6	6,2	0,47
Phyllodistomum folium	1965 – 68	28	23	
	1992	1,5	13	
P. angulatum	1965 – 68	4,3	8	0,3
	1983 – 84	3,6	2–5	0,09
	1986 – 88	18,4	8,1	1,5
	1992	7,6	18,2	1,39
Diplostomum spathaceum	1983 – 84	9,1	3–5	1,09
	1986 – 88	13,2	4,6	0,61
E. sieboldi	1983 – 84	82	1–79	1,4
	1986 – 88	27	9	6,5
Судак				
Ancyrocephalus paradoxum	1950	59,4	2	
	1970 – 76	28,6	5,1	1,4
	1983 – 84	13	6	0,35
	1986 – 88	15	6,2	1
	1992	25	9	2,31

Продолжение табл. 3.41

Bunodera lucioopercae	1950	66,6	20	
	1965 – 68	31,8	19,7	
	1970 – 76	38,8	17,4	
	1983 – 84	8,6	1 8	0,38
	1986 – 88	60	27,5	16,17
Phyllodistomum angulatum	1950	85,8	160	
	1964 – 68	79,5	8	
	1970 – 76	42,9		
	1983 – 84	46,8	3–117	5,1
	1986 – 88	60	38,1	20,75
Diplostomum spathaceum	1970 – 76	4,1	1	0,04
	1992	4,3	2	0,09
Ichthyocotylurus variegatus	1970 – 76	10,2		
	1983	26,7	19,3	5,1
	1984	4,3	4	0,17
	1986 – 88	7,5	2,7	0,2
I. pileatus	1983 – 84	4,3	11	0,48
	1986 – 88	5	7	0,35
Camallanus lacustris	1950	93,4	2–120	
	1970 – 76	10,2		
	1983 – 84	8,6	3–5	0,22
	1986 – 88	25	14	3,5
	1992	6,3	5	0,31
C. truncatus	1970 – 76	46,7	20,6	9,7
	1983 – 84	95,2	2–124	5,4
	1986 – 88	92,5	30,4	26,57
	1992	37,4	81,5	30,56
Acanthocephalus lucii	1950	6,6	8	
	1965 – 68	5,3	25	
	1970 – 76	4,1	8,5	0,34
Ergasilus briani	1983 – 84	8,6	2–4	0,17
	1986 – 88	2,4	1	0,03
E. sieboldi	1983 – 84	26	2–53	2
	1986 – 88	17,5	4,4	0,7
Achtheres percarus	1950	26,4	13	
	1965 – 68	26,5	6,4	
	1970 – 76	32,7	4,8	1,5
	1983 – 84	30,4	4–14	0,6
	1986 – 88	20	3,5	0,7
	1992	18,8	3	0,63
Берш				
Bunodera lucioopercae	1965 – 68	6,6	2	0,1
	1983 – 84	3	1	0,03
	1986 – 88	62,1	218	14,79
	1992	15	4,3	0,65
Phyllodistomum angulatum	1983 – 84	33,3	1,25	0,76
	1986 – 88	15,1	18,5	2,62

Diplostomum spathaceum	1983 – 84	3	3	0,09
	1986 – 88	5,7	3	0,17
Ichthyocotylurus variegatus	1983 – 84	9,1	1–3	0,09
	1986 – 88	30,2	13,6	3,94
I. pileatus	1983 – 84	15,1	1–26	0,79
	1986 – 88	3,4	9,4	0,88
Camallanus lacustris	1983 – 84	3	2	0,06
	1986 – 88	41,5	12,5	5,04
C. truncatus	1983 – 84	87,9	2–79	2,39
	1986 – 88	83	53,9	44,72
Ergasilus briani	1983 – 84	64	2–208	5
	1986 – 88	19	1,7	0,33
E. sieboldi	1983 – 84	64	2,7	2,3
	1986 – 88	80	17	13
Achtheres percarus	1983 – 84	3	1	0,03
	1986 – 88	14	3,8	0,5
Окунь				
Bunodera luciooercae	1965 – 68	56	24,8	
	1970 – 76	25,6	9,5	
	1983 – 84	4	6	
	1986 – 88	48	12,2	6,02
Diplostomum spathaceum	1970–76	40,9	5,9	2,4
	1983 – 84	10	2–6	0,12
	1986 – 88	13,3	9,5	1,36
Tylodelphys clavata	1983 – 84	40	2–204	4,08
	1986 – 88	33,3	32,3	11,07
Ichthyocotylurus variegatus	1970–76	45,5	15,8	7,1
	1983 – 84	26	1–107	2,14
	1986 – 88	42,2	10,1	4,44
	1992	50	8	4
I. pileatus	1983 – 84	34	1–10	0,2
	1986 – 88	20	7,2	1,64
Camallanus lacustris	1965 – 68	48	10	0,38
	1970 – 76	15,4	2	0,33
	1983 – 84	48	1–19	0,38
	1986 – 88	31,1	5,4	1,9
C. truncatus	1970 – 76	10,3	5,2	0,53
	1983 – 84	42	1–26	0,52
	1986 – 88	64,4	12,9	8,6
Acanthocephalus lucii	1965 – 68	24	3	
	1970 – 76	25	9,2	2,1
	1983 – 84	36	12	0,46
	1986 – 88	11,1	4	0,44
E. sieboldi	1983 – 84	4	2–4	0,08
	1986 – 88	41,3	6	2,5
Triaenophorus nodulosus	1970–76	5,1		
	1983 – 84	14	1–5	0,1
Proteocephalus percae	1965 – 68	16	1,3	
	1970 – 76	10,3		
	1983 – 84	4	3,5	0,52
	1986 – 88	4,4	5,5	0,24

Из таблицы следует, что основной состав паразитофауны отдельных видов рыб сохраняется на протяжении длительного времени, что характерно для крупных водоемов [209]. Изменение зараженности, интенсивности инвазии и индекса обилия порой трудно объяснить, так как в озере на протяжении десятилетий постоянно происходили естественные и антропогенные изменения, которые трудно уловить.

В связи с реконструкцией Волго-Балтийского водного пути возросла интенсивность судоходства, что усилило воздействие антропогенного фактора. С изменением гидрологического режима в озере Белое изменилась фауна беспозвоночных, что не могло не отразиться на паразитологической ситуации. Уменьшилась зараженность рыб паразитами со сложным и прямым циклами развития.

Экстенсивность инвазии ряпушки *Ph. conostomum*, *C. lacustris*, *E. sieboldi* значительно снизилась за 1950–92 гг., что, вероятно, связано с увеличением загрязнения пелагиали озера, а также снижением плотности популяции ряпушки [211].

Специфические паразиты снетка *E. crassum* и *Ph. conostomum* сохраняют высокий уровень зараженности на протяжении 42 лет. Для остальных групп паразитов отмечается тенденция к снижению экстенсивности заражения. На протяжении 20 лет происходит увеличение зараженности щуки *Trienophorus nodulosus* в 1,5 раза, что вероятно, связано с периодом становления гидробиоценоза после заполнения Шекснинского водохранилища и увеличения площади мелководий, где происходит развитие промежуточных хозяев. Зараженность щуки *T. crassus* за это же время не имеет существенных изменений. Зараженность рыб плероцеркодами *Diphyllobothrium latum* остается более-менее стабильной, что подтверждает существование устойчивого очага дифиллоботриоза в озере Белое. Динамика зараженности щуки нематодами *Camallanus truncatus* и *Raphydascaris acus*, по-видимому, изменяется в связи с характером питания щуки. Отмечаются колебания в зараженности синца *Dactylogyrus chranilovi*. Зараженность леща паразитами (за исключением *D. auriculatus*) за последние 20–40 лет имеет тенденцию к снижению. Причины этого, вероятно, носят многофакторный характер.

Специфичный паразит чехони *D. simplicimalleata* значительно чаще встречается за последние 40 лет, что, вероятно, связано со стабильностью популяции чехони. Резких колебаний в зараженности чехони паразитами, передающимися через планктон, не отмечается. Не прослеживается каких-либо закономерностей в многолетних изменениях фауны моногеней плотвы *Dactylogyrus fallax* и *Diplozoon paradoxum*.

В течение 20 лет наблюдается увеличение зараженности налима скребнями. Возможно, причины таких изменений связаны с питанием налима.

Зараженность ерша трематодами *Bunodera luciopercae* значительно колеблется в разные годы, инвазированность *D. spathaceum* увеличивается, что связано с распространением чаек на побережье озера.

Зараженность судака специфичной моногеней *Ancyrocephalus paradoxus* снизилась за 42 года более чем в 2 раза. Возможные причины: активизация судоходства после реконструкции Волго-Балтийского пути, что привело к увеличению загрязнений нефтепродуктами, и взмучивание воды в пелагической части озера, где обитает судак. Зараженность судака широко распространенными *B. luciopercae* и *Ph. angulatum* снизилась за это же время в 2–2,5 раза, хотя и поддерживается на высоком уровне. Отмечается резкое снижение зараженности судака *Camallanus lacustris*: от 93,4% в 1950 г. до 6,3% в 1992 г. *C. truncatus* имеет в озере Белое равномерное распределение в течение длительного времени. Скребень *Acathecephalus lucii* отмечен у судака на протяжении четверти века; наблюдается устойчивая тенденция к снижению зараженности. Специфичный рачок *Achtheres percarum* зарегистрирован у судака в течение 42 лет (1950–92 гг.); уровень зараженности остается более-менее постоянным (за исключением зоны фарватера).

Отмечается увеличение уровня зараженности берша *B. luciopercae*, средней интенсивности инвазии и индекса обилия за последние 25 лет.

Зараженность окуня специфичной цестодой *Proteocephalus pegae* уменьшилась в 4 раза в течение 1965–84 гг., при этом средняя интенсивность инвазии увеличилась в 3 раза, индекс обилия остается высоким (0,52). Экстенсивность инвазии *B. luciopercae* имеет существенные колебания с периодичностью около 10 лет, которые трудно объяснить. Зараженность окуня *Ichthyocotylurus variegatus* держится на высоком уровне. После создания Шекснинского водохранилища образовались биотопы, благоприятные для гнездования чаек – дефинитивных хозяев ихтиокотилурид. Экстенсивность и интенсивность заражения окуня *C. lacustris* снизилась в 3–5 раз в течение 1965–76 гг. Индекс обилия остается на высоком уровне. Зараженность скребнями стабильна в течение четверти часа.

За период изучения паразитофауны рыб озера Белое наблюдается увеличение видового разнообразия некоторых групп паразитов и паразитофауны отдельных видов рыб.

Интересен факт изменения видового разнообразия моногеней на протяжении 35 лет, в течение которых произошли существенные изменения в экосистеме озера Белое, связанные с образованием Шекснинского водохранилища. В июле 1931 г. Б. Е. Быховский [278] при исследовании 9 видов рыб (88 экз.) обнаружил 9 видов моногеней. Исследования 10 видов рыб (211 экз.), проведенные в 1964–68 гг., дополнили список моногеней озера Белое на 15 видов [56]. В последующие годы исследований (1983–97) список моногеней озера Белое пополнился до 32 видов [183, 281].

Имеются многолетние изменения в паразитофауне ряпушки и снетка. У ряпушки, вскрытой в 1950 г., было обнаружено 4 вида гельминтов [166], а в 1992 г. список паразитов ряпушки составил 14 видов [178].

Паразитофауна снетка также изменилась в течение длительного времени: в 1972 г. было выявлено 6 видов [89], а в 1992 г. – 17 видов [179].

Сравнивая состав паразитофауны различных видов рыб в озере Кубенское, изученных в 1934 – 1935 гг. А.Л. Дулькиным [60], в 1951 – 1953 гг. Е.С. Кудрявцевой [109], с нашими исследованиями, проведенными в 1985 – 2001 гг., на первый взгляд, происходит увеличение числа видов паразитов у всех рыб [194]. На самом деле следует иметь в виду разный уровень изученности паразитов рыб. В большинстве случаев прежде исследования составляли 15 – 25 экз. стандартных проб, взятых в одном участке почти в одно и то же время.

Мы исследовали 5224 экз. рыб озера Кубенское во все сезоны; рыбу отбирали из 33 мест притонения неводов, в связи с этим получили более полную информацию о зараженности отдельных видов рыб паразитами.

Анализируя состав паразитофауны рыб, мы отмечаем, что увеличение зараженности рыб связано с распространением личиночных форм гельминтов (22 вида) по всей акватории озера. Все остальные виды паразитов, особенно, специфичные для каждого вида рыб, имеют колебания уровня зараженности и интенсивности заражения в связи с сезонными явлениями и погодными различиями разных лет.

Сравнительный анализ зараженности рыб *D. latum* (1934 – 1997) представлен в таблице 3.42.

Таблица 3.42

Динамика зараженности рыб озера Кубенское *D. latum*

Рыба	Годы исследования	Кол-во исследованных рыб	Кол-во зараженных рыб	ЭИ	ИИ	ИО	Автор
Щука	1934–35	25	9	28	3,8(1–9)	1,08	Дулькин, 1941
	1951–54	15	6	40	2,3(1–4)	0,9	Кудрявцева, 1955
	1980–81	30	4	13,3	1,3(1–2)	0,16	Артамошин и др., 1985
	1985–97	401	10	2,5	1,0(1–4)	0,05	Наши данные
Налим	1986–90	21	1	5	1	0,05	Наши данные
Окунь	1934–35	25	1	4	3	0,12	Дулькин, 1941
	1951–54	15	5	33	1,4(1–6)	0,7	Кудрявцева, 1955
	1964	15	1	6,6	1	0,06	Соскина, Кудрявцева, 1968
	1981–83	32	2	6,3	1	0,06	Артамошин и др., 1985
	1985–93	365	7	1,6	1,9(1–3)	0,03	Наши данные
Ерш	1963	199	2	1,0	1	0,005	Кудрявцева, 1964
	1985–93	322	4	1,24	2,0(1–3)	0,03	Наши данные

Высокий уровень зараженности рыб плероцеркоидами *D. latum* в 1934–1954 гг., по-видимому, можно объяснить тем, что материал был взят однократно в местах, где расположены крупные населенные пункты (Нефедово,

Березники). В 1981–1983 гг. специалисты института медицинской паразитологии и тропической медицины им. С. Е. Марциновского обнаружили более низкий уровень зараженности рыб плероцеркоидами широкого лентеца [8, 9].

Наши материалы отражают ихтиопаразитологическую ситуацию по всей акватории озера Кубенское, поэтому показатели зараженности оказываются значительно ниже. Учитывая то, что рыбы заражаются *D. latum* в тех участках озера, куда стекают сточные воды крупных населенных пунктов, необходимо мониторинговые исследования проводить регулярно на участках озера №3, 4 (рис. 3.12).

Мы располагаем материалами по многолетней динамике паразитофауны ряпушки озера Воже (табл. 3.43).

Таблица 3.43

**Изменения в паразитофауне ряпушки оз. Воже
за длительный промежуток времени**

Вид паразита	Е.С. Кудрявцева, июнь, 1968 (18 экз.)			Н.М. Радченко, июль, сентябрь, 1990 (52 экз.)		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
<i>Cariophyllaeides fennica</i>				1,9	1,0	0,019
<i>Trianaeophorus crassus</i> (pl.)*	33,0	1,7	0,6	22,6	1,9	0,4
<i>Proteocephalus exiguus</i> *	5,5	4,0	0,2	3,8	1,0	0,03
<i>Phyllodistomum conostomum</i> *	5,5	2,0	0,1	1,9	1,0	0,04
<i>Diplostomum helveticum</i> (met.)				1,9	1,0	0,04
<i>D. gavium</i> (met.)				3,2	1,0	0,06
<i>Tylodelphys podicipina</i> (met.)				ед.		
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)				7,6	3,3	0,25
<i>I. variegatus</i> (met.)				19,2–67,7	17,4	2,8–11,8
<i>I. erraticus</i> (met.)*	66,6	29,6	11,1	23,0	133	30,7
<i>Cystidicola farionis</i> *	16,5	3,3	0,3			
<i>Camallanus lacustris</i>				1,9	1	0,02
<i>Rhaphidascaris acus</i>	5,5	1,0	0,05	1,9	3	0,05
<i>Desmiodocerca</i> sp. (1.)				1,9	10	0,19
<i>Ergasilus sieboldi</i>	5,5	3	0,2			
<i>Argulus coregoni</i>	11,0	1,0	0,1			
Всего видов:	8			13		

Е. С. Кудрявцева в июне 1968 г. отмечала более высокий уровень зараженности ряпушки некоторыми видами паразитов. Более чем за 30 лет произошло снижение инвазированности ряпушки специфичными видами паразитов (обозначены*), а *Cystidicola farionis* – представитель арктического пресноводного комплекса нами не найден. Вероятно, это связано с усилением темпов эвтрофирования озера, что неблагоприятно для сивых [77], а, следовательно, и для их паразитов. В составе паразитофауны ряпушки появились личиночные формы, большей частью метацеркарии трематод, ранее не отмеченные, что связано с распространением чайковых птиц в акватории озера.

3.3.4. Пространственное распределение паразитов рыб

Озеро Белое имеет округлую форму, глубина достигает 4–5 м. Поверхность озерного дна представляет собой практически плоскую равнину с отдельными повышениями и понижениями не более 20–30 см. Явление прямой стратификации в озере, в отличие от глубоководных озер, отмечается крайне редко, так как вследствие ветрового перемешивания водной толщи выравнивается ее температура. Таким образом, гидрологический режим озера имеет более или менее однородный характер, и это сказывается на особенностях пространственного распределения паразитов рыб.

Отсутствие изрезанности береговой линии, расчленения озера на плесы как бы автоматически исключает существование устойчивых локальных стад рыб в озере Белое, что подтверждается данными ихтиологических наблюдений. Мы располагаем материалом, позволяющим выяснить, существуют ли различия в зараженности рыб в разных участках озера.

Для сравнения использовались материалы, собранные в 1983, 1986–88, 1992 гг. Рыба для паразитологического анализа бралась из разных мест (рис. 3.11). Эти пункты были объединены нами в районы. Основным критерием для объединения было сходство паразитофауны рыб. Учитывались также географическое положение и гидробиологические характеристики выделенных нами 6 районов: Ковжа, Мегра – Кустовка, Мондома – Маэкса, Шексна – Липин Бор, Киснема – Семенчево, центральная часть водоема. По грунтам, минерализациям и кислородному режиму озеро Белое относительно однородно.

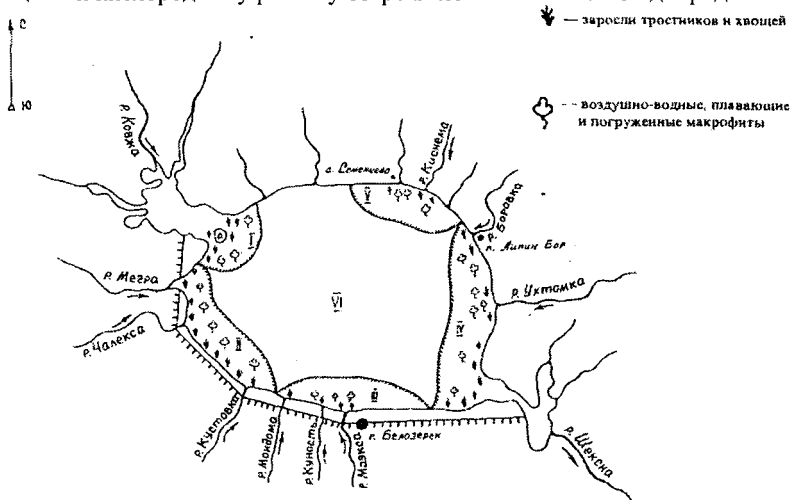


Рис. 3.11. Участки ихтиопаразитологических исследований озера Белое

Район Ковжи представляет собой устья рек: р. Кемы с притоками Кьянда, Кундуг и Ковжа. После включения озера Белое в систему Шексинского водохранилища устья рек слились в единый Ковжинский разлив. В этом месте

в озеро Белое попадает 80% от объема поступающих поверхностных вод. Соответственно здесь наибольшее количество аллохтомного органического вещества. Заросли макрофитов являются показателем эвтрофирования на этом участке.

Почти вся высшая водная растительность сосредоточена в двух районах озера: от Ковжинского разлива до р. Чалексы и от истока р. Шексны к северу до р. Ухтомы. В районах р. Кисемы и истока р. Шексны – затопленный лес.

Самый заселенный и, следовательно, эвтрофируемый участок – это Мондома – Мазкса. Загрязнения промышленных, коммунальных, сельскохозяйственных предприятий, диффузный сток с сельскохозяйственных угодий наиболее массивный в районах реки Шексны, поселка Липин Бор и г. Белозерск. Основной тип загрязнения – неочищенные сточные воды.

Четких различий в пространственном распределении паразитов в озере у большинства видов рыб проследить не удастся. Паразитофауна плотвы, леща, синца, чехони, уклеи, щуки, окуня, ерша, судака, берша, налима, взятых из разных участков озера, имеет более-менее однородный характер по видовому составу, показателям экстенсивности, интенсивности заражения и индексу обилия. Обнаруженные отличия в паразитофауне указанных рыб не позволяют с уверенностью говорить о наличии в озере их локальных стад.

Можно отметить пространственные различия в распределении лишь некоторых групп паразитов.

Естественно, что рыбы чаще заражаются глосидиями моллюсков (щука, налим, ерш, берш, чехонь, плотва, лещ) в районах, где имеются плотные популяции взрослых двусторчатых моллюсков. Это характерно для района р. Ковжи. Реже глосидии найдены в районе р. Мазксы на леще, плотве, чехони, окуне, ерше. Единичные находки отмечены для района Мегра – Кустовка.

Высшие водные растения играют большую роль в формировании биоценозов водоемов и существенно влияют на паразитофауну рыб. О. Н. Юнчис [274] рассматривает влияние высшей водной растительности на моногеней, при этом отмечается, что численность дактилогирисов молоди плотвы из зарослей растительности значительно выше. По нашим данным, у плотвы из района Мегра – Кустовка, где имеются заросли водно-воздушных, погруженных и плавающих макрофитов, чередующихся между собой, отмечено наибольшее разнообразие видов дактилогирисов с относительно более высокой инвазией, чем для других районов. Три вида р. *Dactylogyrus* найдены у рыб из района р. Ковжи, по два – в районах рек Мазксы и Ухтомы, района Шексны – Липина Бора, где также имеется довольно сильное зарастание высшими водными растениями.

Все паразитические пиявки найдены в трех районах: Липин Бор–Ухтома, Семенчево и Мазкса, причем наибольшая зараженность – в первом. Это также можно связать с наличием в восточной части озера зарослей водной растительности.

Ancyrocephalus paradoxus обнаружен у судака и берша, выловленных в юго-западной части озера, в других участках – редко.

В районах поселков Мазкса и Липин Бор у всех видов рыб отмечены диплостомиды значительно чаще, чем в других участках озера, что связано с наличием здесь большого числа рыбадных птиц – окончательных хозяев этих паразитов. Плероцеркоиды *Trienophorus nodulosus* преобладают у налима, окуня, ерша, выловленных в районе Ковжи, Мегры, Чалексы. У щуки подобные различия не выявлены. Другой, широко распространенный в озере паразит *Camallanus truncatus* встречается у щуки только в юго-западной части водоема.

В центральной части озера основной фактор загрязнения – судоходство, сброс подсланиевых и фекальных вод, а также турбулентное перемешивание воды.

При рассмотрении паразитофауны отдельных видов рыб, сложившейся в разных участках озера Белое, часто трудно объяснить причинную связь с какими-либо факторами, воздействующими на паразитофауну, так как это может быть комплекс факторов при различных их сочетаниях.

Различия в зараженности снетка в разных участках озера (табл. 3.44) имеют заметно выраженную тенденцию – увеличение зараженности в районе Мондома – Мазкса *E. rugosum*, *I. erraticus*, *C. truncatus* в связи с развитием зоопланктона и зообентоса в зоне усиленной эвтрофикации и снижением – в центральной части озера у этих же видов паразитов. Зараженность *E. sieboldi* в районе Мондома – Мазкса почти в 10 раз выше, чем в западных районах, где имеются обильные заросли макрофитов.

Таблица 3.44

Зараженность снетка паразитами в различных районах озера Белое

Вид паразита	Районы исследования							
	Ковжа (22 экз.)		Мегра – Кустовка (41 экз.)		Мондома – Мазкса (38 экз.)		Центр (120 экз.)	
	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ
<i>Eubothrium crassum</i>	2,6	1	5,2	2	18,4	1–14		
<i>Proteocephalus longicollis</i>	13,1	1–2	26,3	1–6	7,8	3–6	40,9	5
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>			2,6	2	5,2	1	0,8	3
<i>Camallanus truncatus</i>	13,1	1–1	15,7	1–8	21	1–7	1,7	2
<i>Ergasilus briani</i>					1,0	1		
<i>E. sieboldi</i>	4,5	0,4			41	1,2	0,3	9

Зараженность синца специфической моногенеей *D. chraniłowi* держится на высоком уровне в эвтрофированных участках озера (Мондома–Мазкса, Шексна – Липин Бор) и резко снижается в северной и центральной частях озера Белое (табл. 3.45).

Таблица 3.45

Зараженность синца паразитами в разных районах озера Белое

Вид паразита	Районы исследования							
	Мондома – Мазкса (15 экз.)		Шексна – Липин Бор (15 экз.)		Киснема – Семенчево (12 экз.)		Центр (13 экз.)	
	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ
<i>Dactylogyrus chranilowi</i>	60	120	93	147	30	61	33,3	7,4
<i>Proteocephalus torulosus</i>	9,1	20	58,1	10–100		30	29	
<i>Phyllodistomum folium</i>	9,1	32	12,5	6–30				
<i>Diplostomum spathaceum</i>	9,1	12,5	20,8	2–12		27,3	13,6	
<i>Ergasilus briani</i>	13,3	3–6	20	1–2				

Паразиты леща в большинстве случаев наиболее многочисленны в эвтрофированных участках озера (Мондома – Мазкса, Шексна – Липин Бор). Рачки р. *Ergasilus* сохраняют высокий уровень зараженности в центральной части озера (сборы 1992 г.). Только в районе Липина Бора отмечена *S. bramae* (табл. 3.46).

Таблица 3.46

Зараженность леща паразитами в разных районах озера Белое

Вид паразита	Районы исследования							
	Ковжа (17 экз.)		Мондома – Мазкса (18 экз.)		Шексна – Липин Бор (11 экз.)		Центр (13 экз.)	
	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ
<i>Dactylogyrus auriculatus</i>	6	1	7	3				
<i>Diplozoon paradoxum</i>		14	1					
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	23,5	2–12	45,4	3–10	45,4	1–10		
<i>Phyllodistomum folium</i>	17,6	9–42	16,6	10–19	27,2	2–80	7	3
<i>Sphaerostomum bramae</i>					18,1	11–18		
<i>Diplostomum spathaceum</i>			38,8	4–10	18,1	1–30		
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	17,6	2–5	5,5	15				
<i>Ergasilus briani</i>	52	5	14	1,5			33	6,8
<i>E. sieboldi</i>	17	6	35	14			69	10

Чехонь наиболее заражен в районах Мондома – Мазкса и Шексна – Липин Бор (табл. 3.47) как специфическими паразитами *D. simplicimalleata*, так и широко распространенными *C. truncatus*, *Ergasilus briani*, *E. sieboldi*. В центральной части озера у чехони выпадают многие виды паразитов, а также отмечается снижение в зараженности *C. truncatus* и *E. sieboldi*.

Таблица 3.47

Зараженность чехони паразитами в разных районах озера Белое

Вид паразита	Районы исследования							
	Кустовка – Мегра (9 экз.)		Мондома – Мазкса (22 экз.)		Шексна – Липин Бор (16 экз.)		Центр (27 экз.)	
	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ
<i>Dactylogyrus simplicimalleata</i>	7 из 9	37	47,6	8–352	73,3	40 – 208		
<i>Phyllodistomum folium</i>			11,1	1	6,2	14		
<i>Tylodelphys calvata</i>			22,2	3–12				
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i>			22,2	3 – 4	6,2	3		
<i>Camallanus lacustris</i>					6,2	3		
<i>C. truncatus</i>			77,7	2–4	67,8	1 – 25	23	14
<i>Desmidocercella</i> sp.	6 из 9	2–80	9,1	1–3	25	1–15		
<i>Ergasilus briani</i>	1 из 9	2	25	1	66,7	2–5		
<i>E. sieboldi</i>	2 из 9	3,5	13	2	26,6	1–14	22	6
<i>Glochidium</i> gen. sp.	2 из 9	6			8	5		

В паразитофауне плотвы (табл. 3.48) преобладают виды (моногенеи, ракообразные, моллюски), в распространении которых не отмечается какой-либо закономерности, за исключением *D. crucifer* (снижение зараженности в центральной части озера).

Таблица 3.48

Зараженность плотвы паразитами в различных районах озера Белое

Вид паразита	Районы исследования							
	Мегра – Кустовка (11 экз.)		Мондома – Мазкса (25 экз.)		Шексна – Липин Бор (22 экз.)		Киснема – Семенчево (16 экз.)	
	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ
<i>Dactylogyrus crucifer</i>	100	13,4	66	16			45	10
<i>D. sphyrna</i>	27	2,3	11	8				
<i>D. nanus</i>	21	10						
<i>D. fallax</i>	28	8						
<i>D. similis</i>	4	22						
<i>Paradiplozoon megan</i>			12,5	1	8,3	2		
<i>Sphaerostoma bramae</i>			12	2–40	20	2–22		
<i>Phyllodistomum folium</i>	12	8–14	8	5–25	16	3–14		
<i>Diplostomum spathaceum</i>			4	10	48	1–100		
<i>Tylodelphys clavata</i>	4	40			24	1–161		
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i>			16	1–6	4	3		
<i>Desmidocercella</i> sp. (l.)	16	1–2			4	1		
<i>Ergasilus briani</i>	18	1					15	1,5
<i>E. sieboldi</i>			12,5	25			22	67
<i>Lernaea elegans</i>					8,3	1		
<i>Glochidium</i> gen. sp.	27	10	30	9				

Налим, отловленный в районе Мондома – Мазкса, отличается более разнообразной паразитофауной, уровнем зараженности и интенсивностью заражения по сравнению с показателями зараженности на участке Шексна – Липин Бор (табл. 3.49).

Таблица 3.49

Зараженность налима паразитами в различных районах озера Белое

Вид паразита	Районы исследования			
	Мондома – Мазкса (18 экз.)		Шексна – Липин Бор (19 экз.)	
	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ
<i>Eubothrium rugosum</i>	64,7	13,5	27,2	10 – 35
<i>Trienophorus nodulosus</i>	29,4	1–25	9,1	1 – 2
<i>Bunodera luciopercae</i>	23,5	1–15		
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	5,9	15		
<i>Tylodelphys clavata</i>	11,7	5	6	3–7
<i>Diplostomum spathaceum</i>	29,4	18,6	15,1	10–32
<i>Camallanus lacustris</i>	5,9	3	6	20–30
<i>C. truncatus</i>	23,5	2–16		
<i>Acanthocephalus lucii</i>	11,7	2–4		
<i>Ergasilus briani</i>	5,4	12		
<i>E. sieboldi</i>	40	8		

Специфическая моногенез ерша *D. amphibothrium* в районе Мондома – Мазкса встречается в 3,5 раза чаще, чем на участках западного и восточного побережий озера (табл. 3.50). Отмечается высокий уровень зараженности ерша метацеркариями р. *Ichthyocotylurus*, что связано с численностью чайковых птиц, распространенных в районах Ковжи и Мондома – Мазкса. Эргасилиды доминируют среди эктопаразитов в районах Мондома – Мазкса и Шексна – Липин Бор. При сравнении зараженности ерша на участках Ковжа и Мондома – Мазкса в разные годы (табл. 3.51) отмечается усиление инвазии метацеркариями р. *Ichthyocotylurus* в 1986 – 88 гг., что, вероятно, связано с увеличением численности чайковых птиц, которое отмечается повсеместно в последние десятилетия.

Таблица 3.50

Зараженность ерша паразитами в различных районах озера Белое

Вид паразита	Районы исследования					
	Ковжа (18 экз.)		Мондома – Мазкса (28 экз.)		Шексна – Л. Бор (13 экз.)	
	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ
<i>Dactylogyrus amphibothrium</i>	14	9	50	6,2	15	6
<i>Trienophorus nodulosus</i> (pl.)	38,8	1–12	14,3	1–6		
<i>Proteocephalus cernuae</i>	3,6	4,3				
<i>Bunodera lucioopercae</i>	5,5	1	21,4	1–11		
<i>Phylodistomum folium</i>	22,2	8–11	10,6	4–8		
<i>Tylodelphys clavata</i>			10,6	1–10		
<i>Diplostomum spathaceum</i>			18,9	2–8		
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i>	22,2	2–10	28,5	1–13		
<i>I. pileatus</i>	55,5	1–11	32,1	1–100		
<i>Camallanus truncatus</i>			21,4	2–10		
<i>Acanthocephalus lucii</i>	11,1	1–4	3,5	7		
<i>Ergasilus briani</i>			14	66	10	2–5
<i>E. sieboldi</i>			48	9	76	10
<i>Glochidium</i> gen. sp.	17	30	18	20		

Таблица 3.51

**Зараженность ерша паразитами в различных районах
озера Белое в разные годы**

Вид паразита	Районы исследования				
	Годы исследова- ния	Ковжа (14 / 18 экз.)		Мондома – Мазкса (22 / 28 экз.)	
		ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ
<i>Triacnophorus nodulosus</i> (pl.)	1983 – 84	78,6	1–6	40,9	1–3
	1986 – 88	38,8	1–12	14,3	1,6
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i>	1983 – 84	7,1	32	27,3	1–119
	1986 – 88	22,2	2–10	28,5	1–13
<i>I. pileatus</i>	1983 – 84	40	1–3	40,9	1–38
	1986 – 88	55,5	1–11	32,1	1–100
<i>Phylodistomum folium</i>	1983 – 84	64,3	1–11	45,4	2–19
	1986 – 88	5,5	8	14,3	4–9

Специфичные паразиты судака и широко распространенные виды во всех районах исследования сохраняют высокий уровень зараженности (табл. 3.52).

Таблица 3.52

Зараженность судака паразитами в различных районах озера Белое

Вид паразита	Районы исследования							
	Ковжа (10 экз.)		Мегра – Кустовка (10 экз.)		Мондома – Мазкса (15 экз.)		Шексна – Л. Бор (19 экз.)	
	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ
<i>Ancyrocephalus paradoxus</i>	20	12	33,3		2,3			
<i>Bunodera lucioopercae</i>	30	14–72			80	12–50	30	40–50
<i>Phylodistomum angulatum</i>	10	30			74,4	16–103	60	14–56
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>			6,6	6	11,1	8		
<i>Camallanus lacustris</i>	20	6–49			26,6	10–20	22,2	4–8
<i>C. truncatus</i>	60	10–100			100	15–71	100	14–39
<i>Desmidocercella</i> sp. (l.)	10	20			6,6	4	11,1	5
<i>Ergasilus sieboldi</i>		20	4	20	6			
<i>Achtheres percarum</i>	20	3,5		25	3,3			

Распространение паразитов берша (табл. 3.53) и судака (табл. 3.52) в одних и тех же участках имеет почти одинаковый характер, что можно объяснить сходством биологии этих близкородственных видов рыб.

Таблица 3.53

Зараженность берша паразитами в различных районах озера Белое

Вид паразита	Районы исследования							
	Ковжа (13 экз.)		Мондома – Мазкса (19 экз.)		Шексна – Л. Бор (18 экз.)		Центр (20 экз.)	
	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ
<i>Ancyrocephalus paradoxus</i>			5	10	8,6	8		
<i>Bunodera lucioepae</i>	23	1–20	89,4	6–66	68,4	8–64	15	4,3
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i>	7,6	3	3,2	6–18	36,8	2–88		
<i>I. pileatus</i>			5,3	2	5,3	1		
<i>Camallanus lacustris</i>	15,3	14–74	21	2–8	47,3	2–15	30	2,5
<i>C. truncatus</i>	84,6	10–90	68,4	11–108	47,3	10–86	5	70
<i>Ergasilus briani</i>			18	1,5	32	1,8		
<i>E. sieboldi</i>	92	8,3	82	18	100	40		
<i>Achtheres percarum</i>			9	4	17	4		

У окуня отмечается довольно равномерное распространение паразитов в трех участках озера (табл. 3.54).

Таблица 3.54

Зараженность окуня паразитами в различных районах озера Белое

Вид паразита	Районы исследования					
	Ковжа (14 экз.)		Мондома – Мазкса (13 экз.)		Шексна – Л. Бор (14 экз.)	
	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ	ЭИ	ИИ
<i>Ancyrocephalus percae</i>			7	2	10	4
<i>Bunodera lucioepae</i>	42,8	3–14	36,3	1–18	62,5	1–98
<i>Phylodistomum folium</i>	7,1	2	9,1	5	6,2	22
<i>Diplostomum spathaceum</i>	14,2	2–3	18,1	3–4		
<i>Tylodelphys clavata</i>	21,1	1–300	36,3	3–56	37,5	6–9
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i>	35,7	3–20	27,2	20–27	43,7	1–20
<i>I. pileatus</i>	35,7	1–30	9,1	2	12,5	1–8
<i>Camallanus lacustris</i>	21,1	2–4	27,2	5–10	37,5	2–17
<i>C. truncatus</i>	35,7	1–50	72,7	1–30	81,1	1–70
<i>Desmidocercella</i> sp. (l.)	21,4	1–2	9,1	4	25	2–5
<i>Acanthocephalus anguillae</i>	21,1	4–30			6,2	2
<i>A. lucii</i>			36,3	1–18	6,2	1
<i>Ergasilus briani</i>			30,5	5,5	16,6	44,5
<i>E. sieboldi</i>			40	4,2	50	3,2
<i>Achtheres percarum</i>	2	2,6	16	1		

В разные годы исследования у окуня в тех же местах отмечается увеличение зараженности *B. luciopercae*, *D. spathaceum*, *I. variegatus*, *C. truncatus* в 1986 – 88 гг. (табл. 3.55). Уменьшение зараженности окуня паразитами в эти же годы также имело место (*T. clavata*, *I. pileatus*, *A. lucii*).

Зараженность окуня паразитами в различных районах озера Белое в разные годы

В связи с большой протяженностью оз. Кубенское, изрезанностью берегов в отдельных местах, впадением рек, различием грунтов создаются неодинаковые условия для существования гидробионтов.

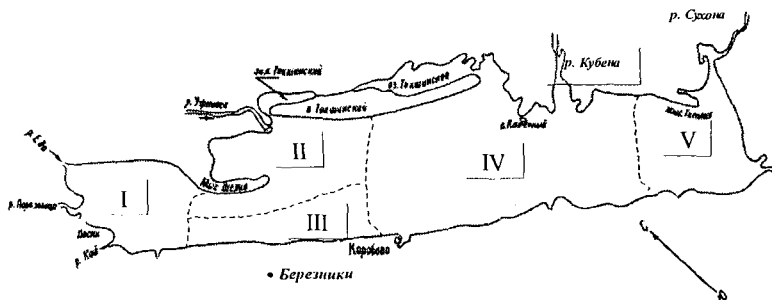


Рис. 3.12. Схема озера Кубенское

I участок – крайний северо-запад озера, соединяется системой шлюзов на р. Порозовице с Волго-Балтом. Мелководный, много плавающей растительности. Грунты каменисто-песчаные. Юго-западное побережье малонаселенное, северо-восточное заболоченное, с зарослями макрофитов. Течение вдоль участка слабое.

II участок – центральный северный, открытый, слабо проточный, берега сильно изрезаны. Побережье заболочено. Отмечается большое скопление валунов, мелкозернистых песков, тонких глинистых илов. Грунты содержат большое количество органических веществ. Населенные пункты расположены вдали от береговой линии.

III участок – центральный южный. Побережье каменисто-песчаное, есть тонкие глинистые илы. На побережье расположены крупные населенные пункты, дачные поселения, сосредоточен маломерный флот.

IV участок – занимает пространство от устья р. Кубены. Отмечается большое скопление валунов. Фауна обеднена, преобладают хирономиды и моллюски.

V участок – самый мелководный. Побережье заболочено, много плавающей растительности. Течение выносит из озера в р. Сухону илы. Дно илистое, есть плохо промытые пески, вода мутная. Фауна обеднена, преобладают хирономиды и моллюски. Фактически, приплотинный плес является истоком р. Сухоны. В районе рек Б. и М. Пучкас расположен водозабор, перекачивающий воду для нужд г. Вологды.

Наши материалы позволяют сделать выводы о существовании различий в зараженности рыб в разных участках озера. Для анализа мы использовали те материалы, которые достаточно достоверны.

Ligula intestinalis встречается только на первом участке. Вызывает эпизоотии и наносит большой вред рыбному хозяйству. Распространение лигулы на северо-западном участке у леща (12,5%, индекс обилия – 0,4) указывает на повышенную здесь плотность поселения чаяк – дефинитивных хозяев, в которых завершается цикл развития паразита.

Зараженность щуки *Triaenophorus nodulesus* имеет высокий уровень по всей акватории озера Кубенское. Этот специфичный паразит щуки имеет повсеместно стабильные условия для завершения своего цикла – обилие копепод и окуня, являющихся его промежуточными хозяевами. *T. crassus* чаще встречается на первом участке, где численность нельмушки – второго промежуточного хозяина цестоды выше, что обеспечивает завершение жизненного цикла.

Diphyllbothrium latum встречается только на третьем и четвертом участках, причем на третьем участке зараженность значительно выше, особенно индекс обилия. Непосредственное участие в распространении *D. latum* играет человек. Бытовые стоки, попадая в озеро, приносят яйца гельминта. На побережье третьего и четвертого участков располагаются крупные населенные пункты (Березники, Новленское), где отмечается заболеваемость населения дифиллоботриозом.

Tylodelphys clavata и *T. podicipina* распределены в акватории озера довольно равномерно. Их популяции поддерживаются гнездящимися здесь цаплями и поганками, являющимися дифинитивными хозяевами этих трематод.

Метацеркарии р. *Ichthyocotylurus* более сосредоточены у рыб на втором и третьем участках, где отмечается наибольшая концентрация чайковых птиц, дифинитивных хозяев этих паразитов.

Широко распространенные нематоды *Camalanus lacustris* и *Raphidascaris acus* отмечены на всех участках, но больше отмечены на первом (табл. 3.56). Специфичная для щуки *Phylometra obturans* встречается у щуки повсеместно.

Таблица 3.56

Паразитофауна щуки на разных участках озера Кубенское

Виды паразитов	I (38 экз.)		II (63 экз.)		III (256 экз.)		IV (51 экз.)	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
<i>Tetraonchus monenteron</i>	37,2	3,2	4,1	0,5	7,4	3,2	7,4	0,1
<i>Trienophorus nodulosus</i>	82,4	9,5	67,5	15,6	69,8	22	66,5	21
<i>T. crassus</i>	14,7	0,7	2,7	0,03	8,2	1,5	3,7	0,04
<i>Diphyllobothrium latum</i> (pl.)					5,1	0,48	1,85	0,02
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	8,8	0,18						
<i>Asymphylostoma tincae</i>	8,8	0,27						
<i>Bunodera luciopercae</i>			1,3	0,06	5,7	0,3		
<i>Azygia lucii</i>	5,9	0,18	20,2	0,27	9,2	0,16	44	2,6
<i>A. mirabilis</i>	8,8	0,29	1,3	0,03				
<i>Tylodelphys clavata</i> (met.)	8,8	0,27	5,4	0,87	11,6	0,99		
<i>T. podicipina</i> (met.)	29,4	0,71	10,8	2,6	12,7	2,31	1,85	0,2
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	5,9	0,29	14,9	1,9	25,2	10,7		
<i>I. variegatus</i> (met.)					1,54	0,06		
<i>I. pileatus</i> (met.)			5,4	1,68	1,03	0,3	1,8	0,02
<i>Hepaticola petruschewskii</i>	5,9	0,1			1,03	0,11		
<i>Desmidocerella</i> sp. (l.)			1,3	0,05	1,54	0,06		
<i>Camallanus lacustris</i>	2,94	0,03	13,5	0,3	10,2	0,19	5,6	0,18
<i>Philometra obturans</i>	5,9	0,27	1,3	0,03	3,1	0,1	3,7	0,04
<i>Raphidascaris acus</i>	41,3	4,15	1,3	0,03	5,2	0,32	5,6	0,15
<i>Acanthocephalus lucii</i>			8,2	0,6	2,5	0,09		
<i>Piscicola geometra</i>	50	1,5	1,3	0,03	3,08	0,03	15	0,57
<i>Unio</i> (<i>Unio</i>) <i>rostratus</i> (gl.)					0,53	0,02		
<i>Anodonta cygnea</i> (gl.)	8,8	0,15						
<i>Ergasilus briani</i>	8,8	0,56	5,4	0,9	5,2	0,7		
<i>E. sieboldi</i>	67,7	8	67,5	27,2	62,6	16,4	72	22
<i>Achtheres percarum</i>					2,04	0,09	5,6	1,87
<i>Argulus foliaceus</i>	2,94	0,03			4,6	0,9	18	0,4
<i>Porohalacarus hydrachnoides</i>	8,8	0,18						

Пиявки, рачки р. *Ergasilus* распространены повсеместно; *Achtheres percarum* – специфичный паразит окуневых, отмечен только на третьем и четвертом участках, где сосредоточено промысловое стадо судака.

Пелагиаль озера на участках 2 и 3 является местом нагула нельмы. Заражение метацеркариями трематод происходит, по-видимому, на мелководье, где концентрируются моллюски – промежуточные хозяева трематод (табл. 3.57). Ихтиофаги, сосредоточенные в этой части акватории озера, являются распространителями гельминтозов.

Таблица 3.57

**Зараженность нельмы метацеркариями трематод
на разных участках озера Кубенское**

Виды паразитов	II (17 экз.)		III (99 экз.)	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
<i>Diplostomum helveticum</i>	1,0	0,01		
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i>	26,3	2,15	5,9	3,2
<i>I. variegatus</i>	1,0	0,01		
<i>I. pileatus</i>	10,0	0,4	11,8	0,64
<i>I. erraticus</i>	21,2	2,23	5,9	0,18

У нельмушки обнаружено 9 видов метацеркарий трематод. Наиболее высокий уровень зараженности отмечен на 1 и 4 участках, где сосредоточены чайковые птицы и сконцентрированы рыбы (табл. 3.58).

Таблица 3.58

**Зараженность нельмушки личинками трематод
на разных участках озера Кубенское**

Виды паразитов	I		III		IV	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
<i>Diplostomum commutatum</i>	1,9	0,13				
<i>D. spathaceum</i>			0,53	0,016		
<i>D. helveticum</i>	5,7	0,1				
<i>Tylodelphys clavata</i>	1,9	0,05	0,54	0,01		
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i>	9,4	1,28	7,0	0,8	14,7	4,56
<i>I. platycephalus</i>	33,0	18,7	8,06	2,15	41,0	14,88
<i>I. pileatus</i>	25,5	4,2	17,2	11,0	20,6	8,5
<i>I. erraticus</i>			10,75	1,18		
<i>Apatemon annuligerum</i>	2,8	0,04			8,8	0,35

Для выявления локальных стад леща 20 – 23 мая 1991 г. совместно с ихтиологом Ю.С. Водоватовым методом траловой съемки было отловлено 67 экз. леща в разных участках озера Кубенское (табл. 3.59).

Наши исследования показывают, что в озере существуют локальные стада леща, обитающие на выделенных нами участках озера.

Лещ, зараженный *Ligula intestinalis*, отмечен только на первом участке, *Anodonta cygnea* только на третьем участке, *Ergasilus briani* – на втором и третьем участках, *Acanthocephalus anguillae*, *Diplostomum spathaceum* – на втором, четвертом и пятом участках. Специфичные паразиты леща – гвоздичники, развивающиеся в олигохетах, наиболее многочисленных представителей бентоса, имеют равномерное и повсеместное распространение.

Таблица 3.59

**Зараженность леща на разных участках озера Кубенское
20–23 мая 1991 г. (траловая съемка)**

Виды паразитов	I (8 экз.)		II (15 экз.)		III (14 экз.)		IV (15 экз.)		V (15 экз.)	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	12,5	3	40	5,5	21,4	2,1	26,7	5,2	33,3	2,9
<i>C. fimbriceps</i>	25	1,25	60	8,9	42,8	8,9	46,7	14,2	46,7	9
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	12,5	0,25	6,5	0,46	13,5	2,2	6,7	0,2	13,3	0,53
<i>Ligula intestinalis</i> (pl.)	12,5	0,38								
<i>Sphaerostomum bramaе</i>			26,6	0,33	13,5	0,1	33,3	12,9	6,7	1,8
<i>Diplostomum spathaceum</i> (met.)			13,5	0,26			13,5	0,28	13,5	0,13
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	25	5	100	17,2	71,4	91	100	21,2	86,9	9,1
<i>Metorchis xanthosomus</i> (met.)	12,5	0,62	20	1,4	7,1	0,1	13,3	0,26	6,7	0,06
<i>Raphidascaris acus</i>			26,6	2,1	13,5	7,9	6,7	0,4		
<i>Acanthocephalus anguillae</i>			33,3	0,9			26,7	1,33	6,7	0,2
<i>Anodonta cygnea</i> (gl.)					21,4	7,1				
<i>Ergasilus briani</i>			20	0,2	7,1	0,1				

Наиболее мощным фактором биологического воздействия на экосистему Кубенского озера является высокая численность чайковых птиц (22 тысячи особей), дефинитивных хозяев 11 видов гельминтов, а также других рыбоядных птиц (цапли, выпи, поганки, крохали), гнездящихся в прибрежной части озера. Зараженность рыб личинками гельминтов (табл. 3.60), распространенных рыбоядными птицами, может служить дополнительным материалом в решении вопроса о наличии локальных стад леща в Кубенском озере.

Таблица 3.60

Распространение личиночных форм гельминтов у леща в озере Кубенское

Виды паразитов	I (34 экз.)		II (49 экз.)		III (287 экз.)		IV (23 экз.)		V (15 экз.)	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
<i>Ligula intestinalis</i>	2,9	0,09								
<i>Diplostomum commutatum</i>					0,7	0,05				
<i>D. mergi</i>					0,3	0,01				
<i>D. helveticum</i>	2,9	0,06			4,2	0,06	4,3	0,04		
<i>D. spathaceum</i>	5,9	0,32	6,1	0,12	2,1	0,08	4,3	0,09	6,7	0,07
<i>Tylodelphys clavata</i>			2	0,1	0,3	0,01				
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i>	2,9	0,26	4,1	0,55	10,1	2,47	4,3	0,22		
<i>I. platycephalus</i>	41,2	5,2	44,9	10	56,4	47,8	60,9	11,9	86,7	11,9
<i>I. pileatus</i>	2	0,01	2	0,02	5,6	0,74	4,6	0,26		
<i>I. erraticus</i>	2,9	0,24								
<i>Apatemon annuligerum</i>	2,9	0,15			0,7	0,01				
<i>Metorchis xanthosomus</i>	14,7	7,38	6,1	0,43	4,5	4,1	8,6	0,17	6,7	0,07

У язя отмечено 12 видов метацеркарий, широко распространенных по всей акватории озера Кубенское (табл. 3.61). Язь кормится бентосными организмами на мелководье, где заражается личинками трематод. Наиболее высокий уровень зараженности язя *Metorchis xanthosomus*, что отмечено нами и в других водоемах.

Таблица 3.61

**Зараженность язя метацеркариями трематод
на разных участках озера Кубенское**

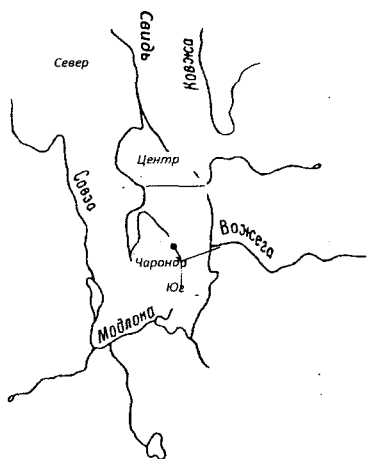
Виды паразитов	I (23 экз.)		II (28 экз.)		III (63 экз.)		IV (18 экз.)	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
<i>Diplostomum commutatum</i>			3,5	0,1			5,6	0,11
<i>D. mergi</i>	4,3	0,78					5,6	0,11
<i>D. helveticum</i>	17,4	1,57	3,5	0,79	14,3	4,79	5,6	0,22
<i>D. spathaceum</i>	13,0	0,9	25,0	3,82	15,9	2,9	16,7	1,72
<i>D. pungitii</i>							5,6	0,22
<i>D. volvens</i>			7,1	1,25	4,8	0,3		
<i>Tylodelphys clavata</i>	13,0	0,74	14,3	1,5	19,0	17,2	11,1	2,05
<i>T. podicipina</i>	43,5	7,0						
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i>	13,0	1,6	17,9	1,39	12,7	0,95	27,8	1,67
<i>I. pileatus</i>			3,5	0,39				
<i>Metorchis xanthosomus</i>	47,8	21,8	3,5	0,36	31,7	12,76		

Судак имеет наиболее высокий уровень зараженности метацеркариями трематод на 3 участке озера, где сосредоточена основная часть стада. Зараженность *I. variegatus* составляет 83,39%, а максимальная интенсивность заражения – 9111 экз. (табл. 3.62).

Таблица 3.62

**Зараженность судака личиночными формами паразитов
на разных участках озера Кубенское**

Вид паразита	I (34 экз.)		II (43 экз.)		III (313 экз.)		IV (20 экз.)	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
<i>Diplostomum commutatum</i>	2,94	0,03	2,33	0,07	0,32	0,07	5,0	0,05
<i>D. helveticum</i>			4,65	0,23	2,24	0,09	5,0	0,15
<i>D. volvens</i>					0,32	0,01		
<i>Tylodelphys clavata</i>					1,92	0,04		
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i>	85,3	51,6	76,74	111,4	83,4	173,6	55,0	18,75
<i>I. platycephalus</i>			20,9	17,6	8,9	16,5	10,0	3,6
<i>I. pileatus</i>	2,94	0,12	4,65	1,5	10,86	3,2	25,0	3,05
<i>Apatemon annuligerum</i>	2,94	0,03			0,96	0,03		
<i>Metorchis xanthosomus</i>	2,94	0,06			1,3	0,9		



Самая многочисленная рыба озера Воже – лещ, имеет повсеместное распространение, однако степень зараженности его паразитами в северной, центральной и южной частях озера различна (табл. 3.63, рис. 3.13).

Рис. 3.13. Участки озера Воже, где проводились ихтиопаразитологические исследования

Изменения обусловлены различными факторами: кормовая база, наличие промежуточных и дифинитивных хозяев, интенсивность их заражения, концентрация рыбоядных птиц, распространяющих паразитов рыб, интенсивность вылова. Вероятно, в пределах озерной части и в эстуариях рек существуют отдельные локальные стада леща, имеющие различную паразитофауну. Однако наши материалы не позволяют с большой достоверностью утверждать это.

Таблица 3.63

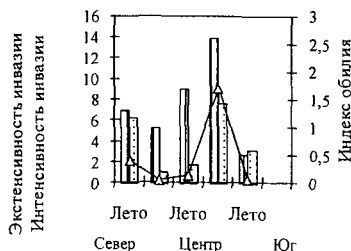
Локальные изменения в зараженности леща озера Воже гельминтами

Виды паразитов	Север (93 экз.)			Центр (81 экз.)			Юг (50 экз.)		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	47,3	10,0	4,7	92,9	20,2	18,7	81,8	19,6	16,1
<i>Metorchis xanthosomus</i> (met.)	16,2	5,8	0,1	7,4	13,4	1,9	63,6	3,1	2,0
<i>Diplostomum spathaceum</i> (met.)	2,7	1,5	0,04	2,9	5,5	0,2	5,2	3,0	0,2
<i>Ligula intestinalis</i> (pl.)	4,1	4,0	0,2	4,2	1,7	0,7	18,2	4,5	0,8

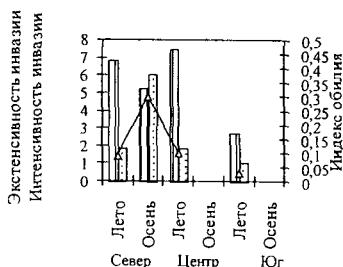
Зараженность леща метацеркариями трематод и плероцеркоидами лигулы увеличивается в центральном и южном участках озера, где численность промежуточных и дефинитивных хозяев больше. Гвоздичники наиболее часто встречаются в северной части озера (*C. fimbriceps*, *C. fennica*) и в центральной (*C. laticeps*), где, по-видимому, наиболее сконцентрированы олигохеты – промежуточные хозяева кариофиллид (рис. 3.14). *L. intestinalis* наиболее часто встречается в центральной и южной частях озера, появляется у годовиков (4,8%); наибольшая зараженность отмечена в возрасте 7+ (5,6%). Среди мета-

церкарий трематод *I. platycephalus* имеет самый высокий уровень зараженности и повсеместное распространение.

