

ПАРАЗИТЫ ЛОСОСЕВИДНЫХ РЫБ (SALMONOIDEI) ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА РОССИИ

Е. А. РУМЯНЦЕВ, Е. П. ИЕШКО, Б. С. ШУЛЬМАН

Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск

Подробно исследована фауна паразитов лососевидных рыб (*Salmonoidei*) в пределах их ареала – лосося (*Salmo salar*), форели (*S. trutta*), сига (*Coregonus lavaretus*), ряпушки (*C. albula*) и хариуса (*Thymallus thymallus*). Рассмотрены особенности формирования паразитофауны рыб в озерах разного типа, в зависимости от характера питания, за многолетний промежуток времени. Дана эпизоотическая оценка одного из патогенных паразитов лосося – моногенеи *Gyrodactylus salaris*.

E. A. RUMYANTSEV, E. P. IESHKO, B. S. SCHULMAN. PARASITES OF SALMONOIDS (SALMONOIDEI) IN THE EUROPEAN NORTH OF RUSSIA

The parasite fauna of salmonoids (*Salmonoidei*) – Atlantic salmon (*Salmo salar*), trout (*S. trutta*), whitefish (*Coregonus lavaretus*), vendace (*C. albula*) and grayling (*Thymallus thymallus*), was studied in detail within their distribution range. Long-term patterns of the fish parasite fauna formation in different types of lakes depending on the feeding behaviour were considered. Epizootic risk assessment was carried out for a pathogenic salmon parasite – the monogenean *Gyrodactylus salaris*.

Фауна паразитов благородных лососей (*Salmo salar* L., *S. trutta* L.)

Обыкновенный лосось, или семга (*Salmo salar* L.), распространен в северной части Атлантического океана (на востоке до реки Кары). Ведет проходной образ жизни, нагуливаясь в море и поднимаясь в реки на нерест. В некоторых крупных озерах Фенноскандии существуют свои местные стада лосося, которые кормятся в озерах, а нерестятся в реках. Кумжа, или лосось-таймень (*S. trutta* L.), распространен вдоль побережья Европы от Чешской губы на севере до Черного моря на юге. Кумжа очень похожа на лосося, по

образу жизни больше связана с пресной водой (Никольский, 1950).

К настоящему времени фауна паразитов лосося и кумжи бассейнов Баренцева и Белого морей довольно подробно изучена. Этому посвящены многочисленные работы (Догель, Петрушевский, 1935; Шульман, Шульман-Альбова, 1953; Полянский, 1955; Малахова, 1972; Митенев, 1970, 1977, 1984, 1993; Митенев, Б. Шульман, 1980, 1985, 1986, 1988; Митенев и др., 1991; Румянцев и др., 1998; Mitenev, Karasev, 1996; и др.). В результате выявлен видовой состав паразитов и даны количественные показатели (экстенсивность и интенсивность) зараженности ими рыб в отдельных речных бассейнах. В то же время

проведенные указанными авторами исследования касаются главным образом проходных форм лосося (семги) и кумжи и почти не затрагивают чисто озерно-речных жилых форм, в частности, в бассейне Балтийского моря.

Нами получены данные по паразитам озерного лосося водоемов реки Каменной (Иешко и др., 1982), Онежского озера (Пермяков, Румянцев, 1984), кумжи Пяозера (Румянцев, Пермяков, 1994) и Паанаярви (Барская, 2000). Кроме того, бассейн Баренцева моря пополнился исследованиями молоди семги р. Тены в северной Финляндии, а бассейн Белого моря – ряда лососевых рек Карелии (Ieshko, Shulman, 1996; Ieshko et al., 1996). В последние годы также возрос интерес к изучению вопроса распространения и биологии моногенеи *Gyrodactylus salaris*, специфичного паразита благородного лосося, который, как известно (Heggberget, Johnsen, 1982; Johnsen, Jensen, 1986; Malmberg, 1989), вызвал массовые эпизоотии в рыболовных хозяйствах и реках Норвегии. Нами рассматриваются преимущественно перечисленные выше вопросы.