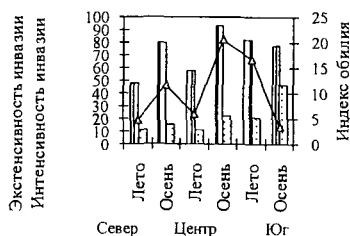
Caryophyllaeus laticeps



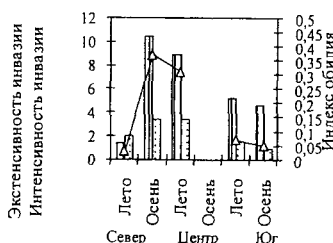
Caryophyllaeus fimbriceps



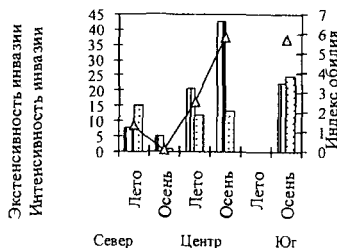
Ichthyocotylurus platycephalus



Caryophyllaeus fennica



Paracoenogonimus ovatus



Ligula intestinalis

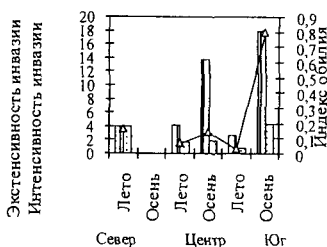


Рис. 3.14. Динамика зараженности леща различными видами паразитов.

Экстенсивность инвазии
 Интенсивность инвазии
 Индекс обилия

К осени интенсивность инвазии и индекс обилия достигают высокого уровня (рис. 3.15). *R. acus* отмечен у леща в большинстве случаев в северной части озера; *Parascogenonimus ovatus* зарегистрирован во всех участках озера, но в большей степени в центральной части. Лернеоз имеет равномерное распространение по акватории озера. 19–20 и 26–27 июля 1990 г. мы осмотрели во время лова рыбы 1665 экземпляров леща. Зараженными оказался 331 экз. (20–27%); интенсивность заражения 1–5 экз. на одну рыбу. Рачки, внедряясь в кожные покровы, вызывают воспаление на месте прикрепления; зараженную лернеозом рыбу можно употреблять в пищу.

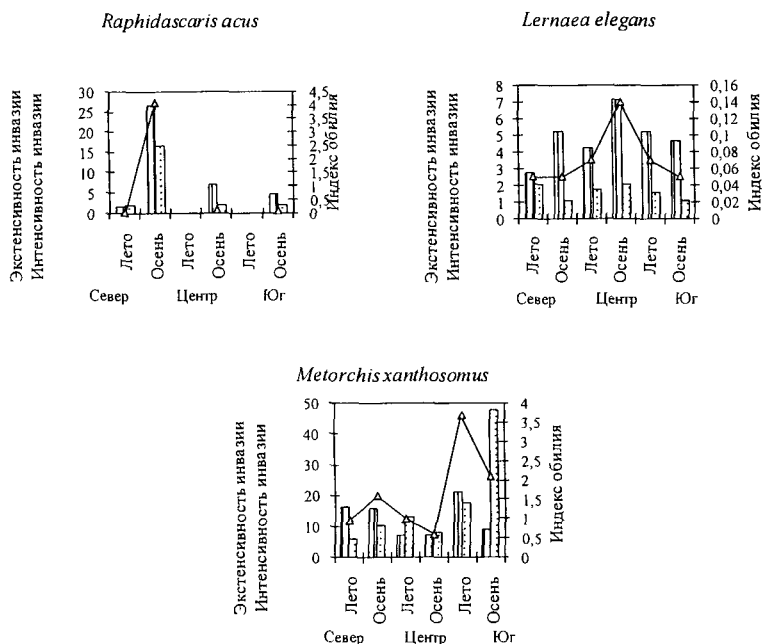





Рис. 3.15. Динамика зараженности леща озера Воже различными видами паразитов

 Экстенсивность инвазии
 Интенсивность инвазии
 Индекс обилия

Наши материалы по зараженности щуки паразитами в разных участках озера Воже не позволяют утверждать о каких-либо локальных различиях, т.к. выборки недостаточны. Однако видовое разнообразие паразитов щуки имеет тенденцию к увеличению с севера на юг (табл. 3.64).

Таблица 3.64

Паразитофауна щуки на разных участках озера Воже

Виды паразитов	Север (8 экз.)			Центр (16 экз.)			Юг (13 экз.)		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
<i>Tetraonchus monenteron</i>	1 из 8	14	1,77	12,5	14	1,75			
<i>Trienophorus nodulosus</i>	6 из 8	12	9	43,9	33	4,15	7 из 13	20,8	11,4
<i>T. crassus</i>				12,5	22	2,74	1 из 13	3	0,23
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	1 из 8	33	4,12	6,25	20	1,25	6 из 13	62,6	28,9
<i>Bunodera luciopercae</i>	1 из 8	5	0,63						
<i>Azygia lucii</i>	1 из 8	6	0,78						
<i>A. mirabilis</i>	1 из 8	1	0,12	12,5	7	0,87	1 из 13	1	0,07
<i>Tylodelphys podicipina</i> (met.)							3 из 13	3,33	2,4
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i> (met.)	1 из 8	4	0,5	31,25	9,6	3	3 из 13	3,33	0,77
<i>I. variegatus</i> (met.)				6,25	1	0,06			
<i>Apatemon annuligerum</i> (met.)							1 из 13	1	0,07
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (met.)							1 из 13	1	0,07
<i>Hepaticola petruschewskii</i>							1 из 13	1	0,07
<i>Desmidocercella</i> sp. (1.)							1 из 13	1	0,07
<i>Camallanus lacustris</i>	2 из 8	10,5	2,63	6,25	2	0,12	4 из 13	1,8	0,54
<i>C. truncatus</i>	1 из 8	5	0,63						
<i>Raphidascaris acus</i>	4 из 8	43,5	10,8	12,5	74	9,3			
<i>Contracaecum microcephalum</i> (1.)							1 из 13	1	0,07
<i>Acanthocephalus anguillae</i>				6,25	1	0,06			
<i>Ergasilus briani</i>	3 из 8	21,6	8,12	50	42	21	7 из 13	39,2	21,5
<i>E. sieboldi</i>	3 из 8	90	33,7	37,8	55,5	20,8	3 из 13	143,8	33,2

Зараженность окуня в разных частях озера Воже не одинакова. Рачки *Ergasilus briani* встречаются у окуня в 4 раза чаще в южной части озера, что, видимо, связано с обилием гидрофитов, благоприятных для развития рачков. Летом и осенью снижается зараженность триенофорозом с севера на юг от 30–35% до 2,5–10%; вероятно это связано с распределением в озере веслоногих рачков – промежуточных хозяев *Trienophorus nodulosus*. Специфичный паразит окуня *Proteocephalus percae* в северной и южной частях встречается чаще, чем в центральной независимо от сезона года.

3.4. Антропогенное воздействие на паразитофауну рыб

В последние десятилетия усиливается отрицательное влияние хозяйственной деятельности человека на водные экосистемы. Результатом антропогенного воздействия на озера является ускорение процессов эвтрофирования, которые ведут к увеличению продуктивности и уменьшению видового разнообразия биоты. Из антропогенных факторов, влияющих на режим озера Белое, наиболее мощными являются подпор его уровня Шекснинской плотиной и включение этого водоема в систему Шекснинского водохранилища [151]. Из других факторов выявляется особая роль судоходства по трассе Волго-

Балтийского водного пути. Крупные суда с осадкой до 4 м, то есть близкой к средней глубине озера, перемешивают на фарватере воду до дна и образуют полосу постоянного взмучивания. Поскольку судоходство на озере очень интенсивно в течение всего навигационного периода, то полоса взмученных вод сохраняется от ледохода до ледостава. Эта полоса шириной 5–6 км проходит от устья р. Ковжи до истока р. Шексны через центр озера. Площадь этой полосы иногда превышает 200 км² (около 16% площади зеркала). Таким образом, судоходство выступает в роли мощного фактора, влияющего на режим прозрачности воды и другие характеристики, зависящие от прозрачности воды. Обводной Белозерский канал принимает значительную часть речного стока, сточные воды г. Белозерска и некоторых предприятий, а также транспортные загрязнения. Часть перечисленных вредных для водоема стоков из канала поступает в озеро, часть же их выносится за пределы озера в Шекснинский плес водохранилища.

После затопления озера и образования мелководий создались благоприятные условия для развития личинок многих гельминтов, связанных с моллюсками и другими водными беспозвоночными, а также для паразитов, имеющих прямой цикл развития. Е. А. Богданова [21, 22], изучавшая паразитофауну рыб на фарватере озера Белое и вблизи свалок промышленных отходов, отмечала резкое снижение паразитов у рыб, отловленных в центральной части озера, за исключением некоторых видов ракообразных *Ergasilus sieboldi*, *Achitheres percarum*, а также моногенеи *Ancyrocephalus paradoxus*. Мы также отметили невысокий уровень зараженности паразитами рыб, отловленных в центральной части озера в октябре 1992 г. Обеднена не только фауна паразитов рыб, но и планктон, и бентос. Однако некоторые паразиты, как отмечала Е. А. Богданова, остаются многочисленными: *Camallanus truncatus* (средняя интенсивность – 75 экз. у одной особи). За период исследований (1986–89 гг.) произошло повышение экстенсивности инвазии судака *A. percarum* с 41,9 до 75%, что, по ее мнению, вызвано снижением сопротивляемости рыб.

В условиях мелководного озера Кубенское с зарегулированным водным режимом создаются экстремальные условия для организмов в связи с двумя паводками (весна, осень) и двумя меженьями (лето, зима). Уровень воды изменяется в пределах 4 – 4,5 м. При таком уровне режиме происходит резкое сокращение площади зеркала, зимой на 50%, промерзание дна; увеличение мелководий в летнее время при значительном прогревании воды, особенно в годы усиленного теплового режима. Забор воды для нужд г. Вологды также способствует уменьшению уровня воды в озере, особенно, в критические моменты.

В связи с этим происходит гибель моногеней, пиявок, ракообразных, моллюсков, большинство из них испытывают резкое колебание численности в течение года. Рыбы в зимнюю и летнюю межень собираются в ямах с максимальной глубиной 4 – 5 м. В связи с этим создается скученность рыб и возможность передачи паразитов с прямым циклом развития.

3.4.1. Паразиты-вселенцы

Особенность большинства случаев естественного расселения пресноводных животных и растений заключается в строгой его приуроченности к бассейнам рек как основных магистралей, по которым происходит расселение. Этот путь является основным и для случайных антропогенных интродукций, связанных с пассивными перемещениями животных на днищах судов и с балластными водами. Зарегулирование рек, в особенности создание водохранилищ и соединение ранее независимых речных бассейнов каналами, существенно облегчили процесс расселения для многих видов пресноводных организмов. Начатое еще в XVII веке преобразование гидрографии бассейна Волги, особенно интенсивно осуществлявшееся во второй половине XX века, к настоящему времени обусловило превращение Волги в крупнейшую транзитную реку, направляющую связавшую бассейны Черного, Каспийского, Белого и Балтийского морей.

Отмечаются два основных потока естественного расселения видов в Волге – северный (из бассейнов Белого и Балтийского морей) и южный, понто-каспийский (из бассейнов Каспийского и Черного морей). При этом северный поток представлен небольшим количеством видов. Понто-каспийский поток значительно богаче в видовом отношении, и среди этих видов высока доля типично морских. Различие северного и южного потоков обусловлено тремя основными факторами, развитие которых было обусловлено зарегулированием – повышением температуры водных масс, изменением минерализации и нарастающей эвтрофикацией.

Бассейн Верхней Волги, расположенный на границе двух климатических зон и характеризующийся наличием такого полностью лимновидного водоема, как Рыбинское водохранилище, непосредственно соединенного с реками бассейнов Балтийского и Белого морей, в настоящее время выступает в качестве своеобразной зоны аккумуляции вселенцев, а также области интеграции северных и понто-каспийских гидробионтов.

Обширные мелководья способствуют развитию планктона и бентоса, среди которых многие организмы являются промежуточными хозяевами паразитов рыб. Образовавшиеся в ходе затопления многочисленные торфяные острова привлекали чаек для гнездования, которые являются промежуточными хозяевами для таких паразитов рыб, как *Ligula*. Отмечено проникновение в водоем южной формы *Digamma interrupta* и увеличение инвазированности рыб *Ligula intestinalis* [198, 234, 244].

Формирование единой гидрографической сети, объединяющей арктические и бореальные водоемы, способствовало проникновению рыб и их паразитов с севера на юг. Создание Волго-Балтийской водной системы соединило Верхнюю Волгу с рядом крупных озер Северо-Запада России. В результате этого из озера Белое в Рыбинское водохранилище проникла цестода *Eubothrium rugosum* – специфичный паразит налима. Из Белого озера вместе с белозерской ряпушкой в Рыбинское водохранилище проник и другой вид цестод – *Triaenophorus crassus*, дефинитивным хозяином которого является щука.

Иммигранты, проникающие в водохранилище естественным путем, появляются только после завершения процесса формирования сообщества гидробионтов. Заселение водохранилища иммигрантами стало возможным только спустя 10–30 лет после его создания.

Широкий лентец (*Diphyllbothrium latum*), относящийся к арктическому пресноводному комплексу, распространился в систему Волго-Балта в далеком прошлом в связи с освоением территории древними племенами. Создание каскада водохранилищ в бассейне Волги стало причиной высокого уровня зараженности рыб плероцеркоидами широкого лентеца, в том числе и в Рыбинском водохранилище [10].

В конце 1970-х годов сотрудники Гельминтологической лаборатории в ходе фаунистических исследований паразитов рыб в Рыбинском водохранилище у плотвы и леща впервые обнаружили вселенца *Aspidogaster limacoides*, представителя каспийской фауны [68].

Вселение видов живых организмов в новые акватории в настоящее время определяется как процесс биологических инвазий, а сами виды в этом случае принято называть «вселенцами» или «чужеродными». *Aspidogaster limacoides* является представителем каспийской фауны и до начала гидростроительства встречался в Волге до Казани, а в Рыбинском обнаружен в 1978 году. Проникновение *A. limacoides* в Верхнюю Волгу шло двумя путями: из Куйбышевского водохранилища вверх по каскаду, а также через реку Оку и канал им. Москвы. Появление этого паразита связано с проникновением в водохранилище моллюска рода *Dreissena*, который является его облигатным окончательным хозяином. Рыбы заражаются им, поедая дрейссену, и выполняют функцию постциклических дефинитивных хозяев этого паразита. В Рыбинском водохранилище дрейссена достигла массового развития в 1960-е годы, что создало благоприятные условия для жизни и распространения паразита. В настоящее время здесь *A. limacoides* инвазирует плотву, густеру, язя и леща.

Виды вселенцы могут вытеснять или сильно угнетать аборигенные виды в силу своей биологической агрессивности, более высокой конкурентной способности, большего адаптивного потенциала. Решение проблемы биологических инвазий оценивается как глобальный фактор мирового развития [68].

Происходит вселение в озеро Кубенское новых видов гидробионтов. Двустворчатый моллюск *Dreissena polymorpha* проник в озеро Кубенское, прикрепившись к днищам судов, проходящих по Волго-Балту и Северодвинской водной системе. На подводных предметах он образует большие друзы. Этот моллюск отмечен как промежуточный хозяин трематод.

3.4.2. Интродукция рыб

Интродукция рыб является одним из самых действенных способов улучшения рыбопродуктивности водоемов. Общие закономерности в изменении паразитофауны рыб при акклиматизации были выявлены В. А. Догелем [41, 42, 45]. У акклиматизированных животных в новых условиях происходит

сильное обеднение паразитофауны. Наряду с полной или частичной потерей паразитов, свойственных рыбам в материнском водоеме, у акклиматизированных рыб в заселяемом водоеме отмечается появление новых паразитов. Многочисленные факты по динамике паразитофауны при интродукции рыб обобщены в статьях Г. К. Петрушевского и О. Н. Бауэра [168], О. Н. Бауэра и Ю. А. Стрелкова [17] и др.

Судак в крупных озерах Северо-Запада России является ценной промысловой рыбой и объектом акклиматизации. В 1935–36 гг. он был переселен из озера Белое в Кубенское, а в 1987 г. из озера Кубенское в озеро Воже.

Мы изучили влияние акклиматизации на формирование паразитофауны судака, привезенного из озера Белое в озеро Кубенское в 1934–36 гг. По данным И. С. Титенкова [232] для интродукции было перевезено 2000 производителей. Судак в озере Кубенское прижился и размножился, а также приобрел более хорошие вкусовые качества и жирность по сравнению с белозерским судаком. Промысловый лов судака в озере Кубенское начат в 1952 г., в 1953 г. уловы судака составили 38 ц (1,3% от общего улова). В 1955–60 гг. Е.С. Кудрявцева исследовала 25 экз. судака и обнаружила 7 видов паразитов.

В 1985–93 гг. нами было обследовано 521 экз. судака разного возраста и обнаружено 49 видов паразитов. Судак в озере Кубенское приобрел новые виды, не отмеченные у него в озере Белое. Основные факторы, влияющие на формирование паразитофауны судака следующие:

- состав ихтиоценоза;
- плотность популяций близкородственных рыб (окунь, ерш), передающих вселенцу паразитов при ихтиофагии, а также через воду;
- изменение доминанты в питании судака;
- видовое разнообразие и численность промежуточных и окончательных хозяев гельминтов (планктон, бентос, ихтиофаги);
- ихтиопаразитологическая ситуация в озере.

Обогащение паразитофауны судака произошло в связи с изменением условий обитания. Формирование паразитофауны в новом водоеме происходит медленно, спустя 68 лет у судака в озере Кубенское сформировалась паразитофауна, по видовому составу значительно отличающаяся от паразитофауны судака в озере Белое. В озере Кубенское отмечен 21 вид, не найденный у судака в озере Белое. Число общих видов у судака озер Кубенское и Белое – 20 (табл. 3.65). Экстенсивность и интенсивность заражения судака одними и теми же видами паразитов в озерах Белое и Кубенское не одинаковы.

Таблица 3.65

Изменение числа видов паразитов у судака в связи с интродукцией

Годы исследований	Оз. Белое	Оз. Кубенское
1931 – 1993 гг.	23	
1960 г.		7
1985 – 1993 гг.		41

Обогащение паразитофауны произошло как за счет специфичных, так и за счет широко распространенных в озере Кубенское видов паразитов. Увеличение разнообразия паразитофауны кубенского судака происходит главным образом за счет личинок трематод (18 видов).

Что касается судака озера Воже, то его гельминтофауна через 5 лет после вселения представлена лишь 4 видами (табл. 3.66).

Таблица 3.66

**Число видов паразитов судака разного возраста
в озерах Кубенское и Воже**

Озеро	Год исследования	Возраст рыб	
		Двухлетки	Трехлетки
Кубенское	1960		7
	1985–1993	13	29
Воже	1990–1993	2	4

Примерно то же отмечала Е. С. Кудрявцева [112] спустя четверть века после вселения судака в озеро Кубенское, у которого она обнаружила 7 видов паразитов. Типологическое сходство озер Кубенское и Воже и сходство их паразитофауны позволяет предположить, что паразитофауна вожской популяции судака сформируется в течение 50–60 лет после его интродукции.

При всех работах по акклиматизации рыб необходимо учитывать опасность эпизоотий. Все перевозки рыб и особенно перевозки рыб разных возрастов, начиная от стадии сеголетков и кончая производителями, требуют серьезного ихтиопаразитологического контроля [46].

3.4.3. Влияние загрязнения водоемов на паразитов рыб

В настоящее время для оценки общей роли антропогенного фактора на состояние ихтиоценоза озера невозможно ограничиться лишь теми сторонами деятельности человека, которые непосредственно влияют на него (интродукция, промысел и любительский лов). Важное значение имеет также химическое загрязнение и состояние рек, впадающих в озеро Кубенское. К числу таких относится река Пельшма, впадающая в р. Сухону в 25 км от её истока. Сброс сточных вод предприятий целлюлозно-бумажной промышленности имеет значение не только для речных биоценозов, но и для озера Кубенское, так как в период весеннего паводка Присухонская низина заполняется водой, которая поступает в озеро Кубенское в течение 3 недель.

Исследования реки Пельшмы, проведенные Вологодской лабораторией ГосНИОРХ в 1988 г., показали, что на протяжении 15 лет сброса сточных вод «Соколубмпрома» река Пельшма полностью потеряла свое рыбохозяйственное значение; в 1988 г. погибло 28741 кг рыбы, в том числе язь, щука, карась, окунь, плотва.

Река Пельшма является левым притоком реки Сухоны, в которую впадает 42 реки и ручья. Водосбор реки располагается на Присухонской низине. Наивысший уровень половодья наблюдается в последней декаде апреля – пер-

вой декаде мая. С момента ввода в эксплуатацию коллектора в 1974 г. сточные воды ПО «Соколбумпром» практически без очистки сбрасывались в Пельшму. С 1976 г. стала проводиться нейтрализация стоков. В октябре 1983 г. был включен комплекс биологической очистки, и содержание загрязняющих веществ в промстоках оказалось с превышением ПДК: фенолов в 15 раз, метилового спирта в 31 раз, ионов аммония в 1,6 раза, БПКполн. – в 14 раз. Содержание кислорода в воде с июня по сентябрь равняется нулю, а в остальные месяцы, исключая время паводка и осенних дождей, значительно ниже предельно допустимого. Процессы самоочищения в реке нарушены, и загрязненная вода поступает в р. Сухону почти не очищаясь. Химический состав воды р. Пельшмы после сброса промстоков «Соколбумпрома» свидетельствует о значительном превышении ПДК взвешенных веществ, аммонийного азота, свободного аммиака, фенолов, лигносульфонатов, формальдегида, метилового спирта, фурфурола, танинов, СПАВ, H_2S ; значение БПК₅, БПК₂₀, ХПК (биохроматная окисляемость) больше предельно допустимых в 15,6 – 23,2 раза; содержание кислорода не превышает 7,9 мг/л (65% нормального насыщения), падая в летние месяцы до нуля; прозрачность воды не превышает 15 см. По характеристикам воды р. Пельшма ниже сброса промстоков не пригодна для жизни водных животных.

В районе сброса сточных вод ПО «Соколбумпром» и на участках ниже по течению зоопланктон отсутствует. Причиной гибели зоопланктеров является острая токсичность сточных вод, превышение предельно допустимых концентраций ряда соединений, перечисленных выше. Количественные показатели зообентоса резко снижаются. Из состава донной фауны совершенно исчезают моллюски, ручейники, поденки, вислокрылки и многие другие группы водных животных. Среди гидробионтов на загрязненном участке реки отмечены 3 вида хирономид, 1 вид олигохет, 1 вид гелеид и личинки бабочниц – показатели экстремального загрязнения. Средняя численность и биомасса гидробионтов на загрязненном участке реки составили 82 экз./м² и 0,29 г/м². Таким образом, в результате сброса сточных вод ПО «Соколбумпром» на участке реки ниже сброса происходит резкое обеднение видового состава зоопланктона и зообентоса, а также исчезновение и гибель многих групп гидробионтов. Происходит разрушение экосистемы р. Пельшмы: отсутствие водорослей, зоопланктона и зообентоса приводит к нарушению процессов самоочищения воды, трофических взаимоотношений, к утрате водоемом рыбохозяйственной и рекреационной ценности. Стоки предприятий ЦБК чрезвычайно токсичны для рыб. Наиболее чувствительными к загрязненной стоками ЦБК воде является плотва и уклейка. Лещ очень плохо чувствует себя в воде, содержащей большое количество взвешенных веществ, особенно целлюлозных волокон. Наиболее выносливыми являются окунь и щука.

Значительное отрицательное воздействие химических веществ на фауну водоема вызывает также гибель икры, личинок, мальков и взрослых рыб. Наблюдается нарушение физиологических показателей рыб.

Естественными компонентами водного биоценоза являются паразиты рыб, подвергающиеся непосредственному воздействию токсических веществ (свободноживущие стадии), так и опосредованно (через хозяина). Сведений о воздействии химических веществ ЦБК на озерную экосистему недостаточно. Опубликованные материалы Л. В. Аникиевой [2] свидетельствуют о том, что у рыб в зоне сильного загрязнения Выгозера сточными водами ЦБК происходит уменьшение численности и видового состава гельминтов у большинства исследованных рыб. Подробные исследования ихтиопаразитофауны в зоне действия стоков предприятий разных отраслей промышленности были проведены на Камских водохранилищах [103]. Отмечается уменьшение общего количества видов, снижение зараженности эктопаразитами (рачками, глохидиями, пиявками, апиозомами, триходинами, водяными клещами), цестодами, скребнями, нематодами и возрастание численности паразитов, относящихся к родам *Diplostomum*, *Ichthyocotylurus*, *Caryophyllaeus*. В Рыбинском водохранилище в результате аварийного сброса промстоков металлургического комбината отмечалось уменьшение видового разнообразия паразитов, появление уродливых форм моногеней; уровень зараженности гвоздичниками сохранялся [117, 119, 120].

Мы исследовали 135 экз. рыб, отобранных на фильтрах №3 и №10 коллектора ЦБК «Соколбумпром» 10–25 января 1991 г. и 24–25 июня 1991 г. Все рыбы были сеголетками.

В паразитофауне ерша (исследовано 66 экз.) обнаружено 6 видов паразитов: *Ichthyocotylurus variegatus*, *I. platycephalus*, *Ripidocotyle campanula*, *Proteocephalus cernuae*, *Dyphyllobotrium latum*, *Crepidostomum farionis*. В большинстве случаев это единичные заражения, за исключением *I. variegatus* (21,2%, 1–101 экз., индекс обилия 14,2). По сравнению со списком паразитов рыб ерша озера Кубенского и верхнего течения р. Сухоны, до впадения р. Пельшмы, отмечается резкое уменьшение видового состава паразитофауны и уровня зараженности рыб [202].

Зараженность окуня (исследовано 39 экз.) также свидетельствует об угнетении паразитофауны и обеднении ее видового состава. Обнаружено лишь 7 видов гельминтов: *I. variegatus*, *P. percae*, *R. campanula*, *D. latum*, *Apatemon annuligerum*, *Triaenophorus nodulosus*, *Camallanus lacustris*. Уровень зараженности всеми видами паразитов очень низкий, в основном отмечены единичные случаи заражения.

У судака (исследовано 28 экз.) обнаружено лишь 3 вида гельминтов: *P. percae*, *T. nodulosus*, *I. variegatus*, *A. lucii*, *C. lacustris*. 7 экземпляров *Metorchis xanthosomus* обнаружено у одной уклейки.

У одного налима обнаружены *Acanthocephalus lucii* (1 экз.) и *T. nodulesus* (1 экз.).

Обеднение паразитофауны исследованных рыб, несомненно, связано с загрязнением р. Пельшмы промстоками ЦБК. Об этом свидетельствует отсутствие моногеней и рачков, характерных для рыб этого возраста. Паразиты, развивающиеся с участием планктонных и бентосных организмов, встречаются

ся в большинстве случаев единично, что согласуется с данными по изменению зоопланктона и зообентоса под воздействием сбросов ЦБК.

В литературе имеются сведения об изменении численности паразитов рыб в связи с промышленными и бытовыми загрязнениями водоемов. Эти факты отмечали в Карелии [1, 2, 5], в Белом озере [21, 22], в Рыбинском водохранилище [66, 117, 119]. Установлено, что реакция разных групп паразитов на антропогенное загрязнение различной природы не однозначна: снижается в одних случаях и увеличивается в других уровень зараженности, обнаруживаются более часто особи с асимметричным развитием прикрепительного аппарата, что может быть следствием мутагенного воздействия на паразита токсических веществ в его онтогенезе; изменяется плодовитость паразитов. В тех водоемах, где осуществляется биомониторинг, такие изменения могут использоваться в качестве биоиндикаторов, достаточно точно отражающих экологическое состояние водоема, т.к. паразиты наиболее чутко реагируют на изменения окружающей среды [275].

Более устойчивы к загрязнениям паразиты со сложным циклом развития, промежуточными хозяевами которых служат бентические организмы (олигохеты, хирономиды, моллюски) – *Caryophyllaeus laticeps*.

Вследствие крупной аварии на очистных сооружениях Череповецкого металлургического комбината в 1987 г., в результате которой в Шекснинский плес Рыбинского водохранилища поступил большой объем концентрированных сточных вод коксохимического производства, содержащих фенол, нафталин, нефтепродукты, а затем произошел аварийный выброс концентрированной серной кислоты, высвободившей тяжелые металлы: свинец, кадмий, медь, хром, накопившиеся в донных отложениях, в экосистеме Рыбинского водохранилища произошли изменения в структуре и численности сообществ бактерий, водорослей, высшей водной растительности, зоопланктоне, бентосе и ихтиофауне [235].

Отмечалось значительное снижение в зараженности леща в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища в 1988–1991 гг. эктопаразитами рыб: моногенейми р. *Dactylogyrus*, ракообразными *Ergasilus sieboldi* и пиявками *Caspiobdella fadejewi*. Вместе с тем, отмечается высокий уровень зараженности *Diplozoon paradoxum* и редукция прикрепительных клапанов.

D. paradoxum обладает высокой устойчивостью к загрязнениям. *D. paradoxum* реагирует на химические загрязнения появлением уродств клапанов – 4:3, 4:1, 4:0, 3:3 [66, 117]. В октябре 1992 г. у плотвы (7%; 1; 0,07), отловленной в центральной части Белого озера, мы также находили *Paradiplozoon rutili* с асимметричными клапанами (с тремя клапанами вместо четырех).

Исследования паразитофауны рыб в акватории, несущей промышленные загрязнения, показывают различную норму реакции паразитических организмов на антропогенное воздействие. Такие виды, как *Diplozoon paradoxum* и *Caryophyllaeus laticeps*, обладают высокой устойчивостью к загрязнению и

могут быть использованы в качестве биоиндикаторов антропогенного загрязнения и санитарно-экологического состояния водоема [117].

Накопление тяжелых металлов в гидробионтах может быть использовано для мониторинговых наблюдений за динамикой промышленных загрязнений. В 1997 г. в составе экспедиции Института биологии внутренних вод АН РАН под руководством В. И. Козловской мы изучали паразитов рыб Шекснинского водохранилища. В тканях рыб были обнаружены тяжелые металлы, превышающие ПДК. Паразиты накапливают ядовитые вещества быстрее и в больших количествах, т. к. интенсивнее питаются. Исследования В. В. Петровой [162] показывают, что паразитов можно использовать как дополнительные маркеры, отражающие состояние акватории, поскольку в них накапливаются тяжелые металлы быстрее, чем в тканях рыб. Наиболее высокие показатели в накоплении тяжелых металлов в тканях паразитов, превышающие ПДК в 40 раз, отмечены у нематод *Camalanus lacustris*, обнаруженных в кишечнике окуня.

Глава 4. ГЕЛЬМИНТЫ ЗЕМНОВОДНЫХ

4.1. Систематический обзор

У амфибий Вологодской области зарегистрировано 22 вида гельминтов из трех классов (табл. 4.1). В составе гельминтофауны доминируют трематоды, составляя 63,6%, среди них 2 вида в личиночном состоянии. Среди нематод отмечены только геонематоды. Скребни и цестоды не выявлены. Сравнительно бедный состав гельминтофауны амфибий обусловлен тем, что они находятся вблизи северной границы ареала [201].

Таблица 4.1

Гельминтофауна земноводных Вологодской области

Вид	Тритон обыкновенный	Лягушка травяная	Лягушка остромордая	Жаба серая
Monogenea				
<i>Polystoma integerrimum</i>		+		
Trematoda				
<i>Gorgoderia cygnoides</i>		+		
<i>G. varsoviensis</i>		+		
<i>Gorgoderina vitelliloba</i>		+		
<i>Diplodiscus subclavatus</i>		+		
<i>Haplometra cylindracea</i>		++	+	
<i>Opisthioglyphe ranae</i>		+		
<i>Pneumonoeces variegatus</i>		+		
<i>P. asper</i>		+	+	
<i>Skrjabinoeces volgensis</i>		+		
<i>Pleurogenes claviger</i>		++		++
<i>Pleurogenoides medians</i>		+	+	
<i>Prosotocus confusus</i>		+		
<i>Strigea sphaerula</i> , larvae		+		
<i>Alaria alata</i> , larvae		+		

Nematoda				
<i>Rhabdias bufonis</i>		+++	+	+++
<i>Oswaldocruzia filiformis</i>	++	+++	+	+++
<i>Chabaudgolvania terdentatum</i>	+			
<i>Aplectana acuminata</i>		++	+	++
<i>Cosmocerca ornata</i>		++	+	+++
<i>Neoxysomatium brevicaudatum</i>		++		+
<i>Neorailleitnema praeputiale</i>		++		+
Всего	2	21	7	7

* + - зараженность до 10%,

++ - зараженность от 10 до 40%,

+++ - зараженность более 40%.

Только в Устюженском районе (р. Молога, Волжский бассейн) отмечены трематоды *Diplodiscus subclavatus* (8,06%) с высокой интенсивностью заражения (1 - 228 экз., средняя 69,2), а также *Gorgoderia cygnoides* в единичном случае.

4.2. Фаунистический анализ

Тритон обыкновенный *Lissotriton vulgaris* (L.)

В Вологодской области широко распространенный, обычный, местами многочисленный вид. Экологически пластичен. Населяет лиственные и хвойно-мелколиственные леса с березой, осиной, ольхой, кустарниковые заросли, селитебные территории (окраины населенных пунктов, огороды, дачные участки при наличии кустарников, деревьев, прудов).

У тритона обыкновенного зарегистрировано 2 вида нематод: *Oswaldocruzia filiformis* (25,8%, 1-11 экз., ср. 3,4) и *Chabaudgolvania terdentatum* (2 экз. у 1), специфичная для этого вида, отмеченная лишь в западных районах Украины, Белоруссии и в Чехословакии [210].

Лягушка травяная *Rana temporaria* L.

В Вологодской области широко распространенный, многочисленный вид. Экологически пластичный вид. Населяет хвойные, хвойно-мелколиственные и лиственные леса, кустарники, поляны, опушки, луга, окраины болот, полей, населенных пунктов.

У лягушки травяной зарегистрирован 21 вид (табл. 4.2). По числу видов в гельминтофауне травяной лягушки преобладают трематоды. Некоторые виды достигают высокого уровня зараженности (*Haplometra cylindracea*). Моногенез представлен лишь 1 видом. Основу гельминтофауны травяной лягушки составляют также и геонематоды. Наиболее распространены среди них *Rhabdias bufonis* и *Oswaldocruzia filiformis*. Личинки *Alaria alata* свидетельствуют об ее участии как промежуточного и резервуарного хозяина в циркуляции гельминтов, облигатных паразитов рептилий, птиц и млекопитающих.

Таблица 4.2

Гельминтофауна лягушки травяной

Вид	Экстенсивность инвазии, в %	Интенсивность инвазии
Monogenea		
<i>Polystoma integerrimum</i>	2,9	2(1-7)
Trematoda		
<i>Gorgoderia cygnoides</i>	0,26	1 экз.
<i>G. varsoviensis</i>	0,5	3(1-5)
<i>Gorgoderina vitelliloba</i>	1,2	4,8(1-10)
<i>Diplodiscus subclavatus</i>	1,3	69,2(1-223)
<i>Haplometra cylindracea</i>	31,8	3,6(1-45)
<i>Opisthioglyphe ranae</i>	0,26	1 экз.
<i>Pneumonoeces variegates</i>	1,8	2,5(1-4)
<i>P. asper</i>	0,8	3(1-5)
<i>Skrjabinoeces volgensis</i>	0,26	1 экз.
<i>Pleurogenes claviger</i>	13,5	17,9(1-150)
<i>Pleurogenoides medians</i>	1,3	3,2(1-7)
<i>Prosotocus confusus</i>	0,5	1,5(1-2)
<i>Strigea sphaerula</i> , larvae	0,26	2 экз.
<i>Alaria alata</i> , larvae	0,5	2-6 экз.
Nematoda		
<i>Rhabdias bufonis</i>	78,1	11,2(1-90)
<i>Oswaldocruzia filiformis</i>	70,7	7,5(1-50)
<i>Aplectana acuminata</i>	11,9	5,4(1-22)
<i>Cosmocerca ornata</i>	16,2	4,1(1-15)
<i>Neoxysomatium brevicaudatum</i>	12,5	7,8(1-37)
<i>Neorailletnema praeputiale</i>	6,1	1,8(1-7)

В 1968 г. в окрестностях г. Вологды было исследовано 45 экз. травяной лягушки (устн. сообщ. Е. С. Кудрявцевой); среди обычных видов гельминтов у 26,6% амфибий обнаружена множественная инвазия мезоцеркарий *Alaria alata* во всех внутренних органах. Хищные млекопитающие, поедающие амфибий, заражаются аляриозом.

Наши материалы подтверждают отмеченные Г. С. Марковым и М. Л. Рогозой [144] половые различия в зараженности травяной лягушки. Пищевая активность самцов амфибий значительно больше, чем самок, что отражается на зараженности их некоторыми видами гельминтов. Трематода *Pleurogenes claviger* у *R. temporaria* встречается у ♂ в 17,9% случаев, у ♀ в 7,3%; у *B. bufo* — ♂ — 22%, ♀ — 16,6%. Нематоды *Aplectana acuminata* (♂ — 14,5%, ♀ — 11,7%; ♂ — 33,3%, ♀ — 16,6%) и *Neoxysomatium brevicaudatum* (♂ — 18,4%, ♀ — 12,3%; ♂ — 11,1%, ♀ — 8,3%) соответственно.

Лягушка остромордая *R. arvalis* Nilsson

В Вологодской области широко распространенный, обычный вид. Экологическая пластичность высокая. Населяет леса различного типа, кустарники, поляны, луга, окраины полей, населенных пунктов (в отличие от травяной лягушки обитает в более сухих условиях).

У лягушки остромордой зарегистрировано 7 видов (табл. 4.3). В составе гельминтофауны остромордой лягушки нет видов, имеющих высокий уровень экстенсивности и интенсивности заражения. Преобладают геонематоды. Все обнаруженные у нее гельминты являются паразитами и других бесхвостых амфибий нашей фауны и отражают экологию этого хозяина, ведущего наземный образ жизни.

Таблица 4.3

Гельминтофауна лягушки остромордой

Вид	Экстенсивность инвазии	Интенсивность инвазии
Trematoda		
<i>Haplometra cylindracea</i>	1 из 8	4 экз.
<i>Pneumonoeces asper</i>	1 из 8	1 экз.
<i>Pleurogenoides medians</i>	1 из 8	3 экз.
Nematoda		
<i>Rhabdias bufonis</i>	6 из 8	1,2(1–2)
<i>Oswaldocruzia filiformis</i>	6 из 8	2,4(1–5)
<i>Aplectana acuminata</i>	4 из 8	4,7(4–6)
<i>Cosmocerca ornate</i>	1 из 8	9 экз.

Жаба серая *Bufo bufo* (L.)

В Вологодской области широко распространенный, обычный, местами многочисленный вид. Экологически пластичный вид. Населяет леса различного типа, предпочитая влажные участки с густой травянистой растительностью, луга, поляны, окраины полей, окраины населенных пунктов.

У жабы серой зарегистрировано 7 видов (табл. 4.4). Основу гельминтофауны жабы серой составляют геонематоды. Наиболее обычными и широко распространенными видами среди них являются *Rhabdias bufonis*, *Oswaldocruzia filiformis*, *Aplectana acuminata* и *Cosmocerca ornate*, зараженность которыми достигает максимальных показателей. Трематоды (половозрелые формы) – случайные паразиты этого хозяина, представлены единственным видом *Pleurogenes claviger*. Они являются облигатными паразитами водных амфибий. Таким образом, структура гельминтофауны жабы серой отражает особенности ее экологии как вида, ведущего наземный образ жизни.

Таблица 4.4

Гельминтофауна жабы серой

Вид	Экстенсивность инвазии	Интенсивность инвазии
Trematoda		
<i>Pleurogenes claviger</i>	17,4	6(1–15)
Nematoda		
<i>Rhabdias bufonis</i>	56,5	10,3(1–38)
<i>Oswaldocruzia filiformis</i>	69,5	5,5(1–22)
<i>Aplectana acuminata</i>	21,7	7,4(2–17)
<i>Cosmocerca ornata</i>	39,1	3,6(1–10)
<i>Neoxysomatium brevicaudatum</i>	8,7	1 экз.
<i>Neorailleitnema praeputiale</i>	4,3	1 экз.

4.3. Практическое значение изучения гельминтов земноводных

Актуальность изучения паразитофауны амфибий определяется практическим значением их в качестве истребителей вредных для сельского и лесного хозяйства животных. Они поедают огромное количество насекомых вредителей, переносчиков заболеваний и промежуточных хозяев паразитических червей: комаров, москитов, оводов, моллюсков. С другой стороны, многие виды земноводных составляют часть корма ценных пушных зверей и птиц, которые сильно влияют на колебания их численности. Земноводные являются одним из важных звеньев биоценозов [245].

Изучение гельминтов земноводных представляет хозяйственный интерес, поскольку они могут быть промежуточными хозяевами паразитов промысловых и домашних млекопитающих и птиц. Многие амфибии являются резервуарными хозяевами личиночных стадий гельминтов. Вследствие этого они играют определенную роль в эпидемиологии и эпизоотологии паразитарных болезней.

У травяной лягушки во внутренних органах повсеместно обнаружены 2 вида мезоцеркарий *Alaria alata* и *Strigea sphaerula*, имеющих эпизоотологическое значение.

В 1953–1975 гг. В. А. Савинов [212, 213] изучал в Вологодской и Тверской областях резервуарный (паратенический) паразитизм трематод, используя *A. alata* как модельный объект. Экспериментальными исследованиями он доказал возможность заражения многих видов животных. В биоценозах пищевые и пространственные связи создают экологические условия для попадания личинок в различных животных и завершения жизненного цикла алярий.

Амфибии служат модельными объектами для изучения различных вопросов экологии гельминтов. О межвидовых отношениях в паразитоценозе легких травяной лягушки было описано Г. С. Марковым [137]. Антагонизм *Haplometra cylindracea* и *Fasciola hepatica* в малом прудовике экспериментально установила Т. М. Будалова [27]. *H. cylindracea* значительно сдерживает развитие фасциолы при одновременном развитии в малом прудовике, т.е. в природе имеет место межвидовой антагонизм. Таким образом, *H. cylindracea* выступает в роли агента биологической борьбы с фасциолезом. Фоновый вид – лягушка травяная заражена *H. cylindracea* до 67% [28].

Перспективным методом борьбы с фасциолезом является поиск естественных конкурентов *F. hepatica*. Таковой является легочная трематода лягушек *H. cylindracea*, которая также как и фасциола, в личиночном состоянии развивается в малом прудовике. Фасциолез крупного и мелкого рогатого скота отмечен почти во всех районах Вологодской области, зараженность составляет от 30 до 92,5%.

В последние десятилетия численность лягушек в условиях культурного ландшафта снижается. Амфибии наиболее чувствительны к химическим загрязнениям водоемов и гибнут в больших количествах, не завершив метаморфоз.

Крупный и мелкий рогатый скот экологически связан с биотопами малых водоемов, часто расположенных на пастбищах и используемых для водопоя. Здесь и происходит заражение скота, в печени которого фасциола достигает половой зрелости. Таким образом, использование химических средств защиты растений и удобрений, которые в условиях пересеченной местности попадают в малые водоемы, является фактором, нарушающим равновесие в системе: крупный и мелкий рогатый скот – фасциола > малый прудовик < гаплоглометра – лягушка. Исключение последнего звена в цепи, а вместе с ним и предпоследнего, открывает «зеленую улицу» фасциолезу [29].

Анализ гельминтофауны земноводных позволяет выявить некоторые экологические особенности. Зараженность травяной лягушки гельминтами в различных районах исследования не одинакова. В районах с высокой антропогенной нагрузкой (г. Вологда, г. Сокол, поселок Шексна, поселок Сямжа) видовое разнообразие гельминтов составляет 3–4 вида, что в 4–5 раз меньше по сравнению с Устюженским и Великоустюгским районами, где обнаружено 13–15 видов. В составе гельминтофауны загрязненных районов отмечается значительная редукция трематодного компонента, что отмечалось нами ранее [193].

Амфибии – важнейший компонент фауны, имеющий многосторонние связи в наземных и водных биоценозах, должны охраняться. При разработке природоохранных мероприятий необходимо учитывать, что в условиях пересеченной местности с пастбищ и ферм в водоемы попадают яйца фасциолы, что способствует сохранению и поддержанию очагов фасциолеза.

Сравнительно бедный состав гельминтофауны исследованных видов амфибий вероятно можно объяснить более низкими средними температурами по сравнению с южными территориями страны, что обуславливает уменьшение численности промежуточных хозяев трематод, слабую выживаемость яиц геонематод. Вологодская область находится в зоне усиленного антропогенного загрязнения, что сказывается на состоянии экосистем. Пересеченный рельеф способствует смыванию удобрений и ядохимикатов с сельхозугодий в пониженные участки, заполненные водой, где размножаются амфибии. Поймы крупных водоемов в течение длительного времени остаются затопленной водой, что является также причиной гибели многих видов моллюсков, в которых развиваются трематоды амфибий.

Глава 5. ГЕЛЬМИНТЫ ЧАЙКОВЫХ ПТИЦ

5.1. Систематический обзор

Систематический список гельминтов чайковых птиц представлен 55 видами, которые относятся к 2 типам, 3 классам, 10 отрядам, 22 семействам и 32 родам (табл. 5.1).

Таблица 5.1

Список гельминтов чайковых птиц озера Кубенское
(экстенсивность инвазии: + – менее 10%, ++ – от 10 до 25%,
+++ – от 25 до 50%, ++++ – более 50%)

Вид	Чайка озерная	Чайка сизая	Чайка серебри- стая	Чайка малая	Крчка речная	Крчка черная
Cestoda						
1. <i>Ligula intestinalis</i>			+++			
2. <i>Paricterotaenia porosa</i>	+++	+++	+++	++	+	++
3. <i>P. dodecacantha</i>	+	+		++		
4. <i>P. inversa</i>	+					
5. <i>P. sternina</i>					+	
6. <i>Anomotaenia larina</i>	+					
7. <i>Aploparaksis larina</i>	+	++	++	+		
8. <i>A. sovieticus</i>	+	+		+		
9. <i>Wardium fusa</i>	+	++	++			
10. <i>W. spasskii</i>		+		+++	+	++
Trematoda						
11. <i>Clinostomum complanatum</i>	+	+				
12. <i>Echinostoma revolutum</i>	+	+				
13. <i>Echinopariphium recurvatum</i>	+	+				
14. <i>E. aconiatum</i>						+
15. <i>Echinochasmus mordax</i>			+			
16. <i>Mesorchis pseudoechinatus</i>		+	++		+	
17. <i>M. denticulatus</i>				+		
18. <i>Plagiorchis elegans</i>	++	++	++	+++	++	+
19. <i>P. laricola</i>	+	++	++	++		++
20. <i>P. maculosus</i>	+		+		+	
21. <i>Microphallus excellesus</i>			+			
22. <i>Prosthogonimus ovatus</i>	+	+				+
23. <i>Tanaisia fedtschenkoi</i>	+	+	++	+++	+	++
24. <i>Metorchis xanthosomus</i>	+	+	++			++
25. <i>Pachytrema calculus</i>	+				+	
26. <i>Apophallus muehlingi</i>		+	++			
27. <i>Cryptocotyle concavum</i>			+		+	
28. <i>C. lingua</i>	+					+
29. <i>Knipowitschiatrema nicolai</i>			+			
30. <i>Tetracladium sternae</i>					+	
31. <i>Renicola lari</i>	+	+	++	++	+	++
32. <i>R. paraquinta</i>	+	+			+	

33. R. sp.				+		
34. Diplostomum chromatophorum	+	+	+			
35. D. commutatum	+	+	++	+	+	++
36. D. helveticum	+	+	+	+	+	
37. D. spathaceum	+++	++	+++	++	+	
38. D. volvens	+	+	+			
39. D. sp. 1		+	+			
40. Strigea falconis (L.)	+			+	+	
41. Ichthyocotylurus erraticus	+	+	++			
42. I. pileatus	+	+		+	+	++
43. I. platycephalus	+	+	++	+	+	
44. I. variegatus	+	++	+		+	
45. I. sp.			+		+	
Nematoda						
46. Thominx anatis	+	++	++	++	+	++
47. Th. contorta	+++	+++	++++	++++	+	++
48. Tetrameres skrijbini			+	+		
49. Paracuaria tridentata	+	+	+			
50. Rusguniella elongata		+		+		+
51. Cosmocephalus obvelatus				+		
52. Contraeacum spiculigerum		+	++		+	
53. C. rudolphi	+	+	++			
54. Porrocaecum ensicaudatum			+	+		
55. Nematoda gen. sp.				+		
Всего видов	34	34	33	24	23	15

Степень зараженности птиц отдельными видами гельминтов выражена в виде ряда показателей: первый обозначает экстенсивность инвазии (в %), второй – интенсивность инвазии (средняя, в скобках – минимальные и максимальные показатели), третий – индекс обилия.

Тип Plathelminthes Schneider, 1873

Класс Cestoda Rudolphi, 1808¹

Отряд Pseudophyllidea Carus, 1863

Семейство Ligulidae Claus, 1868

1. *Ligula intestinalis* (L., 1758)

На Кубенском озере обнаружена в кишечнике серебристой чайки – 31,6% / 4,8(1–11) / 1,52 в сентябре 1988, мае 1991, августе, сентябре 1995.

Отряд Cyclophyllidea Ben. in Braun, 1900

Семейство Dilepididae Fuhrmann, 1912

2. *Paricterotaenia porosa* (Rudolphi, 1810) Fuhrmann, 1932

Самый многочисленный вид цестод у чайковых птиц озера Кубенское. Обнаружен в кишечнике озерной чайки – 44,1% / 9,5(1–47) / 3,6 в июне, июле,

¹121

¹ Система цестод по Ryzhikov K.M., Rysavy B., Khohlova I.G., Tolkatcheva L.M., Korniyushin V.V. Helminths of Fish-Eating Birds of the Palearctic Region. P. 2. Cestoda and Acanthocephala. Academia Praga, 1985. 412 p. [283]

сентябре 1986, августе 1988, июне 1991, августе, сентябре 1995; сизой чайки – 28,57% / 3,9(1–11) / 1,11 в июле 1986, августе 1988, июне 1991, апреле, июле, сентябре 1995; серебристой чайки – 36,8% / 13,3(2–32) / 4,89 в мае 1991, июле, августе 1994, августе, сентябре 1995; малой чайки – 16,6% / 1,67(1–3) / 0,28 в мае 1991, 1995, августе 1994; речной крачки – 3,85% / 1,5(1–2) / 0,06 в августе 1988, 1995; черной крачки – 11,76% / 2,5(2–3) / 0,29 в июле 1994.

3. *P. dodecakantha* (Krabbe, 1869)

На озере зарегистрирована у озерной чайки – 5,9% / 5,5(3–8) / 0,32 в августе 1995; сизой чайки – 2,85% / 2(2) / 0,06 в августе 1995; малой чайки – 22,2% / 3(1–8) / 0,67 в июне 1986, августе 1994, июле 1995.

4. *P. inversa* (Rudolphi, 1819)

Обнаружена в кишечнике озерной чайки – 2,9% / 2(2) / 0,06 в августе 1995.

5. *P. sternina* (Krabbe, 1869)

Обнаружена в кишечнике речной крачки – 3,85% / 1,5(1–2) / 0,06 в июле 1986, 1995.

6. *Anomotaenia larina*

В кишечнике озерной чайки – 2,9% / 4(4) / 0,12 в мае 1995.

Семейство Hymenolepididae (Ariola, 1899)

7. *Aploparksis larina* Fuhrmann, 1921

Найдена в кишечнике озерной чайки – 8,8% / 5,7(3–10) / 0,5 в августе 1988, 1994, 1995; сизой чайки – 11,43% / 3,5(1–6) / 0,4 в августе, сентябре, октябре 1995; серебристой чайки – 15,79% / 30,3(2–81) / 4,79 в июле 1994, сентябре 1995; малой чайки – 5,55% / 2(2) / 0,11 в мае 1991.

8. *A. sovieticus* Deblock, Capron, Rose, 1960

Обнаружена в кишечнике озерной чайки – 8,8% / 12,7(4–29) / 1,12 в июне 1986, августе 1988; сизой чайки – 8,57% / 1,3(1–2) / 0,11 в июле 1986, августе 1988, мае 1995; малой чайки – 5,55% / 1(1) / 0,05 в августе 1994.

9. *Wardium fusa* (Krabbe, 1869) Spassky, 1961

Найдена в кишечнике озерной чайки – 8,8% / 11,7(9–16) / 1,03 в июне 1986, августе 1995; сизой чайки – 11,43% / 7,7(1–16) / 0,88 в августе 1988, 1994, сентябре 1995; серебристой чайки – 15,79% / 18,0(4–33) / 2,84 в мае 1991, июле 1994.

10. *W. spasskii* Schigin, 1961

Обнаружена в кишечнике сизой чайки – 8,57% / 7,3(1–18) / 0,63 в июле 1991, 1994, мае 1995; малой чайки – 27,8% / 2,4(1–5) / 0,67; речной крачки – 1,92% / 1(1) / 0,02; черной крачки – 11,76% / 2(1–3) / 0,23 в июле 1986, 1995, мае 1991, августе 1994.

Класс Trematoda Rudolphi, 1808²

Подкласс Prosostomidea Skrjabin et Guschanskaja, 1962

² Система трематод дана по: Определителю трематод рыбоядных птиц Палеарктики. М.: Наука, 1985. 256 с.; Определителю трематод рыбоядных птиц Палеарктики (описторхиды, рениколиды, стригейды). М.: Наука, 1986. 216 с. [158, 159]

Отряд Clinostomida Odening, 1963

Семейство Clinostomidae Luhe, 1901

11. *Clinostomum complanatum* (Rudolphi, 1819)

В пищеводе озерной чайки – 2,9% / 14(14) / 0,41, сизой чайки – 2,85% / 2(2) / 0,06 в августе 1988.

Отряд Fasciolida Skrjabin et Schulz, 1937

Подотряд Echinostomatata Szidat, 1936

Семейство Echinostomatidae Dietz, 1909

12. *Echinostoma revolutum* (Frohlich, 1802) Dietz, 1909

Широкораспространенный вид у многих птиц и некоторых млекопитающих. На Кубенском озере обнаружен в тонком отделе кишечника у озерной чайки – 8,8% / 8,7 (3–15) / 0,76 в июне 1991, 1994, сизой чайки – 5,71% / 2(1–3) / 0,11 в августе 1988, сентябре 1995. Обнаружение вида у птенцов и молодой птицы свидетельствует о местном характере заражения.

13. *Echinoparyphium recurvatum* (Linstow, 1873)

Широкораспространенный паразит гусеобразных и других птиц. На озере отмечен в тонком кишечнике у озерной чайки – 8,8% / 21,3(6–31) / 1,88 в июле 1986, августе 1988, 1995; сизой чайки – 2,85% / 4(4) / 0,11 в августе 1988.

14. *E. aconiatum* Dietz, 1909

Найден в кишечнике черной крачки 5,88% / 4(4) / 0,23 в июле 1995.

Семейство Echinochasmidae (Odhner, 1911)

15. *Echinochasmus mordax* (Looss, 1899)

Отмечен у серебристой чайки – 5,26% / 7(7) / 0,37 в кишечнике в июле 1994.

16. *Mesorchis pseudoechinatus* (Olsson, 1876)

Обнаружен в кишечнике сизой чайки – 5,71% / 4(1–7) / 0,23 в июле 1986, августе 1995; серебристой чайки – 15,8% / 31,7(22–42) / 5,0 в июле 1994, августе 1995; речной крачки – 1,92% / 1(1) / 0,02 в мае 1994.

17. *M. denticulatus* (Rudolphi, 1802)

Найден единственный раз в кишечнике малой чайки – 5,55% / 3(3) / 0,17 в мае 1991.

Отряд Plagiorchida La Rue, 1957

Подотряд Plagiorchiata La Rue, 1957

Семейство Plagiorchiidae Luhe, 1901

18. *Plagiorchis elegans* (Rudolphi, 1802)

Широкораспространенный вид у рыбоядных птиц Кубенского озера. Обнаружен в кишечнике у озерной чайки – 17,6% / 55(10–164) / 9,7 в июне – июле 1986, августе 1995; сизой чайки – 14,28% / 18(2–39) / 2,6 в июне 1986, августе 1988, августе – сентябре 1995; серебристой чайки – 21,05% / 26,7(11–39) / 5,63 в мае 1991, июле 1994, сентябре 1995; малой чайки – 33,3% / 13,2(2–26) / 4,39 в июне – июле 1986, в мае 1991, в августе 1994; речной крачки – 11,54% / 12,3(5–28) / 1,42 в июне 1986, 1991, августе 1988, 1995, сентябре 1995; черной крачки – 5,88% / 18(18) / 1,06 в июле 1994.

19. *P. laricola* Skrjabin, 1924

Найден в кишечнике озерной чайки – 2,9% / 3(3) / 0,09 в августе 1995; сизой чайки – 11,43% / 18,7(3–38) / 2,14 в августе 1994, апреле 1995; серебристой чайки – 10,53% / 23(19–27) / 2,42 в сентябре 1995; малой чайки – 11,1% / 6,5(6–7) / 1,72 в июле 1995, августе 1994; черной крачки – 11,76% / 5(1–9) / 0,59 в июле 1994.

20. *P. maculosus* (Rudolphi, 1802)

Обнаружен в кишечнике у озерной чайки – 2,9% / 32(32) / 0,94 в августе 1995; серебристой чайки – 5,26% / 19(19) / 1,0 в августе 1995; речной крачки – 3,65% / 2,5(2–3) / 0,09 в июне 1986, августе 1988.

Семейство Microphallidae (Ward, 1901)

21. *Microphallus excelleus* (Nicoll, 1907)

Обнаружен единственный раз в кишечнике серебристой чайки – 5,26% / 5(5) / 0,26 в мае 1991.

Семейство Prosthogonimidae (Luhe, 1909)

22. *Prosthogonimus ovatus* Rudolphi, 1803

Найден в фабрициевой сумке у молодых озерной чайки – 5,9% / 5,5(3–8) / 0,32 в июле 1988, августе 1995; сизой чайки – 2,85% / 8(8) / 0,23 в июле 1991.

Подотряд Eucotylata Odening, 1960

Семейство Eucotylidae Skrjabin, 1924

23. *Tanaisia fedtschenkoi* Skrjabin, 1924

Широко распространен у чайковых птиц Кубенского озера. Отмечен в почках озерной чайки – 8,8% / 6,3(2–13) / 0,56 в августе 1988, 1995; сизой чайки – 8,57% / 5,33(1–13) / 0,46 в июле 1986, августе – сентябре 1995; серебристой чайки – 10,53% / 110,5(3–218) / 6,37 в августе – сентябре 1995; малой чайки – 27,8% / 10(3–21) / 2,78 в мае 1991, августе 1994, июле 1995; речной крачки – 5,77% / 64,3(2–189) / 3,71 в августе – сентябре 1995; черной крачки – 11,76% / 2,5(2–3) / 0,29 в мае 1991, июле 1994.

Отряд Opisthorchiida La Rue, 1957

Подотряд Opisthorchiata La Rue, 1957

Семейство Opisthorchiidae (Looss, 1899)

24. *Metorchis xanthosomus* (Creplin, 1846)

Найден в желчных протоках у озерной чайки – 8,8% / 6,3(1–13) / 0,56 в августе 1994, 1995; сизой чайки – 5,71% / 12,5(8–17) / 0,71 в сентябре 1995; серебристой чайки – 15,79% / 13,7(3–20) / 2,16 в сентябре 1988, 1995, июле 1994; черной крачки – 11,76% / 3,5(2–5) / 0,41 в августе 1988, июле 1994.

Семейство Pachytrematidae (Railliet, 1919)

25. *Pachytrema calculus* Looss, 1907

Вид обнаружен в печени озерной чайки – 5,9% / 1,5(1–2) / 0,09 в июне 1986, мае 1995; речной крачки – 1,92% / 1(1) / 0,02 в мае 1994.

Подотряд Heterophyata Morosov, 1955

Семейство Heterophyidae Odhner, 1914

26. *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1899)

Встречен в кишечнике сизой чайки – 2,85% / 3(3) / 0,08 в мае 1995; серебристой чайки – 10,5% / 21,5(21–22) / 2,26 в мае, сентябре 1995.

27. *Cryptocotyle concavum* (Creplin, 1825)

Обнаружен в кишечнике у серебристой чайки – 5,26% / 15(15) / 0,79 в мае 1991; речной крачки – 1,92% / 2(2) / 0,04 в мае 1994.

28. *C. lingua* (Creplin, 1825)

В кишечнике у озерной чайки – 2,9% / 3(3) / 0,09 в мае 1995; черной крачки – 5,88% / 3(3) / 0,18 в мае 1991.

Семейство Galactosomatidae Morosov, 1960

29. *Knipowitschiatrema nicolai* Issaitschikow, 1927

Трематода найдена в кишечнике серебристой чайки – 5,26% / 1(1) / 0,05 в мае 1991.

Семейство Tetraceladidae (Yamaguti, 1958) Cable, Connor et Balling, 1960

30. *Tetraceladum sternaе* Kulachkova, 1954

В кишечнике речной крачки – 1,92% / 1(1) / 0,02 в мае 1994.

Отряд Rencolidida La Rue, 1957

Семейство Rencolididae Dollfus, 1939

31. *Rencicola lari* Timon-David, 1933

Вид обнаружен в почках озерной чайки – 5,9% / 10,5(3–18) / 0,62 в июле 1986, августе 1995; сизой чайки – 8,57% / 9,3(1–21) / 0,8 в августе 1987, августе 1988, июле 1995; серебристой чайки – 10,53% / 11(4–18) / 1,16 в июле 1994, сентябре 1995; малой чайки – 16,6% / 4(1–7) / 0,67 в мае 1991, июле 1995; речной крачки – 5,77% / 12,7(2–28) / 0,73 в августе 1988, июле, августе 1995; черной крачки – 11,76% / 7(2–12) / 0,82 в июле 1994.

32. *R. paraquinta* Rajewsky, 1937

Найден в почках озерной чайки – 2,9% / 1(1) / 0,03 в июне 1986; сизой чайки – 2,85% / 1(1) / 0,03 в мае 1995; речной крачки – 1,92% / 13(13) / 0,25 в июле 1995.

33. *Rencicola* sp.

В почках малой чайки – 5,55% / 1(1) / 0,05 в июле 1995. Плохая сохранность экземпляра не позволила точно установить данный вид.

Отряд Strigeidida (La Rue, 1926)

Подотряд Strigeata La Rue, 1926

Семейство Diplostomidae (Poirier, 1886)

34. *Diplostomum chromatophorum* (Broun, 1931)

Найдена в кишечнике озерной чайки – 5,9% / 32(11–53) / 1,88 в августе 1995; сизой чайки – 5,71% / 25,5(18–33) / 1,46 в августе 1988; серебристой чайки – 5,26% / 158(158) / 8,31 в мае 1991.

35. *D. commutatum* (Diesing, 1850)

Вид обнаружен в кишечнике озерной чайки – 5,9% / 10,5(1–20) / 0,62 в июле 1986, августе 1995; сизой чайки – 5,71% / 36,5(31–42) / 2,08 в июле 1991, октябре 1995; серебристой чайки – 10,53% / 17,5(3–32) / 1,84 в июле 1994; малой чайки – 5,55% / 8(8) / 0,44 в августе 1994; речной крачки – 3,85% / 12,5(2–

23) / 0,48 в июле 1987, августе 1988; черной крачки – 17,65% / 6,6(1–11) / 1,18 в мае 1991.

36. *D. helveticum* (Dubois, 1929)

Найдена в кишечнике озерной чайки – 2,9% / 9(9) / 0,26 в августе 1985; сизой чайки – 8,57% / 28,7(2–81) / 2,46 в июне 1986, сентябре 1995; серебристой чайки – 5,26% / 13(13) / 0,68 в августе 1994; малой чайки – 5,55% / 10(10) / 0,55 в августе 1991; речной крачки – 1,92% / 11(11) 0,21 в августе 1991.

37. *D. spathaceum* (Rudolphi, 1819)

Обнаружена в кишечнике озерной чайки – 32,3% / 39,4(1–130) / 12,8 в июне, июле, сентябре 1986, августе 1988, 1995; сизой чайки – 22,86% / 23,5(1–106) / 5,37 в июле 1986, августе 1988, июле 1991, апреле, августе, сентябре 1995; серебристой чайки – 47,37% / 252,9(8–641) / 119,79 в сентябре 1988, мае 1991, июле 1994, августе, сентябре 1995; малой чайки – 11,1% / 8(1–15) / 0,89 в мае 1991, 1995; речной крачки – 3,85% / 3,5(2–5) / 0,13 в июле 1986, 1995.

38. *D. volvens* Nordmann, 1832

Трематода найдена в кишечнике озерной чайки – 5,9% / 5,5(1–10) / 0,32 в августе 1988, мае 1995; сизой чайки – 8,57% / 18,3(2–37) / 1,57 в августе, сентябре 1995; серебристой чайки – 5,26% / 32(32) / 1,68 в сентябре 1995.

39. *D. sp. I*

В кишечнике сизой чайки – 2,85% / 31(31) / 0,88 в сентябре 1995; серебристой чайки – 5,26% / 45(45) / 2,37 в сентябре 1995.

Семейство Strigeidae Railliet, 1919

40. *Strigea falconis* (L.) Szidat, 1928

Метацеркарии обнаружены на стенке пищевода, кишки озерной чайки – 8,8% / 5,7(3–8) / 0,5 в августе 1988, 1995; малой чайки – 5,55% / 18(18) / 1,0 в августе 1994; речной крачки – 3,85% / 12(5–19) / 0,46 в июле 1986.

41. *Ichthyocotylurus erraticus* (Rudolphi, 1809)

В кишечнике озерной чайки – 5,9% / 13,5(5–22) / 0,79 в июле 1988, июне 1994; сизой чайки – 5,71% / 7(1–13) / 0,4 в сентябре 1995; серебристой чайки – 10,53% / 62(12–112) / 6,53 в июле 1994, сентябре 1995.

42. *I. pileatus* (Rudolphi, 1802)

Обнаружена в кишечнике озерной чайки – 2,9% / 3(3) / 0,09 в июле 1988; сизой чайки – 8,57% 13(4–26) / 1,11 в августе 1984, июле 1991; малой чайки – 5,55% / 5(5) / 0,28 в июле 1995; речной крачки – 3,85% / 12(2–22) / 0,46 в июне 1991.; черной крачки – 11,76% / 7(3–11) 0,82 в июле 1995.

43. *I. platycephalus* (Creplin, 1825)

Трематода найдена в кишечнике, фабрициевой сумке озерной чайки – 8,8% / 6,7(3–13) / 0,59 в июле 1988, июне 1991, августе 1995; сизой чайки – 5,71% / 19(10–28) / 1,08 в июне 1991, августе 1995; серебристой чайки – 15,79% / 15,3(5–23) / 2,42 в июле, августе 1994, августе 1995; малой чайки – 5,55% / 18(18) / 1,0 в мае 1995; речной крачки – 5,77% / 10,5(1–18) / 0,4 в июле 1986, июне 1989, 1991.

44. *I. variegatus* (Creplin, 1825)

Найдена в заднем отделе кишечника озерной чайки – 8,8% / 19,3(3–38) / 1,7 в июне 1991, 1994; сизой чайки – 14,28% / 5,4(1–8) / 0,77 в августе 1988, июле 1991, июле, августе 1995; серебристой чайки – 5,26% / 8(8) / 0,42 в сентябре 1995; речной крачки – 1,92% / 8(8) / 0,15 в июне 1991.

45. *Ichthyocotylurus* sp.

В заднем отделе кишечника серебристой чайки – 5,26% / 31(31) / 1,63 в августе 1995; речной крачки – 1,92% / 1(1) / 0,02 в августе 1995.

Тип Nematelminthes Schneider, 1873

Класс Nematoda Rudolphi, 1898

Подкласс Adenophorea (Linstow, 1905) Chitwood, 1958

Отряд Trichocephalida (Skrjabin et Schulz, 1928) Spassky, 1953

Подотряд Trichocephalata Skrjabin et Schulz, 1928

Надсемейство Trichocephaloidea Spassky, 1954

Семейство Capillariidae Neveu-Lemaire, 1936

46. *Thominx anatis* (Schränk, 1790)

Широко распространена у чайковых птиц Кубенского озера. Найдена в желудке, кишечнике озерной чайки – 8,8% / 3,3(1–8) / 0,29 в сентябре 1986, августе 1988, 1995; сизой чайки – 11,43% / 7,25(2–14) / 0,83 в августе 1987, июле 1994, апреле, августе 1995; серебристой чайки – 21,05% / 17,0(4–32) / 3,58 в мае 1991, августе, сентябре 1995; малой чайки – 16,6% / 7,7(2–15) / 1,28 в июле 1986, августе 1994, мае 1995; речной крачки – 1,92% / 6(6) / 0,11 в августе 1995; черной крачки – 11,76% / 3(2–4) / 0,35 в июле 1994.

47. *Th. contorta* (Creplin, 1839)

Самая распространенная нематода среди исследованных птиц; обнаружена в пищеводе, железистом желудке озерной чайки – 38,2% / 5,4(1–32) / 2,06 в июне, июле, сентябре 1986, июле, августе 1988, июне 1991, августе, сентябре 1995; сизой чайки – 48,57% / 5,4(1–17) / 2,63 в июне, июле 1986, августе 1988, июне 1991, апреле, августе, сентябре, октябре 1995; серебристой чайки – 57,89% / 17,0(3–53) / 9,84 в сентябре 1988, июле, августе 1994, августе, сентябре 1995; малой чайки – 61,1% / 4,4(1–12) / 2,72 в июне, июле 1986, мае 1991, августе 1994, июле 1995; речной крачки – 7,69% / 1,7(1–2) / 0,13 в июле, августе 1995; черной крачки – 11,76 % / 4,5(3–6) / 0,53 в августе 1988, мае 1991.

Подкласс Secernentea (Linstow, 1905)

Отряд Spirurida Chitwood, 1933

Подотряд Spirurata Railliet, 1914

Надсемейство Spiruroidea Railliet et Henry, 1915

Семейство Tetrameridae Travassos, 1914

Подсемейство Tetramerinae Railliet, 1915

48. *Tetrameres skrijbini* Panova, 1926

Зарегистрирована в железистом желудке серебристой чайки – 5,26% / 4(4) / 0,21 в мае 1991; малой чайки – 5,55% / 10(10) / 0,55 в мае 1991.

Надсемейство Acuarioidea Sobolev, 1949

Семейство Acuariidae Seurat, 1913

Подсемейство Acuariinae Railliet, Henry et Sisoff, 1912

49. *Paracuaria tridentata* (Linstow, 1877)

Зарегистрирована в пищеводе озерной чайки – 2,9% / 2(2) / 0,06 в июле 1986; сизой чайки – 5,71% / 3(2–4) / 0,17 в апреле, мае 1995; серебристой чайки – 5,26% / 28(28) / 1,47 в мае 1991.

50. *Rusguniella elongata* (Rudolphi, 1819)

Обнаружена в желудке сизой чайки – 2,85% / 1(1) / 0,03 в сентябре 1995; в кишечнике черной крачки – 5,88% / 1(1) / 0,06 в июле 1994.

51. *Cosmocephallus obvelatus* (Creplin, 1825)

Найдена в стенке кишечника малой чайки – 5,55% / 53(53) / 2,94 в июле 1995.

Подотряд Ascaridata Skrjabin, 1915

Надсемейство Anisakidae Skrjabin et Karokhin, 1945

Семейство Anisakidae Skrjabin et Karokhin, 1945

Подсемейство Anisakinae Railliet et Henry, 1912

52. *Contracaecum spiculigerum* (Rudolphi, 1809)

Обнаружена в пищеводе, желудке сизой чайки – 5,71% / 2(1–3) / 0,11 в сентябре 1995; серебристой чайки – 10,53% / 4,5(2–7) / 0,47 в мае 1991, августе 1994; речной крачки – 1,92% / 1(1) / 0,02 в августе 1988.

53. *C. rudolphi* (Hartwich, 1964)

Найдена в кишечнике озерной чайки – 2,9% / 1(1) / 0,03 в июле 1986; сизой чайки – 2,85% / 1(1) / 0,03 в сентябре 1995; серебристой чайки – 10,53% / 3,5(3–4) / 0,37 в мае 1991, июле 1994.

54. *Porrocaecum ensicaudatum* (Zeder, 1800)

Обнаружена в кишечнике серебристой чайки – 5,26% / 2(2) / 0,1 в мае 1991; малой чайки – 5,55% / 2(2) / 0,11 в августе 1994.

55. *Nematoda* gen. sp.

Плохо сохранившаяся нематода найдена в мочеточнике малой чайки – 5,55% / 1(1) / 0,05 в июле 1995.

5.2. Фаунистический анализ

На озере Кубенское у чайковых птиц обнаружено 55 видов гельминтов. Доминируют по числу видов в целом и у каждого вида чайковых птиц трематоды, доля которых составляет 63,6% (табл. 5.2). Доля трематод в составе гельминтофауны варьирует от 50,0% у малой чайки до 73,9% у речной крачки; цестоды и нематоды составляют по 18,2% от общей гельминтофауны чайковых птиц. Соотношение групп гельминтов различно у разных видов птиц, что, видимо, связано с их образом жизни и пищевой специализацией.

В данном разделе в таблицах ЭИ – экстенсивность инвазии, ИИ – интенсивность инвазии, ИО – индекс обилия.

Таблица 5.2

Состав гельминтофауны чайковых птиц на озере Кубенское

Вид	Всего видов	Трематоды		Цестоды		Нематоды	
		Число видов	Доля, в %	Число видов	Доля, в %	Число видов	Доля, в %
Чайка озерная	34	23	67,6	7	20,6	4	11,8
Чайка сизая	34	22	64,7	6	17,6	6	17,6
Чайка серебристая	33	22	66,7	4	12,1	7	21,2
Чайка малая	24	12	50,0	5	20,8	7	29,2
Крячка речная	23	17	73,9	3	13,0	3	13,0
Крячка черная	15	10	66,7	2	13,3	3	20,0
Всего	55	35	63,6	10	18,2	10	18,2

Чайка озерная *Larus ridibundus* L.

Озерная чайка на озере Кубенское является довольно многочисленным видом, уступающим лишь сизой чайке и речной крячке. У данного вида зарегистрировано 34 вида гельминтов. Основу гельминтофауны составляют трематоды, доля которых достигает 67,6% (23 вида). Цестоды представлены 7 видами (20,6%), а нематоды всего 4 видами (11,8%) (табл. 5.3). Зараженными оказались 97,1% птиц, среднее количество видов в одной птице – 3,01, среднее количество экземпляров паразитов в одной птице – 45,6.

Таблица 5.3

Гельминты озерной чайки

Вид	ЭИ	ИИ	ИО
Cestoda			
<i>Paricterotaenia porosa</i>	44,1	9,5(1–47)	3,6
<i>P. dodecacantha</i>	5,9	5,5(3–8)	0,32
<i>P. inversa</i>	2,9	2(2)	0,06
<i>Anomotaenia larina</i>	2,9	4(4)	0,12
<i>Aploparaksis larina</i>	8,8	5,7(3–10)	0,5
<i>A. sovieticus</i>	8,8	12,7(4–29)	1,12
<i>Wardium fusa</i>	8,8	11,7(9–16)	1,03
Trematoda			
<i>Clinostomum complanatum</i>	2,9	14(14)	0,41
<i>Echinostoma revolutum</i>	8,8	8,7(3–15)	0,76
<i>Echinopariphium recurvatum</i>	8,8	21,3(6–31)	1,88
<i>Plagiorchis laricola</i>	2,9	3(3)	0,09
<i>P. elegans</i>	17,6	55(10–164)	9,7
<i>P. maculosus</i>	2,9	32(32)	0,94
<i>Prosthogonimus ovatus</i>	5,9	5,5(3–8)	0,32
<i>Tanaisia fedtschenkoi</i>	8,8	6,3(2–13)	0,56
<i>Metorchis xanthosomus</i>	8,8	6,3(1–13)	0,56
<i>Pachytrema calculus</i>	5,9	1,5(1–2)	0,09
<i>Cryptocotyle lingua</i>	2,9	3(3)	0,09
<i>Renicola lari</i>	5,9	10,5(3–18)	0,62

<i>R. paraquinta</i>	2,9	1(1)	0,03
<i>Diplostomum chromatophorum</i>	5,9	32(11–53)	1,88
<i>D. commutatum</i>	5,9	10,5(1–20)	0,62
<i>D. helveticum</i>	2,9	9(9)	0,26
<i>D. spathaceum</i>	32,3	39,4(1–130)	12,8
<i>D. volvens</i>	5,9	5,5(1–10)	0,32
<i>Strigea falconis</i> (l.)	8,8	5,7(3–8)	0,5
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	5,9	13,5(5–22)	0,79
<i>I. pileatus</i>	2,9	3(3)	0,09
<i>I. platycephalus</i>	8,8	6,7(3–13)	0,59
<i>I. variegatus</i>	8,8	19,3(3–38)	1,7
Nematoda			
<i>Thominx anatis</i>	8,8	3,3(1–8)	0,29
<i>Th. contorta</i>	38,2	5,4(1–32)	2,06
<i>Paracuaria tridentata</i>	2,9	2(2)	0,06
<i>Contracaecum rudolphi</i>	2,9	1(1)	0,03

Доминируют у озерной чайки: *Paricterotaenia porosa*, *Thominx contorta*, *Diplostomum spathaceum*. Высокий индекс обилия (9,7) зарегистрирован у *Plagiorchis elegans*, но экстенсивность инвазии этим видом озерной чайки ниже доминантов (17,6%). Большинство гельминтов озерной чайки являются местными (85,3%), поскольку найдены у молодых птиц и могут завершать здесь цикл развития. Пять видов: *Cryptocotyle lingua*, *Pachytrema calculus*, *Renicola paraquinta*, *Anomotaenia larina*, *Paracuaria tridentata* приносятся озерной чайкой с мест зимовок; их промежуточными хозяевами являются морские организмы [159, 223]. Промежуточные хозяева у 15 видов гельминтов – представители разных групп беспозвоночных (олигохеты, моллюски, насекомые), у 16 видов – пресноводные и морские рыбы.

Чайка сизая *Larus canus* L.

Сизая чайка является наиболее многочисленной среди чайковых птиц Кубенского озера. У нее зарегистрировано 34 вида (табл. 5.4). Как и у других чаек, доминируют трематоды – 22 вида (64,7%), цестод и нематод обнаружено по 6 видов. Зараженными оказались все обследованные птицы, среднее число видов в одной птице – 3,14 (1–8), среднее количество экземпляров в одной птице – 31,74 экз. (1–142). Доминируют у сизой чайки *Thominx contorta*, *Paricterotaenia porosa*, *Diplostomum spathaceum*. Большинство гельминтов сизой чайки – местные, они составляют 94,1% ее гельминтофауны. Лишь 2 вида (*Renicola paraquinta*, *Paracuaria tridentata*) заносятся сизой чайкой с мест зимовок. У 16 видов гельминтов личиночные стадии развиваются в рыбах.

Таблица 5.4

Гельминты сизой чайки

Вид	ЭИ	ИИ	ИО
Cestoda			
<i>Paricterotaenia porosa</i>	28,57	3,9(1–11)	1,11
<i>P. dodecacantha</i>	2,85	2(2)	0,06
<i>Aploparaksis larina</i>	11,43	3,5(1–6)	0,4
<i>A. sovieticus</i>	8,57	1,3(1–2)	0,11
<i>Wardium fusa</i>	11,43	7,7(1–16)	0,88
<i>W. spasskii</i>	8,57	7,3(1–18)	0,63
Trematoda			
<i>Clinostomum complanatum</i>	2,85	2(2)	0,057
<i>Echinostoma revolutum</i>	5,71	2(1–3)	0,11
<i>Echinoparaphium recurvatum</i>	2,85	4(4)	0,11
<i>Mesorchis pseudoechinatus</i>	5,71	4(1–7)	0,23
<i>Plagiorchis laticola</i>	11,43	18,7(3–38)	2,14
<i>P. elegans</i>	14,28	18(2–39)	2,6
<i>Tanaisia fedtschenkoi</i>	8,57	5,33(1–13)	0,46
<i>Prosthogonimus ovatus</i>	2,85	8(8)	0,23
<i>Metorchis xanthosomus</i>	5,71	12,5(8–17)	0,71
<i>Apophallus muehlingi</i>	2,85	3(3)	0,08
<i>Renicola lari</i>	8,57	9,3(1–21)	0,8
<i>R. paraquinta</i>	2,85	1(1)	0,03
<i>Diplostomum chromatophorum</i>	5,71	25,5(18–33)	1,46
<i>D. commutatum</i>	5,71	36,5(31–42)	2,08
<i>D. helveticum</i>	8,57	28,7(2–81)	2,46
<i>D. spathaceum</i>	22,86	23,5(1–106)	5,37
<i>D. volvens</i>	8,57	18,3(2–37)	1,57
<i>D. sp. 1</i>	2,85	31(31)	0,88
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	5,71	7(1–13)	0,4
<i>I. pileatus</i>	8,57	13(4–26)	1,11
<i>I. platycephalus</i>	5,71	19(10–28)	1,08
<i>I. variegatus</i>	14,28	5,4(1–8)	0,77
Nematoda			
<i>Thominx anatis</i>	11,43	7,25(2–14)	0,83
<i>Th. contorta</i>	48,57	5,4(1–17)	2,63
<i>Paracuaria tridentata</i>	5,71	3(2–4)	0,17
<i>Rusguniella elongata</i>	2,85	1(1)	0,03
<i>C. rudolphi</i>	2,85	1(1)	0,03
<i>Contracaecum spiculigerum</i>	5,71	2(1–3)	0,11

Чайка серебристая *Larus argentatus* Pontoppidan

Серебристая чайка является на озере Кубенское немногочисленным видом, относительно недавно освоившим эту территорию. Зарегистрировано 33 вида, основу паразитофауны составляют трематоды (22 вида), обнаружено всего 4 вида цестод и 7 видов нематод (табл. 5.5). Зараженными оказались все обследованные чайки, среднее количество видов паразитов в одной птице – 4,6 (3–7), среднее количество экземпляров паразитов в одной птице – 207,2 (28–668). По этим показателям серебристая чайка превосходит остальные виды чайковых птиц.

Таблица 5.5

Гельминты серебристой чайки

Вид	ЭИ	ИИ	ИО
Cestoda			
<i>Ligula intestinalis</i>	31,6	4,8(1–4)	1,52
<i>Paricterotaenia porosa</i>	36,8	13,3(2–32)	4,89
<i>Aploparaksis larina</i>	15,79	30,3(2–81)	4,79
<i>Wardium fusa</i>	15,79	18,0(4–33)	2,84
Trematoda			
<i>Echinochasmus mordax</i>	5,26	7 (7)	0,37
<i>Mesorchis pseudoechinatus</i>	15,79	31,7 (22–42)	5,0
<i>Plagiorchis laticola</i>	10,53	23 (19–27)	2,42
<i>P. elegans</i>	21,05	26,7 (11–39)	5,63
<i>P. maculosus</i>	5,26	19 (19)	1,0
<i>Microphallus excelleus</i>	5,26	5(5)	0,26
<i>Tanaisia fedtschenkoi</i>	10,53	110,5 (3–218)	6,37
<i>Metorchis xanthosomus</i>	15,79	13,7 (3–30)	2,16
<i>Apophallus muehlingi</i>	10,53	21,5 (21–22)	2,26
<i>Cryptocotyle concavum</i>	5,26	15 (15)	0,79
<i>Knipowitschiatrema nicolai</i>	5,26	1 (1)	0,05
<i>Renicola lari</i>	10,53	11 (4–18)	1,16
<i>Diplostomum chromatophorum</i>	5,26	158(158)	8,31
<i>D. commutatum</i>	10,53	17,5(3–32)	1,84
<i>D. helveticum</i>	5,26	13(13)	0,68
<i>D. spathaceum</i>	47,37	252,9(8–641)	119,79
<i>D. volvens</i>	5,26	32(32)	1,68
<i>D. sp. 1</i>	5,26	45(45)	2,37
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	10,53	62 (12–112)	6,53
<i>I. platycephalus</i>	15,79	15,3(5–23)	2,42
<i>I. variegatus</i>	5,26	8 (8)	0,42
<i>I. sp.</i>	5,26	31(31)	1,63
Nematoda			
<i>Thominx anatis</i>	21,05	17,0(4–32)	3,58
<i>Th. contorta</i>	57,89	17,0(3–53)	9,84
<i>Tetrameres skrijbini</i>	5,26	4(4)	0,21
<i>Paracuaria tridentata</i>	5,26	28(28)	1,47
<i>Contracaecum spiculigerum</i>	10,53	4,5(2–7)	0,47
<i>C. rudolphi</i>	10,53	3,5(3–4)	0,37
<i>Porrocaecum ensicaudatum</i>	5,26	2(2)	0,1

Доминируют в паразитофауне серебристой чайки широкораспространенные у чайковых птиц виды: *Thominx contorta*, *Diplostomum spathaceum*, *Paricterotaenia porosa*, *Ligula intestinalis*. Среди гельминтов серебристой чайки 5 видов (15,1%) являются заносными, их циклы развития связаны с морскими беспозвоночными и рыбами: *Cryptocotyle concavum*, *Knipowitschiatrema nicolai*, *Microphallus excelleus*, *Tetrameres skrijbini*, *Paracuaria tridentata*. Они имеют небольшой процент заражения и относительно низкий индекс обилия. Большинство видов должны быть отнесены к категории местных, из них у 24,2% (8 видов) развитие связано с беспозвоночными (червями, моллюсками, насекомыми), у 51,5% (17 видов) промежуточными хозяевами являются пресноводные рыбы.

Чайка малая *Larus minutus* Pallas

Малая чайка является на озере Кубенское относительно немногочисленным видом, предпочитающим заселять заросшие заливы. Зарегистрировано у малой чайки 24 вида гельминтов, из которых половину (12 видов) составляют трематоды (табл. 5.6). Соотношение цестод (5 видов, 20,8%) и нематод (7 видов, 29,2%) сходно. В среднем у одной птицы регистрируется 3,2 вида гельминтов при средней зараженности – 22,4 экземпляра. Доминируют у данного вида *Thominx contorta*, *Plagiorchis elegans*, *Tanaisia fedtschenkoi*, *Wardium spasskii*, *Paricterotaenia dodecacantha*. При этом характерно, что, кроме *Thominx contorta*, остальные доминанты малой чайки имеют высокую экстенсивность инвазии только у этого вида. Три вида (*Mesorchis denticulatus*, *Tetrameres skrijabini*, *Porrocaecum ensicaudatum*) являются на Кубенском озере заносными, их циклы развития связаны с морскими организмами. Большинство видов (87,5%) могут быть отнесены к «местным», из них у 52,4% развитие связано с беспозвоночными, а у 5 видов (20,8%) личиночные стадии развиваются в рыбах.

Таблица 5.6

Гельминты малой чайки

Вид	ЭИ	ИИ	ИО
Cestoda			
<i>Paricterotaenia porosa</i>	16,6	1,67(1–3)	0,28
<i>P. dodecacantha</i>	22,2	3(1–8)	0,67
<i>Aploparaksis larina</i>	5,55	2(2)	0,11
<i>A. sovieticus</i>	5,55	1(1)	0,05
<i>Wardium spasskii</i>	27,8	2,4(1–5)	0,67
Trematoda			
<i>Mesorchis denticulatus</i>	5,55	3(3)	0,17
<i>Plagiorchis laricola</i>	11,1	6,5(6–7)	0,72
<i>P. elegans</i>	33,3	13,2(2–26)	4,39
<i>Renicola lari</i>	16,6	4(1–7)	0,67
<i>R. sp.</i>	5,55	1(1)	0,05
<i>Tanaisia fedtschenkoi</i>	27,8	10(3–21)	2,78
<i>Strigea falconis</i> (1)	5,55	18(18)	1,0
<i>Diplostomum commutatum</i>	5,55	8(8)	0,44
<i>D. helveticum</i>	5,55	10(10)	0,55
<i>D. spathaceum</i>	11,1	8(1–15)	0,89
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	5,55	5(5)	0,28
<i>I. platycephalus</i>	5,55	18(18)	1,0
Nematoda			
<i>Thominx anatis</i>	16,6	7,7(2–15)	1,28
<i>Th. contorta</i>	61,1	4,4(1–12)	2,72
<i>Tetrameres skrijabini</i>	5,55	10(10)	0,55
<i>Rusguniella elongata</i>	5,55	1(1)	0,05
<i>Cosmocephallus obvelatus</i>	5,55	53(53)	2,94
<i>Porrocaecum ensicaudatum</i>	5,55	2(2)	0,11
<i>Nematoda gen. sp.</i>	5,55	1(1)	0,05

В целом, гельминтофауна малой чайки значительно беднее в сравнении с другими видами чашек, что связано с ее пищевой специализацией и, возможно, более коротким периодом пребывания на озере.

Крачка речная *Sterna hirundo* L.

Крачка речная на озере Кубенское довольно многочисленна, ее доля составляет около 17%. Зарегистрировано 23 вида (табл. 5.7), среди которых доминируют трематоды (17 видов, 73,9%), доля цестод и нематод незначительна – по 3 вида (13,0%). Зараженными оказались 59,6% обследованных птиц с наименьшим средним числом видов в одной птице (0,93 вида) и минимальной средней интенсивностью заражения (9 экз.) в сравнении с другими видами птиц. Доминирование трематод и низкая зараженность речной крачки связана с ее однообразным питанием и преобладанием мелкой рыбы в пищевом рационе.

Таблица 5.7

Гельминты речной крачки

Вид	ЭИ	ИИ	ИО
Cestoda			
<i>Paricterotaenia porosa</i>	3,85	1,5(1–2)	0,06
<i>P. sternina</i>	3,85	1,5(1–2)	0,06
<i>Wardium spasskii</i>	1,92	1(1)	0,02
Trematoda			
<i>Mesorchis pseudoechinatus</i>	1,92	1(1)	0,02
<i>Plagiorchis elegans</i>	11,54	12,3(5–28)	1,42
<i>P. maculosus</i>	3,85	2,5(2–3)	0,09
<i>Tanaisia fedtschenkoi</i>	5,77	64,3(2–189)	3,71
<i>Pahytrema calculus</i>	1,92	1(1)	0,02
<i>Cryptocotyle concavum</i>	1,92	2(2)	0,04
<i>Tetracladium sternaе</i>	1,92	1(1)	0,02
<i>Renicola lari</i>	5,77	12,7(2–28)	0,73
<i>R. paraquinta</i>	1,92	13(13)	0,25
<i>Diplostomum commutatum</i>	3,85	12,5(2–23)	0,48
<i>D. helveticum</i>	1,92	11(11)	0,21
<i>D. spathaceum</i>	3,85	3,5(2–5)	0,13
<i>Strigea falconis</i> (1)	3,85	12(5–19)	0,46
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	3,85	12(2–22)	0,46
<i>I. platycephalus</i>	5,77	10,5(1–18)	0,4
<i>I. variegatus</i>	1,92	8(8)	0,15
<i>I. sp.</i>	1,92	1(1)	0,02
Nematoda			
<i>Thominx anatis</i>	1,92	6(6)	0,11
<i>Th. contorta</i>	7,69	1,7(1–2)	0,13
<i>Contracaecum spiculigerum</i>	1,92	1(1)	0,02

Ярко выраженных доминантов у речной крачки не выявлено, преобладает *Plagiorchis elegans*, более высокий индекс обилия у *Tanaisia fedtschenkoi* – 3,71. Остальные виды имеют невысокий процент заражения и довольно низкий индекс обилия. У 5 видов (21,7%) гельминтов речной крачки: *Pachytrema*

calculus, *Cryptocotyle concavum*, *Tetracladium sternaе*, *Renicola lari*, *R. paraquinta* развитие связано с морскими беспозвоночными и рыбами, они являются заносными, большинство же видов – местные. У 9 видов гельминтов (39,1%) промежуточными хозяевами являются рыбы.

Кракча черная *Chlidonias nigra* (L.)

Черная кракча является на озере Кубенское немногочисленным видом, формирующим небольшие колонии в заросших растительностью заливах, на заболоченных поймах рек. Зарегистрировано всего 15 видов гельминтов (табл. 5.8), среди которых доминируют трематоды – 10 видов (66,7%), а цестоды (2 вида, 13,3%) и нематоды (3 вида, 20,0%) редки. Зараженными оказались 76,5% птиц, среднее число видов в одной птице – 1,5, среднее количество паразитов – 7,5 экз. Бедность гельминтофауны проявляется и в том, что все виды гельминтов имеют невысокий процент заражения, лишь у *D. commutatum* он достигает 17,65% при индексе обилия – 1,18. Лишь 2 вида (*Cryptocotyle lingua*, *Renicola lari*) являются заносными. Черная кракча появляется на водоеме в конце мая – начале июня, через месяц после прилета других видов чайковых птиц. Она за время длительного перелета теряет большую часть гельминтов, в развитии которых участвуют морские организмы.

Таблица 5.8

Гельминтофауна черной кракчи

Вид	ЭИ	ИИ	ИО
Cestoda			
<i>Paricterotaenia porosa</i>	11,76	2,5(2–3)	0,29
<i>Wardium spasskii</i>	11,76	2(1–3)	0,23
Trematoda			
<i>Echinoparyphium aconiatum</i>	5,88	4(4)	0,23
<i>Plagiorchis laticola</i>	11,76	5(1–9)	0,59
<i>P. elegans</i>	5,88	18(18)	1,06
<i>Prosthogonimus ovatus</i>	5,88	8(8)	0,47
<i>Tanaisia fedtschenkoi</i>	11,76	2,5(2–3)	0,29
<i>Metorchis xanthosomus</i>	11,76	3,5(2–5)	0,41
<i>Cryptocotyle lingua</i>	5,88	3(3)	0,18
<i>Renicola lari</i>	11,76	7(2–12)	0,82
<i>Diplostomum commutatum</i>	17,65	6,6(1–11)	1,18
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	11,76	7(3–11)	0,82
Nematoda			
<i>Thominx anatis</i>	11,76	3(2–4)	0,35
<i>Th. contorta</i>	11,76	4,5(3–6)	0,53
<i>Rusguniella elongata</i>	5,88	1(1)	0,06

Среди местных видов гельминтов у 8 развитие связано с наземными и водными беспозвоночными, а у 3 видов (*Metorchis xanthosomus*, *Diplostomum commutatum*, *Ichthyocotylurus pileatus*) личиночные стадии паразитируют у рыб.

В целом, гельминтофауна чайковых птиц Кубенского озера разнообразна и имеет существенные видовые различия по составу, зараженности птиц отдельными видами гельминтов.

5.3. Экологический анализ

5.3.1. Изменения в гельминтофауне чайковых птиц в зависимости от питания

В настоящее время чайковые птицы – процветающая группа, для которой характерны широкие трофические и топические связи [75]. Питание чайковых птиц на Кубенском озере различно у разных видов. Можно выделить 3 экологические группы, различающиеся по составу потребляемых кормов, способов и мест их добывания. Озерная, сизая и серебристая чайки являются типичными эврифагами, использующими широкий спектр кормов. У них зарегистрировано более 50 видов кормовых организмов из групп: кольчатые черви, моллюски, пауки, насекомые, костные рыбы, млекопитающие. Доля различных групп или видов организмов существенно изменяется у чаек в течение сезона, что связано со сменой численности и доступности массовых групп кормовых организмов. Речная крачка является довольно специализированным ихтиофагом, так как рыба преобладает в ее рационе в течение всего периода пребывания на озере. Малая чайка и черная крачка питаются, в основном, беспозвоночными (насекомыми), лишь изредка используя рыбу. У этих видов в разные сезоны в составе пищи меняются преобладающие на данный момент времени беспозвоночные.



Рис. 5.1. Соотношение групп гельминтов у птиц разных экологических групп

Состав пищи оказывает существенное влияние на гельминтофауну. У эврифагов (озерная, сизая и серебристая чайки), имеющих наиболее обширные трофические связи с самыми разнообразными организмами, зарегистрировано значительно большее число гельминтов (33–34 вида) по сравнению с крачками (15–23 вида) и малой чайкой (24 вида). Прослеживается сходство и в соотношении групп гельминтов у чаек – эврифагов (рис. 5.1).

У озерной чайки питание в течение сезона меняется значительно, чем у других видов птиц. Весной рацион озерной чайки беден, она чаще поедает рыбу и водных насекомых. В июне в ее пище доминируют насекомые, развивающиеся как в воде, так и на суше. В июле озерные чайки расширяют сферу своей деятельности на водоеме: в ее питании возрастает доля рыбы, а также наземных животных, которых чайки собирают вне водоемов. В августе – сентябре рацион озерной чайки дополняется дождевыми червями и моллюсками (рис. 5.2).

Характер питания озерной чайки различен в разных частях ее ареала, но везде она использует широкий спектр кормов [25, 32, 70, 79] и играет важную роль в распространении гельминтов рыб [31, 149, 215, 223, 254]. При смене кормов происходит смена доминирующих видов гельминтов. Постепенно исчезают виды, приносимые с мест зимовок, и накапливаются местные виды гельминтов, связанные в своем развитии с насекомыми и рыбой.

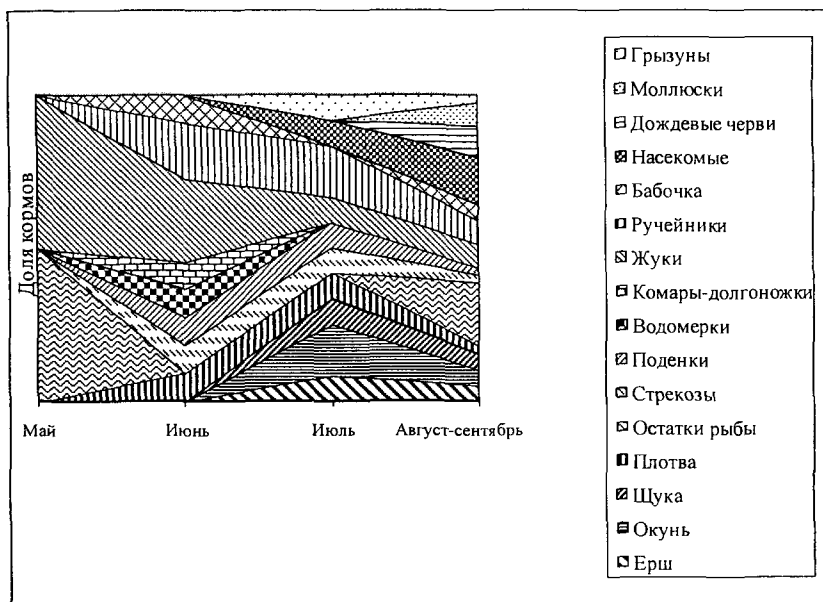


Рис. 5.2. Изменение пищевого спектра озерной чайки в разные сезоны

Зараженность большинством видов гельминтов у озерной чайки значительно меньше, чем у серебристой чайки. Так, зараженность *D. spathaceum* лишь в отдельных случаях достигает 160 экз. Во второй половине лета, когда озерная чайка в значительной степени кормится наземными беспозвоночными, снижается поступление личинок гельминтов с водными беспозвоночными и рыбой и происходит освобождение чаек от части паразитов.

Питание сизой чайки на Кубенском озере разнообразно и существенно меняется в разные сезоны. Среди чайковых птиц данный вид является наиболее пластичным в отношении пищи и очень быстро переключается с одного вида корма на другой. Она весьма пластична и в других частях своего ареала, но доля рыбы в ее пищевом рационе несколько выше по сравнению с Кубенским озером [136, 271]. Сизая чайка прилетает на водоем первой и питается, в основном наземными беспозвоночными: жуками, дождевыми червями, бабочками. Рыба составляет небольшую долю в рационе. В середине лета значительно возрастает доля рыбы, которую чайки ловят на мелководьях. Как и у других видов, преобладают мальки и небольшие по размерам особи. В это время, помимо ерша и окуня, которыми сизые чайки питаются регулярно, в их рационе появляются щука и плотва. Подрастая, щуки становятся осторожнее и перемещаются в более глубокие места, становясь для чаек малодоступными. Во вторую половину лета чайки в большей степени используют беспозвоночных и чаще кормятся на суше (рис. 5.3). В больших количествах птицы следуют за тракторами, обрабатывающими поля. У птиц в это время в желудках обнаруживалось до 30 дождевых червей, полевки, наземные жуки. Разнообразие трофических и топических связей сизой чайки отражается на составе гельминтов, распространяющихся различными путями: *Thominx contorta* – геогельминт, *Paricterotaenia porosa* – распространяется с участием беспозвоночных, *Diplostomum spathaceum* – с участием рыб.

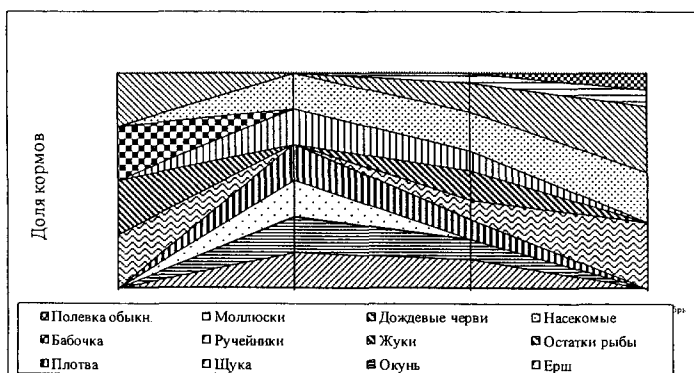


Рис. 5.3. Изменение пищевого спектра сизой чайки в разные сезоны

Питание в течение всего лета окунем и ершом приводит к накоплению у сизой чайки гельминтов из родов *Ichthyocotylurus* и *Diplostomum*. Как и у других видов чайковых птиц, у сизой чайки при расширении доли наземных кормов, происходит постепенное снижение зараженности и освобождение птиц от гельминтов перед миграцией.

Пищевые связи серебристой чайки обширны, но изменения пищевого рациона у нее в течение лета не столь значительны, как у озерной и сизой ча-

ек. Это связано, видимо с ее более крупными размерами, что и предопределяет выбор крупных пищевых объектов (рыбы, моллюсков, дождевых червей).

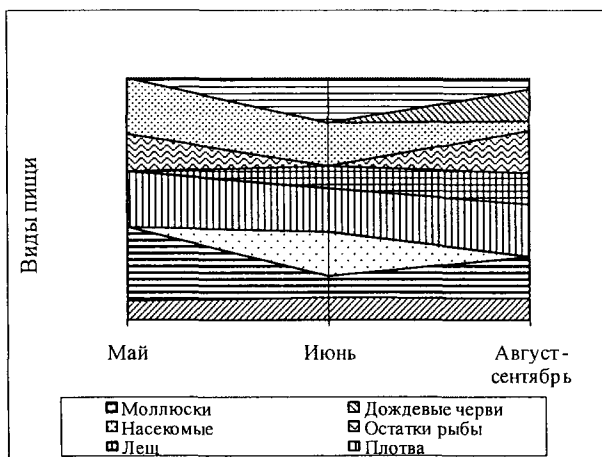


Рис. 5.4. Изменение пищевого спектра серебристой чайки в разные сезоны

В первой половине лета серебристая чайка питается на водоеме и его побережье и добывает, преимущественно, плотву и окуня. В середине лета доля этих видов снижается, возрастает ее связь с побережьями. Об этом свидетельствует появление в рационе щуки, которую она ловит на мелководьях, и моллюсков, которых чайки собирают на отмелях после снижения уровня воды в озере. Во второй половине лета в пище серебристой чайки доминирует лещ. В конце лета они часто питаются в окрестностях озера у населенных пунктов и на полях. В их рационе появляются дождевые черви и наземные жуки – жу-желицы (рис. 5.4).

В связи с изменением рациона, происходит и сезонная динамика ее гельминтофауны. Увеличивается количество видов гельминтов и интенсивность заражения. Например, интенсивность заражения у *D. spathaceum* – 641 экз.

Серебристые чайки питаются более крупной рыбой, в желудке были найдены плотва (длиной до 15 см) и лещ (длиной до 12 см). Рыбы этого возраста являются более зараженными, в сравнении с мелкой рыбой, которой питаются озерная и сизая чайки. Возможно, с этим связано и заражение серебристой чайки на Кубенском озере *L. intestinalis*, паразитирующей преимущественно у леща. Этот широкоотельный вид может быть проглочен только серебристой чайкой. Кроме этого, серебристая чайка может своим крепким клювом разрывать покровы больных крупных рыб, выедавая внутренности, в том числе проглатывая плероцеркоидов *L. intestinalis*.

Серебристая чайка, видимо, и на зимовке имеет другой рацион по сравнению с озерной и сизой чайками. Об этом свидетельствует ее гельминтофауна в мае, многие виды которой связаны в своем развитии с морскими рыбами.

Серебристая чайка в южных частях ареала является в большей степени ихтиофагом, отмечается и ее хищничество [272], а также значительная роль в распространении гельминтов рыб при более высокой численности популяций.

Малая чайка питается преимущественно наземными членистоногими, развитие которых весьма различно. Их чайки ловят на лету или склевывают с растений, преимущественно, с тростника и ситника. Во второй половине лета несколько возрастает доля рыбы в рационе чайки и снижается доля пауков и моллюсков, хотя эти группы во второй половине лета весьма доступны. Но при благоприятных условиях малые чайки могут поедать и рыбу: в желудке одной из чаек в июле обнаружено 27 окуней длиной до 3 см (рис. 5.5).

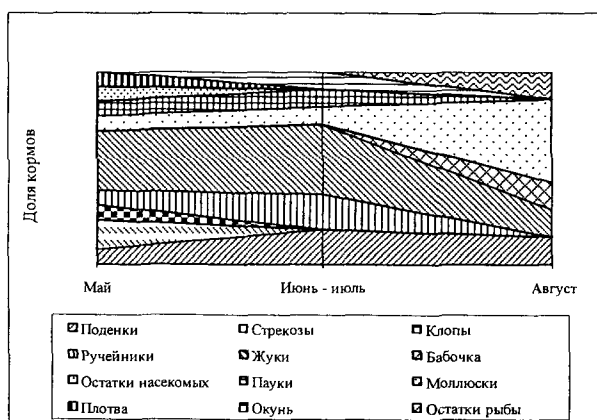


Рис. 5.5. Изменение пищевого спектра малой чайки в разные сезоны

Смена кормового рациона у малой чайки влияет на сезонную динамику гельминтофауны. В связи с увеличением доли беспозвоночных к середине лета происходит накопление видов, развивающихся с участием беспозвоночных. В середине лета у одной особи отмечается 3,7 вида гельминтов при средней интенсивности до 30 экземпляров.

В южных частях ареала у малой чайки возрастает доля рыбы [72] и ее роль в распространении гельминтов рыб [223].

В питании речной крачки, как у типичного ихтиофага, рыба доминирует во все периоды, что свойственно и для других территорий [73]. Крачки добывают чаще всего мелкую рыбу – до 4–6 см, охотясь за нею на мелководьях. Соотношение отдельных видов рыб несколько меняется в связи с их доступностью. В середине лета в рационе крачки отмечена щука, мальки которой держатся на мелководьях. К концу лета крачки питаются плотвой и уклейкой,

поскольку другие виды рыб, подрастая, перемешаются в более глубокие места и становятся для крачки менее доступными (рис. 5.6).

Изменения в рационе речной крачки отражаются на сезонной динамике ее гельминтофауны. Во второй половине лета несколько возрастает доля гельминтов, личинки которых развиваются в рыбе (*I. platycephalus*, виды рода *Diplostomum*). Но зараженность речной крачки этими видами невелика по сравнению с другими видами чайковых птиц. Это связано с тем, что крачки питаются мальками и молодью рыб.

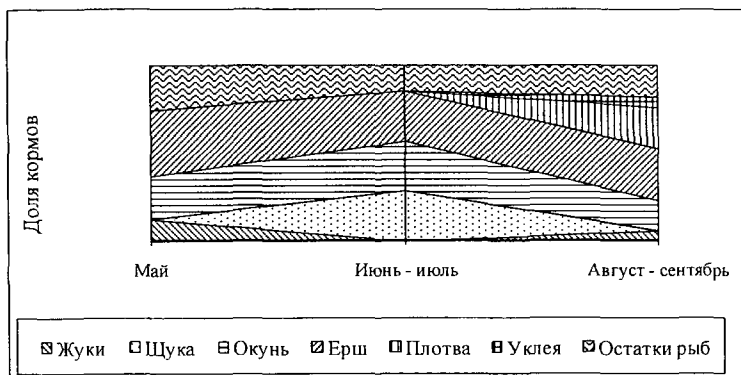


Рис. 5.6. Изменение пищевого спектра речной крачки в разные сезоны

Возраст рыб в значительной степени определяет качественный и количественный состав паразитофауны [46]. Для рыб Кубенского озера также свойственна возрастная динамика зараженности паразитами [191], в том числе видами, завершающими развитие в чайковых птицах, что и отражается на зараженности речной крачки.

Пищевой рацион черной крачки довольно однообразен; в течение всего периода пребывания ее на озере в составе кормов преобладают насекомые, личинки которых развиваются в воде (веснянки, поденки, стрекозы, ручейники), что свидетельствует о ее тесной связи, прежде всего с мелководьями, зарослями растительности (рис. 5.7). Такой характер питания привел к преобладанию в гельминтофауне видов, развитие которых связано с насекомыми.

Характер питания черной крачки отражается и на сезонной динамике гельминтофауны. Сразу после прилета у нее обнаружено лишь 3 вида, из которых *C. lingua* является заносным. Во второй половине лета у черной крачки зарегистрировано уже 12 видов. При этом *Diplostomum commutatum*, отмечаемый весной, в летний период не выявлен, что может свидетельствовать о смене рациона после весенней миграции.

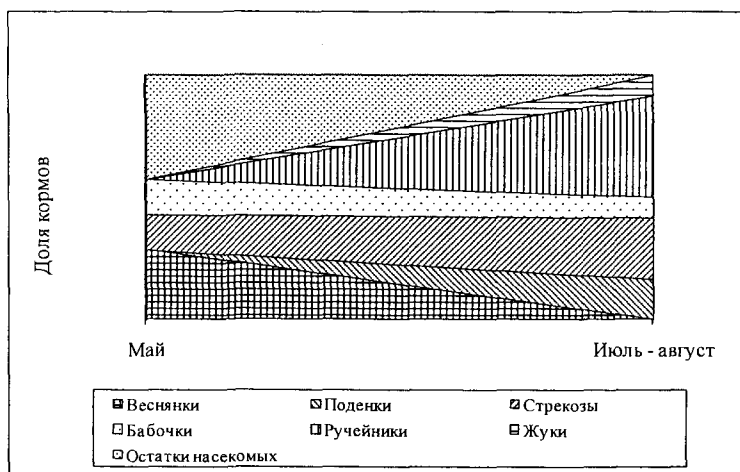


Рис. 5.7. Изменение пищевого спектра черной крачки в разные сезоны

В более южных районах в питании черной крачки отмечается рыба, особенно в период миграций [38, 74], что приводит к повышению ее роли в распространении гельминтов рыб [223].