По опубликованным и оригинальным данным составлен полный список видов паразитов (табл. 1), обнаруженных в настоящее время у атлантического лосося и кумжи

(проходных и жилых форм) всех исследованных водоемов Кольского полуострова и Карелии (бассейны Баренцева, Белого и Балтийского морей). Он насчитывает 85 видов. Видовой состав паразитов у того и другого вида рыб весьма сходен. В бассейне Баренцева моря у молоди семги отмечается 25 видов паразитов, у взрослых (нагульных) рыб - 15. В бассейне Белого моря эти цифры составляют соответственно 24 и 21. В паразитофауне молоди лосося Онежского озера насчитывается 11 видов, у взрослых (нагульных) рыб - 17. В бассейне озер р. Каменной у лосося обнаружено 16 видов паразитов. Проходные формы лосося и кумжи имеют более разнообразный набор паразитов, по сравнению с туводными формами. Это и понятно, так как они получают целый ряд видов паразитов в период обитания их в море. При этом проходной лосось, по сравнению с проходной кумжей, отличается значительно большим видовым разнообразием паразитов (соответственно 60 и 40). В значительной мере эти различия объясняются тем обстоятельством, что проходная кумжа все же меньше времени проводит в морских водах. Кумжа Пяозера характеризуется значительным разнообразием своей паразитофауны (29 видов).

Таблица 1. Видовой состав паразитов лососевидных рыб

Вид паразита	Лосось		Кумжа		Сиг	Хариус
	1*	2*	1*	2*		
<i>Costia necatrix</i>	+	+				
<i>Hexamita truttae</i>				+	+	+
<i>Myxidium salmonis</i>	+	+	+	+	+	
<i>M. truttae</i>					+	
<i>Zschokkella nova</i>		+			+	+
<i>Chloromyxum coregoni</i>		+			+	
<i>Ch. truttae</i>	+	+	+	+	+	
<i>Ch. thymalli</i>						+
<i>Ch. januaricus</i>		+				
<i>Myxobolus sp.</i>	+				+	+
<i>M. neurobius</i>						+
<i>Myxosoma cerebrale</i>			+	+		+
<i>Henneguya zschokkei</i>					+	
<i>Sphaerospora sp.</i>					+	
<i>Leptotheca sp.</i>					+	
<i>Glugea hertwigi</i>					+	
<i>Hemiophrys branchiarum</i>	+					
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>	+	+	+	+		+
<i>Capriniana piscium</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Scyphidia arctica</i>		+	+			
<i>Epistylis lwoffii</i>		+	+	+		+
<i>Apiosoma sp.</i>	+	+	+	+		+
<i>A. extensum</i>	+	+				

Вид паразита	Лосось	Кумжа	Сиг	Хариус
<i>A. campanulatum</i>		+		+
<i>A. baueri</i>		+		+
<i>A. megamicronucleatum</i>	+	+		
<i>A. piscicolum</i>	+	+	+	
<i>Trichodina sp.</i>	+	+		+
<i>T. nigra</i>			+	+
<i>T. truttae</i>			+	
<i>T. pediculus</i>			+	
<i>T. spathulata</i>			+	
<i>Tripartiella copiosa</i>		+	+	
<i>T. incisa</i>			+	
<i>Dermocystidium sp.</i>		+		
<i>Tetraonchus alaskensis</i>	+			
<i>T. borealis</i>				+
<i>Gyrodactylus lavareti</i>			+	
<i>G. salaris</i>	+	+		
<i>G. thymalli</i>				+
<i>Discocotyle sagittata</i>	+	+	+	+
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	+	+		+
<i>T. crassus</i>	+	+	+	+
<i>Eubothrium crassum</i>	+	+	+	
<i>E. salvelini</i>		+	+	+
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i>	+	+	+	+
<i>D. ditremum</i>		+	+	+
<i>Diphyllobothrium sp.</i>	+		+	+
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	+		+	+
<i>Diplocotyle olrikii</i>	+			
<i>Proteocephalus sp.</i>	+			
<i>P. longicollis (P. exiguus)</i>	+	+	+	+
<i>P. thymalli</i>				+
<i>Scolex pleuronectis</i>	+			
<i>Hemiurus levinseni</i>	+			
<i>H. appendiculatus</i>	+			
<i>Brachyphallus crenatus</i>	+			
<i>Derogenes crassus</i>	+			
<i>D. varicus</i>	+			
<i>Lecithaster gibbosus</i>	+			
<i>Crepidostomum farionis</i>	+	+	+	+
<i>C. metoecus</i>	+	+	+	+
<i>Bunodera luciopercae</i>				+
<i>Phyllodistomum sp.</i>				+
<i>Ph. megalorchis</i>				+
<i>Ph. simile</i>	+	+		+
<i>Ph. conostomum</i>	+	+	+	+
<i>Azygia lucii</i>	+	+	+	+
<i>Allocreadium transversale</i>			+	+
<i>Rhipidocotyle campanula</i>			+	
<i>Podocotyle atomon</i>	+			
<i>Nicolla wisniewskii</i>				+
<i>N. proavitum</i>				+
<i>N. testiobliquum</i>				+
<i>Diplostomum sp.</i>	+	+	+	+
<i>D. spathaceum</i>	+	+	+	+
<i>D. mergi</i>			+	+
<i>D. helveticum</i>		+		+
<i>D. rutili</i>	+		+	+
<i>D. volvens</i>	+			
<i>Tylodelphys clavata</i>	+		+	+