В целом, характер питания и способ добычи кормов влияют на паразитофауну чайковых птиц значительно сильнее, чем какой-либо другой фактор. Состав пищи и места ее добычи определяют видовой состав гельминтов, распространяемых с участием промежуточных хозяев. Различная интенсивность использования какого-либо вида пищи приводит к большему или меньшему накоплению определенных видов гельминтов. На интенсивность инвазии оказывает влияние и размер потребляемой рыбы: у более крупных видов чайковых птиц в рационе отмечена более крупная рыба, обычно зараженная интенсивнее. Смена в рационе доминирующих групп организмов в течение сезона приводит к характерной для каждого вида чайковых птиц динамике гельминтофауны.

5.3.2. Возрастные изменения в гельминтофауне чайковых птиц

Гельминтофауна озерной чайки имеет значительные возрастные различия (табл. 5.9). У птенцов и молодых птиц найдено 27 видов, у взрослых отмечен 21 вид. Только у птенцов и молодых птиц встречены 13 видов, только у взрослых – 7, а 14 видов являются общими для разных возрастных групп. Различия в составе гельминтофауны зависят не только от физиологических особенностей птенцов. Существенное влияние оказывает питание, что проявляется в соотношении гельминтов, распространяемых разными путями. Так, у птенцов и молодых птиц доля гельминтов, развитие которых связано с рыбой, составляет 37,04% (10 видов). Для взрослых характерно только 6 видов гельминтов (28,6%), развивающихся в рыбах. Только у птенцов и молодых птиц найдены виды р. *Ichthyocotylurus*, у них выше зараженность диплостомидами. Для молодых птиц свойственно более однообразное питание, преобладание в рационе рыбы и, возможно, более тесная связь с водоемом.

Для сизой чайки свойственны значительные возрастные изменения в гельминтофауне (табл. 5.10). У молодых птиц и птенцов найдено 22 вида, а у взрослых птиц отмечено 30 видов гельминтов. Только у птенцов и молодых птиц обнаружены 4 вида, только у взрослых сизых чаек – 12 видов, общими являются 18 видов. Для молодых птиц характерна более высокая зараженность ихтиокотилурусами, а взрослые птицы в большей степени заражены диплостомидами. Среди гельминтов птенцов и молодых птиц у 10 видов цикл развития связан с рыбами. У взрослых чаек, в отличие от озерной чайки, рыбы являются промежуточными хозяевами 14 видов. В целом, гельминтофауна молодых и взрослых сизых чаек разнообразна, что характеризует широкие связи этого вида.

Как и у других видов чайковых птиц, возрастная динамика гельминтофауны речной крачки значительна (табл. 5.11). У птенцов и молодых птиц гельминтофауна беднее; обнаружено всего 8 видов, из которых 4 характерны только для них. У взрослых речных крачек найдено 19 видов гельминтов, из которых 15 не встречены у птенцов. Существенные изменения характерны для рода *Ichthyocotylurus*; у взрослых птиц обнаружено по 1 экземпляру *I. platycephalus* и *I. sp.*, в то время как у птенцов представители этого рода обычны.

Различия в гельминтофауне птенцов и взрослых птиц черной крачки значительны. Из 5 вскрытых 3-дневных птенцов у двух найдены *Ichthyocotylurus pileatus*, которые у взрослых отсутствуют. Обнаружение данного вида у птенцов говорит о том, что они выкармливаются в значительной степени рыбой, хотя у взрослых птиц в желудках в летнее время обнаружены только беспозвоночные.

Возрастная динамика гельминтофауны озерной чайки

Возраст птиц Вид	Птенцы (12 экз.)			Взрослые (22 экз.)			Всего (34 экз.)		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
Cestoda									
<i>Paricterotaenia porosa</i>	50,0	6,3(1-22)	3,17	36,3	15,2(2-47)	2,32	44,1	9,5(1-47)	3,6
<i>P. dodecacantha</i>	8,3	8(8)	0,67	4,5	3(3)	0,14	5,9	5,5(3-8)	0,32
<i>P. inversa</i>	8,3	2(2)	0,17				2,9	2(2)	0,06
<i>Anomotaenia larina</i>				4,5	4(4)	0,18	2,9	4(4)	0,12
<i>Apioparaksis larina</i>	8,3	10(10)	0,83	9,1	3,5(3-4)	0,32	8,8	5,7(3-10)	0,5
<i>A. sovieticus</i>	8,3	4(4)	0,33	9,1	17(5-29)	1,54	8,8	12,7(4-29)	1,12
<i>Wardium fusa</i>	8,3	16(16)	1,33	9,1	9,5(9-10)	0,86	8,8	11,7(9-16)	1,03
Trematoda									
<i>Clinostomum complanatum</i>	8,3	14(14)	1,17				2,9	14(14)	0,41
<i>Echinostoma revolutum</i>	25,0	8,7(3-15)	2,17				8,8	8,7(3-15)	0,76
<i>Echinopariphium recurvatum</i>	16,7	16,5(6-27)	2,75	4,5	31(31)	1,4	8,8	21,3(6-31)	1,88
<i>Plagiorchis laticola</i>	8,3	3(3)	0,25				2,9	3(3)	0,09
<i>P. elegans</i>	8,3	20(20)	1,67	22,7	62(10-164)	14,09	17,6	55(10-164)	9,7
<i>P. maculosus</i>				4,5	32(32)	1,45	2,9	32(32)	0,94
<i>Prosthogonimus ovatus</i>	16,7	5,5(3-8)	0,92				5,9	5,5(3-8)	0,32
<i>Tanaisia fedtschenkoi</i>	25,0	6,3(2-13)	1,58				8,8	6,3(2-13)	0,56
<i>Metorchis xanthosomus</i>	8,3	13(13)	1,08	9,1	3(1-5)	0,27	8,8	6,3(1-13)	0,56
<i>Pachytrema calculus</i>				9,1	1,5(1-2)	0,14	5,9	1,5(1-2)	0,09
<i>Cryptocotyle lingua</i>				4,5	3(3)	0,14	2,9	3(3)	0,09
<i>Renicola lari</i>	8,3	18(18)	1,5	4,5	3(3)	0,14	5,9	10,5(3-18)	0,62
<i>R. paraquinta</i>				4,5	1(1)	0,04	2,9	1(1)	0,03
<i>Diplostomum chromatophorum</i>	8,3	53(53)	4,42	4,5	11(11)	0,5	5,9	32(11-53)	1,88
<i>D. commutatum</i>	8,3	1(1)	0,08	4,5	20(20)	0,91	5,9	10,5(1-20)	0,62
<i>D. helveticum</i>				4,5	9(9)	0,41	2,9	9(9)	0,26

D. spathaceum	41,7	22,4(1-83)	9,33	27,3	53,7(3-130)	14,64	32,3	39,4(1-130)	12,8
D. volvens	16,7	5,5(1-10)	0,92				5,9	5,5(1-10)	0,32
Strigea falconis (l.)	16,7	7(6-8)	1,17	4,5	3(3)	0,14	8,8	5,7(3-8)	0,5
Ichthyocotylurus erraticus	16,7	13,5(5-22)	2,25				5,9	13,5(5-22)	0,79
I. pileatus	8,3	3(3)	0,25				2,9	3(3)	0,09
I. platycephalus	25,0	6,7(3-13)	1,67				8,8	6,7(3-13)	0,59
I. variegatus	25,0	19,3(3-38)	4,83				8,8	19,3(3-38)	1,7
Nematoda									
Thominox anatis	25,0	3,3(1-8)	0,83				8,8	3,3(1-8)	0,29
Th. contorta	58,3	2,6(1-4)	1,5	27,3	8,7(2-32)	2,36	38,2	5,4(1-32)	2,06
Paracuarua tridentata	8,3	2(2)	0,67				2,9	2(2)	0,06
Contracaecum rudolphi				4,5	1(1)	0,04	2,9	1(1)	0,03

Таблица 5.10

Возрастная динамика гельминтофауны сизой чайки

Возраст птиц	Птенцы (18 экз.)			Взрослые (17 экз.)			Всего (35 экз.)		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
Cestoda									
Paricterotaenia porosa	22,2	1,75(1-3)	0,39	35,3	5,3(1-11)	1,88	28,57	3,9(1-11)	1,11
P. dodecacantha				5,88	2(2)	0,12	2,85	2(2)	0,06
Aploparaksis larina	5,55	3(3)	0,17	17,65	3,7(1-6)	0,65	11,43	3,5(1-6)	0,4
A. sovieticus	5,55	1(1)	0,05	11,8	1,5(1-2)	0,18	8,57	1,3(1-2)	0,11
Wardium fusa	5,55	1(1)	0,05	17,65	10(6-16)	1,76	11,43	7,7(1-16)	0,88
W. spasskii	5,55	1(1)	0,05	11,8	10,5(3-18)	1,23	8,57	7,3(1-18)	0,63
Trematoda									
Clinostomum complanatum	5,55	2(2)	0,11				2,85	2(2)	0,057
Echinostoma revolutum	5,55	1(1)	0,055	5,88	3(3)	0,18	5,71	2(1-3)	0,11
Echinoparaphium recurvatum	5,55	4(4)	0,22				2,85	4(4)	0,11

Mesorchis pseudoechinatus	5,55	1(1)	0,055	5,88	7(7)	0,41	5,71	4(1-7)	0,23
Plagiorchis laticola	11,1	13,5(3-24)	1,5	11,8	24(10-38)	2,82	11,43	18,7(3-38)	2,14
P. elegans				29,4	18,2(2-39)	5,35	14,28	18(2-39)	2,6
Prosthogonimus ovatus	5,55	8(8)	0,44				2,85	8(8)	0,23
Tanaisia fedtschenkoi				16,7	5,33(1-13)	0,94	8,57	5,33(1-13)	0,46
Metorchis xanthosomus				11,76	12,5(8-17)	1,47	5,71	12,5(8-17)	0,71
Apophallus muehlingi				5,88	3(3)	0,18	2,85	3(3)	0,08
Renicola lari	11,1	3,5(1-6)	0,39	5,88	21(21)	1,23	8,57	9,3(1-21)	0,8
R. paraquinta				5,88	1(1)	0,06	2,85	1(1)	0,03
Diplostomum chromatophorum	5,55	33(33)	1,83	5,88	18(18)	1,06	5,71	25,5(18-33)	1,46
D. commutatum	5,55	31(31)	1,72	5,88	42(42)	2,47	5,71	36,5(31-42)	2,08
D. helveticum	5,55	3(3)	0,17	11,8	41,5(2-81)	4,88	8,57	28,7(2-81)	2,46
D. spathaceum	22,2	15,5(2-25)	3,44	23,5	31,6(1-106)	7,4	22,86	23,5(1-106)	5,37
D. volvens	5,55	2(2)	0,11	11,8	21,5(16-37)	2,53	8,57	18,3(2-37)	1,57
D. sp. 1				5,88	31(31)	1,82	2,85	31(31)	0,88
Ichthyocotylurus erraticus				11,8	7(1-13)	0,82	5,71	7(1-13)	0,4
I. pileatus	16,7	13(4-26)	2,17				8,57	13(4-26)	1,11
I. platycephalus	5,55	28(28)	1,55	5,88	10(10)	0,59	5,71	19(10-28)	1,08
I. variegatus	22,2	6,5(3-8)	1,44	5,88	1(1)	0,06	14,28	5,4(1-8)	0,77
Nematoda									
Thomoxis anatis	5,55	2(2)	0,11	17,65	9(2-14)	1,59	11,43	7,25(2-14)	0,83
Th. contorta	38,9	4,8(1-11)	1,89	58,8	5,8(1-17)	3,4	48,57	5,4(1-17)	2,63
Paracuarua tridentata				11,8	3(2-4)	0,35	5,71	3(2-4)	0,17
Rusguniella elongata				5,88	1(1)	0,06	2,85	1(1)	0,03
Contracaecum spiculigerum				11,8	2(1-3)	0,17	5,71	2(1-3)	0,11
C. rudolphi				5,88	1(1)	0,06	2,85	1(1)	0,03

Возрастная динамика гельминтофауны речной крачки

Возраст птиц	Птенцы (15 экз.)			Взрослые (37 экз.)			Всего (52 экз.)		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
Cestoda									
<i>Paricterotaenia porosa</i>	6,67	1(1)	0,07	2,7	2(2)	0,05	3,85	1,5(1-2)	0,06
<i>P. sternina</i>				5,4	1,5(1-2)	0,08	3,85	1,5(1-2)	0,06
<i>Wardium spasskii</i>	6,67	1(1)	0,07				1,92	1(1)	0,02
Trematoda									
<i>Mesorchis pseudoechinatus</i>				2,7	1(1)	0,03	1,92	1(1)	0,02
<i>Plagiorchis elegans</i>	20,0	15,3(6-28)	3,07	8,1	9,3(5-14)	0,76	11,54	12,3(5-28)	1,42
<i>P. maculosus</i>				5,4	2,5(2-3)	0,13	3,85	2,5(2-3)	0,09
<i>Tanaisia fedtschenkoi</i>				8,1	64,3(2-189)	5,22	5,77	64,3(2-189)	3,71
<i>Pahytrema calculus</i>				2,7	1(1)	0,03	1,92	1(1)	0,02
<i>Cryptocotyle concavum</i>				2,7	2(2)	0,05	1,92	2(2)	0,04
<i>Tetracladium sternaе</i>				2,7	1(1)	0,03	1,92	1(1)	0,02
<i>Renicola lari</i>				8,1	12,7(2-28)	1,03	5,77	12,7(2-28)	0,73
<i>R. paraquinta</i>				2,7	13(13)	0,35	1,92	13(13)	0,25
<i>Diplostomum commutatum</i>	13,3	12,5(2-23)	1,67				3,85	12,5(2-23)	0,48
<i>D. helveticum</i>				2,7	11(11)	0,29	1,92	11(11)	0,21
<i>D. spathaceum</i>				5,4	3,5(2-5)	0,19	3,85	3,5(2-5)	0,13
<i>Strigea falconis</i> (1)				5,4	12(5-19)	0,65	3,85	12(5-19)	0,46
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	13,3	12(2-22)	1,6				3,85	12(2-22)	0,46
<i>I. platycephalus</i>	13,3	10(2-18)	1,33	2,7	1(1)	0,03	5,77	10,5(1-18)	0,4
<i>I. variegatus</i>			0,53				1,92	8(8)	0,15
<i>I. sp.</i>		8(8)		2,7	1(1)	0,03	1,92	1(1)	0,02
Nematoda									
<i>Thominx anatis</i>				2,7	6(6)	0,16	1,92	6(6)	0,11
<i>Th. contorta</i>	6,67	2(2)	0,13	8,1	2,5(1-2)	0,13	7,69	1,7(1-2)	0,13
<i>Contracaecum spiculigerum</i>				2,7	1(1)	0,03	1,92	1(1)	0,02

5.3.3. Изменения в гельминтофауне чайковых птиц в разные сезоны

Гельминтофауна озерной чайки в течение всего периода пребывания ее на водоеме разнообразна, что связано с широким спектром кормов у этого вида (табл. 5.12).

У сизой чайки сезонная динамика гельминтофауны выражена слабо. Этот вид использует разнообразную пищу, что способствует стабилизации гельминтофауны. Происходит исчезновение видов, связанных с морскими организмами (*Renicola paraquinta*, *Paracuaria tridentata*), а к осеннему периоду – снижение зараженности гельминтами, развивающимися у водных беспозвоночных.

Объем имеющегося материала по сезонной динамике гельминтофауны серебристой чайки не позволяет провести достаточно точный количественный анализ. Можно охарактеризовать только качественную сторону этого процесса. Так, в мае зарегистрировано 16 видов гельминтов, из которых у 4 видов развитие связано с морскими организмами, у 7 видов промежуточными хозяевами являются пресноводные рыбы, 4 вида развиваются в беспозвоночных (табл. 5.13). В июле найдено 14 видов гельминтов, из заносных сохраняется только *Echinochasmus mordax*. Семь видов развиваются с участием пресноводных рыб, у 5 видов развитие связано с беспозвоночными. В августе–сентябре происходит увеличение гельминтофауны до 22 видов, у большинства (14 видов) личиночные стадии развиваются в рыбах. Смена видового состава связана, прежде всего, с изменением пищевого рациона серебристой чайки.

Изменяется зараженность серебристой чайки отдельными группами гельминтов. Высокая интенсивность инвазии и индекс обилия в мае отмечен у диплостомид, в середине лета эти показатели значительно снижаются. В августе–сентябре наблюдается рост интенсивности инвазии и индекса обилия диплостомидами. Сезонные изменения зараженности диплостомидами у чаек связаны с преобладанием в их рационе рыб в эти периоды года. Следует отметить, что у большинства обследованных рыб Кубенского озера максимальные показатели зараженности (экстенсивность и интенсивность инвазии, индекс обилия) характерны для второй половины лета – начала осени. Подобная динамика зараженности диплостомидами отмечалась и другими исследователями [146]. Возможно, в данном случае оказывает влияние массовый выход метацеркарий из моллюсков во второй половине лета. При этом нужно учитывать, что личинки диплостомид живут у рыб несколько лет [258]. Такая продолжительность жизни должна сглаживать сезонные изменения зараженности диплостомидами у рыб.

Сезонные изменения гельминтофауны малой чайки определяются изменением ее рациона. Количество видов гельминтов у этого вида почти не меняется в течение сезона, остается стабильной зараженность некоторыми видами, развивающимися в беспозвоночных (*Tanaisia fedtschenkoi*, *Plagiorchis laricola*). Весной, сразу после прилета малая чайка в равной мере заражена гельминтами,

Сезонная динамика гельминтофауны озерной чайки

Вид	10.05-24.06 (4 экз.)			1-27.07 (5 экз.)			5.08-26.09 (15 экз.)			10.05-26.09 (24 экз.)		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
Cestoda												
<i>Paricterotaenia porosa</i>	3 из 4	9,3(2-16)	7	3 из 5	4,3(2-7)	2,6	46,7	12,4(1-47)	5,5	54,2	9,5(1-47)	5,2
<i>Paricterotaenia dodacantha</i>							13,3	5,5(3-8)	0,7	8,3	5,5(3-8)	0,46
<i>Paricterotaenia inversa</i>							6,7	2(2)	0,13	4,2	2(2)	0,08
<i>Anomotaenia larina</i>	1 из 4	4(4)	1							4,2	4(4)	0,16
<i>Aploparaksis larina</i>							20	5,7(3-10)	1,13	12,5	5,7(3-10)	0,7
<i>Aploparaksis sovieticus</i>	2 из 4	17(5-29)	8,5				6,7	4(4)	0,3	12,5	12,7(4-29)	1,6
<i>Wardium fusa</i>	1 из 4	9(9)	2,25				13,3	13(10-16)	1,7	12,5	11,7(9-16)	1,4
Trematoda												
<i>Clinostomum complanatum</i>							6,7	14(14)	0,93	4,2	14(14)	0,6
<i>Echinostoma revolutum</i>							6,7	15(15)	1	4,2	15(15)	0,62
<i>Echinoparyphium recurvatum</i>				1 из 5	27(27)	5,4	13,3	18,5(6-31)	2,47	12,5	21,3(6-31)	2,7
<i>Plagiorchis laticola</i>							6,7	3(3)	0,2	4,2	3(3)	0,12
<i>P. elegans</i>	2 из 4	63,5(90-164)	63,5	2 из 5	15(10-20)	6	13,3	23(10-36)	3,07	25	55(10-164)	13,7
<i>P. maculosus</i>							6,7	32(32)	2,13	4,2	32(32)	1,3
<i>Prostogonimus ovatus</i>				1 из 5	8(8)		6,7	3(3)	0,2	8,3	5,5(3-8)	0,46
<i>Tanaisia fedtschenkoi</i>							20	6,3(2-13)	1,27	12,5	6,3(2-13)	0,79
<i>Metorchis xanthosomus</i>							26,7	2,5(1-5)	0,67	16,7	2,5(1-5)	0,4
<i>Pachitrema calculus</i>	2,1,	1,5(1-2)	0,75							8,3	1,5(1-2)	0,12
<i>Cryptocotyle lingua</i>	1 из 4	3(3)	0,75							4,2	3(3)	0,12
<i>Renicola lari</i>				1 из 5	3(3)	0,6	6,7	18(18)	1,2	8,3	10,5(3-18)	0,87
<i>Renicola paraquima</i>	1 из 4	1(1)	0,25							4,2	1(1)	0,04
<i>Diplostomum chromatophorum</i>							13,3	6,3(3-11)	1,3	12,5	6,3(3-11)	0,8
<i>D. commutatum</i>				1 из 5	1(1)	0,2	20	20(20)	1,3	16,7	7,5(1-20)	1,25
<i>D. helveticum</i>							6,7	9(9)	0,6	4,2	9(9)	0,4

D. spathaceum	2 из 4	82,5(5-160)	41,25	2 из 5	32(1-63)	12,8	33,3	38,4(4-83)	12,8	37,5	46,8(1-160)	17,5
D. volvens	1 из 4	25(25)	6,25				13,3	5,5(1-10)	0,7	12,5	12(1-25)	1,5
Strigea falconis (1)							20	5,7(3-8)	1,13	12,5	5,7(3-8)	0,7
Ichthyocotylurus erraticus				1 из 5	22(22)	4,4				4,2	22(22)	0,9
I. pileatus				1 из 5	3(3)	0,6				4,2	3(3)	0,12
I. platycephalus				1 из 5	3(3)	0,6	6,7	4(4)	0,27	8,3	3,5(3-4)	0,3
Nematoda												
Thominox anatis							20	3,3(1-8)	0,7	12,5	3,3(1-8)	0,4
Th. contorta	2 из 4	5(2-8)	2,5	1 из 5	6(6)	1,2	53,3	6,25(1-32)	3,3	45,8	6(1-32)	2,75
Paracuarina tridentata				1 из 5	2(2)	0,4				4,2	2(2)	0,08
Contracaecum rudolphi				1 из 5	1(1)	0,2				4,2	1(1)	0,04

Таблица 5.13

Сезонная динамика гельминтофауны серебристой чайки

Даты вскрытий Вид	15 - 21.05 (5 экз.)			15 - 21.07 (4 экз.)			5.08 - 10.09 (10 экз.)			15.05 - 10.09 (19 экз.)		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
Cestoda												
Ligula intestinalis	2 из 5	2(1-3)	0,8				4/40	6,25(1-11)	2,5	31,6	4,8(1-4)	1,52
Paricrateria porosa	2 из 5	22(12-32)	8,8	1 из 4	7(7)	1,75	4/40	21,0(2-23)	4,2	36,8	13,3(2-32)	4,89
Aploparaksis larina				1 из 4	8(8)	2,0	2/20	41,5(2-81)	8,3	15,79	30,3(2-81)	4,79
Wardium fusa	3 из 5	17(4-33)	10,2	1 из 4	17(17)	4,25				15,79	18,0(4-33)	2,84
Trematoda												
Echinocasmus mordax				1 из 4	7(7)	1,75				5,26	7(7)	0,37
Mesorchis pseudoechinatus				2 из 4	35,5(29-42)	17,5	1/10	31(31)	3,1	15,79	31,7(22-42)	5,0
Plagiorchis laticola							2/20	23(19-27)	4,6	10,53	23(19-27)	2,42
P. elegans	1 из 5	41(41)	8,2	1 из 4	16(16)	4,0	2/20	25(11-39)	5,0	21,05	26,7(11-39)	5,63
P. maculosus							1/10	19(19)	1,9	5,26	19(19)	1,0
Microphallus excoleus										5,26	5(5)	0,26
Tanaia fedtschenkoi	1 из 5	5(5)	1,0				2/20	110,5(3-218)	22,1	10,53	110,5(3-218)	6,37

<i>Metorchis xanthosomus</i>				1 из 4	30(30)	7,5	2/20	5,5 (3-8)	1,1	15,79	13,7 (3-30)	2,16
<i>Apophallus muehlingi</i>	1 из 5	22(22)	4,4				1/10	21 (21)	2,1	10,53	21,5 (21-22)	2,26
<i>Cryptocotyle concavum</i>	1 из 5	15(15)	3							5,26	15 (15)	0,79
<i>Knipowitschiatrema nicolai</i>	1 из 5	1(1)	0,2							5,26	1 (1)	0,05
<i>Renicola lari</i>				1 из 4	4(4)	1,0	1/10	18 (18)	1,8	10,53	11 (4-18)	1,16
<i>Diplostomum chromatophorum</i>	1 из 5	158(158)	31,6							5,26	158(158)	8,31
<i>D. commutatum</i>				2 из 4	17,5(3-32)	8,75				10,53	17,5(3-32)	1,84
<i>D. helveticum</i>							1/10	13 (13)	1,3	5,26	13(13)	0,68
<i>D. spathaceum</i>	3 из 5	362,3 (118-641)	217,4	1 из 4	71(71)	17,7	5/50	223,6(8-572)	111,8	47,37	252,9(8-641)	119,8
<i>D. volvens</i>							1/10	32 (32)	3,2	5,26	32(32)	1,68
<i>D. sp. 1</i>							1/10	45 (45)	4,5	5,26	45(45)	2,37
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>				1 из 4	12(12)	3,0	1/10	112 (112)	11,2	10,53	62 (12-112)	6,53
<i>I. variegatus</i>							1/10	8 (8)	0,8	5,26	8 (8)	0,42
<i>I. platycephalus</i>				1 из 4	18(18)	4,5	2/20	14 (5-23)	2,8	15,79	15,3(5-23)	2,42
<i>I. sp.</i>							1/10	31 (31)	3,1	5,26	31(31)	1,63
Nematoda												
<i>Thominx anatis</i>	1 из 5	18(18)	3,6				2/20	13(4-32)	3,6	21,05	17,0(4-32)	3,58
<i>Th. conforta</i>				3 из 4	23(3-53)	17,2	8/80	14,75(4-46)	11,8	57,9	17,0(3-53)	9,84
<i>Tetrameres skrijbini</i>	1 из 5	4(4)	0,8							5,26	4(4)	0,21
<i>Paracuaria tridentata</i>	1 из 5	28(28)	5,6							5,26	28(28)	1,47
<i>Contracaecum spiculigerum</i>	1 из 5	7(7)	1,4				1/10	2 (2)	0,2	10,53	4,5(2-7)	0,47
<i>C. rudolphi</i>	1 из 5	3(3)	0,6	1 из 4	4(4)	1,0				10,53	3,5(3-4)	0,37
<i>Portocaeacum ensicaudatum</i>	1 из 5	2(2)	0,4							5,26	2(2)	0,1

Сезонная динамика гельминтофауны малой чайки

Даты вскрытий Вид	21.05 – 28.05 (6 экз.)			19.06 – 26.07 (6 экз.)			18.08 – 24.08 (6 экз.)			21.05 – 24.08 (18 экз.)		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
Cestoda												
<i>Pariceroaenia porosa</i>	2 из 6	2(1-3)	0,67				1 из 6	1(1)	0,17	16,6	1,67(1-3)	0,28
<i>P. dodesacantha</i>				2 из 6	4,5(1-8)	1,5	2 из 6	1,5(1-2)	0,5	22,2	3(1-8)	0,67
<i>Aploparaksis larina</i>	1 из 6	2(2)	0,33							5,55	2(2)	0,11
<i>A. sovieticus</i>							1 из 6	1(1)	0,17	5,55	1(1)	0,05
<i>Wardium spasskii</i>	2 из 6	2(1-3)	0,67	2 из 6	3,5(2-5)	1,16	1 из 6	1(1)	0,17	27,8	2,4(1-5)	0,67
Trematoda												
<i>Mesorchis denticulatus</i>	1 из 6	3(3)	0,5							5,55	3(3)	0,17
<i>Plagiorchis laticola</i>				1 из 6	6(6)	1,0	1 из 6	7(7)	1,16	11,1	6,5(6-7)	0,72
<i>P. elegans</i>	1 из 6	18(18)	3,0	2 из 6	17,5(9-26)	5,83	3 из 6	8,7(2-13)	4,33	33,3	13,2(2-26)	4,39
<i>Tanaisia fedtschenkoi</i>	1 из 6	3(3)	0,5	3 из 6	12,6(4-21)	6,0	1 из 6	9(9)	1,5	27,8	10(3-21)	2,78
<i>Renicola lari</i>	1 из 6	7(7)	1,16	1 из 6	1(1)	0,17	1 из 6	4(4)	0,67	16,6	4(1-7)	0,67
<i>R. sp.</i>				1 из 6	1(1)	0,17				5,55	1(1)	0,05
<i>Diplostomum commutatum</i>							1 из 6	8(8)	1,33	5,55	8(8)	0,44
<i>D. helveticum</i>							1 из 6	10(10)	1,67	5,55	10(10)	0,55
<i>D. spathaceum</i>	2 из 6	8(1-15)	2,67							11,1	8(1-15)	0,89
<i>Strigea falconis</i> (l)							1 из 6	18(18)	3,0	5,55	18(18)	1,0
<i>Ichthyocylurus pileatus</i>				1 из 6	5(5)	0,83				5,55	5(5)	0,28
<i>I. platycephalus</i>	1 из 6	18(18)	3,0							5,55	18(18)	1,0
Nematoda												
<i>Thominx anatis</i>	1 из 6	15(15)	2,5	1 из 6	2(2)	0,33	1 из 6	6(6)	1,0	16,6	7,7(2-15)	1,28
<i>Th. contorta</i>	3 из 6	3,7(1-8)	1,83	6 из 6	3,7(1-12)	3,7	2 из 6	8(4-12)	2,7	61,1	4,4(1-12)	2,72
<i>Tetrameres skrijabini</i>	1 из 6	10(10)	1,67							5,55	10(10)	0,55
<i>Rusguniella elongata</i>							1 из 6	1(1)	0,17	5,55	1(1)	0,05
<i>Cosmocephallus obvelatus</i>				1 из 6	53(53)	8,83				5,55	53(53)	2,94
<i>Porrocaecum ensicaudatum</i>							1 из 6	2(2)	0,33	5,55	2(2)	0,11
<i>Nematoda</i> gen. sp.				1 из 6	1(1)	0,17	5,26	1(1)	0,05	5,55	1(1)	0,05

Сезонная динамика гельминтофауны речной крачки

Даты вскрытый Количество вскрытый	18.05 – 23.05			24.06 – 30.07			5.08 – 4.09			18.05 – 4.09		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
Вид												
Cestoda												
<i>Paricterotaenia porosa</i>							5,26	2(2)	0,1	2,7	2(2)	0,05
<i>P. sternina</i>				18,2	1,5(1-2)	0,27				5,4	1,5(1-2)	0,08
Trematoda												
<i>Mesorchis pseudoechinatus</i>	1 из 7	1(1)	0,14							2,7	1(1)	0,03
<i>Plagiogorchis elegans</i>				9,09	5(5)	0,45	10,53	11,5(9-14)	1,21	8,1	9,3(5-14)	0,76
<i>P. maculosus</i>				9,09	2(2)	0,18	5,26	3(3)	0,16	5,4	2,5(2-3)	0,13
<i>Tanaisia fedtschenkoi</i>							15,79	64,3(2-189)	10,16	8,1	64,3(2-189)	5,22
<i>Pahtyrema calculus</i>	1 из 7	1(1)	0,14							2,7	1(1)	0,03
<i>Cryptocotyle concavum</i>	1 из 7	2(2)	0,28							2,7	2(2)	0,05
<i>Tetraceladum sternae</i>	1 из 7	1(1)	0,14							2,7	1(1)	0,03
<i>Renicola lari</i>				9,09	2(2)	0,18	10,53	18(8-28)	1,89	8,1	12,7(2-28)	1,03
<i>R. paraquinta</i>				9,09	13(13)	1,18				2,7	13(13)	0,35
<i>Diplostomum helveticum</i>							5,26	11(11)	0,58	2,7	11(11)	0,29
<i>D. spathaceum</i>				18,2	3,5(2-5)	0,64				5,4	3,5(2-5)	0,19
<i>Strigea falconis</i> (I)				18,2	12(5-19)	2,18				5,4	12(5-19)	0,65
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i>				9,09	1(1)	0,09				2,7	1(1)	0,03
<i>I. sp.</i>							5,26	1(1)	0,05	2,7	1(1)	0,03
Nematoda												
<i>Thominx anatis</i>							5,26	6(6)	0,31	2,7	6(6)	0,16
<i>Th. contorta</i>				9,09	2(2)	0,18	5,26	1(1)	0,05	5,4	1,5(1-2)	0,08
<i>Contracaecum spiculigerum</i>							5,26	1(1)	0,05	2,7	1(1)	0,03

Сезонная динамика гельминтофауны черной крачки

Даты вскрытий	28.05 – 30.05			15.07 – 15.08			28.05 – 15.08		
	5			7			12		
Количество вскрытий	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
Вид	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
Cestoda									
<i>Pariterotaenia porosa</i>				2 из 7	2,5(2-3)	0,7	16,66	2,5(2-3)	0,42
<i>Wardium spasskii</i>				2 из 7	2(1-3)	0,6	16,66	2(1-3)	0,33
Trematoda									
<i>Echinoparyphium aconiatum</i>				1 из 7	4(4)	0,57	8,33	4(4)	0,33
<i>Plagiorchis laticola</i>				2 из 7	5(1-9)	1,4	16,66	5(1-9)	0,83
<i>P. elegans</i>				1 из 7	18(18)	2,57	8,33	18(18)	1,5
<i>Prosthogonimus ovatus</i>				1 из 7	8(8)	1,1	8,33	8(8)	0,67
<i>Tanaisia fedtschenkoi</i>	1 из 5	2(2)	0,4	1 из 7	3(3)	0,4	16,66	2,5(2-3)	0,42
<i>Metorchis xanthosomus</i>				2 из 7	3,5(2-5)	1	16,66	3,5(2-5)	0,58
<i>Cryptocotyle lingue</i>	1 из 5	3(3)	0,6				8,33	3(3)	0,25
<i>Renicola lari</i>				2 из 7	7(2-12)	2	16,66	7(2-12)	1,17
<i>Diplostomum commutatum</i>	3 из 5	6,7(1-11)	4				25,0	6,7(1-11)	1,67
Nematoda									
<i>Thominx anatis</i>				2 из 7	3(2-4)	0,85	16,66	3(2-4)	0,5
<i>Th. contorta</i>				2 из 7	4,5(3-6)	1,3	16,66	4,5(3-6)	0,75
<i>Rusguniella elongata</i>				1 из 7	1(1)	0,14	8,33	1(1)	0,08

развивающимися в беспозвоночных и рыбе. К середине лета не отмечены виды, личиночные стадии которых развиваются в рыбе, но при этом наблюдается рост интенсивности инвазии гельминтами, получаемыми при питании беспозвоночными. Во второй половине лета, когда насекомых становится меньше, малые чайки питаются и рыбой, что приводит к заражению диплостомидами. Происходит снижение интенсивности заражения большинством видов гельминтов (табл. 5.14).

Сезонные изменения гельминтофауны у речной крачки значительны. После прилета, в мае у речной крачки найдено только 4 вида гельминтов с низкой интенсивностью инвазии (в среднем у одной птицы – 0,71 экз.), не обнаруженные летом. В летний период гельминтофауна более разнообразна и стабильна (табл. 5.15).

В течение периода пребывания на водоеме у черной крачки происходит повышение зараженности, что проявляется в значительном увеличении числа видов (с 3 до 12) и интенсивности инвазии (с 5,6 экз. гельминтов в одной птице в мае до 12,3 экз. гельминтов во второй половине лета) (табл. 5.16).

5.3.4. Пространственное распределение гельминтов чайковых птиц

Животные, в пределах мест своего обитания, распределяются в зависимости от условий, отличающихся, в частности, в разных участках водоемов неравномерно. Наиболее важными факторами, влияющими на распределение птиц, являются доступность кормов, благоприятные условия для гнездования, защитные свойства территории.

На крупных водоемах, таких как озера Кубенское и Воже, гнездовые участки, территории с хорошими защитными свойствами могут оставаться благоприятными для птиц в течение длительного времени и, таким образом, оказывать влияние на стабильное распределение птиц. С другой стороны, условия для добычи пищи существенно изменяются в течение суток и всего периода пребывания чайковых птиц на водоеме. Доступность кормов зависит от многих факторов: растительности по берегам и в водоеме, уровня режима, режима волнения, прозрачности воды и ветровой деятельности. Естественно, птицы должны приспосабливаться к данным условиям и разыскивать скопления пищи, перемещаясь на значительные расстояния по озеру и в его окрестностях. Даже во время размножения они вынуждены постоянно обследовать всю акваторию водоема и его окрестности в поисках пищи.

Многие чайковые птицы, особенно речная крачка, серебристая, сизая и озерная чайки, питаются в значительной степени рыбой, распределение которой меняется в течение года, с возрастом рыбы, зависит от погодных условий (ветер, температура, осадки, освещенность). Значительную долю в пищевом рационе чайковых птиц составляют насекомые, распределение которых существенно меняется по сезонам и зависит от погодных условий (температура, ветер, осадки), к чему, естественно, должны приспосабливаться птицы. При сельскохозяйственных работах (пахота, культивирование, уборка картофеля и

других культур) чайковые птицы питаются беспозвоночными: насекомыми и червями, которые являются доступными, но сезонными кормами. Дополнительные корма (пищевые отходы), используемые эврифагами, пожалуй, являются единственным стабильным видом пищи, не зависящим от каких-либо факторов.

По нашим наблюдениям, чайковые птицы на озере Кубенское распределены неравномерно (рис. 5.8). На северо-восточном побережье озера преобладают озерная чайка (34,7%) и речная крачка (30,5%), доля сизой чайки несколько ниже (26,0%). На юго-западном побережье сизая чайка составляет 53,4%, озерная чайка – 32,7%, речная крачка – 12,2%. Такое распределение обусловлено характером побережий, наличием пищевых объектов. Указанное распределение птиц является, по существу, усредненным. Птицы в поисках пищи или мест для отдыха совершают значительные перемещения: за 10 – 15 минут они перелетают с одного берега на другой на расстояние до 8 км.

Большинство чайковых птиц добыто на юго-западном побережье озера Кубенское между поселками Новленское и Березняки, около 20% птиц – на мысе Шелин и северо-восточном побережье. Достоверных различий в зараженности взрослых птиц (сизой, озерной чайки и речной крачки), добытых в разных частях озера, не выявлено.

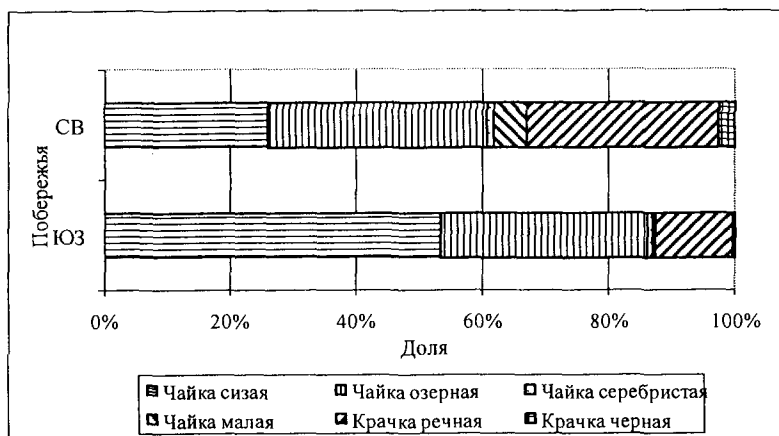


Рис. 5.8. Распределение чайковых птиц на побережьях оз. Кубенское

На более крупных водоемах, различные участки которых существенно отличаются своими условиями, выявлены различия не только в распределении птиц, но и в паразитофауне. Оказывает влияние на гельминтофауну птиц в разных частях водоема и относительная изоляция колоний, что обычно приводит к обеднению гельминтофауны [252].

Распределение рыб в водоемах зависит от множества факторов, меняющихся в течение сезона и по годам. Определяющими факторами являются кормность участков, их глубина, изрезанность береговой линии. Береговая линия юго-западного побережья Кубенского озера не изрезана, лишь в устьях рек (Б. Ельма, Делялевка) есть небольшие заливы. Устойчивые локальные стада рыб не выявлены. Северо-восточное побережье более изрезано (заливы Токшинский и др., озеро Токшинское, устья рек Уфтыга, Кубена и др.). В таких условиях возможно формирование устойчивых локальных стад рыб. Анализ зараженности рыб мы проводили по участкам, имеющими экологические различия (рис. 5.9).

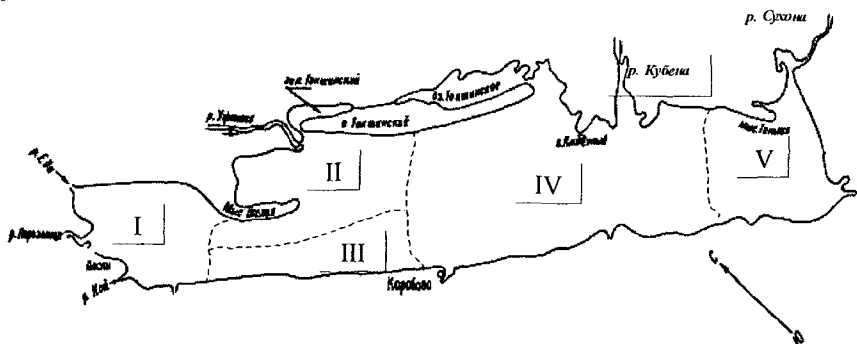


Рис. 5.9. Участки озера Кубенское

Анализ зараженности рыб показывает различия в разных участках озера. Так, у плотвы, выловленной на участке №3, отмечено значительно больше видов гельминтов, завершающих развитие в птицах (табл. 5.17). Для *Ichthyocotylurus platycephalus* и *Metorchis xanthosomus* на этом участке характерна высокая интенсивность инвазии. Сходный характер заражения в разных участках озера свойственен и для щуки (табл. 5.18). Различия в зараженности рыб на разных участках озера зависят как от численности промежуточных хозяев гельминтов, так и от численности рыбацких птиц. В частности, у чайковых птиц на берегах данного участка существует несколько крупных колоний, насчитывающих более 200 пар птиц. Кроме этого, птицы очень часто пересекают данную территорию, перелетая в поисках подходящих мест для кормежки. Последнее связано с тем, что сложившиеся условия данной части Кубенского озера наиболее разнообразны и позволяют птицам находить корм вне зависимости от состояния погоды. Регулярное и значительное поступление яиц гельминтов на данном участке приводит к существованию здесь устойчивых зоонозов.

Зараженность плотвы и щуки в разных участках озера Кубенское гельминтами, завершающими развитие в рыбоядных птицах

Вид	Участок №1			Участок №2			Участок №3			Участок №4		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
Плотва												
<i>Ligula intestinalis</i>							0,49	1,5(1-2)	0,007			
<i>Diplostomum commutatum</i>							1,48	3,2(1-8)	0,05			
<i>D. helveticum</i>				6,0	7(1-19)	0,42	5,42	4,4(1-13)	0,24			
<i>D. mergi</i>							3,69	4,3(1-15)	0,16			
<i>D. spathaceum</i>	23,3	3(1-8)	0,7	6,0	52(3-145)	3,12	6,9	8,2(1-138)	0,56			
<i>D. volvens</i>				6,0	15(3-36)	0,9						
<i>Tylodelphys clavata</i>	9	3(3)	0,1				6,9	11(1-77)	0,76	1 из 14	167	11,9
<i>T. podicipina</i>	10,0	3,5(3-8)	0,63				2,2	6,2(1-12)	0,14			
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>										1 из 14	3	0,2
<i>I. platycephalus</i>	26,7	3,5(1-8)	0,93				6,2	33,2(1-228)	2,04	1 из 14	1	0,07
<i>I. variegatus</i>							1,7	11(1-24)	0,19	1 из 14	7	0,5
<i>Metorchis xanthosomus</i>	6,7	149,5(56-243)	9,9				18,9	187,5(1-2640)	35,6			
Щука												
<i>Diplostomum commutatum</i>							0,78	2,5(2-3)	0,02			
<i>D. helveticum</i>							4,3	2,6(1-7)	0,11			
<i>D. spathaceum</i>				4,7	11,6(4-26)	0,56	4,3	4,5(1-12)	0,19	3,9	3(2-4)	0,12
<i>Tylodelphys clavata</i>	13,2	4(1-6)	0,53				8,2	10,7(1-42)	0,88	1,9	7(7)	0,14
<i>T. podicipina</i>	7,9	5,6(2-10)	0,45				12,9	15,7(1-70)	2,03			
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>				7,9	33,4(5-100)	2,65	0,39	4(4)	0,02			
<i>I. platycephalus</i>	5,3	5(4-6)	0,26	1,6	7(7)	0,11	19,5	33(1-227)	6,4	1,96	800	15,7
<i>I. variegatus</i>							1,6	5,5(3-12)	0,09			
<i>Apotemon annuligerum</i>							0,78	3,5(1-6)	0,03			
<i>Metorchis xanthosomus</i>							0,39	120(120)	0,47			

На озере Воже условия в разных частях водоема различны (рис. 5.10), большинство птиц (около 55%) сосредоточено в центре озера (рис. 5.11); в северной части, по данным учетов, зарегистрировано лишь 15% птиц. В разных частях водоема существенно различаются доминирующие виды чайковых птиц. В северной части озера, где вплотную к береговой линии подходит лес, а заросли тростника незначительны, преобладает ихтиофаг — речная крачка, доля которой составляет 64,8%. В центральной части водоема более многочисленны эврифаги: чайки озерная (66,4%) и сизая (20,7%). В южной части озера соотношение сизой, озерной чаек и крачки речной почти одинаково, заметно возрастает доля малой чайки и черной крачки. Это связано со значительными зарослями тростника и другой прибрежной растительности, обеспечивающими энтомофагов достаточным количеством пищи.



Рис. 5.10. Участки озера Воже

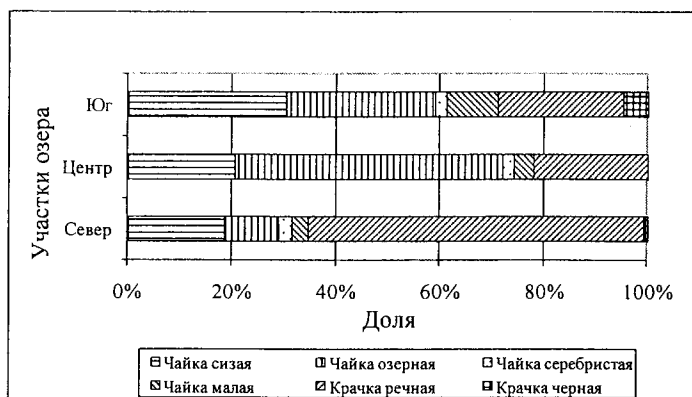


Рис. 5.11. Распределение чайковых птиц на оз. Воже

Зараженность рыб оз. Воже метацирками трематод в разных участках озера

Вид	Сезон	Участки озера									
		Север		Центр				Юг			
		ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ		
Снеток											
I. platycephalus	лето				7 из 8	54,8	48				
	осень	87,2	28,3	24,7							
	лето				1 из 8	84	10,5				
	осень	6,7	13,5	0,9							
D. helveticum	осень	6,7	1,4	0,09							
Ряпушка											
I. platycephalus	лето				17,6	4	0,7				
	осень	32,2	16,1	5,2							
	лето				5,9	1	0,06				
	осень	29,0	107,3	31,2							
I. variegatus	лето				29,4	2,6	0,76				
D. helveticum	осень	3,2	2	0,06							
	осень	6,4	10	0,6							
Ерш											
I. platycephalus	лето	89,5	59,2	43,6	88,5	69,6	64,2	92,1	77,7	61,3	
	осень							7 из 10	158,3	110,8	
	лето	1,7	25	0,44							
	M. xanthosomus	лето	8,8	4,2	0,37	3,8	1	0,04	23,7	4,8	1,13
Окунь											
I. platycephalus	лето	66,15	47,5	31,4	80,6	47,8	38,5	68,4	98,3	67,3	
	осень	13 из 14	99,1	92,0	8 из 8	172,9	172,9	88,2	58,7	51,8	
	лето	7,7	4	0,3				31,6	28	8,8	
	I. pileatus	осень	1 из 14	48	3,4	1 из 8	23	2,8			
I. variegatus	лето				3,2	13	0,42				
	лето				6,4	2,5	0,2				
D. mergi	осень	1 из 14	3	0,2				5,9	1	0,06	
D. volvens	лето	7,7	4,4	0,34	6,45	7	0,45	26,3	1,4	0,37	
	осень							11,8	4,5	0,53	
D. helveticum	лето	12,3	2,75	0,34	22,6	3	0,7				
	осень				1 из 8	2	0,25	11,8	10,5	1,23	
D. pungitii	лето				3,2	1	0,032				
Щука											
I. platycephalus	лето	1 из 4	4	1				5,8	3,3	0,19	
	осень				31,2	9,6	3				
	осень				6,25	1	0,06				
	I. variegatus										

Такое распределение чайковых птиц оказывает влияние на зараженность рыб гельминтами, завершающими развитие в птицах. В середине лета, когда чайковые птицы в связи с гнездованием территориальны и не перелетают далеко от колоний, а разыскивают пищу поблизости, отмечены более высокие экстенсивность и интенсивность заражения многих рыб в центральной и южной частях озера большинством видов, завершающих развитие в чайковых птицах (табл. 5.18). На озере отмечена и прямая зависимость зараженности леща *Ligula intestinalis* от численности чаек – эврифагов: озерной и сизой. Она в центральной части достигает 4,2%, что выше зараженности леща этим видом по сравнению с другими участками. В северной части водоема, где птиц значительно меньше, по всей видимости, не возникает устойчивых очагов многих видов гельминтов, распространяемых чайковыми птицами.

В осенний период чайковые птицы активно мигрируют, значительная часть их перемещается на другие водоемы, а оставшиеся довольно равномерно распределены по акватории водоема. Это отражается на зараженности рыб гельминтами из родов *Ichthyocotylurus* и *Diplostomum*, имеющей сходные показатели в разных частях озера (табл. 5.18).

Глава 6. ЗНАЧЕНИЕ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ МЕТАЗОА В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Роль гельминтов в водных экосистемах глубоко изучена и рассмотрена многочисленными авторами. Экспериментально доказано, что биопродукция паразитов является весьма значительной. А. А. Шигиным [255, 256, 261] проводились исследования в отношении трематод птиц и рыб, развивающихся в брюхоногих моллюсках. Антропогенное эвтрофирование водоемов способствовало развитию малакофауны. В прудовиках семейства *Lymnaeidae* развиваются партениты (спороцисты, редии, церкарии). Церкарии, выходящие в воду из моллюсков, инфицируют рыб и птиц, элиминируются личинками рыб, для которых они являются доступным и питательным кормом на мелководье. Большая часть церкарий погибает. Таким образом, в трофической цепи озера имеет место паразитарное эвтрофирование, на что, как правило, не обращают внимания при оценке трофности водоемов.

Наши исследования паразитофауны рыб дают основание считать, что в экосистемах мелководных водоемов Вологодской области этот фактор весьма значителен (рис. 6.1). У рыб озер Кубенское и Воже нами обнаружены 26 видов личинок гельминтов, для которых дефинитивными хозяевами являются рыбообразные птицы.

В результате собственных исследований и реферативного обзора литературных данных А. А. Шигин [261] указывает на роль гельминтов в эволюции водоемов. Они являются кормовой базой для рыб, регулируют численность рыб и препятствуют размножению вселенцев.

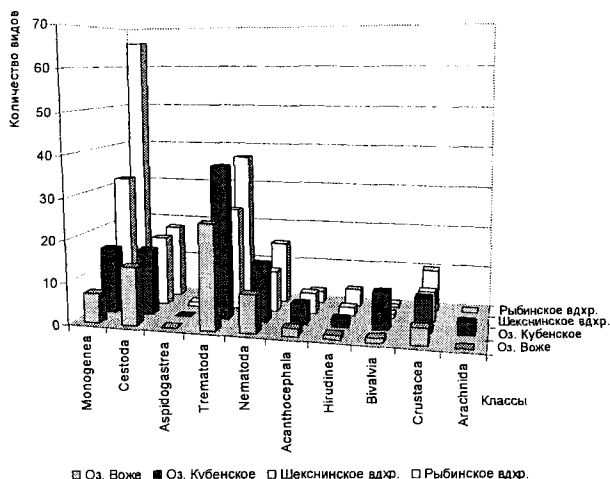


Рис. 6.1. Разнообразие паразитов рыб оз. Воже, Кубенское, Шекснинского и Рыбинского водохранилища.

Trematoda Rud., 1808 – один из немногих классов животного царства, целиком представленный паразитическими организмами. Среди них немало возбудителей опасных заболеваний человека, домашних и охотничье-промысловых животных, а также прудовых рыб; борьба с ними является важной задачей современного здравоохранения и практической ветеринарии. Изучение паразитов вносит в копилку наших знаний все новые фактические данные, позволяющие более объективно и всесторонне оценивать истинное место и роль паразитов в биосфере с учетом не только их негативного воздействия на своих хозяев, но и их роли в функционировании экосистем и биосферы в целом.

В связи с крайней ограниченностью необходимых фактических данных, эта проблема рассмотрена на примере всего трех представителей разных отрядов трематод: Fasciolida (*Fasciola hepatica*), Opisthorchida (*Opisthorchis felineus*) и Strigeidida (*Diplostomum chromatophorum*). Эти виды характеризуются различными типами жизненных циклов (двуххозяинный у *F. hepatica* и треххозяинные у *O. felineus* и *D. chromatophorum*), различной стратегией размножения с преобладанием в нем полового (*F. hepatica* и *O. felineus*) или партеногенетического (*D. chromatophorum*) способа размножения, значительными различиями в размерах и биомассе марит, партенит и яиц, а также по ряду других параметров, отражающих специфику роли каждого из них в биосферных процессах. Это дает основание экстраполировать полученные на их примере данные на других представителей класса и тем самым получить хотя бы самое приближенное представление об истинной биосферной роли всего класса трематод.

Место трематод в структуре биосферы. Место любой группы организмов в структуре биосферы определяется ее видовым разнообразием, распространенностью по планете, репродуктивным потенциалом, численностью и биомассой составляющих ее видов и их ролью в круговороте веществ и энергии в биосфере. Объективная оценка этих параметров, а следовательно и реальное представление о месте данной группы в биосфере, возможны лишь при сопоставлении этих параметров с таковыми других групп организмов того же таксономического ранга: в данном случае – класса.

Видовое разнообразие трематод. Данный аспект места трематод в биосфере решается относительно просто: по оценкам разных авторов класс трематод объединяет в своем составе от 5 до 7 тыс. известных и описанных видов, а общее число их, по всей видимости, достигает 20–40 тыс. видов [206, 218, 279, 290]. Таким образом, в ряду классов животных трематоды по этому показателю сближаются с Oligocheta (5000 видов) и всеми классами позвоночных животных, кроме рыб.

Распространение трематод в биосфере. Общее положение В. А. Догеля о том, что «паразитизм есть явление, необычайно широко распространенное в природе» вполне приложимо и к трематодам; на современном этапе эволюции жизни на планете они освоили все станции и биотопы, в которых совместно обитают их промежуточные, дополнительные и дефинитивные хозяева. Трематоды зарегистрированы на всех материках планеты, включая прибрежные моря Антарктиды; у их хозяев нет практически ни одного органа или ткани, в которых они не могли бы паразитировать. Следовательно, и по этому биосферному показателю трематоды не уступают большинству других классов животных, каждый из которых, как правило, приурочен к более или менее ограниченной части биосферы.

Размеры и биомасса трематод. Трематоды в большей своей части – мелкие организмы с длиной тела, редко превышающей 1 см. Наиболее крупными размерами характеризуются мариты, длина которых колеблется в пределах от доли миллиметра (сем. Microphallidae) до нескольких сантиметров (сем. Fasciolidae, Campulanaidae); в отдельных случаях она может достигать 1 метра, но тело таких трематод приобретает сильно вытянутую лентовидную или цилиндрическую форму (сем. Didymozoonidae). На других стадиях развития размеры трематод еще меньше: яйца и миазидии трематод редко превышают в длину 0,1 мм; церкарии (без хвоста) – 1,0 мм; партениты, особенно дочерние спороцисты и редии, могут достигать в длину 1,0 см; адолескардии обычно сохраняют размеры тела церкария, метацеркарии всегда несколько крупнее церкарий, а в случаях развития трематод прогенезом – почти достигают размеров марит (*Codonocephalus urniger*, представители сем. Clinostomatidae и др.).

В. А. Догель, анализируя вопрос о морфологических адаптациях паразитов, пришел к заключению, что паразитический образ жизни обычно ведет к увеличению размеров тела. Он объясняет это «неограниченным количеством хорошо усвояемой пищи, всегда находящейся в распоряжении паразитов» (цит. по Шигину [261]). Трематодам эта особенность также свойственна, но проявля-

ется она не столь ярко, как у других групп гельминтов, например, у нематод и цестод.

Относительно малые размеры трематод определяют и низкую их собственную массу: у яиц, мирацидиев и церкарий она ничтожно мала и исчисляется десяти- и даже сотысячными долями миллиграмма, а у марит – обычно не превышает 1–5 г; суммарная биомасса партенит, обитающих в одном моллюске, может быть значительно большей, поскольку она определяется размерами моллюска и составляет около 10–15% от массы моллюска с раковиной или 20% от массы его мягких тканей.

Репродуктивный потенциал трематод. Трематоды характеризуются исключительно высокой потенциальной плодовитостью, поскольку на протяжении своего жизненного цикла они размножаются дважды: половым (в дефинитивном) и партеногенетическим (в промежуточном хозяине) способами; их общий репродуктивный потенциал определяется произведением величин показателей репродукции каждого из этих способов размножения.

Потенциальная плодовитость трематод в принципе не очень зависит от собственной каждому виду общей стратегии размножения, в частности, от преобладания в нем полового или партеногенетического способа размножения. И в том и в другом случае она может достигать поистине астрономических значений. Так, потенциальная плодовитость у *F. hepatica*, в размножении которой явно доминирует половой способ, составляет 28800 млрд. особей (суточная продукция яиц одной мариты – 50000, максимальный срок жизни мариты – 10 лет, продукция церкарий одним моллюском – 160000), а у *D. chromatophorum*, репродуктивный потенциал которого определяется главным образом партеногенетическим способом размножения, – 67,5 млрд. особей [255]. Чтобы реально представить себе эти величины, отметим, что биомасса дочернего поколения одной мариты того и другого вида составит соответственно 2880 тыс. т и 20 т.

По показателям полового размножения трематоды могут соперничать с самыми плодовитыми представителями Metazoa, ведущими свободный, не паразитический образ жизни. Но репродуктивный потенциал трематод определяется не только половым, но и партеногенетическим размножением, увеличивающим этот потенциал в тысячи и даже миллионы раз. С учетом этого можно смело утверждать, что в природе нет таких групп организмов, репродуктивный потенциал которых хоть в какой-то степени можно было бы сопоставить с репродуктивным потенциалом трематод. Этот вывод остается в силе и при сравнении плодовитости трематод с представителями других классов гельминтов, также отличающихся колоссальной плодовитостью [268]. И хотя по абсолютной плодовитости яиц некоторые наиболее крупные представители этих классов превышают плодовитость марит фасциолы, и порой весьма существенно, по всем остальным показателям плодовитости они намного уступают ей.

Численность трематод. Определение абсолютной численности трематод, особенно в глобальном масштабе – задача исключительно трудная и на

данном этапе наших познаний возможна лишь в самом приблизительном варианте и применительно к крайне ограниченному кругу видов.

Более или менее объективные данные о численности трематод могут быть получены в отношении их паразитических стадий развития, а именно, марит, партенит и метацеркарий, поскольку у них она определяется произведением численности хозяев на показатель их зараженности в виде индекса обилия [18].

На сегодня такие данные в необходимом объеме имеются лишь по некоторым паразитам человека и домашних животных. Вопрос о численности трематод на свободноживущих стадиях развития решается значительно сложнее, поскольку на этих стадиях развития они в биоценозе крайне эфемерны и быстро элиминируются факторами абиотической и биотической среды [256, 260]. Их численность определяют по суммарному числу особей (яиц, мирацидиев, церкарий), поступающих в биотоп за определенный отрезок времени, например, за сутки, сезон или год. Масштабы их поступления в биотоп определяются численностью и плодовитостью пропагативных стадий их развития – марит и партенит.

В целом, для трематод характерны следующие особенности постадийной численности:

- наибольшая доля общей численности трематод, как и следовало ожидать, приходится на продукты полового (яйца) и партеногенетического (церкарии) размножения трематод: у рассмотренных видов их доля составляет 99,983% от их общей численности;

- в зависимости от свойственной каждому виду стратегии размножения, в общей численности трематод доминируют либо яйца, как это имеет место у *F. hepatica* (99,924%), либо церкарии – у *D. chromatophorum* (99,996%), либо, наконец, приблизительно в равной степени и те и другие, как это показано А. В. Тютиным [233] на примере *Bunodera luciopercae*;

- на долю паразитических стадий развития трематод приходится буквально мизерная часть их общей численности: у рассмотренных нами видов она оказалась равной всего лишь 0,000775%, а у других видов – несколько большей, но тоже незначительной, как, например, у *Dicrocoelium lanceatum* из отряда Plagiorchiida и уже упоминаемой *B. luciopercae*, у которых на долю паразитических стадий приходится соответственно 3,339% [26] и 0,229% [233] от их общей численности.

За год биосфера планеты «загрязняется» трематодами на единицу общей площади планеты (50–500 тыс. особей на 1 м²), на душу населения (4,0–40,0 млрд. особей).

Приведенные цифры отражают в основном численность трематод на свободноживущих стадиях их развития; аналогичным образом самое общее представление о численности трематод на паразитических стадиях их развития можно получить на основании сопоставления численности марит, партенит и метацеркарий с численностью их хозяев. В сугубо экспертном варианте оно представляется нам в следующем виде:

- численность марит, как правило, на 1–3 порядка выше численности их облигатных хозяев, хотя в отдельных случаях число марит в одном хозяине может исчисляться десятками и даже сотнями тысяч особей;

- численность первичных и материнских спороцист обычно на 1–3 порядка ниже численности половозрелых моллюсков – их облигатных хозяев; в интенсивных очагах трематодозов экстенсивность инвазии моллюсков может вплотную приближаться к 100%, а указанное соотношение численности – к единице;

- численность дочерних спороцист и редий сопоставима (у мелких моллюсков) или намного превосходит (у крупных моллюсков) численность их хозяев: у последних число спороцист и редий в гепатопанкреасе одного моллюска может достигать 28000;

- относительная численность метацеркарий и их дополнительных хозяев наиболее динамична: в одних случаях, например, у планктонных ракообразных, она оказывается на 2–3 порядка ниже численности своих хозяев, в других, особенно у рыб, наоборот, на 1–4 порядка выше ее.

В целом, и по этому биосферному показателю трематоды намного превосходят численность большинства других классов многоклеточных, в том числе и многих беспозвоночных животных и могут быть сопоставимы лишь с насекомыми (Insecta), ракообразными (Crustacea), нематодами (Nematoda) и некоторыми другими наиболее многочисленными группами беспозвоночных животных.

Биомасса трематод. В гельминтологических исследованиях, к сожалению, не принято определять биомассу изучаемых объектов, что, естественно, крайне затрудняет оценку этого биосферного показателя гельминтов и их роли в круговороте веществ и энергии в биосфере. В отношении трематод приведены расчеты годичной биомассы трех видов на всех стадиях их развития:

- основная часть общей биомассы трематод сосредоточена (в зависимости от стратегии их размножения) либо в яйцах (*F. hepatica*), либо в церкариях (*D. chromatophorum*, *O. felineus*), т.е. в продуктах их полового или партеногенетического размножения;

- минимальная часть общей биомассы трематод, вне зависимости от особенностей их биологии и стратегии размножения, приходится на мирацидиев, у которых она настолько мизерна (миллионные доли от общей биомассы вида), что при обсуждении вопросов о роли трематод в круговороте веществ и энергии ею вполне можно пренебречь;

- относительно высокий процент общей биомассы трематод сосредоточен в партенитах, где он колеблется в пределах от 0,254 до 22,2% от общей биомассы вида; величина этого процента определяется размерами и биомассой промежуточных хозяев;

- на долю марит и метацеркарий (=адолескарий) приходится соответственно не более 1,187 и 0,167% от общей биомассы трематод.

Приведенные выше данные о глобальной биомассе рассмотренных видов трематод позволяют сугубо ориентировочно оценить и глобальную биомассу всего класса трематод, а точнее говоря, годичную продукцию биомассы класса. По мнению А. А. Шигина, в этих трех видах, составляющих 0,05% от описанного числа видов и 0,01% от общего числа видов трематод, заключено не менее 1% общей биомассы класса. При таком допущении общая годовая продукция всего класса трематод составит около 150 млн. т и окажется вполне сопоставимой с современной биомассой человека (около 200 млн. т) или суммарной биомассой диких птиц и млекопитающих. Таким образом, и по этому биосферному показателю за трематодами следует признать вполне реально ощутимую биосферную значимость, игнорировать или не замечать которую нет никаких оснований.

Биосферная роль трематод. Первую и наиболее удачную общую оценку биосферной роли паразитов дал К. И. Скрябин в книге "Симбиоз и паразитизм": «Паразиты содействуют сохранению в ... природе некоторого равновесия, определяют в значительной степени как качественный, так и количественный состав фауны и флоры во всех широтах и долготах земного шара и тем самым поддерживают определенное status quo органической природы» [217].

Чтобы получить более или менее целостное представление об участии трематод в круговороте веществ и энергии в природе, необходимо определить источники этих веществ, трофические уровни, на которых осуществляется их круговорот с участием трематод, по каким путям и в каких количествах осуществляется их циркуляция и какова дальнейшая судьба трансформированных трематодами веществ.

Источники питательных веществ и энергии трематод. Для трематод единственным источником органических веществ и энергии служит организм хозяина: дефинитивного – для марит, промежуточного – для партенит и дополнительного для метацеркарий; на остальных стадиях развития трематоды не питаются и используют для своих нужд только те запасы питательных веществ, которые получили на предыдущих паразитических стадиях развития. О масштабах изъятия трематодами органических веществ и энергии от своих хозяев можно судить на основании рассмотренной выше постадийной продукции собственной биомассы трематод и продуктов их размножения с учетом коэффициента переноса веществ и энергии с одного трофического уровня (уровня хозяина) на следующий более высокий (уровень паразита).

Известно, что в трофических цепях консументов эффективность ассимиляции при переходе на следующий трофический уровень составляет обычно 10-20%, хотя может достигать 50%, а у организмов потребляющих очень питательную пищу, даже 100% [154]. Трематоды, как типичные эндопаразиты, действительно, образно говоря, купаются в хорошо усвояемой пище [43]. Поэтому применительно к ним можно допустить, что они способны ассимилировать от 50 до 100% получаемой от своих хозяев пищи. В частности, именно такой результат был получен на примере большого прудовика (*Lymnaea stagnalis*), инвазированного партенитами *Diplostomum chromatophorum*: за 15

суток его содержания без пищи он произвел и выделил 3,046 млн. церкарий общей массой 1,523 г, потеряв при этом в весе всего 1,6 г. В данном случае при трансформации биомассы хозяина в биомассу произведенной им продукции церкарий коэффициент ассимиляции вещества составил 95,2%. Аналогичных данных по ассимиляции органических веществ маридами трематод, к сожалению, пока нет, однако некоторые косвенные данные (высокая калорийность и доступность кормов, малые размеры и двигательная активность марида) позволяют полагать, что и у марида коэффициент ассимиляции веществ и энергии хозяина в процессе собственного роста и половой продукции значительно выше обычных 10–20% и, видимо, находится где-то в пределах 50–100%. Исходя из этого, на собственный рост марида и партенита, а также на формирование ими продуктов полового и партеногенетического размножения трематоды используют около 50% веществ и энергии, получаемой ими от своих хозяев. Если с этим согласиться, то планетарная биомасса веществ, заимствованная трематодами у своих хозяев, окажется вдвое большей по сравнению с продуцируемой ими биомассой и составит за год не менее 300 млн. тонн.

Различные виды трематод, в зависимости от особенностей их биологии, большую часть питательных веществ получают либо от дефинитивных, либо от промежуточных хозяев. Так, *F. hepatica* за счет дефинитивного хозяина производит за год 4500 т собственной массы марида и 513364 т яиц. В сумме это составляет 517864 т или 98,6% от общей годовой продукции вида на всех стадиях его развития, включая продукцию партенита и церкарий, на долю которых приходится всего лишь 0,995% от общей продукции вида. Совершенно иная картина наблюдается на примере *D. chromatophorum*, в общем балансе биомассы которого на долю марида и яиц приходится всего лишь 10,628 т, а на долю партенита и церкарий – 991583,0 т или соответственно 0,001 и 99,994% от общей биомассы, производимой данным видом за год. Таким образом, *F. hepatica* удовлетворяет свои пищевые потребности в основном за счет дефинитивного, а *D. chromatophorum* – почти исключительно за счет промежуточного хозяина.

Основным источником органических веществ и энергии этого класса паразитов являются их промежуточные хозяева – моллюски, приблизительно вдвое меньшее значение имеют дефинитивные хозяева и совсем ничтожное, практически не осязаемое – дополнительные и особенно резервуарные хозяева трематод.

Место трематод в трофических цепях экосистем. В общем круговороте веществ и энергии биосферы трематоды участвуют на самых высоких трофических уровнях: среди них совсем нет продуцентов и консументов первого порядка, а большая часть из них представлена консументами второго и третьего порядков, занимающих в трофических цепях экосистем соответственно третий и четвертый трофические уровни; отдельные виды трематод, а именно, паразиты вторичных хищников, участвуют в круговороте веществ на пятом трофическом уровне, само существование которого в природе, по общему выражению Р. Дажо, представляется "настоящей роскошью".

Третий трофический уровень занимают партениты абсолютного большинства видов трематод – паразиты растительноядных и детритоядных моллюсков, а также мариты и метацеркарии тех видов трематод, которые используют в качестве хозяев травоядных животных. Довольно широко используются трематодами и четвертый трофический уровень, к числу которых необходимо отнести метацеркарий и марит, использующих в качестве своих хозяев хищников, питающихся консументами второго порядка. Более высокие трофические уровни трематодами, как и другими, в том числе паразитическими организмами, освоены слабо и большого значения в экономике природы не имеют.

Таким образом, большая часть трематод участвует в круговороте веществ и энергии на третьем и четвертом трофических уровнях, т.е. на уровнях первичных и вторичных хищников. Поскольку с переходом на каждый следующий более высокий трофический уровень значительная часть веществ и энергии безвозвратно теряется, а биологическая ценность этих веществ, наоборот, возрастает, можно заключить, что в целом трематоды участвуют в круговороте хотя и ограниченной, но биологически наиболее ценной части общего биосферного ресурса органических веществ. Эта характерная черта всех трематод еще раз подчеркивает уникальность и самобытность данного класса, поскольку среди многоклеточных животных планеты имеется еще только два класса организмов (*Cestoda* и *Acanthocephala*), целиком представленных консументами не ниже второго порядка и участвующих в круговороте веществ и энергии на тех же, что и трематоды, трофических уровнях.

Следует отметить, что для успешного прохождения жизненного цикла трематодам, строго говоря, вполне достаточно всего по одной особи на каждой стадии развития. Отмеченная выше колоссальная плодовитость трематод нужна им лишь для того, чтобы обеспечить гарантированную выживаемость этих единичных особей. Вся остальная продукция полового и партеногенетического размножения трематод, составляющая в целом более 99,9% от их общей численности и биомассы, возвращается в биоценоз и включается в трофические цепи, обычно не имеющие никакого отношения к завершению паразитом своего жизненного цикла. Паутина этих цепей может быть необычайно сложной, особенно в водных экосистемах.

Мариты трематод, закончив свой репродуктивный цикл, отмирают и либо выводятся во внешнюю среду (паразиты органов, непосредственно связанных с внешней средой), либо подвергаются автолизу (паразиты замкнутых полостей). В первом случае содержащееся в них органическое вещество возвращается в биоценоз и включается в трофические цепи через некрофагов и деструкторов. Цепи эти, как правило, длинные, поэтому заключенные в погибших маритах вещества и энергия в большей своей части теряются. К этому следует добавить, что биомасса трематод на этой стадии развития невелика (менее 1% от общей биомассы вида), поэтому в любом случае в общем круговороте веществ этот путь их трансформации большого значения иметь не может.

Яйца трематод также выделяются во внешнюю среду, где большая часть из них погибает, не попав в биотоп соответствующего промежуточного хозяина, и утилизируется либо в трофических цепях детритного типа до простейших составных элементов, либо используются некоторыми копрофагами в качестве кормовых объектов. И в том и другом случае заключенные в них вещества циркулируют по длинным трофическим цепям с большими потерями и органического вещества и энергии. У отдельных видов трематод, например у *F. hepatica*, по этому явно деструктивному пути идет практически весь видовой ресурс органических веществ и энергии, получаемой паразитом от дегидративного хозяина.

Мирацидии трематод – сугубо эфемерные свободноживущие организмы с крайне ограниченным (менее суток) сроком жизни. По размерам и характеру поведения в воде они очень напоминают ресничных инфузорий и, как и последние, потребляются в качестве корма многими низшими беспозвоночными, особенно рачковым зоопланктоном. Таким образом, заключенные в них вещества и энергия включаются в трофические цепи пастбищного типа и могут в конечном итоге трансформироваться в полезную продукцию водоема. Однако, практическая значимость этой трансформации невелика, поскольку, как уже отмечалось, в мирацидиях заключена ничтожно малая доля общей биомассы трематод.

Партениты являются паразитами моллюсков, в которых происходит их бурный рост и размножение. Биомасса трематод на этом этапе их развития (от мирацидия до дочерних спороцист или редий) на 3-5 порядков выше биомассы внедрившихся в них мирацидиев. Партениты сохраняют жизнеспособность на протяжении всей жизни моллюска, поэтому их биомасса включается в трофические цепи биоценоза только вместе с хозяином. Вместе с моллюсками они потребляются и утилизируются консументами второго и третьего порядка (рыбами и птицами) и тем самым участвуют в круговороте веществ по относительно коротким трофическим цепям пастбищного типа. В случае естественной гибели хозяина, заключенное в партенитах органическое вещество включается в общий круговорот веществ по более длинным трофическим цепям через некрофагов и деструкторов.

Церкарии, как и мирацидии, ведут свободный образ жизни и являются столь же эфемерными организмами со сроком жизни, как правило, не превышающим двух суток. Они также активно потребляются как кормовые объекты многими гидробионтами, в частности, планктонными ракообразными и некоторыми бентосными организмами с фильтрационным способом питания. Таким образом, органическое вещество церкарии циркулирует в биоценозе преимущественно по трофическим цепям пастбищного типа в звене консументов второго и третьего порядка, т.е. на тех трофических уровнях, на которых создается основная масса полезной продукции водоема.

Метацеркарии трематод включаются в трофические цепи биоценоза на уровне консументов третьего или даже четвертого порядков. Вместе с хозяевами они потребляются первичными или вторичными хищниками и, как пра-

вило, перевариваются ими. Исключение составляют лишь случаи их попадания в организм соответствующего дефинитивного хозяина. Несмотря на высокие трофические уровни, в которых циркулирует заключенная в метацеркариях биомасса, в общем потоке веществ и энергии этот путь большого значения не имеет, поскольку в метацеркариях заключена слишком малая часть общей биомассы трематод. Из рассмотренных путей циркуляции веществ с участием трематод особого внимания заслуживают два, по которым идет их основной поток от хозяев к паразитам и практически равновеликий поток возвращения этих веществ в биоценоз. Первый из этих потоков обеспечивается маритами, которые трансформируют большую часть полученных от дефинитивного хозяина веществ в биомассу яиц; второй – партенитами, преобразующими получаемые от промежуточного хозяева вещества в собственную биомассу и в биомассу продуцируемых ими церкарий. По первому потоку заключенные в яйцах вещества и энергия включаются в трофические цепи преимущественно детритного типа и в большей своей части расходуются на дыхание; в этом потоке преобладают деструктивные процессы, ведущие к значительной потере биомассы трематод и снижению ее исходно более высокой биологической ценности. По второму потоку биомасса трематод (партенит и церкарий) трансформируется по более коротким пищевым цепям пастбищного типа в биомассу организмов, участвующих в круговороте веществ на более высоких трофических уровнях, а, следовательно, с меньшими потерями вещества и с повышением его биологической ценности.

Анализ рассмотренных материалов позволяет сделать ряд общих заключений и выводов.

По видовому разнообразию, распространению и численности трематоды не уступают, а в ряде случаев и намного превосходят многие другие классы животного царства и поэтому должны рассматриваться как равноценные с ними компоненты современной биоты, которая эволюционировала совместно с трематодами и с учетом их разнообразного взаимодействия с другими компонентами биосферы.

Несмотря на малые размеры, особенно на личиночных стадиях развития, трематоды аккумулируют в себе колоссальную биомассу, годовая продукция которой вполне сопоставима с биомассой современного человечества или с суммарной биомассой диких птиц и млекопитающих; это свидетельствует о весьма существенной роли трематод в функционировании биосферы, игнорировать которую невозможно.

В отличие от большинства свободноживущих организмов, трематоды участвуют в круговороте органических веществ и энергии на самых высоких трофических уровнях; в этом отношении они сближаются с хищниками, но, в отличие от последних, большую часть потребляемых веществ они трансформируют в биологически более ценную продукцию биоценоза.

В ходе трансформации органических веществ трематодами значительная часть этих веществ поступает в трофические цепи биоценоза, прямо или косвенно ведущие к продуцентам полезной для человека продукции; в частно-

сти, в пресноводных экосистемах довольно мощный поток веществ такого рода идет от моллюсков к рыбам, которые либо непосредственно питаются трематодами (церкариями и партенидами вместе с зараженными моллюсками), либо опосредованно, через зоопланктон (церкариями); поскольку эти трофические цепи относительно короткие (одно-, двухчленные), такая трансформация веществ от моллюсков к рыбам осуществляется трематодами с высоким коэффициентом эффективности.

Трематоды, как и большинство других паразитов, выступают в качестве своеобразных катализаторов обменных процессов в биоценозах; отнимая на паразитических стадиях развития органические вещества у своих хозяев, они почти в полном объеме возвращают их обратно в биоценоз задолго до смерти хозяина; здесь эти вещества используются чрезвычайно широким кругом компонентов биоценоза, в том числе и теми, которые обеспечивают биологическую и хозяйственно значимую продуктивность водоема.

Весьма существенна в биоценозах роль свободноживущих стадий трематод. Показано, что поступающая в биоценоз суммарная масса яиц значительно превышает биомассу имеющихся в нем марит, а биомасса церкарий, выделяемых зараженной частью популяции моллюсков, может достигать 50% биомассы зараженных моллюсков. В биоценозе большая часть яиц и церкарий элиминируется биотическими и абиотическими факторами среды и включается в трофические цепи ихтиоценоза через вторичных консументов или сапрофагов.

Трематоды, как и другие паразитические организмы, являются полноценными компонентами биоценозов, вне зависимости от того, ведут ли они на данной стадии развития паразитический или свободный образ жизни. И в том и в другом случае они включаются в сложную цепь взаимоотношений сочленов биоценоза и, с одной стороны, оказывают прямое или косвенное воздействие на отдельные компоненты его, а с другой — сами испытывают на себе соответствующее воздействие со стороны последних. Характер этих взаимоотношений во многом остается еще не раскрытым.

Роль популяции любого вида в жизни биоценоза определяется, прежде всего, ее биомассой и характером участия составляющих ее организмов в трофических цепях биоценоза, в круговороте веществ и энергии в нем. Если с этих позиций подойти к оценке роли паразитических и свободноживущих стадий развития трематод, то нельзя не заметить, что значение тех и других в жизни биоценозов будет далеко не одинаковым. Паразитические стадии трематод имеют более крупные размеры, а, следовательно, и более высокую биомассу отдельных особей; воздействие паразитических стадий трематод на хозяев бывает настолько сильным, что их с полным основанием причисляют к числу важных биотических факторов регуляции численности своих хозяев. Свободноживущие стадии трематод (яйца, мирацидии, церкарии, адолескарии), наоборот, характеризуются несравненно более мелкими размерами, во внешней среде они не питаются и потому не включаются в трофические цепи биоценоза в качестве консументов. К этому следует добавить, что срок жизни

свободноживущих стадий развития трематод ограничен обычно несколькими часами мирации или сутками церкарий, а если он продолжителен, то соответствующие стадии развития трематод пребывают во внешней среде под защитой оболочек яйца, адолескарии.

Роль свободноживущих стадий развития трематод в жизни биоценозов с привлечением фактических данных о количественной характеристике биомассы яиц и церкарий с учетом характера их участия в трофических цепях биоценоза была изучена А. А. Шигиным [256].

Для определения массы яиц, производимой одной особью трематоды за всю жизнь, необходимо знать продолжительность ее репродуктивного периода, которая равна общей длительности жизни трематоды в дефинитивном хозяине за вычетом продолжительности периода маритогонии. У представителей отряда Strigeidida продолжительность репродуктивного периода невелика и составляет около трех недель. Следовательно, за всю жизнь мари́ты этих трематод производят массу яиц, в 3–4 раза превышающих собственную массу. Длительность жизни *F. hepatica* в дефинитивных хозяевах составляет в среднем около года (может достигать 3–5 лет и более); около 3–4 месяцев из этого времени уходит на процесс маритогонии [219]. Следовательно, за 8–9 месяцев своего репродуктивного периода каждая мари́та этого вида производит массу яиц, превышающую ее собственную массу в 50–200 раз.

Расчеты показывают, что при интенсивной зараженности одна чайка, например, может выделить за месяц 1,35 г яиц трематод рода *Diplostomum* или 100 г яиц *Ichthyocotylurus*; овца за тот же срок способна выделить более 25 кг яиц *F. hepatica*. Весьма примечательно, что такая колоссальная разница в биомассе яиц, продуцируемых трематодами разных видов, обусловлена не только размерами хозяев, в которых они паразитируют (в приведенном случае чайка и овца); различными оказались и процентные отношения массы яиц отдельных групп трематод от массы их хозяев. Для трематод рода *Diplostomum* это отношение было ничтожно малым (2,5%), для видов рода *Ichthyocotylurus* и *F. hepatica* оно более чем на порядок выше. В последнем случае общая масса месячной продукции яиц трематод оказалась сопоставимой даже с массой хозяина. Приведенные цифры, разумеется, нельзя механически переносить на естественные популяции хозяев в биоценозы. Этого нельзя делать хотя бы потому, что в естественных популяциях средняя интенсивность инвазии хозяев по крайней мере на порядок, а иногда и на два, ниже максимальных. Но, даже приняв во внимание такую поправку, биомасса яиц некоторых видов трематод в биоценозах может быть оценена реально ощутимыми величинами, игнорировать которые при проведении биоценологических исследований нельзя.

Поэтому, вряд ли можно согласиться с отмеченным выше однозначным решением вопроса о незначительной роли яиц гельминтов в жизни биоценозов в связи с их «крайне незначительной» биомассой. У мелких трематод с ограниченным сроком жизни она, действительно, мала, но у крупных трематод с длительным (несколько месяцев и даже лет) сроком жизни она может достигать значительных величин. Во всяком случае, суммарная биомасса посту-

пающих в биоценоз яиц трематод значительно (на порядок и даже больше) выше биомассы марит, обитающих в популяции дефинитивных хозяев этого биоценоза; в отдельных случаях она может быть сопоставимой с биомассой хозяев трематод.

Оценку биомассы церкарий провел А. А. Шигин [253, 261] на примере собственных материалов по одному виду — *Diplostomum spathaceum*.

Масса одной церкарии определялась двумя способами: взвешиванием и определением их объема. Для определения средней массы одной церкарии методом прямого взвешивания была взята навеска из 272 000 церкарий, полученных от 13 больших прудовиков *Lymnaea stagnalis*. Церкарии осаждали слабым раствором нейтрального красного и подсушивали на фильтровальной бумаге. Масса навески оказалась равной 132 мг, а средняя масса одной церкарии — $0,485 \times 10^{-3}$ мг. При вычислении объема церкарии ее тело было принято за эллипсоид, хвостовой ствол — за цилиндр, а фурки (обе вместе) — за конус с диаметром основания, равным диаметру хвостового стволика. Используя формулу объема указанных фигур и исходя из размеров церкарий, подкрашенных нейтральным красным и убитых слабым раствором формалина (10 мл на 0,5 л культуры церкарий), был определен объем и тех и других. Объем первых оказался равным 504 557, а вторых — 644 303 мкм³.

Как видно, результаты определения массы одной церкарии *D. spathaceum* непосредственным взвешиванием ($0,485 \times 10^{-3}$ мг) и их объем по размерам церкарий, подкрашенных нейтральным красным (504 557 мкм³), оказались очень близкими. Средняя масса одной церкарии равна $0,5 \times 10^{-3}$ мг. Зная среднюю массу одной церкарии и общее число церкарий, продуцируемых одним моллюском за всю жизнь, можно вычислить суммарную массу церкарий, выделяемую одним моллюском. Большой прудовик с длиной раковины 60–65 мм и средней массой 14,0 г выделяет за свою жизнь 13,5 млн. церкарий, общая масса которых равна 6,75 г и составляет 48,2% от массы моллюска вместе с раковиной.

За сутки зараженная часть популяции большого прудовика в водоеме (пруд площадью около 40 га) способна произвести более 20, а за месяц — более 600 кг церкарий. Если принять период наиболее активного выделения церкарий за 3 месяца в году, то за год, а точнее за вегетационный период, в этот водоем поступит более 1800 кг церкарий, или около 45 кг на 1 га площади пруда.

Участие свободноживущих стадий развития трематод в трофических цепях биоценоза. Проведенная выше оценка биомассы яиц и церкарий некоторых видов трематод показала, что биомасса тех и других может достигать значительных величин, сопоставимых с биомассой многих обычных компонентов биоценоза. Заключение в ней органическое вещество включается в общий круговорот веществ и энергии в биоценозе и, трансформируясь определенным образом, превращается в иные жизненные формы.

Можно выделить два основных пути, по которым осуществляется трансформация органических веществ, заключенных в свободноживущих стадиях развития трематод. Один из них связан с осуществлением паразитом

своего жизненного цикла и поддержанием численности популяции на определенном уровне; это путь последующего паразитизма и дальнейший шаг развития трематод. Другой – это путь элиминации свободноживущей стадии развития трематод и включения их в трофические цепи биоценоза либо через вторичных консументов, либо через сапрофагов. По второму пути идет несомненно большая часть биомассы церкарий и яиц трематод.

Исследования показали, что яйца гельминтов, церкарии и адолескарии трематод используются в качестве пищи широким кругом организмов. В числе таких элиминаторов значатся представители почти всех крупных таксонов беспозвоночных, некоторых групп позвоночных, в частности рыбы. Наличие среди них форм, участвующих в создании полезной продукции, открывает принципиальную возможность интенсифицировать трансформацию заключенного в свободноживущих стадиях трематод органического вещества в полезную продукцию и тем самым способствовать увеличению биологической продуктивности биоценоза. Эта интенсификация может быть достигнута путем искусственного заражения моллюсков определенными (не патогенными для основных продуцентов биопродукции) видами трематод с целью увеличения общей биомассы церкарий и соответствующими изменениями структуры биоценоза, при которой основной поток биомассы церкарий пойдет по путям, ведущим к созданию полезной продукции. Наибольший интерес в этом плане представляют церкарии, биомасса которых, как было показано выше, может достигать 50% биомассы моллюсков. Эффективность такой интенсификации во многом зависит от характера трофических цепей, по которым будет циркулировать биомасса церкарий, пока не превратится в полезную продукцию биоценоза. Важно, чтобы цепи эти были короткими: двучленными (питание рыб церкариями) или трехчленными (церкариями питаются кормовые объекты рыб).

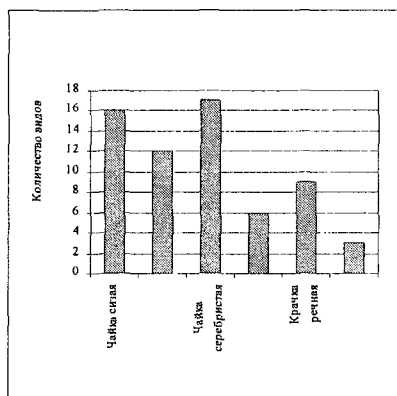
При оценке роли различных компонентов биоценоза в циркуляции гельминтов обычно основное внимание уделяется тем организмам, которые обеспечивают эту циркуляцию, выступая в качестве их хозяев. С разработкой проблемы элиминации (поглощения) гельминтов компонентами биоценозов, представления о роли биоценоза в эпидемиологии и эпизоотологии гельминтозов существенным образом изменились и расширились. Выявлена новая, лимитирующая функция биоценоза в отношении гельминтов. Элиминационному воздействию со стороны гидробионтов подвержены представители всех классов гельминтов и на всех стадиях их развития; в элиминации гельминтов могут принимать участие самые разнообразные гидробионты от простейших до позвоночных включительно; многочисленны и разнообразны формы элиминации гельминтов гидробионтами. Все это делает лимитирующую функцию гидробиоценоза по отношению к гельминтам не только пластичной, но и очень эффективной. Элиминаторы гельминтов – естественные регуляторы в борьбе с патогенными возбудителями гельминтозов человека и полезных животных. В связи с этим необходимо, с одной стороны, учитывать эту роль при оценке эпизоотологической ситуации и проведении профилактических меро-

приятный по борьбе с гельминтозами, а, с другой – изучать элиминационный потенциал биоценоза в отношении каждого возбудителя гельминтозов, изыскивать пути и конкретные способы увеличения этого потенциала. Теоретически такую возможность можно считать вполне обоснованной. Более того, увеличение элиминационного потенциала биоценоза путем некоторого изменения его структуры можно сочетать с решением более общей задачи – повышением биологической продуктивности биоценоза. Эта возможность обусловлена тем, что среди гидробионтов немало таких организмов, которые сочетают в себе одновременно и свойства элиминаторов гельминтов и свойства ценных кормовых объектов для рыб. Такие организмы трансформируют заключенное в гельминтах органическое вещество в полезную для человека продукцию биоценоза [257].

Глава 7. Гельминты, имеющие эпизоотологическое и эпидемиологическое значение

7.1. Роль чайковых птиц в развитии природных очагов паразитарных болезней рыб

Роль чайковых птиц в распространении гельминтов рыб на водоемах может быть различной. Она зависит от численности птиц и времени их пребывания на водоеме, характера питания, количества видов гельминтов, обнаруженных у них и развивающихся на личиночной стадии у рыб, экстенсивности и интенсивности заражения.



Чайковые птицы как распространители гельминтов рыб, могут быть охарактеризованы на примере Кубенского озера, поскольку для данного водоема имеются материалы по динамике численности чайковых птиц, их гельминтофауне, паразитофауне рыб и ее динамике. Полученные данные могут быть экстраполированы на другие водоемы, сходные или отличающиеся по своим условиям с Кубенским озером.

Рис. 7.1. Участие чайковых птиц в распространении гельминтов рыб

Чайковые птицы участвуют на Кубенском озере в распространении гельминтов рыб в разной степени (рис. 7.1). Доля гельминтов, развивающихся у рыб в гельминтофауне чайковых птиц, значительна: у серебристой чайки они составляют 51,5%, у сизой чайки – 47,06%, у речной крачки – 39,1%, у озерной чайки – 35,2%, у малой чайки и черной крачки – по 25% [238, 239].

Сизая и озерная чайки распространяют 12–16 видов гельминтов рыб. Они являются самыми многочисленными на озере, доля каждого вида составляет 34–36%. К тому же, они находятся на водоеме более продолжительное время в сравнении с другими видами чайковых птиц. Так, сизая чайка прилетает в третьей декаде апреля, озерная – немного позднее, а улетают они в первой декаде ноября, что на 1,5 месяца дольше серебристой чайки и на 2,5 месяца дольше остальных видов.

Зараженность озерной и сизой чаек большинством видов гельминтов, связанных с рыбами, невелика (табл. 7.1) и составляет от 2,85 до 8,8%. Только у *D. spathaceum* более высокие показатели зараженности – до 23–32%. Низким является и индекс обилия у большинства видов этих гельминтов.

Озерная и сизая чайки приносят на озеро Кубенское 5–6 видов гельминтов рыб из родов *Diplostomum*, *Ichthyocotylurus* и *Metorchis*. Экстенсивность инвазии и индекс обилия этих видов невелики.

Для озерной и сизой чаек характерны значительные перемещения с водоема на водоем не гнездящихся, летующих птиц, что приводит к распространению гельминтов в наиболее благоприятное для них время. Чайки приносят гельминтов рыб с северных и восточных районов в осеннее время, поскольку их миграционные пути пролегают, в том числе через озеро Кубенское. Неоднократно во второй половине августа – сентябре наблюдались мигрирующие с северо-востока стаи чайковых птиц, которые останавливались для отдыха на Кубенском озере. Возможно, по этой причине их гельминтофауна во второй половине августа – сентябре более разнообразна.

Питание озерной и сизой чаек разнообразно, что приводит к заражению их различными видами гельминтов, в том числе от разных видов рыб. Следует учитывать, что озерная и сизая чайки постоянно переключаются на массовые корма наземного происхождения, например, в период сельскохозяйственных работ. Это снижает потребление рыбы и уменьшает контакты птиц с водоемом.

У серебристой чайки обнаружено 17 видов гельминтов, развитие которых связано с пресноводными рыбами. Численность серебристой чайки на Кубенском озере незначительна, она составляет около 1,5–2%, но имеет тенденцию к росту. Зараженность ее многими видами гельминтов по сравнению с другими чайковыми птицами намного выше (табл. 7.1): *L. intestinalis* – 31,6%, *D. spathaceum* – 47,37%. Разнообразие гельминтофауны и высокая зараженность связаны с питанием более крупной рыбой, которая заражена интенсивнее. Это приводит и к заражению ее *L. intestinalis*. Среди чайковых птиц лишь серебристая чайка может проглатывать высокотелых рыб (лещ, густера) или достаточно крупных (плотва и др.) с развитыми плероцеркоидами. Остальные чайковые птицы питаются рыбой мелких размеров, у которых плероцеркоиды, вероятно, не достигают инвазионной зрелости и элиминируются. По данным М. Н. Дубининой [58] плероцеркоиды созревают только на второй год, достигая длины 80–100 мм. На других водоемах сизая и озерная чайки и речная крачка отмечаются как распространители лигулеза, но зараженность их низка [94].

Во время весенней миграции серебристая чайка накапливает и приносит на озеро Кубенское 7 видов гельминтов, развивающихся с участием пресноводных рыб (*Apophallus muehlingi*, *Diplostomum spathaceum*, *D. chromathophorum*, *Ligula intestinalis*, *Contracaecum spiculigerum*, *C. rudolphi*, *Porrocaecum ensicaudatum*). Из них интенсивность инвазии *D. spathaceum* достигает 641 экз.

Численность малой чайки на Кубенском озере низка и составляет около 1,5%. Распределение ее по территории очень неравномерно – она избегает больших открытых пространств воды и селится в заливах, имеющих мелководья, или на островах, окруженных тростником. Малая чайка может распространять 6 видов гельминтов рыб, из них только *D. spathaceum* имеет экстенсивность инвазии 11,1% (и. о. 0,89), у других видов зараженность ниже (табл. 7.1).

В мае, после прилета с зимовки, у малой чайки найдены *I. platycephalus* и *D. spathaceum*; в середине лета эти виды не обнаружены, а преобладают гельминты, распространяемые беспозвоночными; в августе найдены *D. commutatum* и *D. helveticum* (показатели заражения их низки).

У малой чайки в питании доминируют беспозвоночные, поэтому зараженность гельминтами, развивающимися в рыбах, невелика. По-видимому, малая чайка питается рыбой при сочетании нескольких условий: большая концентрация рыбы и легкость ее добывания. Мы обнаружили у одной из птиц 27 окуней размером до 3 см.

Речная крачка распространяет на Кубенском озере 9 видов гельминтов рыб. Численность речной крачки на Кубенском озере велика и составляет 20–25%. Она характеризуется более высокой подвижностью и больше других чайковых птиц летает над водой в поисках пищи, что несколько повышает ее роль в распространении гельминтов рыб.

Но она питается преимущественно рыбой размером до 3–5 см, которая заражена метацеркариями незначительно, что и отражается на ее зараженности. Оказались зараженными только 59,6% обследованных птиц, а экстенсивность инвазии гельминтами, развивающимися в рыбе, не превышает 5,7% (табл. 7.1).

Из гельминтов, развивающихся с участием пресноводных рыб, у речной крачки весной обнаружен только *Mesorchis pseudoechinatus* в единственном экземпляре у одной птицы. Зараженность речной крачки весной очень мала, кроме того, у большинства добытых в это время птиц был пустой желудок. После прилета крачки перед гнездованием активно кормятся, и к середине лета происходит накопление гельминтов, в том числе развивающихся в рыбах. В августе зараженность речной крачки также повышается, но за счет видов, развивающихся у беспозвоночных (*Tanaisia fedtschenkoi*, *Plagiorchis elegans* и др.). Характерно, что ни один вид, найденный в конце лета, весной у речной крачки не обнаружен. Вероятно, в зимний период крачки связаны только с морем, что оказывается неблагоприятным для пресноводных гельминтов. У других чайковых птиц к весне сохраняется до половины осенних видов.

Из 9 видов гельминтов, связанных с рыбой, у птенцов речной крачки обнаружены 4, у взрослых – 6 видов. Зараженность птенцов этими гельминта-

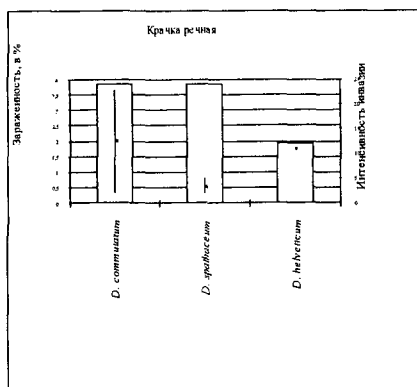
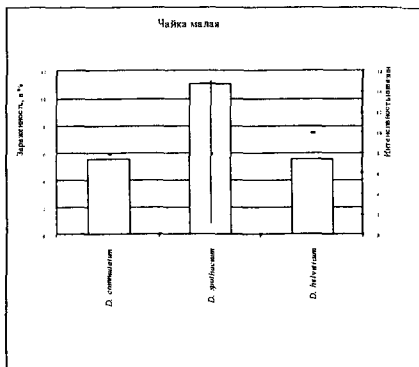
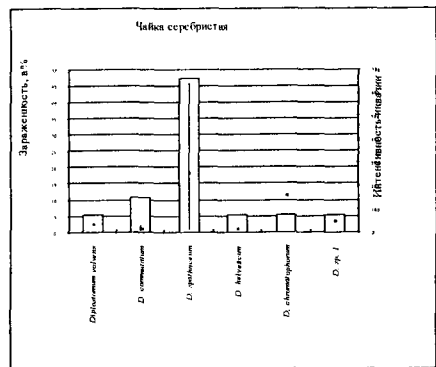
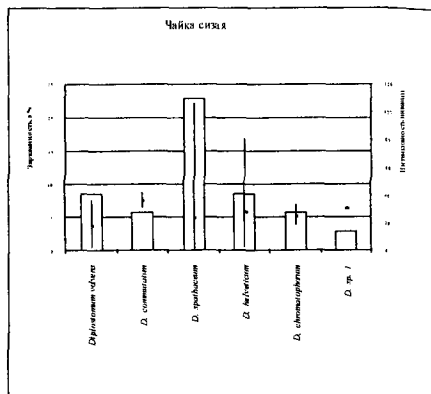
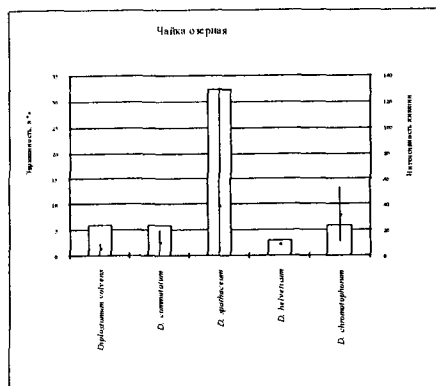
ми выше по сравнению со взрослыми птицами и достигает 13,3% (*I. pileatus*, *I. platycephalus* и *D. commutatum*). Роль птенцов речной крачки в распространении гельминтов рыб значительна, так как она гнездится в большинстве случаев близко от уреза воды, образуя плотные колонии.

Черная крачка — самый малочисленный вид чайковых птиц на Кубенском озере, ее доля составляет около 0,7–1,2%. Распространена она локально, выбирая тихие мелководные заливы с плавающими островками или выступающими кочками и обширными зарослями околотовной растительности. У нее обнаружено 3 вида гельминтов, развивающихся у рыб (*M. xanthosomus*, *I. pileatus*, *D. commutatum*). В ее гельминтофауне преобладают виды, развивающиеся у беспозвоночных, что связано с питанием. Следует отметить, что, несмотря на преимущественное питание беспозвоночными, черная крачка приносит с более южных территорий *D. commutatum*, найденный у 3 из 5 вскрытых в мае птиц, заражаясь им при питании рыбой, которая является весной более доступным кормом по сравнению с беспозвоночными. Черная крачка использует рыбу для выкармливания птенцов, поскольку у двух из 5 вскрытых пяти–шестидневных птенцов найдены *I. pileatus* (3 и 11 экз.).

Указанные выше особенности питания чайковых птиц, влияющие на распространение гельминтов рыб, проявляются в их зараженности диплостомидами (рис. 7.2). У обследованных птиц, кроме черной крачки, преобладает *D. spathaceum*, причем экстенсивность и интенсивность заражения возрастает в связи с увеличением массы тела птиц. Наибольшие показатели зараженности отмечены у серебристой чайки — самого крупного вида среди местных чаек (ЭИ 47,4%, ИО 119,8) (табл. 7.1).

Характерной особенностью чайковых птиц на Кубенском озере является их значительное перемещение по водоему и в его окрестностях. Поскольку ширина озера составляет в среднем от 6 до 8 км, птицы довольно легко и быстро перелетают с одного берега на другой в поиске благоприятных для кормежки мест. Это также отражается на их роли в распространении гельминтов рыб.

После прилета, особенно при холодной погоде, когда доступной пищей является только рыба, чайковые птицы вынуждены обследовать всю акваторию озера ввиду высокого уровня воды и более сложного добывания рыбы. Птицы прилетают с зимовки уже зараженными гельминтами родов *Diplostomum*, *Ichthyocotylurus*, *Metorchis*, *Ligula* и др. и сразу разносят яйца этих гельминтов по всему озеру. Летом птицы также перемещаются по озеру на значительные расстояния, поскольку, в зависимости от направления ветра, благоприятные для кормежки условия могут быть либо на юго-западном, либо на северо-восточном побережьях. Регулярное перемещение по всей акватории озера такого количества птиц и привело к высокой зараженности рыб Кубенского озера гельминтами, распространяемыми чайковыми. В таких условиях выявленные локальные стада рыб в той или иной степени будут заражаться гельминтами чайковых птиц даже при незначительном количестве промежуточных хозяев, что фактически может привести к нивелировке различий в зараженности локальных стад этими гельминтами.



Условные обозначения:

прямоугольник – зараженность (экстенсивность инвазии), в %;

линия – интенсивность инвазии (минимальная и максимальная);

Рис. 7.2. Зараженность чайковых птиц Кубенского озера гельминтами рода *Diplostomum*

Чайковые птицы являются и активными элиминаторами паразитов рыб, поскольку около 80% паразитов рыб не связаны в своем развитии с птицами и при питании рыбой перевариваются. Учитывая высокую численность птиц, их интенсивный обмен веществ, большой объем потребляемой пищи, участие чайковых в элиминации паразитов значительно. Естественно, что и другие компоненты озерных экосистем участвуют в элиминации гельминтов [230, 257].

Роль чайковых птиц в распространении и элиминации гельминтов рыб весьма неоднозначна. В целом, многочисленные озерная и сизая чайки являются главными распространителями гельминтов рыб; численность серебристой чайки намного ниже, но ее зараженность гельминтами превосходит показатели других птиц. Участие в распространении гельминтов рыб, специализированных в отношении питания малой чайки, речной и черной крачек, относительно невелико. Все они имеют незначительную экстенсивность и интенсивность инвазии, только черная крачка заражена *D. commutatum* несколько выше — до 17,6%.

Роль чайковых птиц в распространении гельминтов рыб на других крупных водоемах Вологодской области не столь велика. Зараженность рыб большинством видов гельминтов, связанных с чайковыми, значительно ниже.

Условия озера Воже менее благоприятны для чайковых птиц, их численность ниже в 2,3 раза по сравнению с озером Кубенское. Доминирует на Воже речная крачка, доля которой достигает 30–40%. В водоем поступает значительно меньше инвазионного начала, что с учетом низкой численности промежуточных хозяев не вызывает широкого распространения гельминтов и не приводит к высокой зараженности рыб. В то же время на локальных участках формируются более благоприятные условия для птиц, наблюдается их концентрация и смена доминантов. В центральной части озера преобладают эврифаги — озерная и сизая чайки, и зараженность рыб гельминтами из родов *Diplostomum* и *Ichthyocotylurus* повышается.

В озере Белое зараженность рыб гельминтами, распространяемыми чайковыми птицами, также ниже, чем в озере Кубенское. Вероятнее всего, там складываются неблагоприятные условия для промежуточных хозяев — беспозвоночных. Его котловина имеет округлую, чашеобразную форму, что при большой площади и глубине 5–6 метров приводит к постоянному перемешиванию воды. В озере Белое практически отсутствуют мелководья [7]. Указанные особенности озера препятствуют распространению гельминтов, личиночные стадии которых развиваются в моллюсках, живущих на мелководьях. Учитывая особенности питания чайковых птиц, на озере Белое могут нормально кормиться только сизая и серебристая чайки, имеющие более крупные размеры, и речная крачка, которая кормится преимущественно у берега и добывает мелкую рыбу. Условия для питания озерной и малой чаек и черной крачки, использующих в значительной мере беспозвоночных, не благоприятны и они предпочитают селиться на небольших озерах в окрестностях, что повышает их роль в распространении гельминтов на небольших водоемах.

Таблица 7.1

Зараженность чайковых птиц гельминтами, развивающимися в рыбах

Вид	Чайка озерная		Чайка сызая		Чайка серебристая		Чайка малая		Крчка речная		Крчка черная	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
1. <i>Ligula intestinalis</i>					31,6	1,52						
2. <i>Clinostomum complanatum</i>	2,9	0,41	2,85	0,06								
3. <i>Mesorchis pseudochinatus</i>			5,71	0,23	15,8	5,0						
4. <i>Metorchis xanthosomus</i>	8,8	0,56	5,71	0,71	15,79	2,16			1,92	0,02		
5. <i>Apophallus muelingi</i>			2,85	0,08	10,5	2,26					11,76	0,41
6. <i>Diplostomum chromatophorum</i>	5,9	1,88	5,71	1,46	5,26	8,31						
7. <i>D. commutatum</i>	5,9	0,62	5,71	2,08	10,53	1,84	5,55	0,44	3,85	0,48	17,65	1,18
8. <i>D. helveticum</i>	2,9	0,26	8,57	2,46	5,26	0,68	5,55	0,55	1,92	0,21		
9. <i>D. spathaceum</i>	32,3	12,8	22,86	5,37	47,37	119,8	11,1	0,89	3,85	0,13		
10. <i>D. volvens</i>	5,9	0,32	8,57	1,57	5,26	1,68						
11. <i>D. sp. 1</i>			2,85	0,88	5,26	2,37						
12. <i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	5,9	0,79	5,71	0,4	10,53	6,53						
13. <i>I. pileatus</i>	2,9	0,09	8,57	1,11			5,55	0,28	3,85	0,46	11,76	0,82
14. <i>I. platycephalus</i>	8,8	0,59	5,71	1,08	15,79	2,42	5,55	1,0	5,77	0,4		
15. <i>I. variegatus</i>	8,8	1,7	14,28	0,77	5,26	0,42			1,92	0,15		
16. <i>I. sp.</i>					5,26	1,63			1,92	0,02		
17. <i>Contracaecum spiculigerum</i>			5,71	0,11	10,53	0,47			1,92	0,02		
18. <i>C. rudolphi</i>	2,9	0,03	2,85	0,03	10,53	0,37						
19. <i>Porrocaecum ensicaudatum</i>					5,26	0,1	5,55	0,11				

Конечно, при оценке роли чайковых птиц на водоемах следует учитывать их пластичное поведение и возможность адаптаций к конкретным, специфическим условиям среды, что обычно приводит к росту численности.

Среди 19 видов гельминтов рыб, развивающихся в чайковых птицах, наиболее распространенными являются *L. intestinalis*, *M. xanthosomus*, метатеркарии родов *Ichthyocotylurus* и *Diplostomum*. Учитывая их широкое распространение в акватории озер Кубенское и Воже, сравнительно высокую экстенсивность и интенсивность инвазии, а также положительную динамику в течение последних 50 лет, следует признать, что эволюция ихтиоценозов крупных озер Вологодской области идет по пути обогащения их гельминтами, развивающимися в чайковых птицах. Наши материалы по динамике численности и характеру распределения птиц в изучаемых озерах согласуются с ихтиопаразитологическими исследованиями [242, 243].

7.1.1. Систематический обзор гельминтов рыб, развивающихся в рыбадных птицах

Паразитические Metazoa рыб озер Кубенское и Воже разнообразны. У рыб озера Кубенское обнаружено значительно больше паразитов (110 видов) по сравнению с озером Воже (63 вида). По своему составу паразитофауна рыб данных озер различна, но соотношение доминирующих групп паразитов имеет сходный характер. В обоих озерах преобладают трематоды, доля цестод и нематод значительно меньше, остальные систематические группы паразитов немногочисленны.

Цикл развития большинства паразитов рыб на этих водоемах прямой или связан с разными группами беспозвоночных. У 23 видов гельминтов, обнаруженных у рыб, развитие завершается в рыбадных птицах, при этом на озере Кубенское зарегистрировано 22 вида, что составляет 20,9% фауны паразитических Metazoa рыб данного водоема; на озере Воже – 19 видов, что составляет 30,1% фауны паразитических Metazoa рыб. Преобладают среди гельминтов, распространяемых птицами, трематоды (18 видов), что составляет 46,1% от общего количества видов трематод рыб этих озер. Нематод обнаружено 3 вида (20% видового разнообразия нематод), а цестод всего 2 вида (10,5% видового разнообразия цестод) (табл. 7.20).

Cestoda

1. *Ligula intestinalis* (L., 1738)

Немногочисленный вид, лишь у леща на озере Воже зараженность выше (до 3,6 %) (табл. 7.2). Массовых инвазий не зарегистрировано. Найдены Е.С. Кудрявцевой [110, 111] у плотвы (2 экз.) и голавля (1 экз.) на р. Сухоне.

Таблица 7.2

Распространение *Ligula intestinalis* у рыб

Вид	Озеро Кубенское			Озеро Воже		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
Лещ	0,9	1(1)	0,009	3,9	4(1-10)	0,01
Густера	6,6			1 из 3	1(1)	
Плотва	0,5	1(1)	0,005	1,4	1,6(1-2)	0,025

2. *Neogryporhynchus cheilancristrotus* (Wedl, 1955)

Обнаружен на Кубенском озере в стенке кишечника у окуня: ЭИ – 13%, ИИ – 13,0(3-28), ИО – 1,7. Распространяется серыми цаплями (*Ardea cinerea*), которые на обоих озерах редки.