Вид паразита	Лосось	Кумжа		Сиг	Хариус	
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	+		+	+	+	
<i>Ich. variegatus</i>	+			+	+	
<i>Paracoenogonimus ovatus</i>	+	+				
<i>Capillaria salvelini</i>	+	+	+	+	+	
<i>Rhabdochona denudata</i>	+	+	+	+	+	
<i>Cystidicola farionis</i>	+	+	+	+	+	
<i>Cystidicoloides tenuissima</i>	+	+	+	+	+	
<i>Desmidocercella numidica</i>		+		+	+	
<i>Camallanus lacustris</i>	+	+		+		
<i>C. truncatus</i>				+		
<i>Cucullanus truttae</i>				+	+	
<i>Philonema sibirica</i>		+		+		
<i>Anisakis sp.</i>	+		+			
<i>Raphidascaris acus</i>	+	+	+	+	+	
<i>Hysterotylacium sp.</i>	+		+		+	
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	+	+	+	+	+	
<i>N. crassus</i>				+		
<i>Echinorhynchus gadi</i>	+	+	+			
<i>Echinorhynchus borealis</i>	+	+		+	+	
<i>E. salmonis</i>		+	+	+	+	
<i>E. truttae</i>					+	
<i>Acanthocephalus anguillae</i>					+	
<i>A. clavula</i>					+	
<i>A. lucii</i>				+	+	
<i>Pomphorhynchus laevis</i>					+	
<i>Corynosoma semerme</i>	+	+	+	+	+	
<i>C. strumosum</i>	+	+	+	+	+	
<i>Acanthobdella peledina</i>		+	+	+		
<i>Piscicola geometra</i>		+		+	+	
<i>Glochidium sp.</i>		+		+	+	
<i>Lepeophtheirus salmonis</i>	+					
<i>Caligus lacustris</i>				+	+	
<i>Salmincola coregonorum</i>				+		
<i>S. extensus</i>				+		
<i>S. extumescens</i>				+		
<i>S. salmoneus</i>	+		+			
<i>S. thymalli</i>					+	
<i>Ergasilus sieboldi</i>				+	+	
<i>E. briani</i>				+		
<i>Lernaea esocina</i>					+	
<i>Argulus coregoni</i>				+	+	
<i>A. foliaceus</i>				+	+	
Всего видов	64	54	55	42	65	70

Примечание: 1* – проходная форма (семга); 2* – жилая форма (лосось озерный)

Паразитофауна молоди семги водоемов Кольского полуострова подробно исследована (Митенев, Шульман, 1985; Митенев, 1993; и др.). Большинство видов паразитов у нее являются широкоспецифичными. Из узкоспецифичных видов можно назвать *Muxidium salmonis*, *Chloromuxum truttae*, *Gyrodactylus salaris*, *Crepidostomum farionis*, *C. metoecus*, *Capillaria salvelini*, *Salmincola salmoneus*. Установлено, что в реках Баренцевоморского бассейна паразитофауна рыб беднее, чем в

Беломорском. Анализируя паразитологические данные, авторы пришли к выводу, что основу питания молоди семги составляют различные группы насекомых (личинки и взрослые особи, падающие в воду, а также олигохеты). Наиболее часто во всех реках полуострова встречаются трематода *Crepidostomum farionis* и нематода *Raphidascaris acus*. Преобладают представители арктического пресноводного комплекса, составляющие в Баренцевоморском бассейне 71%, в Беломорском – 53%. На втором месте находится

бореальный предгорный комплекс. Бореальный равнинный комплекс выражен слабее других.

В отдельных речных бассейнах есть свои особенности, связанные с распространением тех или иных паразитов у молоди лосося (семги). Так, в реке Умбе отсутствует *R. acus*, но зато имеется *Phyllodistomum conostomum*. Эти отдельные нюансы не меняют общей картины паразитофауны молоди семги, свойственной для рек Кольского полуострова. Фауна паразитов характеризуется наличием в своем составе абсолютного большинства видов со сложным циклом развития. Для девяти видов паразитов промежуточными хозяевами являются различные насекомые и олигохеты. При участии копепод и бокоплавов развиваются семь видов паразитов, зараженность которыми носит эпизодический характер. Однако с увеличением возраста молоди лосося намечается переход рыб к питанию более крупными формами беспозвоночных – бокоплавами. Это приводит, в частности, к заражению рыб цестодой *Syathocephalus truncatus* (Митенев, Шульман, 1985; Митенев, 1993). В то же время в

паразитофауне молоди семги р. Тены, впадающей в Баренцево море, большинство видов составляют паразиты с прямым циклом развития (табл. 2). Среди них преобладают инфузории рода *Apiosoma* и микоспоридия *Chloromyxum truttae*. Что касается фауны паразитов пестряток рек южной части Беломорского бассейна (Кереть, Пулоньга), то и здесь имеются свои особенности. Для молоди семги р. Керети характерна повышенная зараженность инфузориями *Capriniana piscium* и моногенеей *Gyrodactylus salaris*, а для р. Пулоньги – наличие в почках рыб микоспоридии *Chloromyxum januaricus*.

Паразитофауна молоди озерного лосося в р. Пяльме, впадающей в Онежское озеро, состоит из 11 видов (табл. 2). Среди них выделяется моногеней *Gyrodactylus salaris*, локализующаяся на поверхности тела рыб. Обычна также нематода *Cystidicoloides tenuissima*. Другие виды паразитов встречаются в незначительных количествах. В дальнейшем, нагуливаясь в озере, лосось приобретает часть новых видов, которые в реке отсутствовали.

Таблица 2. Паразитофауна молоди семги и озерного лосося

Вид паразита	р. Тено	р. Пулоньга	р. Кереть	р. Пяльма	р. Лижма
<i>Chloromyxum truttae</i>	7(+)	3(+)			27(+)
<i>Ch. januaricus</i>	30(+)				
<i>Myxobolus sp.</i>	7(+)				
<i>Hemiophrys branchiarum</i>	1,4(+)				
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>	4(+)				
<i>Capriniana piscium</i>	12(+)	100(+)	70(+)		63(+)
<i>Apiosoma sp.</i>	43(+)			7(+)	7(+)
<i>Trichodina sp.</i>	3(+)			7(+)	(+)
<i>Tripartiella copiosa</i>				7(+)	
<i>Dermocystidium sp.</i>				13(+)	
<i>Gyrodactylus salaris</i>			100(225,0)	73(3,0)	10(0,2)
<i>Discocotyle sagittata</i>	1,4(0,01)	3(0,03)			
<i>Phyllodistomum simile</i>			7(0,1)		
<i>Crepidostomum farionis</i>	18(1,4)	3(0,6)	24(0,6)	13(0,1)	
<i>Diplostomum sp.</i>	31(0,5)		7(0,1)	20(0,2)	13(0,2)
<i>Tylodelphys clavata</i>	3(0,03)	3(0,03)			
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	41(2,4)		13(0,1)		
<i>Apatemon annuligerum</i>	1,4(0,03)				
<i>Capillaria salvelini</i>				7(0,1)	
<i>Cystidicoloides tenuissima</i>	1,4(0,01)			7(0,2)	
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>			4(0,04)	7(0,1)	
<i>Raphidascaris acus</i>	37(1,4)	6(0,06)	13(0,1)	13(0,1)	3(0,03)
<i>Glochidium sp.</i>		3(0,03)	7(0,1)		
<i>Acariformes</i>		3(0,03)	7(0,1)		
Всего видов	16	8	10	11	7

Бросается в глаза большое сходство в паразитофауне молоди озерного лосося и молоди семги. Общее число видов у них примерно одинаковое. Это явление вполне объяснимо, если учесть, что молодь как озерного лосося, так и семги живет в речных системах, не отличающихся существенным образом по гидрологии и гидробиологии. Образ жизни и характер питания у молоди этих двух форм лосося сходен, хотя есть все же и некоторые различия. Интерес представляют сведения о том, что в реках Кольского п-ва молодь семги при скате в море дольше задерживается и питается при этом амфиподами. В результате она инвазируется цестодой *Cyathocephalus truncatus*, нематодой *Cystidicola farionis* и скребнем *Echinorhynchus borealis*. Молодь озерного лосося, исследованная в бассейне Онежского озера, в отличие от молоди проходной семги, сильнее заражена инфузориями и в целом представителями бореального равнинного комплекса.