Trematoda

3. *Echinochasmus* sp.

Единственный экземпляр обнаружен нами на Кубенском озере на жабрах одной нельмушки. В «Определителе паразитов ...» [157] указывается, что хозяевами рода являются главным образом карповые, а распространение приурочено преимущественно к рекам, впадающим в южные моря.

4. *Diplostomum commutatum* (Diesing, 1850) Dubois, 1937

Метацеркарии *D. commutatum* найдены нами лишь на Кубенском озере у 9 видов рыб. Максимальная зараженность отмечена у густеры: экстенсивность инвазии достигает 12,9%, а индекс обилия – 2,19 (табл. 7.3).

Таблица 7.3

Распространение *Diplostomum commutatum* у рыб озера Кубенское

Вид	ЭИ	ИИ	ИО
Нельмушка	1,4	6,0(1-16)	0,07
Щука	2,0	5,8(1-20)	0,12
Лещ	0,3	12,5(5-20)	0,038
Уклея	3,2	2(2)	0,07
Густера	12,9	17(4-55)	2,19
Плотва	4,5	10,7(1-53)	0,5
Язь	2,6	6(2-13)	0,16
Окунь	0,8	2(1-3)	0,02
Судак	0,21	1(1)	0,01

5. *Diplostomum gavium* (Guberlet, 1922)

Метацеркарии этого вида мы обнаружили в стекловидном теле глаза различных видов рыб (табл. 7.4). Цикл развития завершается у гагар [259]. На озере Воже *D. gavium* встречается чаще, что, видимо, связано с гнездованием там гагар (*Gavium*), на Кубенском озере гагары отмечены реже (табл. 7.4).

Таблица 7.4

Распространение *Diplostomum gavium* у рыб

Вид	Озеро Кубенское			Озеро Воже		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
Ряпушка				3,2	1,5(1–2)	0,06
Нельмушка	1,04	1	0,01			
Снеток				4,0	1,4(1–2)	0,05
Лещ	0,31	1	0,003	0,25	2(1–3)	0,01
Уклея				1,6	1(1)	0,02
Плотва	0,5	13,8	0,69	4,1	2(1–3)	0,04
Язь				3,03	1(1)	0,03
Налим	11,1	12(1–17)	1,27	1 из 6	1(1)	0,17
Ерш				0,5	2	0,01
Окунь	2,4	55(2–177)	1,279	11,7	5,7(1–18)	0,53
Судак	0,26	1	0,003			

6. *Diplostomum helveticum* (Dubois, 1929)

Метацеркарии отмечены у широкого круга хозяев. Экстенсивность и интенсивность заражения рыб незначительны. Только у окуня интенсивность заражения высока и в отдельных случаях достигает 176 экз. (ИО – 1,49). Рыбы озера Воже заражены меньше – по несколько экземпляров в рыбе (табл. 7.5).

Таблица 7.5

Распространение *Diplostomum helveticum* у рыб

Вид	Озеро Кубенское			Озеро Воже		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
Нельма	0,8	1(1)	0,01			
Ряпушка				3,2	1	0,06
Нельмушка	1,7	2,5(2–4)	0,03			
Снеток				5,2	1,5(1–2)	0,05
Щука	4,2	2,9(1–7)	0,12			
Лещ	0,3	2(1–4)	0,01	1,6	1(1)	0,01
Уклея				1,6	1(1)	0,02
Плотва	9,5	6,7(1–19)	0,64	1,3	2(1–3)	0,012
Язь				5,6	1(1)	0,06
Налим	11,1	8,5(7–10)	0,94	1 из 6	4(4)	0,16
Ерш	1,3	9(1–17)	0,12			
Окунь	9,7	15,3(1–176)	1,49	8,0	2,8(2–8)	0,6
Судак	3,1	3,1(1–9)	0,09			

7. *Diplostomum mergi* Dubois, 1932

Довольно редкий вид у рыб в обоих озерах, специфичность не выражена (табл. 7.6). Дефинитивными хозяевами являются крохали и луток (*Mergus*) [259], которые на данных водоемах редки и распространены локально.

Таблица 7.6

Распространение *Diplostomum mergi* у рыб

Вид	Озеро Кубенское			Озеро Воже		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
Щука	1,4	5(5)	0,02			
Лещ	1,1	4,7(2-7)	0,05			
Густера				1 из 3	1(1)	0,33
Плотва	7,0	4,5(1-15)	0,33			
Язь	2,6	7,3(2-18)	0,2	3,0	3(3)	0,09
Окунь				1,3	2(1-3)	0,03

8. *Diplostomum pungitii* Shigin, 1965

Обнаружен на озере Кубенское у язя: экстенсивность инвазии – 11,2% (ИО – 2,1); у ерша: экстенсивность инвазии – 1,9% (ИО – 0,29) и окуня: экстенсивность инвазии – 1,9 (ИО – 0,49). А. А. Шигин [258] данный вид указывает как специфичный для колюшек (*Gasterosteus*, *Pungitius*), которые в оз. Кубенское отсутствуют. В оз. Воже мы нашли единственный экземпляр этого вида у 1 окуня (0,6%, ИО – 0,006). Локализация – глазное дно.

9. *Diplostomum spathaceum* (Rudolphi, 1819) Braun, 1893

Метацеркарии *D. spathaceum* найдены нами в хрусталике рыб – представителей разных семейств. В большинстве случаев экстенсивность и интенсивность заражения невелики. В озере Кубенское лишь у густеры и язя зараженность достигает 19,4 и 24,1%, интенсивность заражения выше у язя – 21,1(1-147) экз. На озере Воже метацеркарии *D. spathaceum* встречаются у 3 видов: леща, язя и плотвы (табл. 7.7).

Отмечен Е. С. Кудрявцевой [110] на Кубенском озере у нельмы: ЭИ – 2,9%, ИИ – 5,5(2-13), уклеи (единично), густеры: ЭИ – 6,6%, ИИ – 6(6), язя: ЭИ – 13,2%, ИИ – 8(4-14), плотвы: ЭИ – 26,4%, ИИ – 3,2(1-9), ерша: ЭИ – 52,8%, ИИ – 5,5(1-136).

Таблица 7.7

Распространение *Diplostomum spathaceum* у рыб

Вид	Озеро Кубенское			Озеро Воже		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
Лещ	1,8	4,8(1-12)	0,09	2,9	2,1(1-3)	0,03
Густера	19,4	7,3(4-22)	1,4			
Плотва	3,5	4,1(1-17)	0,12	1,36	1(1)	0,012
Язь	24,1	21,1(1-147)	5,1	15,2	2,2(1-5)	0,5
Налим	5,5	1(1)	0,05			
Окунь	2,36	62,8(4-181)	1,46			

10. *Diplostomum volvens* Nordmann, 1832

Метацеркарии *D. volvens* зарегистрированы большей частью у рыб Кубенского озера. На озере Воже данный вид обнаружен у окуня (табл. 7.8).

Таблица 7.8

Распространение *Diplostomum volvens* у рыб

Вид	Озеро Кубенское			Озеро Воже		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
Плотва	1,0	21,0(6–36)	0,21			
Налим	11,1	48(48)	2,6			
Ерш	1,9	8,3(4–12)	1,66			
Окунь	1,9	24,5(7–63)	0,47	8,4	4,0(1–12)	0,34
Судак	0,21	1(1)	0,007			

11. *Tylodelphys clavata* (Nordmann, 1832) Diesing, 1850

Встречается в обоих озерах. Зарегистрирован у 8 видов рыб, но лишь у язя в озере Кубенское экстенсивность заражения достигает 25% при индексе обилия – 13,6 (табл. 7.9). Вид завершает развитие у поганок (*Podiceps*) [159], которые чаще встречаются на озере Кубенское. Отмечен Е. С. Кудрявцевой [110] у ершей: ЭИ – 19,8%, ИИ – 1,6(1–2) Кубенского озера.

Таблица 7.9

Распространение *Tylodelphys clavata* у рыб

Вид	Озеро Кубенское		Озеро Воже	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
Нельмушка	1,4	0,03		
Щука	5,0	0,4		
Лещ	0,8	0,046	0,56	0,007
Плотва	3,5	1,33	2,7	0,09
Язь	25,0	13,6	6,7	0,2
Ерш	2,7	0,039		
Судак	1,2			
Окунь			9,0	0,53

12. *Tylodelphys podicipina* Kozicka et Niewiadomska, 1960

Метацеркарии этого вида распространены у рыб в обоих озерах без выраженной специфичности (табл. 7.10). Как и *T. clavata*, распространяется поганками [159].

Таблица 7.10

Распространение *Tylodelphys podicipina* у рыб

Вид	Озеро Кубенское		Озеро Воже	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
Сиг-пыжьян			1 из 10	0,1
Нельмушка	0,7	0,01		
Щука	5,3	0,7	5,4	0,78
Лещ			0,56	0,007
Густера			1 из 3	0,67
Язь			5,7	0,15
Налим	5,5	2,6		
Окунь	3,1	1,5	19,54	0,77

13. *Apharyngostrigea cornu* (Zeder, 1900) Ciurea, 1927)

Метацеркарии этого вида встречаются редко и обнаружены нами у 1 язя (3%), 3 экз., ИО – 0,09; у 1 густеры (1 экз.); у 1 окуня (0,6); 3 экз., ИО 0,01 на озере Воже. Завершает цикл развития преимущественно у цапель (*Ardea*). Широко распространенный вид в западной и южной Европе, в Азии [159].

14. *Ichthyocotylurus erraticus* (Rudolphi, 1809) Szidat, 1928

Распространение метацеркарий *I. erraticus* у рыб в озерах Кубенское и Воже значительно меньше, чем других представителей рода. Отмечено их преобладание у сиговых рыб при незначительном заражении. На озере Воже отмечен нами у ряпушки, снетка, сига-пыжьяна, ерша (табл. 7.11).

Е.С. Кудрявцева [110] указывает данный вид на Кубенском озере у нельмы: ЭИ – 31%, ИИ – 5,5(2–13) и нельмушки: ЭИ – 33,3%, ИИ – 70,7(3–110).

Таблица 7.11

Распространение *Ichthyocotylurus erraticus* у рыб

Вид	Озеро Кубенское			Озеро Воже		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
Нельма	2,0	1,9(2–20)	2,1			
Сиг-пыжьян				9 из 10	131,6(1–480)	118,5
Ряпушка				66,5	29,6(8–91)	11,1
Нельмушка	2,4	9,7(1–26)	0,34			
Снеток				4,0	1,4	1,07
Судак	0,2	1(1)	0,01			
Ерш				1,0	96(91–100)	1,1

15. *Ichthyocotylurus pileatus* (Rudolphi, 1802) Dubois, 1932

Метацеркарии *I. pileatus* обнаружены у широкого круга хозяев. Наиболее заражены сиговые (10,4–23,2%) и густера (25,8%), однако интенсивность заражения выше у окуневых – у судака до 1570 экз. в одной рыбе. В озере Воже данный вид обнаружен у леща, окуня и ерша (табл. 7.12).

Таблица 7.12

Распространение *Ichthyocotylurus pileatus* у рыб

Вид	Озеро Кубенское			Озеро Воже		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
Нельма	10,4	5,05(1–20)	0,6			
Нельмушка	23,2	31,4(1–69)	9,3			
Щука	2,3	12,5(4–800)	0,35			
Лещ	3,7	9,5(2–54)	0,35	1,5	14,7(1–192)	0,21
Уклея	3,2	3(3)	0,1			
Густера	25,8	23,9(1–60)	6,16			
Плотва	0,5	30(30)	0,15			
Ерш	4,0	30(6–210)	2,58	1,0	25(5–45)	0,29
Окунь	9,7	102,6(1–905)	9,94	9,7	16,5(1–66)	1,89
Судак	8,4	94,9(1–1570)	7,95			

16. *Ichthyocotylurus platycephalus* (Creplin, 1825)

Метацеркарии *I. platycephalus* встречаются у многих видов рыб преимущественно в Кубенском озере, не проявляя особой избирательности в выборе промежуточного хозяина (табл. 7.13). На озере Воже зарегистрирован у ряпушки, щуки и леща.

Таблица 7.13

Распространение *Ichthyocotylurus platycephalus* у рыб

Вид	Озеро Кубенское			Озеро Воже		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
Нельма	0,8	1(1)	0,008			
Нельмушка	10	16,1(2–105)	1,5			
Ряпушка				7,6	3,3	1,9
Щука	4,6	9(1–46)	0,41	10,8	4,6(1–8)	1,4
Лещ	12,0	34,8(1–300)	4,56	0,57	1,55(1–6)	0,01
Уклея	6,5	3(1–5)	0,19			
Густера	3,2	1(1)	0,032			
Плотва	0,5	7(7)	0,035			
Ерш	2,7	3,8(1–10)	0,11			
Окунь	4,7	42,8(2–189)	1,99			
Судак	5,9	14,5(1–420)	3,9			

17. *I. variegatus* (Creplin, 1825)

В обоих озерах для *I. variegatus* свойствен широкий круг хозяев, относящихся к разным систематическим группам. Высоки также экстенсивность и интенсивность заражения, особенно у представителей семейства окуневых, достигающие в Кубенском озере у ерша 94,5% (ИО – 273,2), у судака – 86,5% (ИО – 124,2), у окуня – 85,7% (ИО – 125) при интенсивности заражения до 4204 экземпляров на 1 рыбу (табл. 7.14). Показатели зараженности метацеркариями *I. variegatus* рыб озера Воже также значительны, но несколько ниже, чем в Кубенском озере.

Таблица 7.14

Распространение *Ichthyocotylurus variegatus* у рыб

Вид	Озеро Кубенское			Озеро Воже		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
Нельма	23,5	12(1–911)	2,4			
Нельмушка	25,4	48,4(1–231)	11,8			
Снеток				87,2	23,3	20,2
Щука	8,6	67,3(1–423)	2,89	25,0	6,8(2–28)	1,72
Лещ	34,1	13,4(1–42)	4,56	10,7	17,8(1–362)	1,59
Уклея	12,9	2,3(1–8)	0,6	21	8,7(1–24)	1,82
Густера	48,4	25,1(1–105)	12,16	3 из 3	19(4–47)	19,0
Плотва	10,5	12(1–91)	1,3	11,6	6(1–72)	1,4
Голавль	1 рыба	4				
Язь	33,1	13,8(1–85)	5,3	27,7	27(1–82)	12,09
Налим				2 из 4	121,5(35–208)	78,2
Ерш	94,5	286(1–2000)	273,2	89,0	78(3–158)	65,0
Окунь	85,7	145,1(1–4204)	124,2	74,7	70,7(1–670)	52,8
Судак	86,5	144,6(1–3144)	125,0	100,0	23,7(2–220)	23,2

Этот вид отмечен Е. С. Кудрявцевой [110] на озере Кубенское у ерша (ЭИ – 72,6 %, ИИ – 44(2–400)), окуня (ЭИ – 19,8%, ИИ – 72(7–109)) и у густеры (ЭИ – 5,12%, ИИ – 3,5) на р. Сухона.

18. *Apatemon annuligerum* (Nordmann, 1832)

Редко встречающиеся метацеркарии трематод найдены нами в глазах рыб озер Кубенское и Воже (табл. 7.15). Данный вид отмечен в озерах Ленинградской области, в бассейнах Оби и Енисея [157].

Таблица 7.15

Распространение *Apatemon annuligerum* у рыб

Вид	Озеро Кубенское		Озеро Воже	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
Нельмушка	2,4	0,13		
Щука	0,3	0,003	2,7	0,027
Лещ	0,6	0,034		
Налим			1 из 4	0,5
Окунь	0,4	0,03		
Судак	0,4	0,02		

19. *Paracoenogonimus ovatus* Katsurada, 1914

Довольно редкий вид в обоих озерах без выраженной специфичности (табл. 7.16). В озере Воже мы обнаружили у 7 видов рыб, наиболее заражены плотва (ЭИ – 12,9%, ИИ – 19,5(2–192) экз., ИО – 2,52) и ерш (ЭИ – 22,0%, ИИ – 3,1(6–16) экз., ИО – 2,44).

Таблица 7.16

Распространение *Paracoenogonimus ovatus* у рыб

Вид	Озеро Кубенское		Озеро Воже	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
Нельмушка	0,3	0,01		
Щука	0,7	0,03	2,7	0,02
Лещ	0,92	0,012	4,2	12,95
Плотва	6,5	0,625	12,9	2,5
Язь			11,1	1,22
Налим			1 из 6	0,5
Ерш			22,0	2,44
Окунь			0,68	0,013
Судак	0,4	0,018		

Является широкораспространенным видом в водоемах Европы и Азии [172]. Заканчивает развитие у большого круга хозяев – утиные, хищные, бакланы, чайковые [159].

20. *Metorchis xanthosomus* (Creplin, 1846)

Встречается довольно часто на обоих водоемах у рыб преимущественно семейства карповых (*Cyprinidae*), зараженность густеры на озере Кубенское

достигает 48,4% (ИО – 6,6); у язя на озере Воже – до 66,6% (ИО – до 139,6). Максимально у язя зарегистрировано 1608 метацеркариев у одной рыбы (табл. 7.17). Представители сиговых (Coregonidae) и окуневых (Percidae) заражены *M. xanthosomus* значительно меньше.

Таблица 7.17

Распространение *Metorchis xanthosomus* у рыб

Вид	Озеро Кубенское			Озеро Воже		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
Нельмушка	0,3	2(2)	0,01			
Плотва	13,0	78,4(1–336)	10,19	21	41,3(1–448)	8,7
Лещ	30,7	7,6(1–21)	2,32	3,9	11,8(2–64)	0,46
Уклея				1,6	3(3)	0,05
Густера	48,4	13,7(2–32)	6,61	1 из 3	8(8)	2,7
Язь	32,2	34,1(3–247)	10,98	66,6	210(12–1608)	139,6
Ерш	5,3		0,19			
Судак	0,2		0,004			
Окунь	0,8	1,5(1–2)	0,012			

Nematoda

21. *Desmidocercella* sp.

Немногочисленна у рыб в обоих озерах, только у судака в Кубенском озере экстенсивность заражения достигает 13,9% (ИО – 3,53) и у окуня в озере Воже – 24% (ИО – 1,95) (табл. 7.18).

Личинки найдены у карповых, окуневых, тресковых и других семейств рыб в бассейнах Балтийского, Черного, Каспийского морей, в водоемах Дальнего Востока [157].

Таблица 7.18

Распространение *Desmidocercella* sp. у рыб

Вид	Озеро Кубенское		Озеро Воже	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
Ряпушка			1,9	0,19
Щука	2,0	0,06	2,7	0,02
Лещ	0,31	0,005	ед.	
Плотва	1,5	0,07	2,04	0,16
Налим			1 из 6	0,5
Ерш			0,6	0,006
Окунь	7,8	0,5	24,0	1,95
Судак	13,9	3,53		

22. *Contracaecum microcephalum* (Rudolphi, 1819)

Личинки этого вида редки у рыб в обследованных водоемах (табл. 7.19).

Таблица 7.19

Распространение *Contracaecum microcephalum* у рыб

Вид	Озеро Кубенское		Озеро Воже	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
Щука	0,5	0,28	2,7	0,03
Налим	5,5	1,1		

23. *Porrocaecum reticulatum* (Linstow, 1890)

Зарегистрирована у язя (ЭИ – 4,2%, ИИ – 29,0(8–80)), судака (ЭИ – 0,2%, ИИ – 120 экз., ИО – 0,25), налима (ЭИ – 8,3%, ИИ – 6(1–12), ИО – 1,0) в Кубенском озере.

Из 26 видов личинок, обнаруженных у рыб озер Кубенское и Воже (табл. 7.20), 19 заканчивают развитие в чайковых птицах, 4 вида – в рыбадных птицах родов *Ardea*, *Podiceps*, *Gavium*, *Mergus*. 17 видов личинок обнаружены нами впервые на Кубенском озере. На озере Воже ранее паразиты рыб не изучались.

Таблица 7.20

Список гельминтов рыб озер Кубенское и Воже, развивающихся в птицах
(экстенсивность заражения:

+ – менее 10%, ++ – 10–25%, +++ – 25–50%, ++++ – более 50%)

Вид	Озеро Кубенское (22 вида)	Озеро Воже (19 видов)	Дефинитивный хозяин
Cestoda			
1. <i>Ligula intestinalis</i>	Лещ (+), густера (+), плотва (+)	Лещ (+), густера (+), плотва (+)	Чайковые птицы
2. <i>Neogryporhynchus cheilancristrotus</i>	Окунь (++)		Цапля серая
Trematoda			
3. <i>Bucephalus polymorphus</i>	Нельмушка (+), лещ (++)		Хищные птицы
4. <i>Rhipidocotyle campanula</i>	Нельмушка (+)	Сиг-пыжьян (++) , уклея (+), язь (+), плотва (++) , щука (++) , судак (+), окунь (+)	Хищные птицы
5. <i>Echinochasmus sp.</i>	Нельмушка (+)		
6. <i>Diplostomum commutatum</i>	Нельмушка (+), щука (+), лещ (+), уклея (+), густера (++) , плотва (+), язь (+), окунь (+), судак (+)		Чайковые птицы
7. <i>D. gavium</i>	Нельмушка (+), лещ (+), плотва (+), налим (++) , окунь (+), судак (+)	Ряпушка (+), снеток (+), лещ (+), уклея (+), плотва (+), язь (+), налим (+), окунь (++) , ерш (+)	Гагары
8. <i>D. helveticum</i>	Нельма (+), нельмушка (+), щука (+), лещ (+), плотва (+), налим (++) , ерш (+), окунь (+), судак (+)	Ряпушка (+), снеток (+), лещ (+), уклея (+), плотва (+), язь (+), окунь (++)	Чайковые птицы
9. <i>D. mergi</i>	Щука (+), лещ (+), плотва (+), язь (+)	Густера (+), язь (+), окунь (+)	Крохаль, луток
10. <i>D. pungitii</i>	Язь (++) , ерш (+), окунь (+)	Окунь (+)	Крохаль

11. <i>D. spathaceum</i>	Щука (++) , лещ (+), густера (++) , плотва (+), язь (++) , налим (+), окунь (+)	Лещ (+), плотва (+), язь (++)	Чайковые птицы
12. <i>D. volvens</i>	Щука (+), плотва (+), налим (++) , ерш (+), окунь (+), судак (+)	Окунь (+)	Чайковые птицы, цапля
13. <i>Tylodelphys clavata</i>	Нельмушка (+), щука (+), лещ (+), плотва (+), язь (+++), ерш (+), судак (+)	Лещ (+), плотва (+), язь (+), окунь (+)	Поганки
14. <i>T. podicipina</i>	Нельмушка (+), щука (+), налим (+), окунь (+)	Сиг-пыжьян (+), щука (+), лещ (+), густера (+), язь (+), окунь (++)	Поганки
15. <i>Apharyngostrigae cornu</i>		Густера (+), язь (+), окунь (+)	Цапля
16. <i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	Нельма (+), нельмушка (+), судак (+)	Сиг-пыжьян (+), ряпушка (+), снеток (+), ерш (+)	Чайковые птицы
17. <i>I. pileatus</i>	Нельма (++) , нельмушка (++) , щука (+), лещ (+), уклея (+), густера (+++), плотва (+), ерш (+), окунь (+), судак (+)	Лещ (+), ерш (+), окунь (+)	Чайковые птицы
18. <i>I. platycephalus</i>	Нельма (+), нельмушка (++) , щука (+), лещ (++) , уклея (+), густера (+), плотва (+), ерш (+), окунь (+), судак (+)	Ряпушка (+), щука (+), лещ (+)	Чайковые птицы
19. <i>I. variegatus</i>	Нельма (++) , нельмушка (+++), щука (+), лещ (+++), уклея (++) , густера (+++), плотва (++) , голавль (+), язь (+++), ерш (+++), окунь (+++), судак (+++)	Снеток (+), щука (+++), лещ (++) , уклея (++) , густера (+), плотва (++) , язь (+), налим (+), ерш (+++), окунь (+++), судак (+++)	Чайковые птицы
20. <i>Apatemon annuligerum</i>	Нельмушка (+), щука (+), лещ (+), окунь (+), судак (+)	Щука (+), налим (+)	
21. <i>Paracoenognimus ovatus</i>	Нельмушка (+), щука (+), лещ (+), плотва (+), судак (+)	Щука (+), лещ (+), плотва (+), язь (++) , налим (+), ерш (++) , окунь (+)	Хищные и чайковые птицы
22. <i>Pseudoamphistomum truncatum</i>	Лещ (+)		Млекопитающие, птицы, рептилии
23. <i>Metorchis xanthosomus</i>	Нельмушка (+), лещ (+++), густера (+++), плотва (++) , язь (+++), ерш (+), судак (+), окунь (+)	Лещ (+), уклея (+), густера (+), язь (+++), плотва (++)	Рыбоядные птицы

Nematoda			
24. <i>Desmidocerella</i> sp.	Лещ (+), плотва (+), окунь (+), судак (++)	Ряпушка (+), щука (+), лещ (+), плотва (+), налим (+), ерш (+), окунь (++)	Цапля, выпь, баклан
25. <i>Contracaecum microcephalum</i>	Щука (+), налим (+)	Щука (+)	Цапля, кваква, баклан
26. <i>Porrocaecum reticulatum</i>	Язь (+), судак (+), налим (+)		Рыбоядные птицы

7.1.2. Ассоциативные инвазии гельминтов рыб, развивающихся в рыбоядных птицах

Под ассоциациями паразитов понимают постоянно встречающиеся вместе и взаимообусловленные сообщества разных популяций паразитов.

В паразитологии известны факты закономерно-совместного паразитирования различных видов у рыб: *Ligula intestinalis* и *Philometra rischta* [58].

Известно, что в одном органе нередко встречаются разные виды паразитов. Г. С. Марков и его ученики описали синергетические и антагонистические взаимоотношения паразитов при закономерно-совместной и закономерно-раздельной встречаемости в рыбах: ремнецов и филометр, гвоздичников и ремнецов, амфилин и контрацекумов, ихтиокотилурид и диплостомид [51, 52, 102, 139, 140, 141, 142, 143]. Авторы считают, что сосуществование двух видов в одном паразитоценозе имеет не только эколого-трофические, но и физиолого-иммунологические причины синергизма.

А.А. Шигин [260] рассматривает ассоциации паразитов в глазу рыб как эволюционные адаптации, направленные на завершение жизненного цикла и сохранение вида паразита. В результате совместного паразитирования в одном хозяине каждый вид приобретает определенные преимущества в реализации своего жизненного цикла. Полиинвазии, в отличие, от моноинвазий более воздействуют на организм (орган) хозяина, что ослабляет его, приводит к гибели, или он становится легкой добычей дефинитивного хозяина.

При исследовании паразитов окуня озера Воже мы обнаружили сочетанные инвазии *Diplostomum gavium* и *Tylodelphys podicipina* в стекловидном теле глаза. *D. gavium* без *T. podicipina* у окуня не отмечен (табл. 7.21).

Таблица 7.21

Распространение *D. gavium* и *T. podicipina* у окуня (исследовано 154 экз.)

Вид паразита	Число зараженных рыб	Экстенсивность инвазии	Интенсивность инвазии			Индекс обилия
			min	max	средн.	
<i>D. gavium</i> совместно с <i>T. podicipina</i>	17	11,0	1	18,0	5,3	0,58
<i>T. podicipina</i>	12	7,8	1	18,0	4	0,46

Совместное паразитирование метацеркарий указанных выше видов встречается у 11% окуня, интенсивность инвазии *D. gavium* составляет от 1 до 18 экз., среднее – 5,3 экз., индекс обилия – 0,58. Дефинитивными хозяевами *D. gavium* являются чернозобая и краснозобая гагары, *T. podicipina* – поганки, гнездящиеся на оз. Воже.

T. podicipina встречается у окуня в 7,8% случаев в одиночку (интенсивность 1–4, среднее – 18, индекс обилия – 0,46) и в 11% случаев совместно с *D. gavium* (интенсивность 1–14, среднее – 4,2), что вероятно объясняется экологической близостью их дефинитивных хозяев – гагар и поганок (для *T. podicipina*), а также промежуточных хозяев, по видимому, моллюсков сем. *Lymnaeidae* в прибрежных участках озера. Закономерно-совместная встречаемость метацеркарий двух видов имеет экологическую обусловленность. Зараженным оказался мелкий (прибрежный) окунь, который кормится на мелководье, где и происходит его заражение диплостомидами. Возрастные и половые различия в зараженности не отмечены. Вероятно, метацеркарии *D. gavium* и *T. podicipina*, развивающиеся в стекловидном теле глаза рыбы, находятся в синэргетических отношениях. При совместной их встречаемости зараженность выше в 1,4 раза, чем при одиночном паразитировании *T. podicipina*.

7.1.3. Распространение и экология *Ligula intestinalis* в крупных водоемах Вологодской области

Ввиду высокой патогенности лигулы (*Ligula intestinalis* L., 1758) для рыб, усиливающегося ее распространения в Вологодской области и увеличения зараженности рыб, а также появившихся устных сообщений о проникновении другого вида *Ligulidae* – *Digramma interrupta* необходимо проводить мониторинг зараженности рыб плероцеркоидами лигул. Лигула является крупным объектом изучения, не требующим технического оснащения и материальных затрат. Вместе с тем, изучение распространения лигулид является методом оценки состояния водных экосистем, поскольку изменение их численности свидетельствует о сложной динамике экосистемы водоема и возрастании антропогенного влияния на водоем. В результате хозяйственной деятельности человека в водоемах происходит накопление вредных для гидробионтов химических веществ, под влиянием которых снижается резистентность рыб, появляются больные особи, возникают эпизоотии. Появление болезней в естественных водоемах, несомненно, свидетельствует об экологическом неблагополучии. Паразиты служат хорошим индикатором состояния среды и состояния рыбы, т.к. испытывают двойное влияние: факторов внешней среды и организма хозяина.

В водоемах Вологодской области карповые рыбы – промежуточные хозяева цестод семейства *Ligulidae* – доминируют по численности и видовому разнообразию. С 50-х годов XX века накоплены обширные сведения о распространении ремнецов в озерах Белое, Кубенское, Воже, Шекснинском и Рыбинском водохранилищах [198, 199, 238, 243]. Всеми авторами отмечался

только один вид лигулид – *Ligula intestinalis*, который регистрировался у леща, плотвы, густеры, язя, уклей, ельца, синца, но может встречаться у всех карповых рыб.

Удлиненное ремневидное строение плероцеркоида послужило основанием называть личинок лигул ремнецами. Среди рыбаков распространено мнение о том, что ремнецы, которых они называют «солитерами», опасны для человека. На самом деле в цикле развития ремнецов человек не принимает участие. Однако заражение ремнецами рыбы снижает ее товарные качества, вызывая истощение, но она может использоваться на корм животным (свиньи, пушные звери).

Плероцеркоиды разных видов различаются количеством продольных борозд на теле ремнеца: у лигулы – одна борозда, у диграммы – две. Цикл развития лигулид сходен (рис. 7.3).

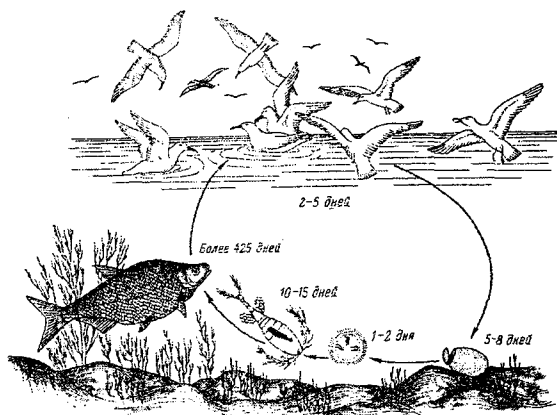


Рис. 7.3. Цикл развития *Ligula inteatinalis* и *Digramma interrupta* [57]

Лигула распространена довольно широко, а диграмма встречается главным образом в южных широтах. Антропогенные преобразования водных систем способствовали созданию водохранилищ с обширными мелководьями, где происходит обильное размножение планктона, привлекающего мелких рыб (карповых), а также чаек, питающихся рыбой. Зараженная рыба мало подвижна, имеет вздутое брюхо (рис. 7.4), иногда лежит на боку, становится легкой добычей чаек. В некоторых случаях ремнецы прорывают стенку тела и выходят в воду, которые также поглощаются чайками. В кишечнике чаек плероцеркоид быстро созревает, превращается во взрослого червя и выделяет яйца, попадающие в воду. Так формируются природные очаги лигулеза.

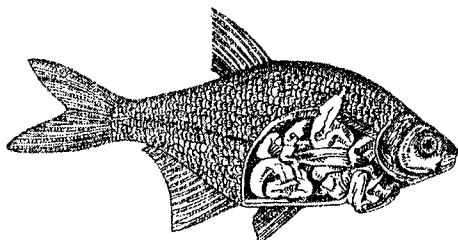


Рис. 7.4. Лещ, зараженный
лигулой

В последние 40 – 50 лет в Вологодской области возрастает численность чаек, фауна которых насчитывает здесь 10 видов [126, 129, 236, 239, 240]. Чайки озерная, сизая, серебристая и крачка речная известны как дефинитивные хозяева *L. intestinalis*, однако мы обнаружили половозрелые формы ремнеца только у серебристой чайки *Larus argentatus*. Серебристая чайка способна проглатывать высокотелых рыб (лещ, густера) или достаточно крупных (плотва и др.) с развитыми плероцеркоидами. Серебристая чайка может клювом разрывать покровы больных крупных рыб, выедавая внутренности, в том числе проглатывая плероцеркоиды *L. intestinalis*. Остальные чайковые птицы преимущественно питаются мелкой рыбой, у которой плероцеркоиды, вероятно, не достигают инвазионной зрелости и элиминируются (по данным М. Н. Дубининой плероцеркоиды созревают только на второй год, достигая длины 80 – 100 мм).

Ремнецы у серебристой чайки найдены преимущественно во второй половине лета. На зимовке этот вид имеет другой рацион по сравнению с озерной и сизой чайками, о чем свидетельствует его гельминтофауна в мае: многие виды гельминтов, обнаруживаемых у птиц в начале гнездового сезона, связаны в своем развитии с морскими рыбами.

На существование природных очагов большое влияние оказывают гидрологические особенности водоема и антропогенные воздействия. Из всех обследованных нами водоемов деятельность человека менее всего сказывается на биоценозах озера Воже. Распространение лигулеза в этом озере отмечается по всей акватории. Зараженность леща составляет 2,7–18,1%. Имеются различия в зараженности по сезонам, наиболее инвазированными оказались лещи в южном участке осенью. С возрастом у карповых рыб плероцеркоид увеличивается, иногда до 80 см; в некоторых случаях в полости тела рыбы может быть несколько ремнецов меньшего размера. *L. intestinalis* отмечается у леща в возрасте 1+ – 9+ (4,8–5,6%), увеличивается с возрастом, наибольшая зараженность отмечена в возрасте 7+ (5,6%). У плотвы *L. intestinalis* встречается в северной и центральной части озера (1,4%), что приводит к тугорослости рыб и снижению ее товарных качеств. Интенсивность заражения достигает в отдельных случаях 11 экз.

Распределение чаек на озере Воже неравномерно. В северной части преобладает речная крачка (64,8%), в центральной – чайки озерная (66,4%) и сизая (20,7%), в южной – соотношение сизой, озерной чаек и крачки речной почти одинаково, а их суммарная плотность выше по сравнению с другими

районами озера. Серебристая чайка редка и встречается на озере равномерно. Такое распределение обусловлено характером побережий, концентрацией пищевых объектов. Зараженность рыб ремнецами находится в прямой зависимости от численности и распределения дефинитивных хозяев. По-видимому, в акватории озера Воже дефинитивными хозяевами лигулы являются разные виды чайковых птиц.

Озеро Кубенское было зарегулировано еще в 1834 году, после строительства в 7 км от истока р. Сухоны шлюза «Знаменитый», что фактически привело к трансформации озера в водохранилище. Изменение гидрологического режима способствовало изменению гидробиологии, появлению новых гидробионтов и развитию их сообществ с иной видовой структурой и численностью. Окружающий Кубенское озеро ландшафт значительно изменился при развитии населенных пунктов, сведении лесов и расширении площадей, занятых сельскохозяйственным производством. Открытые пространства, лишенные древесной растительности, оказались благоприятными для чайковых птиц. Они получили возможность использовать новые территории для кормежки и формирования колоний. В середине XX века на озере Кубенское отмечалось только 3 вида чайковых птиц (сизая и малая чайки, речная крачка). В начале 70-х годов на озере появились 3 новых вида (чайки озерная, серебристая и крачка малая), а средняя численность чайковых птиц стабилизировалась в девятые годы на уровне 20 – 22 тысяч особей. Мы зарегистрировали *L. intestinalis* только у серебристой чайки, ее зараженность составляет 31,6%, ИО – 1,52, средняя интенсивность 4,8 экз. Серебристая чайка на озере Кубенское составляет 1,5–2% от численности чайковых, и имеет тенденцию к росту. Разнообразие ее гельминтофауны и высокая зараженность связаны с питанием более крупной рыбой, которая заражена интенсивнее. В желудке серебристой чайки были найдены плотва (длиной до 15 см) и лещ (длиной до 12 см). Рост численности серебристой чайки может служить индикатором появления новых очагов лигулеза или усиления уже существующих.

Лигулез леща озера Кубенское отмечен у рыб от 3+ до 15+. Наиболее зараженными являются лещи в возрасте 15+ (4,8%); лещи в возрасте 3+ – 7+ заражены меньше (1,3–2,1%). Зараженность плотвы в возрасте 4+ – 7+ составляет 0,9–1,8%, густеры – 6,6%. Распространение *L. intestinalis* в озере Кубенское носит очаговый характер, значительный очаг лигулеза располагается на северо-западе озера Кубенское (Пески).

Зараженность карповых рыб лигулезом в озере Кубенское в 3,4 раза ниже, чем в озере Воже при почти одинаковой площади зеркала (117 и 118 км²). В связи с тем, что при недостатке кормовой базы (бентос) крупные лещи вынуждены продолжать питаться зоопланктоном, повышается вероятность их заражения лигулезом. Такие факты отмечены и для других водоемов.

В озере Белое *L. intestinalis* зарегистрирована у леща (6,7%) в 1970–76, 1992 годах в центральной части озера. У 2,3% плотвы в 1984 г. в районе р. Мазкса обнаружены лигулы при интенсивности инвазии до 10 экз. Мы предполагаем, что невысокий уровень зараженности рыб связан с особенностями

акватории озера Белое. В отличие от озер Кубенское и Воже оно имеет чашеобразную форму, небольшое число отмелей, что неблагоприятно для гнездования птиц. Кроме того, озеро Белое в большей степени подвергается техногенным загрязнениям.

Рыбинское водохранилище сформировалось около 60 лет тому назад. По мере его заполнения (к середине 1940-х гг.) сформировались плесы в эстуариях рек Молога и Шексна. Изменились условия существования организмов в связи с образованием зоны затопления и возникновением очагов гельминтозов. Произошло перераспределение орнитофауны, на водохранилище образовались многочисленные колонии чайковых птиц, особенно на плавучих островах. Даже при высокой численности чайковых птиц не отмечается высокий уровень зараженности рыб лигулезом. А. И. Олигер в 1960-х годах исследовал 38523 экз. мелких карповых рыб и отмечал незначительную зараженность лигулезом сеголеток и годовиков. Наиболее заражена была плотва в возрасте 4+ – 5+ (устн. сообщ.). Вероятно, в связи с малыми размерами плероцеркоидов они остаются незамеченными. Мелкая рыба элиминируется чайковыми и незрелые плероцеркоиды в них не развиваются.

При анализе паразитологической ситуации по лигулезу в Рыбинском водохранилище отмечается, что основным источником распространения лигулеза являются мелкие, неполовозрелые лещи с длиной тела 180 – 200 мм. В течение 60 лет со времени образования Рыбинского водохранилища наблюдается динамика зараженности рыб лигулидами, что связано и с антропогенными воздействиями на водоем. Вблизи крупных населенных пунктов (п. Шексна, г. Череповец) численность рыбацких птиц довольно высокая. Птицы питаются здесь пищевыми отходами, подбирают мелкую рыбу, травмированную в процессе шлюзования и рыбной ловли. В последние годы в этих акваториях происходит увеличение зараженности рыб лигулезом (со слов рыбаков и рыбинспекторов). В Рыбинском водохранилище сизая, озерная чайки и речная крачка отмечаются как распространители лигулеза, зараженность сизой и озерной чаек – 10%, речной крачки – 5%.

Шекснинское водохранилище является самым молодым и представляет собой затопленное русло р. Шексна. Череповецкая плотина, построенная в 1964 г., подняла уровень Белого озера на 1,9 м, по центральной части Белого озера и Шекснинского водохранилища пролегла судоходная трасса. Спустя 10 лет после зарегулирования Шексны в этой части Волго-Балта установлено незначительное распространение лигулеза рыб. При исследовании здесь рыб специалистами ветнадзора в 2002 г. отмечена зараженность леща (8%), синца (2%) и плотвы (24%). Эта часть системы Волго-Балта стала трассой пролета птиц, в том числе чайковых, чему способствовало, видимо, разрушение плавучих торфяных островов на Рыбинском водохранилище, где гнездились птицы, и расселение чайковых птиц в северо-восточном направлении.

Все перечисленные водоемы Вологодской области, кроме оз. Воже, являются зарегулированными и испытывают сезонные колебания уровня режима. Отмечаются 2 межени и 2 паводка с перепадом уровня воды от 2 до 4

м, что существенно влияет на животных мелководий, в том числе промежуточных хозяев *L. intestinalis*.

Развитие паразитарных очагов болезней рыб в крупных озерах Северо-Запада России происходит под влиянием различных факторов, способствующих расселению ихтиофагов и включению их в жизненные циклы гельминтов рыб. Возрастание численности чайковых птиц создает предпосылки к усилению природных очагов болезней рыб, что связано с расположением водоемов области на маршрутах миграций этих птиц: весенние миграции чаек на восток и северо-восток захватывают Рыбинское и Шекснинское водохранилища, Белое озеро и далее пролегают через озера Воже, Кубенское, реку Сухону; осенью по этим же путям птицы летят к зимовкам.

Крупные водоемы Вологодской области, входящие в Волго-Балтийскую и Северо-Двинскую судоходные системы, являются мелководными и испытывают значительные антропогенные нагрузки. Существенные колебания уровня режима, интенсивное судоходство, загрязнение промышленно-бытовыми стоками влияют на численность первых и вторых промежуточных хозяев. Несмотря на экспансию чайковых птиц в связи с новыми экологическими условиями, в акватории водоемов отмечаются различия в зараженности рыб *L. intestinalis*. В озере Воже, не испытывающем жесткой антропопрессии, проявляется прямая зависимость зараженности рыб плероцеркоидами *L. intestinalis* от численности чаек в различных участках.

Мониторинг водоемов Вологодской области имеет научное и практическое значение в связи с тем, что водные экосистемы (реки, озера, водохранилища, каналы) занимают 2,5% территории, наибольшее число озер (более 87%) расположено в западной части области и значительно меньше в восточной (около 13%). Водные системы Вологодской области благоприятны для гнездования чайковых птиц, увеличению их численности и распространению лигулеза, что наносит ущерб рыбному хозяйству области [199].

7.1.4. Особенности распространения трематод рыб, завершающих развитие в чайковых птицах

Все паразиты оказывают в большей или меньшей степени патогенное влияние на рыб. В литературе имеются данные о патологических процессах, развивающихся у рыб при паразитировании личиночных стадий гельминтов птиц [16, 104, 131, 169, 170, 258 и др.].

Характеризуя распространение паразитов рыб в крупных водоемах Вологодской области, жизненный цикл которых связан с чайковыми птицами, необходимо отметить, что в озерах складывается напряженная ситуация лишь в отношении 3 групп трематод, относящихся к родам *Metorchis*, *Ichthyocotylurus*, *Diplostomum*. Нами отмечены сотни метацеркарий р. *Ichthyocotylurus* на внутренних органах рыб, десятки диплостомид в глазу, сотни метацеркарий *M. xanthosomum* в мышцах. Несомненно отрицательное воздействие паразитов, деформирующих ткани и органы рыб, вызывающих

паразитарную катаракту, приводит к дезориентации, невозможности кормиться; продукты жизнедеятельности паразитов оказывают токсическое влияние на рыб, снижая их рост, упитанность, способность размножаться. Паразиты оказывают не только локальное воздействие на ткани и органы рыб, но и генерализованное влияние. Они отравляют нервную систему, нарушают обмен веществ и питание хозяина, деятельность сердечно-сосудистой системы и желез внутренней секреции [138].

Диплостомоз является широко распространенным заболеванием многих видов рыб, нанося значительный ущерб в рыбных хозяйствах и оказывая отрицательное влияние на естественные популяции рыб [132, 145, 171, 203, 258], приводя к нарушениям обмена веществ [284]. Патогенное влияние диплостомиды оказывают в течение длительного времени, поскольку, по данным А.А. Шигина [253], их метацеркарии могут находиться в хозяине на протяжении 5–6 лет.

На Кубенском озере в пятидесятых годах метацеркарии р. *Diplostomum* зарегистрированы Е. С. Кудрявцевой [109] у 14 видов рыб, однако зараженность была довольно низкой. Лишь в единичных случаях обнаруживалось до 136 метацеркарий, что приводило к помутнению хрусталика и морфологическим изменениям глаза. В настоящее время на озере Кубенское встречаемость диплостомид возросла, о чем свидетельствует рост зараженности и повышение интенсивности заражения у всех групп исследованных рыб. Окуневые рыбы заражены диплостомидами до 9,8%, а интенсивность инвазии достигает 170 – 180 экз. метацеркарий в одной рыбе. Лососевые и карповые заражены диплостомидами до 15–20%, при интенсивности заражения до 50 – 80 экземпляров. Естественно, такое количество метацеркарий накапливается у рыб в течение некоторого времени и не вызывает заметной патогенной реакции. Однако, поскольку для личинок рыб даже небольшое заражение может быть опасным [258], не исключена их гибель. Высокая смертность молоди рыб в естественных водоемах в подавляющем большинстве случаев остается незамеченной, поэтому характеризовать ситуацию с диплостомозом на озере Кубенское как благополучную не корректно.

На озере Воже диплостомоз распространен значительно меньше. Метацеркарии р. *Diplostomum* обнаружены у 9 видов рыб. Максимальная зараженность *D. spathaceum* отмечена у язя – до 15,2% и *D. helveticum* у окуня – 11,7%. Зараженность большинства обследованных рыб этого водоема не превышает 8%, а индекс обилия – 0,1. Такие низкие показатели позволяют оценить обстановку на озере Воже в отношении диплостомоза как благополучную. Вероятно, это можно связать с относительно низкой численностью рыбоядных птиц, в том числе и чайковых, что снижает поступление инвазионного начала в водоем [289]. На промежуточных хозяев диплостомид – моллюсков оказывают отрицательное влияние гидрохимические особенности водоема. При поступлении в озеро значительного количества болотных вод происходит повышение кислотности, что оказывается неблагоприятным для моллюсков. Элиминация метацеркарий и, соответственно, снижение зараженности рыб на оз. Воже в значи-

тельной степени определяется возрастной структурой популяций рыб в водоеме. По данным А. А. Шигина [258] более высокий средний возраст рыб существенно повышает элиминационный потенциал. Поскольку объем промысла в озере Воже в последние годы невелик, это привело к увеличению доли рыб старших возрастных групп. Элиминации метациркулярий диплостомид способствует усиление пресса хищников в связи с ростом численности судака, акклиматизированного в оз. Воже в 1987 году и сформировавшегося к настоящему времени промысловое стадо [76, 78, 153, 246].

У рыб озера Белое зарегистрированы диплостомиды 4 видов [186, 187]: *Diplostomum commutatum*, *D. helveticum*, единично зарегистрированные только у щук, *D. volvens* найден только у судака (3 метациркулярия). Метациркулярии *D. spathaceum* обнаружены у 12 видов рыб во всех обследованных районах озера. Наиболее зараженными являются плотва, экстенсивность инвазии которой меняется от 9% (ИО – 0,27) до 100% (ИО – 21,4); уклея, у которой экстенсивность инвазии достигает 53,8% (ИО – 3); лещ – от 23,5% (ИО – 1,78) до 85,7%, окунь – от 10% (ИО – 0,12) до 40,9% (ИО – 2,4). Остальные виды имеют относительно невысокую зараженность диплостомидами. Зараженность диплостомидами рыб Белого озера подвержена значительным колебаниям. Это может быть связано с разными местами исследований, которые на таком крупном водоеме имеют существенные различия [7].

Метациркулярии рода *Ichthyocotylurus* широко распространены у разных рыб в естественных водоемах и в рыбоводных хозяйствах [16, 53, 54, 55, 61, 62, 93, 159, 172, 208, 267 и др.].

В Кубенском озере ихтиокотилурусы отмечены у 12 видов рыб. В большинстве случаев зараженность рыб метациркуляриями значительна (рис. 7.5, 7.6, 7.7). Несомненно, что столь высокая зараженность рыб метациркуляриями *Ichthyocotylurus* оказывает существенное негативное влияние на физиологическое состояние рыб, их развитие и рост.

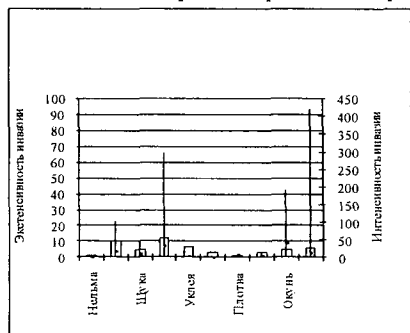


Рис. 7.5 Зараженность рыб озера Кубенское *I. platyscephalus* (прямоугольник – ЭИ, отрезок – ИИ, min|max, точка – средняя интенсивность)

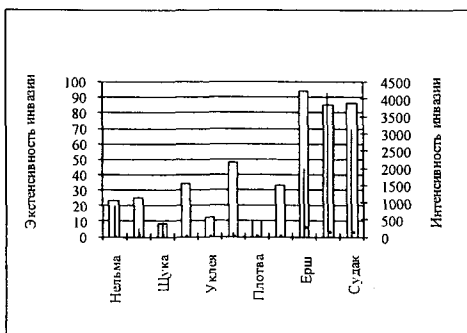


Рис. 7.6 Зараженность рыб озера Кубенское *I. variegatus* (прямоугольник – ЭИ, отрезок – ИИ, min|max, точка – средняя интенсивность)

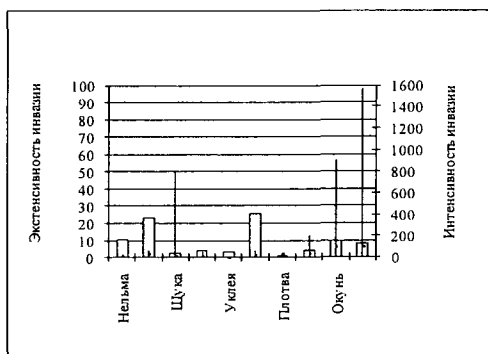


Рис. 7.7. Зараженность рыб озера Кубенское *I. pileatus* (прямоугольник – ЭИ, отрезок – ИИ, min|max, точка – средняя интенсивность)

В среднем, зараженность рыб ихтиокотилурусами в озере Кубенское значительно выше зараженности рыб видами данного рода в других водоемах. Так, на озере Воже из 4 видов, только *I. variegatus* имеет более высокие показатели зараженности, но индекс обилия у всех видов рыб ниже в сравнении с озером Кубенское в 3 – 20 раз.

На озере Белое зарегистрировано 4 вида р. *Ichthyocotylurus*. Характерный для лососеобразных *I. erraticus* отмечен только у снетка при незначительном заражении (ИО – 0,03–0,04) [89, 187]. Довольно редким видом является и *I. platycephalus*, зарегистрированный только у судака (ЭИ – 10,2%, ИО – 5,1). Обычным видом среди гельминтов рыб Белого озера является *I. variegatus*, зарегистрированный у 11 видов рыб. Зараженность большинства рыб подвержена колебаниям, но в целом незначительна. У ерша экстенсивность инвазии меняется от 4% (ИО – 0,6) в 1964–68 гг. до 45,5% (ИО – 5,97) в октябре 1992 г. У берша экстенсивность инвазии меняется от 30,2% (ИО – 3,94) в 1986–88 гг. до 10% (ИО – 0,55) в октябре 1992 г. У окуня экстенсивность инвазии меняется от 45,5% (ИО – 7,1) в 1970–76 гг. до 26% (ИО – 2,14) в 1983–84 гг. Широко распространен в озере Белое *I. pileatus*, отмеченный у 10 видов рыб. Как и предыдущий вид имеет незначительное заражение. Лишь у налима экстенсивность инвазии достигает 14,7%, ИО – 0,74 (1986–88 гг.), у ерша показатели несколько выше: экстенсивность инвазии – 47,4%, ИО – 7,95 (1986–88 гг.). У окуня зараженность меняется от 34% (ИО – 0,2) в 1983–84 гг. до 20% (ИО – 1,64) в 1986–88 гг.

Высокий уровень зараженности рыб озера Кубенское метацеркариями р. *Ichthyocotylurus* связан с большой концентрацией чайковых птиц на водоеме (22 тысячи особей), что, с учетом его мелководности, создает благоприятные условия для поддержания очагов ихтиокотилуроза [13, 127, 128, 195, 196, 197, 226, 229, 237, 241].

Среди гельминтов рыб, распространяемых чайковыми птицами, многочисленным является *Metorchis xanthosomus*. Хотя в литературе не отмечается значительного патогенного влияния *M. xanthosomus*, следует предполагать, что сотни – тысячи метацеркарий в мышцах рыб вызывают сдавливание органов и интоксикацию. На озере Кубенское этот вид обнаружен в мышцах 7 видов рыб (нельмушка, лещ, густера, плотва, язь, ерш, судак), на озере Воже – 4 видов (лещ, уклейка, густера, язь) с выраженным доминированием у карповых рыб. В озере Белое *M. xanthosomus* также доминирует у карповых рыб: зараженность плотвы достигает 18% (ИО до 3,27). Более высокая интенсивность инвазии у плотвы отмечена на Волго-Балтийском канале в районе Топорни – в среднем по 440 экз. Распространение *M. xanthosomus* в крупных водоемах Вологодской области имеет такую же закономерность, как метацеркарии родов *Diplostomum* и *Ichthyocotylurus*. На Белом озере, в 3 раза превышающем акваторию озер Кубенское и Воже, показатели зараженности рыб этим видом в целом ниже. Лишь на отдельных мелководных участках складываются благоприятные условия для развития трематод, и зараженность рыб имеет относительно высокий уровень.

7.2. Антропоургические очаги дифиллоботриоза в экосистемах водоемов Вологодской области

Дифиллоботриоз – заболевание, вызываемое ленточным червем *Diphyllobothrium latum* (L., 1758). Цикл развития лентеца широкого осуществляется со сменой 3 хозяев. Окончательными (дефинитивными) хозяевами, в тонком кишечнике которых живет лентец широкий, являются человек, собаки, кошки, свиньи, медведи, лисицы и некоторые другие плотоядные животные. Основным источником инвазии является больной человек, меньшее эпидемиологическое значение имеют домашние животные, роль диких животных изучена недостаточно.

В Вологодской области заболевание распространено в северо-западной и центральной частях, в восточной отмечены лишь единичные случаи.

Жизненный цикл *D. latum* протекает по следующей схеме (рис. 7.8). Из попавших в воду яиц вылупляются ресничные личинки – корацидии, которых заглатывают планктонные рачки – циклоп, диапомус и др. В полости тела рачков развиваются процеркоиды. Промежуточным хозяином для следующей личинки – плероцеркоида – служат рыбы (ерш, окунь, налим, щука). При этом зараженных рачков поедают только ерш и молодь окуня. Крупные хищники, в которых личинки лентеца могут накапливаться в больших количествах (рис. 7.9), заражаются в процессе реинвазии, поедая ершей и окуней. Заражение человека и рыбоядных животных происходит при употреблении в пищу недостаточно просоленной и термически обработанной рыбы.

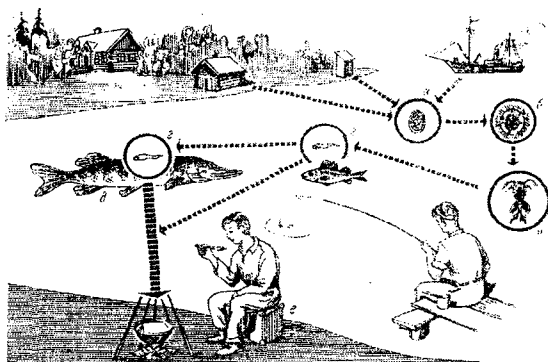


Рис. 7.8. Цикл развития *D. latum* (по С.С. Шульману)

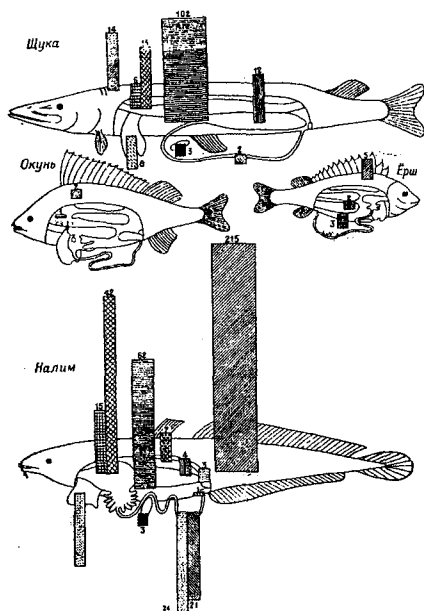


Рис. 7.9. Среднее количество плероцеркоидов *D. latum* в мышцах и внутренних органах рыб (по О.Н. Бауэру, [14])

Динамика зараженности рыб *Diphyllobothrium latum* в Вологодской области. В период с 1934 по 2004 год разными авторами было исследовано 7950 экз. рыб (табл. 7.22), участвующих в циркуляции дифиллоботриоза [8, 9, 10,

11, 14, 39, 60, 68, 92, 109, 116, 122, 123, 165, 166, 184, 185, 186, 187, 189, 190, 191, 270, 287, 288].

Таблица 7.22

Количество исследованных рыб

Водоемы	Щука	Налим	Окунь	Ерш	Всего
Озеро Белое	271	205	398	349	1223
Озеро Кубенское	1346	37	956	794	3133
Озеро Воже	231	37	293	191	752
Онежское озеро	25	126	38	44	233
Шекснинское в.	180	71	210	80	541
Рыбинское вдх.	756	559	520	233	2068
Всего	2809	1035	2415	1691	7950

На Онежском озере в 30-х годах налим был заражен на 100%, в 1968–1976 гг. зараженность налима составляла 90,9%, к 2000–2003 гг. она снизилась до 6,3%. Зараженность окуня в 1968–1976 гг. составляла около 40%, ерша – 25%. Щука в эти годы была заражена на 88%. Средняя интенсивность заражения в 1968–1976 гг. составила: у налима – 23,6 экз., у щуки – 8,7 экз., у окуня – 3,6 экз., у ерша – 2,7 экз. [2].

В оз. Белое в период с 1965 по 1976 г. зараженность щуки варьировала от 44,4 до 52,3%. С 1971 г. экстенсивность заражения составляла от 48 до 46,7%, а в 1995–2001 гг. отмечалось значительное снижение зараженности щуки, особенно в зоне усиленного промышленного загрязнения – до 1%. Зараженность налима плероцеркоидами *D. latum* в оз. Белое сначала возрастает от 12,5% в 1965–1968 гг. до 55% в 1974–1977 гг., а затем снижается до 32,4% в 1995–2001 гг.

К числу факторов, губительно действующих на свободноживущие стадии *D. latum* и копепод – промежуточных хозяев лентеца широкого, относятся колебания уровня воды (до 2 м на Шекснинском водохранилище, включая оз. Белое, и до 4 м на оз. Кубенское), загрязнение воды промышленными сбросами, а также интенсивное судоходство. Все это приводит к дестабилизации экосистем и влияет на распространение паразита.

В Моложском плесе Рыбинского водохранилища зараженность щуки с 1949 по 1954 г. составляла 40% (средняя интенсивность заражения – 28 экз.). В дальнейшем происходило снижение зараженности до 10–14,5% (средняя интенсивность – 1–1,6 экз.). На этом уровне она сохранялась до 1993 г., что обусловлено расположением плеса в стороне от интенсивных водных путей и сравнительно малой населенностью его берегов. Налим в эти годы имел зараженность от 20% (средняя интенсивность 23 экз.) до 12% (средняя интенсивность 1,2 экз.).

В Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища в 1949–1954 гг. зараженность щуки составляла 15% (средняя интенсивность 13,7 экз.), с 1956 по 1999 г. поддерживался высокий уровень зараженности щуки – 50–78% (средняя интенсивность 1–7,8 экз.). В 1949–1954 гг. отмечалась сравнительно низ-

кая зараженность налима – 10% при высокой интенсивности инвазии – 23,5 экз. С 1956 по 1991 г. отмечается высокий уровень зараженности налима *D. latum* – от 30 до 74%, интенсивность инвазии от 2,5 до 5 экз.

К 1995 г. отмечено резкое снижение зараженности щуки *D. latum* в Рыбинском водохранилище – до 5,6%.

Сведения о зараженности рыб Шекснинского водохранилища *D. latum* относятся к 1968–1976 гг. Зараженность щуки составляла 55%, средняя интенсивность заражения – 6 экз., налим – 33,3%, средняя интенсивность – 2 экз., окуня – 4,2%, средняя интенсивность – 1 экз.

Складирование шлаков АО «Северсталь» на берегах речной части Шекснинского водохранилища привело к загрязнению воды и донных отложений тяжелыми металлами: Cu, Zn, Cd, Pb, Hg, Ni, Mn, Fe, Co, Cr. В 1987 г. произошла крупная авария на очистных сооружениях Череповецкого металлургического комбината, в результате которой в Шекснинский плес Рыбинского водохранилища поступил большой объем концентрированных сточных вод коксохимического производства. Все это вызвало изменения в структуре и численности сообществ бактерий, водорослей, высшей водной растительности, зоопланктоне, бентосе и ихтиофауне. В связи со снижением численности копепоид произошло снижение зараженности рыб цестодами.

В Кубенском озере с 1934 по 1954 г. зараженность щуки составляла 36–40%; с 1985 по 1997 г. она уменьшилась с 13,3 до 2,5%. Окунь был заражен в 50-е годы в 33% случаев, в 1985–1992 гг. – в 1,6%, ерш в 50-е годы заражен единично, в 1985–1992 гг. – в 1,3% случаев.

В мелководных озерах и водохранилищах с зарегулированным водным режимом создаются экстремальные условия для организмов в связи с двумя паводками (весна, осень) и двумя межениями (лето, зима). Уровень воды колеблется в пределах от 2 до 4 м. Забор воды из оз. Кубенское для нужд г. Вологды и других селитебных территорий, сельского хозяйства также способствует уменьшению уровня воды в озере, особенно в маловодные годы. В последнее десятилетие судоходство на Кубенском озере резко уменьшилось. Для этого водоема большое значение имеет химическое загрязнение в результате сбросов Сокольского ЦБК в р. Пельшма, впадающую в р. Сухона. В период весеннего паводка Присухонская низина заполняется водой, которая поступает в Кубенское озеро в течение 3 недель. Отмечено превышение ПДК по лигносульфонатам в 200–450 раз, фенолам – в 30–90 раз, по ХПК – в 20–180 раз в течение 2001 г. Воздействия водно-хозяйственного комплекса на водные ресурсы озера значительны.

В оз. Воже за счет высокого уровня зараженности щуки – 65,6% сохраняется стойкий очаг дифиллоботриоза на западном населенном побережье (Чаронда). Оз. Воже, в отличие от всех крупных рыбохозяйственных водоемов Вологодской области, не используется для судоходства (кроме рыболовецких судов).

История формирования антропоургических очагов дифиллоботриоза на территории Вологодской области. Этапы освоения Севера проливают свет на

распространение *D. latum* – представителя арктического пресноводного комплекса паразитов. Наиболее интенсивные очаги дифиллоботриоза находятся как раз на древних водных путях, проходивших по водоёмам Северо-Запада России: Ладожское, Онежское, Белое, Воже, Кубенское озёра, Шекснинское и Рыбинское водохранилища.

С момента освоения водных путей до настоящего времени происходит интенсивное расселение человека [134] и нарастание антропопрессии, что способствовало расширению ареала широкого лентеца. На всех участках Волго-Балтийского водного пути, где плотность населения высокая, отмечается сохранение стабильного очага и высокий уровень заражённости рыб плероцеркоидами широкого лентеца.

Анализ заболеваемости дифиллоботриозом населения области позволил выделить три очага, расположенные в западной озёрной части: Белозерский, Вожский, Кубенский. Мощная гидрографическая сеть, высокая плотность населения, интенсивная эксплуатация водного пути с древнейших времён способствовали возникновению и поддержанию на высоком уровне Белозерского очага дифиллоботриоза, который постоянно "подпитывается" с севера (Онега, Ладога, Нева) и с юга (Волга).

Вожский очаг сформировался в системе Белозерско-Онежского водного пути в средние века. Бассейн озера Воже мало населён, дифиллоботриоз приурочен к крупным населённым пунктам (Чаронда, Бекетовская).

Кубенский очаг существует в системе Северо-Двинского водного пути, имеющего связь с Волго-Балтом. Интенсивность Кубенского очага значительно ниже, чем Белозерского и Вожского, что связано, вероятно, с малочисленностью населения заозерья (северо-восточное побережье). Дифиллоботриоз зарегистрирован на северо-западном (с. Пески), юго-западном (с. Новленское) и юго-восточном (с. Кубенское) побережьях. Кубенский очаг дифиллоботриоза имеет тенденцию к угасанию в среднем течении р. Сухоны (ниже Тотьмы). В восточных районах зарегистрированы единичные случаи заболеваний дифиллоботриозом.

Формирование активных антропоургических очагов дифиллоботриоза на территории области имеет специфическую историко-экологическую основу и связано с развитием судоходства и рыболовства, которые в прошлом опережали развитие сельского хозяйства. Антропоизация водоёмов благоприятно отражалась на экологии возбудителя, усиливая частоту завершения жизненного цикла широкого лентеца. Происходит обогащение водоёмов инвазионным материалом при развитии судоходства и несоблюдении правил эксплуатации судов. Значительное использование населением в пищевом рационе рыбы ведёт к заражению человека дифиллоботриозом.

Существует комплекс факторов, лимитирующих распространение дифиллоботриоза. Интенсивность очага зависит от видового разнообразия и численности копепоид – первых промежуточных хозяев широкого лентеца; от плотности популяции ерша и окуня – вторых промежуточных хозяев, а также от наличия других хищных рыб в ихтиоценозе, составляющих пищевую кон-

куренцию щуки и налима, но не участвующих в циркуляции *D. latum* (например, нельма в Кубенском озере). Увеличение численности ихтиофагов (птиц), употребляющих в пищу мелкую рыбу, способствует элиминации плероцеркоидов широкого лентеца. Естественные сукцессии, происходящие в водоёмах, изменяющие состав зоопланктона и рыбного сообщества, влияют на состояние зооантропоноза.

Деятельность человека способствует снижению напряжённости очагов дифиллоботриоза. Ежегодный промысел мелкого и крупного частика снижает численность ерша, окуня, щуки, налима. Интродукция хищников – пищевых конкурентов щуки и налима – способствует элиминации плероцеркоидов *D. latum*. В пищевом рационе кубенского судака преобладают ёрш и окунь, однако, за 70 лет, после интродукции его из оз. Белое, судак не включился в жизненный цикл широкого лентеца. Гидротехнические работы – добыча песка и гравия – вызывают взмучивание воды и гибель рачков – промежуточных хозяев *D. latum*. Загрязнение водоёмов промышленными стоками также снижает обилие веслоногих рачков, однако сброс неочищенных сточных вод, несомненно, увеличивает заражённость водоёмов яйцами гельминтов и рыбы – личинками дифиллоботриид.

Угасание очагов дифиллоботриоза в бассейне р. Сухоны. Обобщая многолетние архивные материалы центра госсанэпиднадзора, можно проследить динамику существования очагов дифиллоботриоза на востоке области. По данным 1926–1927 гг. в районе слияния рек Сухоны и Юга у людей, домашних животных и небольшого числа вскрытых хищных рыб дифиллоботриоз не был обнаружен. В 1935 г. в верховьях Сухоны у щуки были найдены плероцеркоиды широкого лентеца. В 1951–1954 гг. этот паразит был обнаружен на Сухоне в 2 пунктах у 6 и 19% шук.

В 1957 г. в верхнем и среднем течении р. Сухоны обнаружен *D. latum* у 19,8% щуки, 13,2% – окуня, 6,6% – налима и ерша с интенсивностью заражения 1–2 экз. В озере Кубенском в 1935 г. плероцеркоиды широкого лентеца были найдены у 28% исследованных шук и у 41% окуня, а в 1951–54 гг. – заражённость щуки в озере составляла 40%, окуня 33%. Ерши оказались инвазированными в 1% случаев. По данным 1960–1961 гг. в озере Кубенское было заражено 26% шук и 5% окуней. На прибрежной территории дифиллоботриоз был обнаружен у собак и кошек.

Исследование заражённости плероцеркоидами широкого лентеца рыб из оз. Кубенское и р. Сухоны проводилось в 1980–1981 гг. паразитологическим отделением областной санэпидстанции и представителями ИМПитМ и дало следующие результаты: по данным ИМПитМ из 30 экземпляров щуки, отловленной в оз. Кубенское, поступивших на рыбозавод в с. Кубенское, заражено 4 (13,3%), интенсивность инвазии 1–2 личинки. Заражены были в основном крупные щуки. Заражённость окуня составила 6,2%. Результаты, полученные паразитологическим отделением областной санэпидстанции, аналогичны: из 25 вскрытых шук из оз. Кубенское плероцеркоиды широкого лентеца обнаружены в 3 экземплярах – 12%, из 30 окуней – в 2 экз. (6,6%).

На р. Сухоне исследовались рыбы из устья притока – р. Двиницы и прилегающих участков, находящихся на несколько километров выше по течению от с. Шуйское и более чем в 100 км от оз. Кубенское. Из вскрытых 26 шук плероцеркоиды широкого лентеца были обнаружены у 4–15,3% при интенсивности инвазии 1 личинка в заражённой рыбе. Заражены были рыбы длиной более 60 см.

В 1976–1983 гг. в районах, окружающих озеро Кубенское (Вологодский, Усть-Кубинский), заражённость населения дифиллоботриозом составляла от 0,04 до 0,2%, а в районах, расположенных по р. Сухона, отсутствовала или составляла 0,02%. В 1981 г. на Сухона и в с. Шуйское работала экспедиция Института медицинской паразитологии и тропической медицины им. Е.И. Марциновского (ИМПТиМ). Было обследовано на гельминтозы копроовоскопическим методом 703 человека из с. Шуйское и окрестных посёлков, дифиллоботриоз выявлен у 4 человек – 0,59% [8].

Население, проживающее в окрестностях оз. Кубенское, было поражено дифиллоботриозом больше, чем на Сухоне, поскольку в озере численность рыб – дополнительных хозяев паразита – значительно выше и рыбный промысел среди населения более развит. Кроме того, экстенсивность и интенсивность инвазии рыб в озере, как правило, больше, чем в близлежащей реке. В то же время, сравнивая показатели инвазированности щуки в озере и в реке в разные годы, можно констатировать, что заражённость ее в р. Сухоне за 30 лет осталась примерно на одном уровне, тогда как в оз. Кубенское она уменьшилась: за 20 лет примерно в 2 раза, за 30 лет – в 3 и за 40 лет – в 7 раз.

Одной из причин снижения уровня заражённости рыб в оз. Кубенское могло быть снижение судоходства по Северо-Двинской водной системе, особенно после постройки системы Волго-Балта, что обусловило уменьшение загрязнения озера нечистотами. Многие посёлки, особенно расположенные на северо-восточном заболоченном берегу, отстоят далеко от озера и стоки от них в воду не попадают. В результате этого заражённость щуки в оз. Кубенское и в р. Сухоне практически сравнялась. Очаг этой инвазии, расположенный на озере, оказался более динамичным чем на реке. Река Сухона остаётся одним из основных судоходных путей Вологодской области, что обуславливает стабильность этого речного очага дифиллоботриоза.

Активность природных очагов дифиллоботриоза на территории Вологодской области. Мониторинг природных очагов показывает, что распространение дифиллоботриоза на территории области связано с формированием природных очагов инвазии различной степени напряжённости в бассейнах крупных озёр Белое, Воже, Кубенское. Согласно исследованиям, проведённым в 1985–2003 гг. в озёрах Белое, Кубенское и Воже специалистами Вологодского государственного педагогического университета, Центра госсанэпиднадзора³ и ветеринарных лабораторий, резервуаром возбудителя дифиллоботриоза в области являются 4 вида хищных рыб: щука, налим, окунь, ёрш.

210_____

³ С 2005 г. Центр Госсанэпиднадзора преобразован в Вологодское территориальное управление федеральной службы Роспотребнадзора

Наиболее высокий уровень заражённости рыб плероцеркоидами широкого лентеца отмечен в водоёмах, входящих в бассейн Белого озера: щуки – от 44,5% до 100,0%, налим – от 12,5% до 94,0%, окуня – от 2,6% до 40,0%, ерша – от 4,2% до 58,3%. Заражённость рыб в водной системе озера Кубенское значительно ниже: щуки – 2,5%, окуня – 1,6%. В озере Воже заражённость личинками широкого лентеца щуки составила 65,0%.

Гидрологические условия Вологодской области являются благоприятными для существования биотопов первых промежуточных хозяев широкого лентеца – веслоногих рачков (копепод). Видовой состав копепод колеблется в различных водоёмах от 6 до 13 видов.

К зоне влияния Рыбинского водохранилища относятся г. Череповец и Череповецкий район. Заражённость щуки в Рыбинском водохранилище составляет от 14,6% до 35% с интенсивностью инвазии от 3 до 7 плероцеркоидов, налим – 2,3%, окуня – 3,3%. Заражённость населения Череповецкого района дифиллоботриозом составляет 2,3%.

В Рыбинское водохранилище впадает р. Суда, бассейн которой, охватывает Кадуйский, Бабаевский, часть Вытегорского и Белозерского районов. Установлено, что в Кадуйском районе активность очага дифиллоботриоза высокая, о чём свидетельствуют средний многолетний показатель заболеваемости – 39,65 на 100 тыс. населения с колебаниями от 19,8 до 83,6 на 100 тыс. населения. Не меньшую эпидемиологическую значимость имеет Шекснинское водохранилище. В зоне влияния этого водоёма находится Шекснинский район. Заболеваемость населения района дифиллоботриозом колеблется от 2,99 до 43,4 на 100 тыс. населения.

Шекснинский плес Рыбинского водохранилища как природный очаг дифиллоботриоза. В пределах основного ареала дифиллоботриоза в России выделяют несколько крупных эндемичных районов. Одним из них является регион Северо-Запада европейской части России с водными системами бассейнов Балтийского, Белого и Баренцева морей. Здесь находятся интенсивные очаги дифиллоботриоза озерного и речного типа, в которых отмечается наибольшая интенсивность заражения населения. В Вологодской области, значительная часть которой расположена на территории этого эндемичного района, заболеваемость населения дифиллоботриозом превышает средний показатель по России в 2 раза [11]. Очаги различной интенсивности здесь существуют во многих крупных водоёмах области: озёрах Онежское, Белое, Воже, Кубенское, а также в Шекснинском и Рыбинском водохранилищах. Рыбинское водохранилище – один из обширнейших искусственных водоемов на территории России. Образовано оно было в 1945 г. До середины пятидесятых годов XX века Рыбинское водохранилище являлось величайшим по площади искусственным водоемом мира. Расположено оно в зоне верхнего течения р. Волги. Водоем состоит из четырех плесов: Главного, Моложского, Волжского и Шекснинского. Площадь Шекснинского плеса составляет 1048 кв. км. Его береговая линия чрезвычайно изрезана и образует множество заливов и бухт – удобных мест, как для нерестилищ рыбы, так и для развития веслоногих рач-

ков – первых промежуточных хозяев *Diphyllbothrium latum*. Шекснинский плес Рыбинского водохранилища имеет важное рекреационное, транспортное значение, на берегу плеса установлены водозаборы крупного промышленного центра – города Череповца. По причине густой заселённости особенно левого коренного побережья плёса, его акватория является местом активного промыслового и массового любительского лова рыбы.

Первые сведения о наличии *Diphyllbothrium latum* у хищных рыб в Шекснинском плёсе были получены более 60-ти лет назад [227]. Позднее личинки лентеца широкого также отмечались в исследованиях рыб Шекснинского плёса различными авторами [86, 90, 116]. Последние данные по распространению плероцеркоидов лентеца в Рыбинском водохранилище были получены в 1993 году [69]. Учитывая важность проблемы, мы поставили перед собой задачу изучить инвазированность некоторых рыб Шекснинского плёса плероцеркоидами *Diphyllbothrium latum* в последние годы. В 2008–2010 годах нами было исследовано 30 экземпляров окуня и 17 экземпляров щуки, выловленных в Шекснинском плёсе Рыбинского водохранилища. Заражённость щуки оказалась сравнительно невысокой (табл. 7.23).

Таблица 7.23

Многолетние изменения заражённости рыб личинками *Diphyllbothrium latum* в Шекснинском плёсе Рыбинского водохранилища

Вид рыбы	Годы исследований	Экстенсивность инвазии, %	Интенсивность инвазии
Щука	1949–1954	15,0	13,7
	1956–1957	50,0	1
	1966–1974	78,1	7,8
	1993	51,0	2,2
	2008–2010	12,0	4
Окунь	1956–1957	20,0	от 1 до 9
	2008–2010	40,0	от 1 до 4

Личинки лентеца широкого располагались преимущественно на поверхности внутренних органов и брыжейке щуки. Заражённость исследованного нами окуня оказалась выше по сравнению с заражённостью щуки, увеличилась экстенсивность инвазии и в многолетнем аспекте. Объяснить такие отличия можно крайне низким уровнем воды в водохранилище, характерным для последних лет. Большие площади заливаемых мелководий, ранее служивших местом обитания мальков окуня, в последние годы оказываются не залитыми. Из-за низкой численности мальков карповых, окунь вынужден питаться зоопланктоном в большей степени, чем обычно. Можно предположить, что это обстоятельство и послужило причиной роста заражённости окуня. Распределение личинок лентеца широкого в органах и тканях исследованного нами окуня следующее: 20% личинок от общего числа паразитов локализовалось в икре и 80% в мышцах рыбы. Это имеет важное санитарно-эпидемиологическое значение, так как именно икра и мышцы рыбы являются наиболее вероятными источниками заражения человека. Таким образом, результаты

проведённых исследований дают основание считать, что в Шекснинском плёсе Рыбинского водохранилища сформировался, и существует по сей день, стойкий природный очаг дифиллоботриоза, трансформируемый в антропогенный. Для его поддержания и сохранения имеются все необходимые условия:

- обилие в водоёме первых промежуточных хозяев – копепоид;
- значительная зараженность вторых промежуточных хозяев, к которым относится, прежде всего, окунь;
- наличие главного источника инвазии – людей, больных дифиллоботриозом, где основную роль играют наиболее поражаемые этим заболеванием профессиональные группы населения: рыбаки, работники речного флота, рабочие рыбного промысла, а также члены их семей, для которых рыба является одним из основных продуктов питания.

Северо-западная территория Вологодской области (Вытегорский р-н) омывается водами Онежского озера, имеющего транспортное и рыбопромысловое значение, которое входит в систему Волго-Балта и имеет высокий уровень зараженности рыб *D. latum*. Заражённость щуки личинками в озере составляет до 86%, налима – 8%, интенсивность инвазии – 1–2 личинки. Уровень заболеваемости населения Вытегорского р-на дифиллоботриозом в 1985–2003 гг. составил от 98,7 до 149,9 на 100 тыс. населения. В последние два десятилетия в Вытегорском районе зарегистрировано 16,8% от общего числа больных дифиллоботриозом по области.

Белое озеро – одно из самых крупных водоёмов на северо-западе области. В зоне влияния озера находятся территории Белозерского, Вашкинского районов. Среднемноголетний показатель заболеваемости в Белозерском районе составил 13,6 на 100 тыс. населения, в Вашкинском районе – 9,75 на 100 тыс. населения, что ниже среднемноголетнего областного уровня (24,3 на 100 тыс. населения).

Озеро Воже имеет площадь 418 кв. км, мелководное (до 5 м глубины). В зоне влияния озера находятся территории Вожегодского района и северо-восточная часть Кирилловского района. При обследовании жителей поселений у западной части озера (Чаронда) яйца дифиллоботриид обнаружены у 10,0% населения. Среднемноголетний показатель заболеваемости дифиллоботриозом населения Кирилловского района составляет 31,1 на 100 тыс. населения, а Чарозерского, Коротецкого, Печенгского сельских администраций – 356,0 на 100 тыс. населения; заболеваемость населения Вожегодского района составляет 43,4 на 100 тыс. населения с колебаниями от 4,65 до 121,2 на 100 тыс. населения. Всего за 20 лет по этим двум районам выявлено 6% от общего количества зарегистрированных в области больных дифиллоботриозом.

К северо-западу от Вологды расположено озеро Кубенское. В зоне влияния озера находятся территории Усть-Кубинского и Вологодского районов. Заражённость рыб личинками широкого лентеца в последние годы в озере низкая, среднемноголетние показатели заболеваемости населения дифиллоботриозом по Вологодскому району – 5,6 на 100 тыс. населения, по Усть-Кубинскому – 10,0 на 100 тыс. населения.

Многолетний мониторинг эпидемиологической ситуации по дифиллоботриозу в области указывает на существование очагов дифиллоботриоза не только на водохранилищах и озёрах, но и в бассейнах крупных рек, большинство из которых относится к системе р. Сухоны (Вологда, Лежа, Комёла, Толшма, Двиница и др.).

Эпидемиологический анализ заболеваемости дифиллоботриозом населения районов расположенных по р. Сухоне, подтверждает существование очагов гельминтоза: среднемноголетний показатель заболеваемости населения Сокольского района – 4,8; Междуреченского района – 1,95; Тотемского – 5,25 на 100 тыс. населения.

Таким образом, на территории Вологодской области функционируют озёрные, водохранилищные, речные и смешанные (озёрно-речные) типы очагов дифиллоботриоза разной степени напряжённости.

Заболеваемость дифиллоботриозом населения Вологодской области. Заболеваемость населения области дифиллоботриозом в бассейнах озёр: Белое, Воже, Кубенское за 1985–2003 гг. приведена в таблице 7.24. Анализ показывает, что наиболее высокий уровень заражённости населения регистрируется в очагах оз. Белое (за 20 лет выявлено 86,6% больных дифиллоботриозом от общей суммы больных по области). Это подчёркивает его особую эпидемиологическую значимость.

Таблица 7.24

Заболеваемость населения Вологодской области дифиллоботриозом в природных очагах инвазии за 1985 – 2003 годы

Границы очага	Административные территории	Доля от общеобластной суммы заболеваний	Среднемноголетний уровень заболеваемости (на 100 тыс. нас.)
Бассейн оз. Белое	Белозерский	1,04±0,4	13,6
	Вашкинский	0,1±0,05	9,75
	Вытегорский	16,8±0,6	149,9
	Кирилловский (кроме Чарозерского, Коротецкого, Печенгского с/с)	2,0±0,3	31,1
	Кадуйский	2,4±0,6	39,65
	Шекснинский	2,1±0,62	20,0
	Череповецкий районы	14,5±3,2	103,4
	г. Череповец	48,3±1,9	49,06
Бассейн оз. Воже	Кирилловский (сев.-вост. часть)	1,5±1,08	356,0
	Вожегодский районы	3,0±1,1	43,4
Бассейн оз. Кубенское	Сокольский	0,9±0,13	4,8
	Харовский	0,15±0,6	2,0
	Тотемский	0,46±0,5	5,25
	Вологодский	1,06±0,02	5,6
	Усть-Кубинский районы	0,3±0,06	10,0
	г. Вологда	4,7±1,0	5,25

За последние 5 лет заболеваемость дифиллоботриозом населения Вологодской области в 2 раза превысила среднероссийский уровень (рис. 7.10). Наибольшее количество случаев зарегистрировано в г. Череповце (53,9%), Череповецком (18,8%) и Вытегорском (16,0%) районах; 94,2% заболевших – взрослое население; дети составляют 8,0%, мужчины – 58,0%, городское население – около 80,0% (табл. 7.25). Преобладание жителей городов среди инвазированных в определённой степени связано с доступностью диагностики заболевания в городах и более высокой обращаемостью за медицинской помощью городского населения. Результаты опросов заболевших при проведении эпидемиологического обследования свидетельствуют о значительной доле рыбы в их рационе питания, привычке употреблять в пищу слабосоленую щуку икру, вяленую или солёную рыбу кратковременного посола, пироги с рыбой. Более 70% всех зарегистрированных случаев связаны с употреблением рыбы, полученной при любительском лове: 34,3% заболевших занимались любительским ловом, 15,7% – члены семей рыбаков-любителей, 22,3% – приобретали рыбу у рыбаков-любителей.

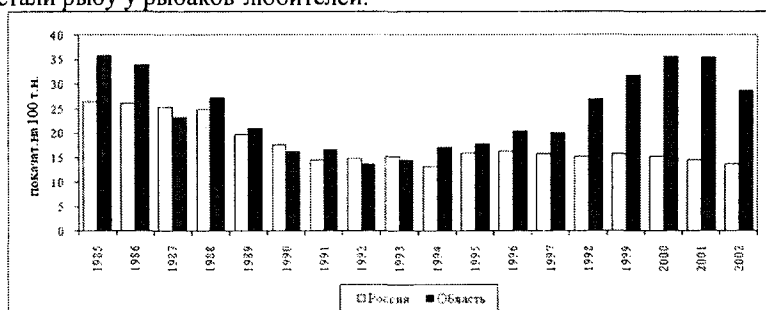


Рис. 7.10. Динамика заболеваемости населения Вологодской области дифиллоботриозом

Достигнутая в 1990–1993 гг. стабилизация заражённости населения области дифиллоботриозом (рис. 7.10) явилась следствием целенаправленной комплексной деятельности заинтересованных служб по борьбе с инвазией. В настоящее время в области доля дифиллоботриоза в структуре гельминтозов составляет 42,0%. Рост числа инвазированных в 2 раза за последние 10 лет (разность показателей статистически достоверна) является следствием снижения объёмов мероприятий, направленных на оздоровление природных очагов инвазии, в связи с реорганизационными процессами и ослаблением надзорных функций в государственных санитарно-эпидемиологической и ветеринарной службах. На многих территориях области снизился уровень лечебно-диагностической помощи инвазированным. Ежегодный объём плановых обследований населения на гельминтозы сократился более чем в 20 раз. В полном объёме осуществляется мониторинг рыбохозяйственных водоёмов,

исследование рыбы на заражённость личинками гельминтов проводится нерегулярно.

Таблица 7.25

**Распространение заболеваемости населения Вологодской области
дифиллоботриозом за 1995–2003 гг.**

Годы	Всего по области		Городские жители		Сельские жители	
	Абсолютное число больных	Показатель на 100 тыс. нас.	Абсолютное число больных	Показатель на 100 тыс. нас.	Абсолютное число больных	Показатель на 100 тыс. нас.
1995	240	17,8	183	20,2	57	12,8
1996	276	20,6	215	23,7	61	14,1
1997	271	20,3	211	23,2	60	14,0
1998	261	27,1	301	33,1	60	13,9
1999	427	32,3	356	39,2	71	16,5
2000	473	35,8	355	39,2	118	28,2
2001	467	35,5	361	39,5	106	26,4
2002	374	28,6	288	32,3	86	20,8
2003	325	25,0	233	26,2	92	22,4

Условия поддержания природных очагов дифиллоботриоза. Нестабильность экологической обстановки является неперенным условием поддержания природных очагов дифиллоботриоза. По результатам исследований, выполненных лабораториями центров госсанэпиднадзора за 19 лет, яйца *D. latum* содержатся в 16,0% сточных вод, с которыми они постоянно поступают в естественные водоёмы (рис. 7.11).

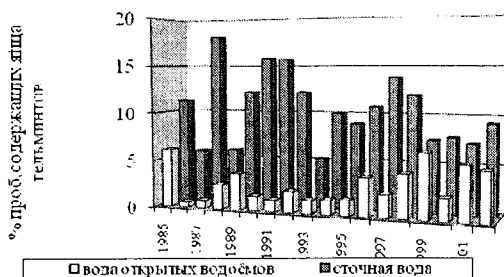


Рис. 7.11. Частота обнаружения яиц гельминтов в сточной воде и воде открытых водоёмов в Вологодской области

За 10 лет заражённость воды открытых водоёмов яйцами гельминтов возросла почти в 4 раза.

Кроме того, на рост заболеваемости дифиллоботриозом влияют активизация контактов населения с природой и миграционных процессов, широкое употребление рыбпродуктов собственного производства, низкий уровень санитарной грамотности населения.

Определённую роль в поддержании очагов дифиллоботриоза играют собаки и, вероятно, другие плотоядные животные. По данным ветеринарной службы дифиллоботриоз собак лабораторно подтверждён в Вытегорском и Грязовецком районах (1995, 1999 гг.), но на должном уровне диагностика этого гельминтоза у непродуктивных домашних животных не организована.

Высокая стоимость лекарственных препаратов приводит к накоплению нелеченных больных (17,5% больных в целом по области) и ухудшению состояния водоёмов, так как поддерживает циркуляцию возбудителя и заражённость рыбы на более интенсивном уровне за счёт поступления большего количества неочищенных стоков с яйцами паразитов.

Изучено влияние поступления хозяйственно-бытовых стоков на заражённость яйцами гельминтов р. Сухоны. От г. Сокола и ниже по течению до впадения р. Пельшмы насчитывается 15 предприятий осуществляющих сброс сточных вод.

В г. Сокол отсутствует ливневая канализация, все стоки с жилой территории и 33% ливнестоков с территории промышленных предприятий сбрасываются в р. Сухону без очистки и обеззараживания. В результате в стоках, поступающих в р. Сухону, обнаруживаются яйца гельминтов.

Во время паводка под напором рек Вологда и Лежа наблюдается обратный ток р. Сухоны в течение 12–20 дней. В этот период хозяйственно-бытовые стоки г. Сокола и промышленные воды предприятий поступают в район водозабора. От 50 до 92% проб были отобраны во время обратного тока р. Сухоны; результаты исследований показывают максимальное паразитологическое загрязнение воды в месте водозабора.

Река Пельшма от точки сброса промышленных и хозяйственно-фекальных стоков до впадения в р. Сухону представляет собой разбавленную сточную жидкость, характеризующуюся высокими паразитологическими показателями: 33% исследованных проб воды содержали яйца гельминтов. Таким образом, паразитологическое загрязнение р. Сухоны носит хронический характер.

Определена корреляционная зависимость заболеваемости населения области дифиллоботриозом от заражённости яйцами гельминтов (в том числе яйцами *D. latum*) воды открытых водоёмов: связь прямая средней силы, $r = 0,557$ и $0,549$, соответственно.

Экологические и социальные основы профилактики дифиллоботриоза на территории Вологодской области. Состояние заболеваемости населения дифиллоботриозом является отражением экологических и социальных проблем (загрязнение водоемов неочищенными бытовыми стоками в большинстве населенных пунктов области, низкий уровень санитарного просвещения населения, недостаточный контроль рыбопродукции и др.).

Санитарно-гигиенический мониторинг является разновидностью экологического. Комплекс эколого-гигиенических задач сводится к комплексной оценке и прогнозированию влияния природных, антропогенных и социальных факторов на здоровье человека и разработку мероприятий по его сохранению.

Такая тенденция обуславливает необходимость мониторинга за состоянием здоровья населения на индивидуальном и популяционном уровне в условиях конкретной местности в связи с состоянием природной среды. Это реально объединяет гигиену и экологию. Санитарно-гигиенический мониторинг является блоком современного мониторинга окружающей среды. Его ведущим звеном является наблюдение за состоянием окружающей среды с точки зрения его влияния на состояние здоровья человека (человеческой популяции), что и является конечной целью экологических исследований.

Специалистами санитарно-эпидемиологической службы и ветеринарно-го надзора разработан "Ветеринарно-санитарный паспорт рыбохозяйственного водоёма", органами государственного ветеринарного контроля и центрами государственного санитарно-эпидемиологического надзора проводится совместная работа по паспортизации 9 водоёмов (13 районов промысла), где осуществляется промысловый вылов рыбы. На основании имеющихся данных о заражённости рыбы местных водоёмов возбудителями гельминтозов ветеринарной службой переведены в разряд "условно годных" 5 водоёмов (оз. Воже в границах промысла Вожегодского района, Онежское озеро в границах промысла Вытегорского района, Шекснинское водохранилище в границах промысла Кирилловского района, Рыбинское водохранилище в границах промысла Череповецкого района, Кубенское озеро в границах промысла Вологодского района).

По данным госсанэпидслужбы в 2003 г. личинками широкого лентеца было заражено 5,9% рыбы, отловленной в малых водоемах. При этом наибольшую эпидемиологическую опасность представляют налим и щука.

Санитарное просвещение населения – важнейший элемент в комплексе мероприятий по борьбе с дифиллоботриозом. Пропаганда мер профилактики дифиллоботриоза должна предшествовать всем элементам системы борьбы с инвазией.

Для достижения эффекта санитарного просвещения используют все доступные средства и формы информации: выступления по радио, телевидению, статьи в местной печати; издание плакатов, брошюр, листовок, выпуск санитарных бюллетеней. Одной из самых эффективных форм просвещения являются индивидуальные беседы и беседы в семьях, школах. Основополагающим документом в деятельности заинтересованных служб по борьбе с дифиллоботриозом являются СанПиН 3.2.1333-03 "Профилактика паразитарных болезней на территории Российской Федерации", реализация требований которых приведёт к снижению интенсивности природных очагов дифиллоботриоза в области.

В целом, следует учитывать необходимость проведения паразитологического мониторинга, направленного на своевременное выявление опасных паразитологических ситуаций [20, 160, 216].

Заключение

В крупных водоемах Вологодской области в плане ихтиопаразитологического мониторинга было исследовано около 12 тысяч экземпляров 26 видов рыб. Всего зарегистрировано 192 вида паразитических Metazoa, относящихся к моногенеям, цестодам, аспидогастреям, трематодам, нематодам, скребням, пиявкам, моллюскам, ракообразным, гидракаринам.

Сделан ретроспективный анализ паразитофауны отдельных видов рыб за 70 лет и выяснена роль различных экологических факторов в формировании фауны 18 основных промысловых, а также реликтовых и охраняемых видов. Дан анализ паразитофауны сиговых, корюшковых, щучковых, карповых, налимовых, окуневых рыб в связи с особенностями их экологии и антропогенными воздействиями на гидробиоценозы.

Изучена возрастная динамика в зараженности рыб, а также изменения паразитофауны в различные сезоны и годы, в разных участках водоемов, что является отражением состояния экосистемы в целом. Паразитофауна рыб в условиях мощного антропогенного пресса значительно изменяется и свидетельствует об изменении биоты.

Всего выявлено в Шекснинском водохранилище и озере Белое 99 видов паразитических Metazoa, в озере Кубенское – 107, в озере Воже – 63, в Рыбинском водохранилище – 151. Во всех мелководных водоемах, изученных нами, доминирующими являются трематоды, которые дают значительную биопroduкцию и играют большую роль в эволюции водоемов. Они являются кормовой базой для рыб, регулируют численность рыб и препятствуют размножению вселенцев.

На основе исследований зараженности рыб плероцеркоидами *D. latum* и эпидемиологических данных по распространению дифиллоботриоза в Вологодской области выявлены крупные антропоургические очаги дифиллоботриоза в озерах Белое, Кубенское, Воже, а также в речной сети, преимущественно в Кадуйском, Белозерском, Шекснинском, Вытегорском, Череповецком, Кирилловском, Вожегодском, Усть-Кубинском районах. Выявлены очаги озерного, озерно-речного и речного типов. Формирование активных антропоургических очагов дифиллоботриоза на территории области имеет специфическую историко-экологическую основу и связано с развитием судоходства и рыболовства.

Исследована паразитофауна судака и ее изменение в связи с интродукцией из озера Белое в мелководные озера Кубенское (1936-37 гг.) и Воже (1987 г.). В озере Кубенское произошло обогащение паразитофауны судака 20 видами в течение 60 лет.

Токсические загрязнения водоемов вызывают мутации паразитических Metazoa, что проявляется, прежде всего, в заметных тератологических изменениях свободноживущих форм (редукция клапанов диплозид).

Мигранты, например дрейссена, распространившаяся из южных водоемов, способствует расселению паразитов по трофическим цепям. У карповых

рыб, питающихся широко расселившейся дрейссеной, появился паразит, характерный для этих моллюсков – *Aspidogaster limacoides*.

Исследована гельминтофауна амфибий на территории 16 муниципальных образований области, имеющих различный уровень промышленного и антропогенного загрязнения. Анализ гельминтофауны фонового вида *Rana temporaria* дает возможность предположить о весьма значительной роли гельминтов амфибий в биоценозах: регуляция численности *Fasciola hepatica*, резервация мезоцеркарий *Alaria alata*, что способствует распространению аляриоза среди многочисленных диких животных, питающихся амфибиями. Отмечена редукция трематодного компонента в гельминтофауне амфибий в зоне усиленного промышленного загрязнения в районе Шекснинского водохранилища.

Впервые изучена гельминтофауна чайковых птиц и установлена их роль в распространении паразитов рыб и развитии зоонозов в озерах Кубенское и Воже (лигулез), что можно использовать в индикации водных экосистем. Увеличение численности чайковых птиц на озере Кубенское привело к значительному изменению видового состава гельминтов рыб, главным образом за счет личиночных форм (23 вида). Чайковые птицы в значительной мере элиминируют паразитов рыб, не развивающихся в птицах.

В гельминтофауне рыб мы обнаружили 26 видов личинок трематод и нематод, заканчивающих развитие в околотовдных и водоплавающих птицах, что свидетельствует об их роли в распространении паразитов рыб.

Паразитические Metazoa, наряду со свободноживущими гидробионтами, участвуют в создании биомассы в водоеме. В водных экосистемах они доминируют и оказывают негативное воздействие на своих хозяев, а также поддерживают функционирование водных экосистем.

Библиографический список

1. Аникиева, Л.В. Гельминтофауна рыб Выгозера в зоне действия сточных вод Сегежанского целлюлозно-бумажного комбината / Л.В. Аникиева // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. – Петрозаводск, 1981. – С. 144–145.
2. Аникиева, Л.В. Использование гельминтологических данных при оценке состояния водоема / Л.В. Аникиева // Экология паразитических организмов в биогеоценозах Севера / Карельский филиал АН СССР. – Петрозаводск, 1982. – С. 72–83.
3. Аникиева, Л.В. Роль шуки в паразитарных системах рода *Proteocephalus* / Л.В. Аникиева // Экология паразитов. – Петрозаводск, 1994. – С. 85–96.
4. Аникиева, Л.В. Популяционная морфология цестод рыб (на примере рода *Proteocephalus*: *Proteocephalidae*): дис. на соискание ученой степени д.б.н. в форме науч. докл. / Лариса Васильевна Аникиева. – М., 2000. – 73 с.
5. Аникиева, Л.В. Антропогенное влияние на паразитологическую ситуацию Риндозера / Л.В. Аникиева, Е.П. Иешко // Эколого-популяционный анализ паразитохозяйных отношений. – Петрозаводск, 1988. – С. 20–36.
6. Аничкова, Н.И. Некоторые черты гидрологического и гидрохимического режима северной части Рыбинского водохранилища, имеющие значение в жизни рыб / Н.И. Аничкова // Тр. Дарвинского государственного заповедника. – Вологда, 1960. – Вып. VI. – С. 13–28.
7. Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. – Л.: Наука, 1981. – Ч. 1. – 252 с.; Ч. 2. – 254 с.
8. Артамошин, А.С. Динамика становления и затухания очагов дифиллоботриоза, расположенных в бассейне реки Сухоны / А.С. Артамошин, А.А. Фролова, Л.А. Тихомирова // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 1983. – Т. LXI, №2. – С. 32–34.
9. Артамошин, А.С. Ситуация по дифиллоботриозу в некоторых северных районах европейской части РСФСР в связи с проектируемым перераспределением водных ресурсов / А.С. Артамошин, А.А. Фролова, Е.И. Воронина // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 1985. – №2. – С. 29–32.
10. Балдичева, Г.А. Динамика зараженности рыб *Diphyllbothrium latum* (L., 1758) в водоемах Вологодской области / Г.А. Балдичева, Н.М. Радченко // Основы цестодологии / ЗИН РАН. – СПб., 2005. – С. 180–184.
11. Балдичева, Г.А. Многолетние изменения зараженности рыб и населения *Diphyllbothrium latum* (L., 1758) в Вологодской области / Г.А. Балдичева, Н.М. Радченко // Вузовская наука – региону: материалы четвертой всерос. науч.-техн. конф. – В 2-х т. / ВоГТУ – Вологда, 2006. – Т. 1. – С. 366–370.
12. Балдичева, Г.А. Трансформация очагов дифиллоботриоза на территории Вологодской области / Г.А. Балдичева, Н.М. Радченко, А.А. Шабунов // Ветеринарная медицина. – 2008. – № 2-3. – С. 55–56.
13. Барковская, В.В. К изучению зоонозов крупных озер Северо-Запада России / В.В. Барковская, Н.М. Радченко, А.А. Шабунов // Гельминтозоозы

– меры борьбы и профилактика: материалы докл. науч. конф. – М., 1994. – С. 10–12.

14. Бауэр, О.Н. Рыбы как источник гельминтозов человека / О.Н. Бауэр // Основные проблемы паразитологии рыб / ЛГУ. – Л., 1958. – С. 321–335.

15. Бауэр, О.Н. Экология паразитов пресноводных рыб / О.Н. Бауэр // Изв. ГосНИОРХ. – М.-Л., 1959. – Т. 49. – С. 5–206.

16. Бауер, О.Н. Болезни прудовых рыб / О.Н. Бауер, В.А. Мусселиус, Ю.А. Стрелков. – М., 1981. – 320 с.

17. Бауэр, О.Н. Влияние акклиматизации и перевозок рыб на их паразитофауну / О.Н. Бауэр, Ю.А. Стрелков // Изв. ГосНИОРХ. – Л., 1972. – Вып. 80. – С. 123–131.

18. Беклемишев, В.Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии / В.Н. Беклемишев. – М.: Наука, 1970. – 502 с.

19. Берг, Л.С. Рыбы пресных вод СССР / Л.С. Берг. – М.-Л.: Наука, 1948. – Ч. I. – 466 с.

20. Беэр, С.А. Паразитологический мониторинг в России (основы концепции) / С.А. Беэр // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 1996. – №1. – С. 3–8.

21. Богданова, Е.А. Ихтиопаразитологическая ситуация в некоторых крупных озерах Северо-Запада России в период преобразования их экосистем / Е.А. Богданова // Сб. научных тр. ГосНИОРХ. – Л., 1990. – Вып. 313. Влияние антропогенного фактора на экосистемы озер. – С. 143–161.

22. Богданова, Е.А. Паразитофауна и заболевания рыб крупных озер Северо-Запада России в период антропогенного преобразования их экосистем / Е.А. Богданова. – СПб., 1995. – 139 с.

23. Болотова, Н.Л. Популяция сига озера Воже (питание и морфоэкологические особенности) / Н.Л. Болотова, О.В. Зуянова // Четвёртое Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб: тезисы докл. (ноябрь 1990 г., г. Вологда). – Л., 1990. – С. 3–5.

24. Болотова, Н.Л. Озеро Белое / Н.Л. Болотова, А.Ф. Коновалов // Природа Вологодской области. – Вологда: Издательский дом Вологжанин, 2007. – С. 147–151.

25. Бородулина, Т.Л. Биология и хозяйственное значение чайковых птиц южных водоемов СССР / Т.Л. Бородулина // Тр. Ин-та морфологии животных. – М., 1960. – Вып. 32. – С. 3–130.

26. Бочарова М.М. Эколого-популяционный анализ трематод *Dicrocoelium lanceatum* Stiles et Hassal, 1896, *Fasciola hepatica* L., 1758 и их хозяев в условиях северных склонов Центрального Кавказа и Восточного Предкавказья: автореф. дис. на соиск. учен. степ. докт. биол. наук / Мария Макеевна Бочарова. – М., 1996. – 48 с.

27. Будалова, Т.М. Трематода *Haplometra cylindracea* как агент биологической борьбы с фасциолезом: автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук / Татьяна Михайловна Будалова. – М., 1986. – 17 с.

28. Будалова, Т.М. Новый аспект изучения трематодофауны амфибий / Т.М. Будалова, Н.М. Радченко // Гельминтология сегодня: проблемы и перспективы: тез. докл. науч. конф. Москва, 4–6 апреля 1989 г. – М., 1989. – Т. 1. – С. 58.
29. Будалова, Т.М. К вопросу об изучении и охране фауны малых водоёмов / Т.М. Будалова, Н.М. Радченко // Экол. проблемы рационального использования и охраны водных ресурсов Северо-Запада Европейской части РСФСР: сб. тез. докл. регион. конф. – Вологда, 17–19 апреля 1990 г. – Вологда, 1990. – С. 79–80.
30. Быховская-Павловская, И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению / И.Е. Быховская-Павловская. – Л.: Наука, 1985. – 123 с.
31. Быховская-Павловская, И.Е. Значение рыбоядных птиц в распространении гельминтозов среди рыб / И.Е. Быховская-Павловская, М.Н. Дубинина // Рыбоядные птицы и их значение в рыбном хозяйстве. – М., 1965. – С. 16–33.
32. Вискне, Я.А. Озерная чайка / Я.А. Вискне // Птицы СССР. Чайковые. – М., 1988. – С. 85–98.
33. Водоватов, Ю.С. Пути рационального использования рыбных запасов озера Кубенского (Вологодская область) / Ю.С. Водоватов // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. – Л., 1993. – Вып. 193. – С. 11–120.
34. Водоватов, Ю.С. Рыбные ресурсы / Ю.С. Водоватов, В.А. Серенко // Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. – Л., 1981. – Ч. II. Гидробиология и донные отложения озера Белого. – С. 109–130.
35. Гнедина, М.П. *Rhabdochona denudata* (Duj., 1845) из карповых рыб Северо-Двинского бассейна (По материалам 32-й Союзной Гельминтологической экспедиции) / М.П. Гнедина // Сб. работ по гельминтологии, посвящ. проф. К.И. Скрябину его учениками. – М., 1927. – С. 62–65.
36. Гнедина, М.П. К фауне паразитических червей рыб бассейна Северной Двины (р. Сухоны, р. Юга и р. Вычегды) / М.П. Гнедина, Н.В. Савина // Работа 32-й и 38-й Союзных гельминтологических экспедиций. – Вятка, 1930. – С. 87–106.
37. Гусаков, Б.Л. Белое озеро / Б.Л. Гусаков, Б.В. Дружинин. – Л.: Гидрометеиздат, 1983. – 110 с.
38. Дементьев, Г.П. Отряд Чайки (Lariformes) / Г.П. Дементьев // Птицы Советского Союза. – М., 1951. – Т. 3. – С. 373–603.
39. Дифиллоботриоз в Вологодской области / Н.М. Радченко [и др.] // Научно-практическая конф., посвященная 15-летию национального парка «Русский Север»: сб. материалов конф. (г. Кириллов, Россия, 20–21 сент. 2007 г.). – Кириллов, 2007. – С. 56–67.
40. Догель, В.А. Зависимость распространения паразитов от образа жизни животных-хозяев / В.А. Догель // Сб. в честь Н.М. Книпповича. – М., 1927. – С. 17–43.
41. Догель, В.А. Некоторые итоги работ в области паразитологии / В.А. Догель // Зоологический журнал. – 1938. – Т. 17, вып. 4. – С. 889–904.

42. Догель, В.А. Влияние акклиматизации рыб на распространение рыбных эпизоотий / В.А. Догель // Изв. Всес. науч.-исслед. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва. – Л., 1939. – XXI. – С. 51–64.

43. Догель, В.А. Значение паразитологических данных для решения зоогеографических вопросов / В.А. Догель // Зоологический журнал. – 1947. – Т. 27, вып. 6. – С. 481–492.

44. Догель, В.А. Итоги и перспективы паразитологических исследований в Ленинградском университете / В.А. Догель // Вестник ЛГУ. – 1948. – Вып. 3. – С. 31–39.

45. Догель, В.А. Профилактические мероприятия при акклиматизации рыб / В.А. Догель // Тр. совещ. по проблемам акклиматизации рыб и кормовых беспозвоночных / АН СССР. – М., 1954. – Т. 3. – С. 135 – 141.

46. Догель, В.А. Паразитофауна и окружающая среда / В.А. Догель // Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб. – Л., 1958. – С. 9–54.

47. Догель, В.А. Общая паразитология / В.А. Догель. – Л.: Изд. ЛГУ, 1962. – 372 с.

48. Донец, З.С. Зоогеографический анализ миксоспоридий южных водоемов СССР / З.С. Донец // Систематика и экология споровиков и книдоспориций. – Л., 1979. – С. 68–71.

49. Донец, З.С. К зоогеографическому анализу паразитофауны рыб Белого озера / З.С. Донец, И.Я. Колесникова, О.Е. Нестерова // Биоценология рек и озер Волжского бассейна. – Ярославль, 1985. – С. 98–104.

50. Донец, З.С. Ихтиопаразитологические исследования на озере Белом / З.С. Донец, Н.М. Радченко // Вузовская наука в решении экологических проблем Верхне-Волжского региона. – Ярославль, 1996. – С. 41–42.

51. Донцов, Ю.С. Некоторые итоги исследования паразитофауны рыб Волгоградского водохранилища / Ю.С. Донцов // Рефер. докл. 5-го совещ. по болезням и паразитам рыб и водных беспозвоночных. – Л., 1968. – С. 28–29.

52. Донцов, Ю.С. К характеристике популяций ремнецов из карповых рыб Волгоградского водохранилища / Ю.С. Донцов, Г.С. Марков // Фауна, систематика, биология и экология гельминтов и их промежуточных хозяев. – Горький, 1978. – С. 21–28.

53. Доровских, Г.Н. Паразиты рыб бассейна среднего течения реки Вычегды (фауна, экология, зоогеография): автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биолог. наук / Геннадий Николаевич Доровских. – Л., 1988. – 25 с.

54. Доровских, Г.Н. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек Северо-Востока Европейской России / Г.Н. Доровских // Теоретические и прикладные проблемы гельминтологии. – М., 1998. – С. 148–156.

55. Доровских, Г.Н. Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока Европейской части России (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): автореф. дис. на соиск. учен. степ. докт. биолог. наук / Геннадий Николаевич Доровских. – Сыктывкар, 2002. – 69 с.

56. Доровских, Г.Н. Видовой состав моногеней, паразитирующих на рыбах Белого озера / Г.Н. Доровских, Л.В. Королева, Н.М. Радченко // Научные тру-

ды хим.-биол. факультета. – Сыктывкар, 1993. – Вып. 2. Актуальные проблемы химии и биологии Европейского Севера России. – С. 168–169.

57. Дубинина, М.Н. Специфичность у ремнецов на разных фазах их жизненного цикла / Дубинина М.Н. // Паразитол. сб. – Л., 1953. – Т. 15. – С. 234–251.

58. Дубинина, М.Н. Ремнецы (Cestoda: Ligulidae) фауны СССР / М.Н. Дубинина. – М.-Л.: Наука, 1966. – 261 с.

59. Дулькин, А.Л. Гельминтофауна позвоночных в окрестностях города Вологды / А.Л. Дулькин // Тр. Вологодского сельхоз. ин-та. – Вологда, 1940. – Вып. 2. – С. 124–140.

60. Дулькин, А.Л. Гельминтофауна рыб Кубенского озера / А.Л. Дулькин // Тр. Вологодского сельхоз. института. – Вологда, 1941. – Вып. 3. – С. 84–90.

61. Екимова, И.В. Паразитофауна рыб реки Печоры: автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук / Екимова И. В. – Л., 1971. – 20 с.

62. Екимова, И.В. Эколого-географический анализ паразитов рыб реки Печоры / И.В. Екимова // Болезни и паразиты рыб ледовитоморской провинции (в пределах СССР). – Свердловск, 1976. – С. 50–68.

63. Жаков, Л.А. Ихтиоценоз озера Воже и его рыбохозяйственное использование / Л.А. Жаков // Озера Лача и Воже. – Л., 1975. – С. 29–31.

64. Жаков, Л.А. Озёрные ихтиоценозы Северо-Запада СССР (формирование, структура, моделирование): автореф. дис. на соиск. учен. степ. докт. биол. наук / Лев Андреевич Жаков. – Л., 1979. – 31 с.

65. Жаков, Л.А. Общая гидробиологическая характеристика и рыбохозяйственная оценка озёр / Л.А. Жаков // Озёрные ресурсы Вологодской области. – Вологда, 1981. – С. 27–37.

66. Жарикова, Т.И. Влияние антропогенного загрязнения водоемов на эктопаразитов леща (*Abramis brama*) / Т.И. Жарикова // Зоологический журнал. – 1993. – Т. 72, вып. 2. – С. 73–83.

67. Жохов, А.Е. История эколого-фаунистических исследований паразитов рыб на Рыбинском водохранилище / А.Е. Жохов // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. – СПб., 2001. – Вып. 329. Проблемы ихтиопаразитологии и ихтиопатологии в современных условиях. – С. 22–29.

68. Жохов, А.Е. Паразитологическая ситуация: гельминтозы рыб / А.Е. Жохов // Экологические проблемы Верхней Волги / ЯГТУ. – Ярославль, 2001. – С. 203–207.

69. Жохов, А.Е. Изменение видового состава и численности некоторых гельминтов рыб в Рыбинском водохранилище за 50 лет / А.Е. Жохов, М.Н. Пугачева // Биология внутренних вод. – СПб., 1996. – № 1. – С. 62–72.

70. Зиновьев, В.И. Птицы лесной зоны Европейской части СССР (Ржанкообразные) / В.И. Зиновьев / Калинин. гос. ун-т. – Калинин, 1980. – 84 с.

71. Змерзлая, Е.И. *Ergasilus sieboldi* Nordm, 1832, его развитие, биология и эпизоотологическое значение / Е.И. Змерзлая // Известия ГосНИОРХ. – Л., 1972. – Т. 80. – С. 132–177.

72. Зубакин, В.А. Малая чайка / В.А. Зубакин // Птицы СССР. Чайковые. – М., 1988. – С. 233–243.

73. Зубакин, В.А. Речная крачка / В.А. Зубакин // Птицы СССР. Чайковые. – М., 1988. – С. 321–337.
74. Зубакин, В.А. Черная крачка / В.А. Зубакин // Птицы СССР. Чайковые. – М., 1988. – С. 258–268.
75. Зубакин, В.А. Подотряд Чайковые / В.А. Зубакин // Птицы СССР. Чайковые. – М., 1988. – С. 7–10.
76. Зуянова, О.В. Изменения в структуре рыбной части сообщества озера Воже: автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук / Ольга Владимировна Зуянова. – СПб., 1994. – 18 с.
77. Зуянова, О.В. Популяция снетка озера Воже / О.В. Зуянова, Н.Л. Болотова // Биология и биотехника разведения сиговых рыб: материалы Пятого Всерос. совещания. – СПб., 1994. – С. 64–67.
78. Зуянова, О.В. Проблемы рационального использования рыбных запасов озера Воже / О.В. Зуянова, В.А. Воропанов, Н.В. Коноплев // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. – Л., 1989. – Вып. 293. Биол. ресурсы и рациональное использование водоёмов Вологодской области. – С. 84–92.
79. Ивантер, Э.В. Рыбоядные птицы Карелии / Э.В. Ивантер // Вопросы экологии. – Петрозаводск, 1969. – С. 110–115.
80. Ивашевский, Г. Видовой состав паразитов некоторых видов рыб бассейна нижнего течения реки Сухоны / Г. Ивашевский // Европейский Север России в вузовском краеведении: тез. региональной XLI науч. студ. конф. 18–23 апреля 1994 г. – Вологда, 1994. – С. 51–52.
81. Ивашевский, Г.А. Видовой состав паразитов некоторых видов рыб бассейна верховьев Северной Двины / Г.А. Ивашевский // Биол. ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов Европейского Севера: тезисы докл. междунар. конф. 19–23 ноября 1995 г. / Петрозавод. ун-т. – Петрозаводск, 1995. – С. 93–95.
82. Ивашевский, Г.А. Видовой состав паразитов и зараженность ими красноперки (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)) р. Луза / Г.А. Ивашевский // Экологические аспекты сохранения видового разнообразия на европейском Северо-Востоке России: тр. Коми науч. центра / УрО РАН. – Сыктывкар, 1996. – № 148. – С. 147–155.
83. Ивашевский, Г.А. Паразитофауна голяна обыкновенного (*Phoxinus phoxinus* (L.)) реки Шарденьега (бассейн Северной Двины) / Г.А. Ивашевский, Г.Н. Доровских // Рациональное использование и воспроизводство природных ресурсов: тезисы докл. II молодёж. науч. конф. ин-та биологии Коми науч. центра УрО РАН. – Сыктывкар, 1993. – С. 20–21.
84. Иешко, Е.П. Экологические особенности формирования фауны паразитов рыб озер системы реки Каменной / Е.П. Иешко, Р.П. Малахова, Н.Б. Голицына // Экология паразитических организмов в биогеоценозах Севера. – Петрозаводск, 1982. – С. 5–25.
85. Изюмова, Н.А. О зараженности хищных рыб Рыбинского водохранилища личинками широкого лентеца (*Diphyllbothrium latum*) / Н.А. Изюмова // Докл. АН СССР. – 1956. – Т. 110, №4. – С. 711–712.

86. Изюмова, Н.А. Некоторые особенности формирования паразитофауны рыб в новых водохранилищах / Н.А. Изюмова // Тр. Института биол. внутр. вод. – 1959. – Вып. 1 (4). – С. 324–331.

87. Изюмова, Н.А. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища (Сообщение III. Щука, синец, густера) / Н.А. Изюмова // Тр. Ин-та биол. водохранилищ / АН СССР. – М.-Л., 1960. – Вып. 3 (6). – С. 283–300.

88. Изюмова, Н.А. О биологии и специфичности *Dactylogyrus chranilowi* Vuchowsky, 1931 / Н.А. Изюмова // Паразитология: сб. ЗИН АН СССР. – Л., 1969. – Т. 24. – С. 128–134.

89. Изюмова, Н.А. Паразитофауна сетка Белого озера, Рыбинского и Угличского водохранилищ / Н.А. Изюмова // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. – Рыбинск, 1974. – С. 286–289.

90. Изюмова, Н.А. Паразитофауна рыб водохранилищ СССР и пути ее формирования / Н.А. Изюмова. – Л.: Наука, 1977. – 283 с.

91. Изюмова, Н.А. Сезонная встречаемость дактилогирозов у леща, плотвы, синца Рыбинского водохранилища / Н.А. Изюмова, А.В. Маштаков // – Тр. ин-та биол. внутр. вод. АН СССР. – Л, 1979. – Вып. 38. – Ч. II. Физиология и паразитология пресноводных животных. – С. 16–25.

92. К изучению антропоозоонозов Белого и Кубенского озер / Королева Л.В. [и др.] // Экологические проблемы рационального использования и охраны водных ресурсов Северо-Запада Европейской части РСФСР: сб. тезисов докладов регион. конф. 17–19 апр. – Вологда, 1990. – С. 81–82.

93. Казаков, Б.Е. Гельминты рыб Европейского округа Ледовитоморской провинции (вопросы экологии, географического распространения и истории формирования фауны): автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук / Борис Евгеньевич Казаков. – М., 1978. – 27 с.

94. Камышина, А.Д. Рыбоядные птицы – переносчики гельминтозов рыб / А.Д. Камышина // Рыбное хозяйство. – 1969. – № 11. – С. 18–19.

95. Квасов, Д.Д. Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы / Д.Д. Квасов. – Л.: Наука, 1975. – 278 с.

96. Козловская, В.И. Содержание тяжелых металлов и пестицидов в рыбе / В.И. Козловская // Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища: коллективная монография / ЯРТУ. – Ярославль, 2002. – С. 280–284.

97. Колесникова, И.Я. Экология и фауна паразитических простейших рыб Рыбинского и Шекснинского водохранилищ: автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук / Ирина Яковлевна Колесникова. – Борок, 1996. – 22 с.

98. Комплексный территориальный кадастр природных ресурсов Вологодской области. – Вологда, 2011. – Вып. 16. – 408 с.

99. Копылов, А.И. Структура бактериопланктона Рыбинского водохранилища / А.И. Копылов, И.Н. Крылова // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. – СПб., 1993. – С. 141–173.

100. Королев, А.Е. Перспективы выращивания молоди судака *Stizostedion lucioperca* (L.) (Percidae) в водоемах Северо-Запада Российской Федерации /

А.Е. Королев, И.И. Терешенков // Проблемы паразитологии, болезней рыб и рыбоводства в современных условиях. – СПб., 1997. – Вып. 321. – С. 154–164.

101. Королева, Л.В. Гельминты и рачки семейства окуневых в Белом озере / Л.В. Королева // V Всесоюз. совещание по болезням и паразитам рыб. – Л., 1968. – С. 57–58.

102. Косарева, Н.А. Паразитофауна промысловых рыб водохранилищ Волго-Донского судоходного канала им. В.И. Ленина: автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук / Нина Александровна Косарева. – Л., 1965. – 23 с.

103. Костарев, Г.Ф. Влияние загрязнения на динамику ихтиопаразитофауны Камских водохранилищ / Г.Ф. Костарев // Биологические ресурсы водоемов Западного Урала. – Пермь, 1980. – С. 147–153.

104. Котельников, Г.А. Диагностика гельминтозов животных / Г.А. Котельников. – М.: Колос, 1974. – 239 с.

105. Красная книга Вологодской области. Т. 3. Животные / отв. ред. Болотова Н.Л., Ивантер Э.В., Кривохатский В.А. – Вологда, 2010. – 216 с.

106. Красная книга Российской Федерации. Животные. – М.: АСТ Астрель, 2001. – 862 с.

107. Кудинова, М.А. К пересмотру системы трематод рода *Phyllodistomum* Braun, 1899 (Gorgoderidae) / М.А. Кудинова // Экологическая паразитология. – Петрозаводск, 1994. – С. 96–112.

108. Кудрявцева, Е.С. Паразитофауна нельмы *Stenodus leucichthys nelma* и сига *Coregonus lavaretus nelmuschka* Кубенского озера / Е.С. Кудрявцева // Учён. записки Вологод. гос. пед. ин-та. – Вологда, 1954 [на обл.1955]. – Т. XV. – С. 307–314.

109. Кудрявцева, Е.С. Паразитофауна рыб реки Сухоны и Кубенского озера: автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук / Елена Сергеевна Кудрявцева. – Л., 1955. – 25 с.

110. Кудрявцева, Е.С. Паразитофауна рыб реки Сухоны и Кубенского озера / Е.С. Кудрявцева // Зоологический журнал. – 1957. – Т. 36. – № 9. – С. 1292–1304.

111. Кудрявцева, Е.С. Систематический обзор паразитов рыб р. Сухоны и Кубенского озера / Е.С. Кудрявцева // Учён. записки Вологод. гос. пед. ин-та. – Вологда, 1957. – Т. 20. – С. 69–136.

112. Кудрявцева, Е.С. Паразитофауна судака, акклиматизированного в Кубенском озере / Е.С. Кудрявцева // Зоологический журнал. – 1960. – Т. 39. – № 11. – С. 807–811.

113. Кудрявцева, Е.С. Сезонная динамика паразитофауны ерша Кубенского озера / Е.С. Кудрявцева // Тезисы докл. гельминтол. конф. пед. ин-тов Центральной зоны РСФСР. – Калинин, 1963. – С. 15.

114. Кудрявцева, Е.С. О паразитофауне рыб р. Мологи / Е.С. Кудрявцева, Л.М. Разин // V Всесоюз. совещание по болезням и паразитам рыб и водных беспозвоночных (29 ноября – 4 декабря 1968 г.): реф. докл. – Л., 1968. – С. 61.

115. Куперман, Б.И. Ленточные черви рода *Triaenophorus* – паразиты рыб / Б.И. Куперман. – Л., 1973. – 206 с.

116. Куперман, Б.И. Экологический анализ цестод рыб водоемов Волго-Балтийской системы (Рыбинское, Шекснинское вдхр., Белое, Онежское, Ладожское озера) / Б.И. Куперман // Физиология и паразитология пресноводных животных. – Л.: Наука, 1979. – С. 133–159.

117. Куперман, Б.И. Паразиты рыб как биоиндикаторы загрязнения водоемов / Б.И. Куперман // Паразитология. – Л., 1992. – Т. 26. – Вып. 6. – С. 479–482.

118. Куперман, Б.И. Паразиты рыб Белого озера и Шекснинского водохранилища / Б.И. Куперман, В.Г. Давыдов // Биологические ресурсы водоемов Вологодской области, их охрана и рациональное использование. – Вологда, 1978. – С. 45–46.

119. Куперман, Б.И. Современная паразитологическая ситуация в бассейне реки Волги при антропогенном воздействии / Б.И. Куперман, А.Е. Жохов // Проблемы паразитологии, болезней рыб и рыбоводства в современных условиях: сб. науч. трудов ГосНИОРХ. – СПб., 1997. – С. 29–44.

120. Куперман, Б.И. Паразиты моллюсков *Dreissena polymorpha* бассейна Волги / Б.И. Куперман, А.Е. Жохов, Л.Б. Попова // Паразитология. – 1994. – Вып. 5. – С. 396–401.

121. Куперман, Б.И. О влиянии некоторых абиотических факторов на развитие *Ergasilus sieboldi* (Crustacea, Copepoda) / Б.И. Куперман, Р.Е. Шульман // Паразитология. – СПб., 1977. – Т. 11. Вып. 2. – С. 17–121.

122. Лабутина, Е.Ю. Экологические основы профилактики дифиллоботриоза в Вологодской области / Е.Ю. Лабутина, Н.М. Радченко, Н.А. Рыбакова // Проблемы экологии на пути к устойчивому развитию регионов: вторая междунар. науч.-техн. конф. – Вологда, 2003. – С. 278–282.

123. Лабутина, Е.Ю. Антропогенная трансформация природных очагов дифиллоботриоза на территории Вологодской области / Е.Ю. Лабутина, Н.А. Рыбакова // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского севера: сб. материалов IV (XXVII) Междунар. конф. (Вологда, Россия, 5–10 декабря 2005 г.). – Вологда, 2005. – Ч. 2. – С. 282–285.

124. Лебедев, В.Г. Ихтиоценоз оз. Кубенского. Его состояние и возможности изменения при регулировании стока / В.Г. Лебедев // Озеро Кубенское. – Л., 1977. – Ч. III. Зоология. – С. 127–145.

125. Лебедев, В.Г. Биология и систематика нельмушки *Coregonus lavaretus nelmuschka* Pravdin и ее место в ихтиоценозе Кубенского озера: автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук / Валерий Геннадьевич Лебедев. – Л., 1982. – 23 с.

126. Лебедев, В.Г. Основные направления динамики авифауны Вологодской области / В.Г. Лебедев // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. – Л., 1986. – Ч. 2. – С. 16–17.

127. Лебедев, В.Г. О роли чайковых птиц в распространении паразитов рыб Кубенского озера / В.Г. Лебедев, Н.М. Радченко, А.А. Шабунов // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. – Л., 1989. – Вып. 293. – С. 107–112.

128. Лебедев, В.Г. К изучению зоонозов Кубенского озера / В.Г. Лебедев, Н.М. Радченко, А.А. Шабунов // Экологические проблемы рационального использования и охраны водных ресурсов Северо-Запада Европейской части РСФСР: сб. тезисов докладов регион. конф. 17–19 апр. – Вологда, 1990. – С. 80–81.
129. Лебедев, В.Г. Динамика численности и распространения чайковых птиц в Вологодской области / В.Г. Лебедев, А.А. Шабунов // Материалы Всесоюзного науч.-метод. совещания зоологов педвузов. – Махачкала, 1990. – Ч. II. – С. 145–146.
130. Лопухина, А.М. Влияние заражения ленточным червем *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1760) (Cestodae, Pseudophyllidae) на организм рыб: автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук / Анна Михайловна Лопухина. – Л., 1966. – 20 с.
131. Лопухина, А.М. Патогенез при инвазионных заболеваниях рыб / А.М. Лопухина, А.В. Успенская // Паразиты и болезни рыб и водных беспозвоночных. – М., 1972. – С. 96–106.
132. Ляйман, Э.М. Курс болезней рыб / Э.М. Ляйман. – М.: Высшая школа, 1966. – 331 с.
133. Ляшенко, Г.Ф. Высшая водная растительность Рыбинского водохранилища: автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук / Геннадий Федорович Ляшенко. – Борок, 1995. – 21 с.
134. Макаров, Н.А. Русский Север: таинственное средневековье / Н.А. Макаров. – М., 1993. – 190 с.
135. Малахова, Р.П. Сезонные изменения паразитофауны некоторых озер Карелии (Кончозеро) / Р.П. Малахова // Труды Карельск. фил. АН СССР. – Петрозаводск, 1964. – Т. 30. – С. 75–78.
136. Мальчевский, А.С. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: история, биология, охрана / А.С. Мальчевский, Ю.Б. Пукинский. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1983. – Т. 1. – 480 с.
137. Марков, Г.С. О межвидовых отношениях в паразитоценозе легких травяной лягушки / Г.С. Марков // Доклады АН СССР. – 1955. – Т. 100, №6. – С. 1203–1205.
138. Марков, Г.С. Физиология паразитов рыб / Г.С. Марков // Основные проблемы паразитологии рыб / ЛГУ. – Л. ЛГУ, 1958. – С. 122–143.
139. Марков, Г.С. О раздельной встречаемости гвоздичника и дигаммы у леща в Волгоградском водохранилище / Г.С. Марков, Ю.С. Донцов // Фауна, систематика, биология и экология гельминтов и их промежуточных хозяев. – Горький, 1977. – С. 88–91.
140. Марков, Г.С. Закономерно-совместная встречаемость метацеркарий стригеат в рыбах как результат их обитания в искусственном водоеме – Волгоградском водохранилище / Г.С. Марков, Ю.С. Донцов // Антропогенные воздействия на экосистемы и их компоненты: сб. науч. трудов. – Волгоград, 1982. – С. 81–92.

141. Марков, Г.С. Закономерно-совместная встречаемость у рыб и птиц близких видов рода *Ichthyocotylurus* / Г.С. Марков, Ю.С. Донцов, А.А. Мозгина // Научные и прикладные проблемы гельминтологии. – М., 1978. – С. 66–67.

142. Марков, Г.С. Экологический синергизм сочленов в паразитоценозе осетровых рыб / Г.С. Марков, В.П. Иванов // Материалы 3-й зоологич. конф. педвузов РСФСР. – Волгоград, 1967. – С. 137–139.

143. Марков, Г.С. О закономерно-раздельной и совместной встречаемости сочленов в паразитоценозах рыб / Г.С. Марков, Н.А. Косарева // Зоологический журнал. – 1962. – Т. 41, вып. 10. – С. 1477–1487.

144. Марков, Г.С. Паразитофауна самцов и самок травяной лягушки / Г.С. Марков, М.Л. Рогоза // Доклады АН СССР. Новая сер. – 1949. – Т. 65, №3. – С. 417–420.

145. Метод определения влияния паразитов на численность молоди рыб в озерах / Лопухина А.М. [и др.] // Паразитология. – 1973. – Т. 7, вып. 3. – С. 270–274.

146. Микаилов, Т.К. Сезонные изменения зараженности куринской воблы метацирками *Diplostomum* в Варваринском водохранилище / Т.К. Микаилов, Н.Ш. Казиева // Болезни и паразиты в тепловодном рыбном хозяйстве. – Душанбе, 1988. – С. 184–187.

147. Митропольская, И.В. Структура и динамика фитопланктона Рыбинского водохранилища: автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук / Ирина Всеволодовна Митропольская. – М., 2010. – 27 с.

148. Многолетние изменения паразитофауны сиговых в озерах Карелии / Е.А. Румянцев [и др.] // Биология и биотехника разведения сиговых рыб: материалы Пятого Всерос. совещания. – СПб., 1994. – С. 120–121.

149. Мозгина, А.А. Эпизоотологическое значение чайковых и цаплевых птиц на Цимлянском водохранилище / А.А. Мозгина // Паразитические животные Волгоградской области. – Волгоград, 1969. – С. 159–165.

150. Морозова, П.Н. Рыбы Белого озера и их промысловое значение / П.Н. Морозова // Рыболовство на Белом и Кубенском озерах. – Вологда, 1955. – С. 20–53.

151. Николаев, И.И. Предварительные результаты исследований Института озераведения на Белом озере / И.И. Николаев // Биологические ресурсы водоемов Вологодской области, их охрана и рациональное использование. – Вологда, 1978. – С. 5–8.

152. Никольский, Г.В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значение его анализа для зоогеографии / Г.В. Никольский // Зоологический журнал. – 1947. – Т. 26, вып. 3. – С. 221–222.

153. О судьбе озера Воже / Н.Л. Болотова [и др.] // Вожега: Краеведческий альманах / ВГПУ. – Вологда, 2008. – Вып. 2. – С. 105–125.

154. Одум, Ю. Основы экологии / Ю. Одум. – М.: Мир, 1975. – 740 с.

155. Озера Лаца и Воже: материалы комплексных исследований. – Л.: Наука, 1975. – 36 с.

156. Озеро Кубенское. В 3 ч. – Л.: Наука, 1977. – Ч. I. – 308 с. – Ч. II. – 220 с. – Ч. III. – 168 с.

157. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР / ред. О.Н. Бауэр. – В 3-х т. – Л.: АН СССР, 1984. – Т. 1. Паразитические одноклеточные. – 428 с. – 1985. Т. 2. Паразитические многоклеточные (первая часть). – 425 с. – 1987. – Т. 3. Паразитические многоклеточные (вторая часть). – 583 с.

158. Определитель трематод рыбоядных птиц Палеарктики / отв. ред. М.Д. Сонин. – М.: Наука, 1985. – 256 с.

159. Определитель трематод рыбоядных птиц Палеарктики (описторхиды, рениколиды, стригейды) / под ред. М.Д. Сониной. – М.: Наука, 1986. – 216 с.

160. Павловский, Е.Н. Проблемы природной очаговости / Е.Н. Павловский. – М.-Л., 1999. – 257 с.

161. Петрова, В.В. Изменение паразитофауны синца *Abramis ballerus* Шекснинского плёса Рыбинского водохранилища за длительный промежуток времени / В.В. Петрова // Проблемы современной паразитологии: материалы. Международной конф. и III съезда Паразитологического общества при РАН. – СПб., 2003. – Т. II. – С. 56–58.

162. Петрова, В.В. Изменение паразитофауны некоторых промысловых рыб Финского залива за длительный промежуток времени в условиях антропогенного воздействия: автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук / Виктория Владимировна Петрова. – СПб., 2000. – 25 с.

163. Петрова, В.В. Фауна паразитов рыб Шекснинского плёса Рыбинского водохранилища / В.В. Петрова // Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения: материалы IV Всероссийского Съезда Паразитологического общества при Российской академии наук. – СПб., 2008. – Т. 3. – С. 30–33.

164. Петрова, В.В. Паразитофауна плотвы *Rutilus rutilus* (L.) нижнего течения реки Суда / В.В. Петрова // Многолетняя динамика популяций животных и растений на ООПТ и сопредельных территориях по материалам стационарных и тематических наблюдений: материалы. науч. конф., посвящ. 60-летию Дарвин. гос. природ. биосфер. заповедника. – Череповец: Порт-Апрель, 2005. – С. 88–90.

165. Петрушевский, Г.К. О зараженности рыб Онежского озера плероцеркоидными рыб широкого лентеца / Г.К. Петрушевский // Тр. Бородинской биологической станции в Карелии. – 1933. – Т. VI. – Вып. 2. – С. 71–75.

166. Петрушевский, Г.К. О заболеваниях рыб Белого озера / Г.К. Петрушевский // Изв. ВНИОРХ. – Л., 1957. – Т. 42. – С. 278–282.

167. Петрушевский, Г.К. Материалы по паразитологии рыб Карелии. II. Паразиты рыб Онежского озера / Г.К. Петрушевский // Учен. зап. Лен. гос. пед. ин-та. – Л., 1940. – Т. 30. – С. 133–186.

168. Петрушевский Г.К. Изменения паразитофауны рыб при их акклиматизации / Г.К. Петрушевский, О.Н. Бауэр // Основные проблемы паразитологии рыб. – Л.: Изд. ЛГУ, 1958. – С. 256–266.

169. Петрушевский, Г.К. Паразитарные заболевания рыб в промысловых водоемах СССР / Г.К. Петрушевский, С.С. Шульман // Основные проблемы паразитологии рыб. – Л.: Изд. ЛГУ, 1958. – С. 301–320.

170. Пронина, С.В. Взаимоотношения в системах гельминты – рыбы / С.В. Пронина, Н.М. Пронин. – М., 1988. – 177 с.

171. Профилактика заболеваний рыб в озерных товарных хозяйствах: методические указания / В.В. Кашковский [и др.]. – Л., 1979. – 14 с.

172. Пугачев, О.Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии / О.Н. Пугачев. – Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1984. – 156 с.

173. Работа Союзных гельминтологических экспедиций в СССР (1919–1962) / К.И.Скрябин [и др.] // Строительство гельминтологической науки и практики в СССР / АН СССР. – М., 1963. – Т. II. – С. 259–411.

174. Радченко, Н.М. Ихтиопаразитологическая характеристика Кубенского озера / Н.М. Радченко // Биологические ресурсы и рациональное использование водоемов Вологодской области: сб. науч. трудов ГосНИОРХ. – Л., 1989. – Вып. 293. – С. 101–103.

175. Радченко, Н.М. Изменение в фауне паразитов судака Кубенского озера / Н.М. Радченко // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. – Сыктывкар, 1990. – С. 31.

176. Радченко, Н.М. Паразиты сиговых рыб Кубенского озера / Н.М. Радченко // Четвертое Всесоюз. совещание по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб: тезисы докл. (г. Вологда, ноябрь 1990). – Л., 1990. – С. 136–138.

177. Радченко, Н.М. Антропогенные и природные факторы, влияющие на изменение паразитофауны рыб Кубенского озера / Н.М. Радченко // Тез. докл. XI конф. Украинского общества паразитологов. – Киев, 1993. – С. 126–127.

178. Радченко, Н.М. Изучение паразитов сиговых крупных озер Северо-Запада России / Н.М. Радченко // Биология и биотехника разведения сиговых рыб: мат. V Всероссийского совещания. – СПб., 1994. – С. 107–110.

179. Радченко, Н.М. Паразитофауна снетка (*Osmerus eperlanus spirinchus* Pallas) в озерах Белое и Воже / Н.М. Радченко // Биология и биотехника разведения сиговых рыб: материалы V Всероссийского совещания. – СПб., 1994. – С. 110–112.

180. Радченко, Н.М. Паразиты рыб крупных озер Вологодской области / Н.М. Радченко // Экология и охрана окружающей среды: тез. докл. 2-й Междунар. науч.-практ. конф. (12–15 сент. 1995 г.). – Пермь, 1995. – Ч. III. – С. 34–35.

181. Радченко, Н.М. Изменение в паразитофауне судака (*Stizostedion lucioperca*) в связи с интродукцией в крупных озерах Северо-Запада России / Н.М. Радченко // Паразитология. – СПб., 1996. – Т. 30, вып. 1. – С. 53–58.

182. Радченко, Н.М. Паразиты рыб Кубенского озера / Н.М. Радченко // Вузовская наука в решении экологических проблем Верхне-Волжского региона: сб. тез. науч. конф. 18–19 апреля 1995 г. – Ярославль, 1996. – С. 43–44.

183. Радченко, Н.М. Изучение моногеней в некоторых крупных озерах Вологодской области / Н.М. Радченко // Проблемы систематики и филогении

плоских червей. Совещание, посвященное 90-летию со дня рождения акад. Б.Е. Быховского: тезисы докл. – СПб., 1998. – С. 72–74.

184. Радченко, Н.М. Дифиллоботриоз в Белозерском крае / Н.М. Радченко // Белозерск – 2. Краеведческий альманах. – Вологда, 1998. – С. 324–329.

185. Радченко, Н.М. Антропоургические очаги дифиллоботриоза в бассейнах крупных озер Европейского Севера России / Н.М. Радченко // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 1999. – № 2. – С. 55–58.

186. Радченко, Н.М. Паразиты рыб озер Европейского Севера России (систематика, эколого-фаунистический анализ, зоогеография): дис. в виде научн. докл. на соиск. учен. степ. докт. биол. наук / Нелли Михайловна Радченко. – М., 1999. – 69 с.

187. Радченко, Н.М. Паразиты рыб Белого озера / Н.М. Радченко. – Вологда, 1999. – 170 с.

188. Радченко, Н.М. Паразиты рыб озера Воже / Н.М. Радченко. – Вологда, 2002. – 160 с.

189. Радченко, Н.М. Паразиты щуки Кубенского озера / Н.М. Радченко // Материалы Всесоюз. науч.-метод. совещания зоологов педвузов. – Махачкала, 1990. – Ч. I. – С. 238–241.

190. Радченко, Н.М. Формирование антропоургических очагов дифиллоботриоза на территории Вологодской области / Н.М. Радченко // Материалы Обл. науч.-практ. конф. «Санитарно-эпидемиологической службе – 75 лет». – Вологда, 1997. – С. 138–140.

191. Радченко, Н.М. Эколого-паразитологические исследования рыб Кубенского озера / Н.М. Радченко. – Вологда, 2002. – 154 с.

192. Радченко, Н.М. Антропогенные и природные факторы, влияющие на зараженность леща Кубенского озера паразитами / Н.М. Радченко, В.В. Барковская // Экологические проблемы рационального использования и охраны водных ресурсов Северо-Запада Европейской части РСФСР: тез. докл. регион. конф. 17-19 апреля. – Вологда, 1990. – С. 82–83.

193. Радченко, Н.М. Гельминтофауна травяной лягушки в зоне Рыбинского водохранилища / Н.М. Радченко, А.Ю. Дубова, Г.С. Марков // Биол. основы борьбы с гельминтами животных и растений: тез. докл. конф. (Москва, февраль 1983 г.). – М., 1983. – С. 70–72.

194. Радченко, Н.М. Многолетние изменения паразитофауны сиговых рыб Кубенского озера / Н.М. Радченко, Н.М. Хамова // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: тез. докл. – Сыктывкар, 1990. – С. 32.

195. Радченко, Н.М. Распространение метацеркарий у рыб Кубенского озера / Н.М. Радченко, А.А. Шабунин // Вузовская наука в решении экологических проблем Верхне-Волжского региона: сб. тез. науч. конф. 18–19 апреля 1995 г. – Ярославль, 1996. – С. 44–45.

196. Радченко, Н.М. Формирование природных очагов паразитарных болезней рыб в крупных озерах Вологодской области / Н.М. Радченко, А.А.

Шабунов //Источник: информ.-метод. и науч.-пед. журнал. – 2000. – № 5. – С. 77–83.

197. Радченко, Н.М. Использование метода биоиндикации для прогнозирования эпизоотологической ситуации в озерных экосистемах / Н.М. Радченко, А.А. Шабунов // Проблемы экологии на пути к устойчивому развитию регионов: материалы Второй междунар. науч.-практ. конф. / ВоГТУ. – Вологда, 2003. – С. 282–286.

198. Радченко, Н.М. Распространение и экология *Ligula intestinalis* (L., 1758) в крупных водоемах Вологодской области / Н.М. Радченко, А.А. Шабунов // Проблемы цестодологии /ЗИН РАН. – СПб., 2005. – С. 238–243.

199. Радченко, Н.М. Мониторинг лигулеза в Вологодской области / Н.М. Радченко, А.А. Шабунов // Экологическая культура и образование: инновационный опыт Вологодской области. – Вологда, 2006. – С. 103–111.

200. Радченко, Н.М. Эколого-паразитологические исследования рыб Вологодской области / Н.М. Радченко, А.А. Шабунов // Тр. Дарвинского государственного природного биосферного заповедника. – Череповец, 2006. – Вып. XVI. – С. 159–166.

201. Радченко, Н.М. Эколого-гельминтологические исследования амфибий в Вологодской области / Н.М. Радченко, А.А. Шабунов // Материалы IV Всероссийского Съезда Паразитологического общества при Российской академии наук, состоявшегося 20-25 октября 2008 г. в Зоологическом институте Российской академии наук в Санкт-Петербурге: «Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения». – СПб., 2008. – Т. 3. – С. 72–75.

202. Радченко, Н.М. Антропогенное воздействие на экосистему озера Кубенское: монография / Н.М. Радченко, А.А. Шабунов. – Вологда: ВоГТУ, 2008. – 84 с.

203. Размашкин, Д.А. Биологические основы профилактики паразитарных болезней рыб в озерных хозяйствах Западной Сибири: автореф. дис. на соиск. учен. степ. докт. биол. наук / Даниэль Анатольевич Размашкин. – Л., 1988. – 47 с.

204. Ривьер, И.К. Кормовая база рыб / И.К. Ривьер, А.И. Баканов // Биологические ресурсы водохранилищ. – М.: Наука, 1984. – С. 100–132.

205. Ройтман, В.А. Обнаружение *Aspidogaster limacoides* (Diesing, 1834) у рыб Рыбинского водохранилища / В.А. Ройтман, Ю.А. Воейков, С.А. Спирин // Паразитология. – 1981. – Т. 15. – Вып. 4. – С. 332–337.

206. Ройтман, В.А. Паразитизм как форма симбиотических отношений / В.А. Ройтман, С.А. Безр. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 310 с.

207. Румянцев, Е.А. О годовичных изменениях численности некоторых моногеней рода *Dactylogyrus* / Е.А. Румянцев // Паразитология. – 1972. – Т. 6. – №5. – С. 416–418.

208. Румянцев, Е.А. Эволюция фауны паразитов рыб в озерах / Е.А. Румянцев. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1996. – 188 с.

209. Румянцев, Е.А. Паразиты и болезни рыб Карелии / Е.А. Румянцев, Р.П. Малахова. – Петрозаводск, 1983. – 136 с.
210. Рыжиков, К.М. Гельминты амфибий фауны СССР / К.М. Рыжиков, В.П. Шарпило, Н.М. Шевченко. – М.: Наука, 1980. – 279 с.
211. Ряпушка озёр Белое и Воже (Вологодская область) / О.В. Зуянова [и др.] // Биология и биотехника разведения сиговых рыб: материалы пятого Всерос. совещ. – СПб., 1994. – С. 62–64.
212. Савинов, В.А. Экспериментальное изучение возможности заражения млекопитающих церкариями *Alaria alata* / В.А. Савинов // Науч. тр. Калинин. отд. моск. о-ва испытателей природы. – М., 1960. – Вып. 2. – С. 82–88.
213. Савинов, В.А. Формы резервуарного (паратенического) паразитизма гельминтов, его общие особенности и эволюция. Ч. 1. / В.А. Савинов // Вопросы экологии животных. – Калинин, 1975. – Вып. 2. – С. 23–99.
214. Сезонные изменения паразитофауны половозрелого налима оз. Верхнее Врево Ленинградской области / В.Н. Воронин [и др.] // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). – Томск, 1979. – С. 56–60.
215. Сергеева, Т.П. Трематоды чайковых птиц Советского Союза (Обзор видового состава) / Т.П. Сергеева. – М., 1976. – Деп. в ВИНТИ 19.02. 1976, №513-76. – 63 с.
216. Сидоров, Г.П. Природная очаговость описторхоза / Г.П. Сидоров. – Алма-Ата, 1983. – 240 с.
217. Скрыбин, К.И. Симбиоз и паразитизм в природе. Введение в изучение биологических основ паразитологии / К.И. Скрыбин. – Петроград, 1923. – 218 с.
218. Скрыбин, К.И. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии / К.И. Скрыбин. – М., Наука, 1947–1978. – Т. 1–26.
219. Скрыбин, К.И. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии / К.И. Скрыбин. – М., 1948. – Т. 2. [Fasciolidae – Lecithodendriidae]. – 600 с.
220. Скрыбин, К.И. К анализу гельминофауны рыбацкого населения Северо-Двинской губернии (по материалам 32-ой Союзной гельминтологической экспедиции) / К.И. Скрыбин, В.П. Баскаков // Русский журнал тропической медицины. – 1926. – № 8. – С. 23–30.
221. Скрыбин, К.И. К характеристике гельминофауны рыбацкого населения Северо-Двинской губернии (по материалам 32-й Союзной гельминтологической экспедиции) / К.И. Скрыбин, В.П. Баскаков // Работа 32-й и 38-й Союзных гельминтологических экспедиций. – Вятка: Изд. Северо-Двинского губздрави и губветотдела, 1930.
222. Слепухина, Т.Д. Экология макрозообентоса больших озер Северо-Запада СССР: автореф. дис. на соиск. учен. степ. докт. биол. наук / Т. Д. Слепухина. – Л., 1991. – 40 с.
223. Смогоржевская, Л.А. Гельминты водоплавающих и болотных птиц фауны Украины / Л.А. Смогоржевская. – Киев: Наукова думка, 1976. – 216 с.
224. Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища: Коллективная монография. – Ярославль: ЯГТУ, 2002. – 368 с.

225. Соскина, Т. Заражённость окуня Кубенского озера плероцеркоидом широкого лентеца / Т. Соскина, Е.С. Кудрявцева // Сб. студ. работ [Вологод. гос. пед. ин-т]. – Вологда, 1968. – Вып. VII. – С. 191–193.

226. Спасский, А.А. Гельминтофауна рыб реки Печоры / А.А. Спасский, В.А. Ройтман // Вопросы ихтиологии. – 1958. – Вып. 11. – С. 192–204.

227. Столяров, В.П. Динамика паразитофауны промысловых рыб Рыбинского водохранилища / В.П. Столяров // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей. – Л.: Ленингр. ун-т, 1954. – Т. LXXII, вып. 4. – С. 160–189.

228. Стрелков, Ю.А. Регуляция численности паразитов в озерных экосистемах у разных групп паразитических животных / Ю.А. Стрелков // Проблемы экологии паразитов рыб. – Л., 1983. – Вып. 197. – С. 3–17.

229. Стрелков, Ю.А. Эколого-фаунистический анализ паразитов рыб Амура / Ю.А. Стрелков, С.С. Шульман // Паразитология: сб. ЗИН АН СССР. – Л., 1971. – Т. 25. – С. 196–292.

230. Судариков, В.Е. О значении компонентов водных биоценозов в элиминации трематод / В.Е. Судариков, А.А. Шигин // Тр. ГЕЛАН СССР. – М., 1975. – Т. 25. – С. 168–180.

231. Тирахов, А.Д. Паразиты рыб озёр Белого и Лозско-Азатского (фауна, экология): автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук / Алексей Донатович Тирахов. – М., 1998. – 18 с.

232. Титенков, И.С. Рыбохозяйственное значение Кубенского озера / И.С. Титенков // Рыболовство на Белом и Кубенском озёрах. – Вологда, 1955. – С. 111–140.

233. Тютин, А.В. Сезонная динамика зараженности окуневых рыб трематодой *Bunodera luciopercae* в условиях Рыбинского водохранилища / А.В. Тютин // Биология внутренних вод. – 1996. – №1. – С. 73–78.

234. Тютин, А.В. Динамика встречаемости цестод семейства Ligulidae в водохранилищах Верхней и Средней Волги / А.В. Тютин // Проблемы цестодологии. – СПб., 2002. – Вып. 2. – С. 232–242.

235. Флеров, Б.А. Экологическая обстановка на Рыбинском водохранилище в результате аварии на очистных сооружениях г. Череповца в 1987 г. / Б.А. Флеров // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. – Рыбинск, 1990. – С. 3–11.

236. Шабунов, А.А. Чайковые птицы в экосистемах озёр Кубенское и Воже / А.А. Шабунов // Сб. науч. работ студентов и аспирантов ВГПУ. – Вологда, 1995. – Вып. III. – С. 185–192.

237. Шабунов, А.А. Чайковые птицы в биоценозе Кубенского озера / А.А. Шабунов // Вузовская наука в решении экологических проблем Верхне-Волжского региона: сб. тезисов науч. конф. / Ярославский ун-т. – Ярославль, 1996. – С. 45–46.

238. Шабунов, А.А. Роль чайковых птиц в распространении гельминтов рыб в крупных водоемах Вологодской области: автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук / Алексей Александрович Шабунов. – СПб., 2002. – 27 с.

239. Шабунов, А.А. Влияние роста численности чайковых птиц на ихтио-паразитологическую ситуацию в Кубенском озере / А.А. Шабунов // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: материалы междунар. конф. (31 августа–3 сентября 2004 г.). – Апатиты, 2004. – С. 84–86.

240. Шабунов, А.А. Чайковые птицы как индикаторы антропогенной трансформации водосборов озер Кубенского и Воже / А.А. Шабунов // Антропогенные сукцессии водосборов таежной зоны: биоиндикация и мониторинг: сб. статей. – Вологда, 2007. – С. 96–103.

241. Шабунов, А.А. Чайковые птицы как биоиндикаторы состояния экосистем / А.А. Шабунов, Н.М. Радченко // Источник: информ.-метод. и науч.-педагог. журнал. – 2002. – № 1. – С. 55–58.

242. Шабунов, А.А. Антропогенные и природные факторы, влияющие на гельминтофауну птиц и рыб в озерных экосистемах / А.А. Шабунов, Н.М. Радченко // Проблемы экологии на пути к устойчивому развитию регионов: материалы второй междунар. науч.-прак. конф. / ВоГТУ – Вологда, 2003. – С. 286–290.

243. Шабунов, А.А. Изучение озерных экосистем Вологодской области / А.А. Шабунов, Н.М. Радченко. – Вологда: ВИРО, 2003. – 160 с.

244. Шабунов, А.А. Лигула (*Ligula intestinalis* L., 1758) как индикатор состояния водных систем Вологодской области / А.А. Шабунов, Н.М. Радченко // Вузовская наука – региону: материалы четвертой всерос. науч.-практ. конф.: в 2-х т. / ВоГТУ. – Вологда, 2006. – Т. 1. – С. 526–529.

245. Шабунов, А.А. Роль амфибий в циркуляции гельминтов диких и домашних животных на территории Вологодской области / А.А. Шабунов, Н.М. Радченко // Вузовская наука – региону: материалы шестой всерос. науч.-техн. конф.: в 2-х т. / ВоГТУ. – Вологда, 2008. – Т. 2. – С. 465–466.

246. Шабунов, А.А. Изменение экосистемы озера Воже в связи с антропогенным воздействием: монография / А.А. Шабунов, Н.М. Радченко. – Вологда: ВоГТУ, 2011. – 84 с.

247. Шабунов, А.А. Цестоды рыб Вологодской области / А.А. Шабунов, Н.М. Радченко, Г.А. Балдичева // Биоразнообразие и экология паразитов наземных и водных ценозов: материалы междунар. науч. конф., посвященной 130-летию со дня рождения акад. К.И. Скрябина (9–11 декабря 2008 г.; Москва). – М., 2008. – С. 427–430.

248. Шигин, А.А. Гельминты рыбацких птиц Рыбинского водохранилища: автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук / Александр Александрович Шигин. – М., 1954. – 15 с.

249. Шигин, А.А. Результаты гельминтологических исследований рыбацких птиц Рыбинского водохранилища за три года (1949–1951) (Тезисы) / А.А. Шигин // Тр. проблемных и тематических совещаний / АН СССР. – М.-Л., 1954. – Вып. IV. – С. 57–60.

250. Шигин, А.А. Паразитические черви цапель и поганок Рыбинского водохранилища / А.А. Шигин // Тр. Дарвин. гос. заповедника. – Вологда, 1957. – Вып. IV. – С. 245–289.

251. Шигин, А.А. К гельминтофауне рыбаобразных птиц отрядов гусеобразных (Anseres) и хищных птиц (Accipitres) Рыбинского водохранилища / А.А. Шигин // Тр. Дарвин. гос. заповедника. – Вологда, 1959. – Вып. V. – С. 315–331.
252. Шигин, А.А. Гельминтофауна чайковых птиц Рыбинского водохранилища / А.А. Шигин // Тр. Дарвин. госуд. заповедника. – Вологда, 1961. – Вып. VII. – С. 309–362.
253. Шигин, А.А. К вопросу о длительности жизни *Diplostomum spathaceum* в организме дополнительного хозяина / А.А. Шигин // Тр. ГЕЛАН СССР. – М., 1964. – Т. 14. Экспериментальная и экологическая гельминтология. – С. 262–272.
254. Шигин, А.А. Эпизоотологическое значение рыбаобразных птиц Рыбинского водохранилища и пути снижения их вредной деятельности / А.А. Шигин // Рыбаобразные птицы и их значение в рыбном хозяйстве. – М., 1965. – С. 166–194.
255. Шигин, А.А. К вопросу о плодовитости гельминтов / А.А. Шигин // Паразитические черви домашних и диких животных: работы по гельминтологии к 40-летию научной и педагогической деятельности А.А. Соболева. – Владивосток, 1965. – С. 328–333.
256. Шигин, А.А. О роли свободноживущих стадий развития трематод в биоценозах / А.А. Шигин // Паразитология. – 1978. – №12. – Вып. 3. – С. 193–199.
257. Шигин, А.А. Компоненты пресноводных биоценозов как элиминаторы гельминтов / А.А. Шигин // Итоги науки и техники. – М., 1981. – Т. 7. Популяционные и биоценоотические аспекты изучения гельминтов. – С. 89–133.
258. Шигин, А.А. Трематоды фауны СССР. Род *Diplostomum*. Метацеркарии / А.А. Шигин. – М.: Наука, 1986. – 253 с.
259. Шигин, А.А. Трематоды фауны России и сопредельных регионов. Род *Diplostomum*. Мариты / А.А. Шигин. – М.: Наука, 1993. – 208 с.
260. Шигин, А.А. Межпопуляционные ассоциации глазных паразитов рыб и их роль в реализации жизненных циклов компонентов этих ассоциаций / А.А. Шигин // VI Всероссийский симпозиум по популяционной биологии паразитов: тезисы, докл. – М., 1995. – С. 111–112.
261. Шигин, А.А. О месте и роли трематод в биосфере / А.А. Шигин // Тр. института паразитологии. – М., 1997. – Т. XLI. Экологическое и таксономическое разнообразие паразитов. – С. 192–208.
262. Шульман, Р.Е. О закономерностях и факторах, обуславливающих сезонную динамику заражения рыб паразитами / Р.Е. Шульман // Экологическая и экспериментальная паразитология. – Л., 1979. – Вып. 2. – С. 117–136.
263. Шульман, Р.Е. Изменения паразитофауны некоторых рыб озера Селигер в следующие друг за другом годы / Р.Е. Шульман, Т.А. Гвоздилова // Эколого-паразитологические исследования на озере Селигер. – Л., 1969. – С. 167–200.
264. Шульман, Р.Е. Обзор паразитов рыб озера Селигер / Р.Е. Шульман, И.В. Кулемина // Эколого-паразитологические исследования на озере Селигер. – Л., 1969. – С. 13–58.

265. Шульман, С.С. Зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб Советского Союза / С.С. Шульман // Основные проблемы паразитологии рыб. – Л., 1958. – С. 13–59.

266. Шульман, С.С. Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озер Карелии / С.С. Шульман, Р.П. Малахова, В.Ф. Рыбак. – Л.: Наука, 1974. – 107 с.

267. Шульман, С.С. Итоги эколого-паразитологического исследования рыб пресноводных водоемов Карелии / С.С. Шульман, В.Ф. Рыбак // К природной очаговости паразитарных и трансмиссивных заболеваний в Карелии. – М.-Л., 1964. – С. 3–20.

268. Шульц, Р.С. Основы общей гельминтологии / Р. С. Шульц, Е. В. Гвоздев. – М.: Наука. – 1972. – Т. II. Биология гельминтов. – 515 с.

269. Эколого-паразитологические исследования на озере Воже / А.А. Шабунув [и др.] // XI конф. украинского общ. паразитологов: тезисы докл. – Киев, 1993. – С. 52.

270. Эпизоотолого-эпидемиологическая ситуация по дифиллоботриозу на территории Вологодской области / Р.Л. Федотова [и др.] // Проблемы цестодологии. – СПб., 2002. – С. 243–249.

271. Юдин, К.А. Сизая чайка / К.А. Юдин, Л.А. Фирсова // Птицы СССР. Чайковые. – М., 1988. – С. 182–199.

272. Юдин, К.А. Серебристая чайка / К.А. Юдин, Л.А. Фирсова // Птицы СССР. Чайковые. – М., 1988. – С. 126–146.

273. Юнчис, О.Н. Влияние погодных условий разных лет на зараженность молоди плотвы озера Врево отдельными паразитами / О.Н. Юнчис // Изв. ГосНИОРХ. – Л., 1972. – Т. 80. – С. 75–78.

274. Юнчис, О.Н. Влияние высших водных растений на паразитофауну молоди плотвы / О.Н. Юнчис // Проблемы экологии паразитов. – Л., 1983. – С. 39–49.

275. Юнчис, О.Н. Паразиты рыб как индикаторы состояния водной среды / О.Н. Юнчис, Ю.А. Стрелков // Проблемы паразитологии, болезней рыб и рыбоводства в современных условиях: сб. науч. трудов. – СПб., 1997. – Вып. 321. – С. 111–117.

276. Яковлев, В.Н. История формирования комплексов пресноводных рыб / В.Н. Яковлев // Вопросы ихтиологии. – 1964. – Т. 4. – Вып. I(30). – С. 10–22.

277. Яковлев, В.Н. Аннотированный каталог круглоротых и рыб водоемов бассейна Верхней Волги / В.Н. Яковлев, Ю.В. Слынько, В.И. Кияшко // Экологические проблемы Верхней Волги: коллективная монография / ЯГТУ. – Ярославль, 2001. – С. 52–68.

278. Bychowsky, B. *Dactylogyrus cryptomerus* n. sp. und einige Bemerkungen uber Monogenea aus dem See Beloja / B. Bychowsky // Zool. Jahrb. Abt. Syst. – 65(2). – Jena, 1934. – S. 193–208.

279. Cheng, T.C. General parasitology / T. C. Cheng. – Academic Press N.Y.-London, 1973. – 965 p.

280. Chubb, J.C. Seasonal occurrence and maturation of *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781) (Cestoda: Pseudophyllidae) in the Pike *Esox lucius* L. of Llyn Tegid / J.C. Chubb // Parasitology. – 1963. – V. 53. – № 3-4. – P. 419–433.
281. Dorovskykh, G. The study of monogenea in some major lakes of North-West Russia / G. Dorovskykh, N. Radchenko // Parasites and Diseases of Fishes and Hydrobionths of the Glacial Province. – Ulan-Ude, 1993. – P. 45–46.
282. Glaser, H.J. Zur Kenntnis der Gattung Dactylogyrus Diesing, 1850 (Monogenoidea) / H.J. Glaser // Zschr. f. Parasitenk. – Bd. 25. – 1965. – S. 459–484.
283. Helminths of Fish-Eating Birds of the Palearctic Region / Ryzhikov K.M. [et al]. – Academia Praga, 1985. – P. 2. Cestoda and Acanthocephala. – 412 p.
284. Influence of investation with Diplostomum spp. on nonspecific immunity response of Siberian sturgeon (Acipenser baeri Brandt) / H. Kolman [et al] // The 18th Congress of the Polish Parasitological Society. – Warshava, 1998. – P. 343.
285. Kennedy, C.R. Seasonal incidence and development of the Cestode Caryophyllaeus laticeps (Pallas) in the River Avon / C.R. Kennedy // Parasitology. – 1969. – Vol. 59. – P. 783–794.
286. Radchenko, N. The study of fish parasites in the Kubenskoye lake / N. Radchenko // III International symposium “Problems of fish parasitology”: Abstracts of reports. August 14–21, 1991. – Petrozavod’sk, 1991. – P. 62–63.
287. Radchenko, N.M. The influence of antropic of fishes on the parasitological situation in the lakes of the Vologda region / N.M. Radchenko // Parasites and Diseases of Fishes and Hydrobionths of the Glacial Province. – Ulan-Ude, 1993. – P. 53–54.
288. Radchenko, N. Diphyllobotriosis Nidi in the Vologda Region / N. Radchenko, G. Baldicheva // Проблемы современной паразитологии: материалы Междунар. конф. и III съезда Паразитологического общества при РАН. Петрозаводск, 6–12 октября 2003 г. – СПб., 2003. – С. 226–227.
289. Shabunov, A.A. The gulls as indicators of the ichthyoparasitological situation of the Vozhe lake / A.A. Shabunov, N.M. Radchenko // Parasites and Diseases of Fishes and Hydrobionths of the Glacial Province. – Ulan-Ude, 1993. – P. 54–55.
290. Yamaguti, S. Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates / S. Yamaguti. – Tokyo: Keigaku Publishing Company, 1971. – Parts 1 & 2. – 1074 pp.

Оглавление

Введение.....	3
Глава 1. История изучения паразитических Metazoa рыб, земноводных и чайковых птиц в экосистемах водоемов Вологодской области.....	5
Глава 2. Краткая характеристика исследуемых водоёмов.....	11
Глава 3. Паразитические Metazoa рыб.....	15
3.1. Систематический обзор.....	15
3.2. Фаунистический анализ.....	21
3.3. Экологический анализ паразитофауны рыб.....	46
3.3.1. Возрастные изменения	47
3.3.2. Сезонные изменения.....	66
3.3.3. Многолетняя динамика	78
3.3.4. Пространственное распределение паразитов рыб.....	88
3.4. Антропогенное воздействие на паразитофауну рыб.....	105
3.4.1. Паразиты-вселенцы	107
3.4.2. Интродукция рыб.....	108
3.4.3. Влияние загрязнения водоемов на паразитов рыб	110
Глава 4. Гельминты земноводных.....	114
4.1. Систематический обзор	114
4.2. Фаунистический анализ	115
4.3. Практическое значение изучения гельминтов земноводных	118
Глава 5. Гельминты чайковых птиц.....	120
5.1. Систематический обзор	120
5.2. Фаунистический анализ	128
5.3. Экологический анализ.....	136
5.3.1. Изменения в гельминтофауне чайковых птиц в зависимости от питания.....	136
5.3.2. Возрастные изменения в гельминтофауне чайковых птиц	143
5.3.3. Изменения в гельминтофауне чайковых птиц в разные сезоны.....	148
5.3.4. Пространственное распределение гельминтов чайковых птиц.....	155
Глава 6. Значение паразитических Metazoa в водных экосистемах	161
Глава 7. Гельминты, имеющие эпизоотологическое и эпидемиологическое значение	176
7.1. Роль чайковых птиц в развитии природных очагов паразитарных болезней рыб	176
7.1.1. Систематический обзор гельминтов рыб, развивающихся в рыбоядных птицах	183

7.1.2. Ассоциативные инвазии гельминтов рыб, развивающихся в рыбадных птицах	194
7.1.3. Распространение и экология <i>Ligula intestinalis</i> в крупных водоемах Вологодской области	195
7.1.4. Особенности распространения трематод рыб, завершающих развитие в чайковых птицах	200
7.2. Антропоургические очаги дифиллоботриоза в экосистемах водоемов Вологодской области	204
Заключение	219
Библиографический список	221