Паразитофауна взрослых рыб - семги и озерного лосося сильно различается. Семга, мигрируя из рек в море, теряет многих представителей пресноводной фауны. В то же время в море она приобретает целый ряд видов паразитов морского происхождения (10 видов). Среди них *Scolex pleuronectis*, *Derogenes varicus*, *Brachyphallus crenatus* и другие. У озерного лосося (озера системы р. Каменной, Онежское озеро) этого не происходит. При миграции в озеро он не теряет видов паразитов, полученных в реке, а, наоборот, обогащается многими новыми видами пресноводных паразитов. В первую очередь это касается заражения его представителями арктического пресноводного комплекса, такими как *Echinorhynchus salmonis* и *C. farionis*, жизненный цикл которых протекает при участии реликтовых раков. Питаясь в озере пресноводной рыбой (ряпушка, корюшка) озерный лосось обогащает свою паразитофауну за счет тех видов, которые аккумулируются у него в результате хищничества (*Triaenophorus crassus*, *Eubothrium salvelini*, *Proteocephalus longicollis*). Для него характерна также более высокая зараженность жгутиконосцем *Hexamita truttae*, цестодами *Diphyllbothrium dendriticum*, *D. ditremum*, нематодой *Desmidocercella numidica*. Что касается озерного лосося бассейна реки Кеми, то он отличается от всех других пресноводных лососей еще и тем, что имеет в своей фауне паразитов нематоду *Philonema sibirica*, которая отсутствует в других бассейнах. Паразитофауна

ладожского лосося в общем имеет сходный характер с таковой онежского лосося. Укажем лишь, что одним из основных отличий паразитофауны ладожского лосося является наличие у него скребней рода *Corynosoma*, отсутствующих в других водоемах Карелии. У лосося р. Пулонги отмечено наличие в почках рыб миксоспоридии *Chloromyxum schurovi*.

Интересное явление наблюдали В. К. Митенев и Б. С. Шульман (1980) при миграции взрослой семги («лохи») из реки в море, когда она вынуждена длительное время (вследствие наличия плотины гидроэлектростанции) находиться в реке. Семга начинает активно питаться и приобретает целый ряд пресноводных видов паразитов (*Triaenophorus crassus*, *Diphyllbothrium sp.*, *Proteocephalus exiguus*, *Crepidostomum farionis*, *Raphidascaris acus*). В результате этого паразитофауна семги становится очень сходной с таковой озерного лосося, если не считать некоторых морских видов паразитов, которые у нее сохраняются. Паразитофауна взрослой семги Баренцева и Белого морей, не отличаясь по количеству видов паразитов, имеет существенные различия в количественных показателях зараженности ими рыб (Митенев, 1984, 1993). Беломорская семга сильнее заражена морскими видами паразитов. Интенсивность инвазии отдельными паразитами достигает нескольких сотен экземпляров на рыбу (*Scolex pleuronectis*, *Derogenes varicus*, *Brachyphallus crenatus*). Связано это различие в зараженности с тем, что семга в Белом море питается преимущественно рыбой, тогда как в Баренцевом море она в значительной мере потребляет зоопланктон.

Фауна паразитов проходной кумжи по видовому составу паразитов не отличается существенным образом от таковой семги. В отличие от семги, проходная кумжа характеризуется более низкой зараженностью морскими видами паразитов, что свидетельствует о непродолжительном ее пребывании в море. Отличия в паразитофауне баренцевоморской и беломорской кумжи сравнительно невелики. Первая имеет несколько более обедненный видовой состав паразитов, по сравнению со второй (25 и 30 видов соответственно). В целом, проходные формы семги и кумжи, имеющие сходный образ жизни и будучи близко родственными, характеризуются одинаковой паразитофауной.

Туводная форма кумжи сильно отличается по своей паразитофауне от морской. Так, если проходная кумжа имеет 10 морских и

25 пресноводных видов паразитов (Митенев, 1984), то у жилой вообще отсутствуют какие-либо представители морских видов. Это и понятно, ибо она не совершает миграций в морские бассейны. Паразитофауна кумжи Пяозера, обследованная во время нерестового захода в р. Олангу, насчитывает 26 видов паразитов (Румянцев, Пермяков, 1994). Из эктопаразитов характерны *Capriniana piscium* и *Trichodina truttae*. Наиболее массовыми видами паразитов со сложным циклом развития являются цестода *Eubothrium crassum* и скребень *Echinorhynchus salmonis*. Высокая зараженность кумжи Пяозера этими паразитами обусловлена прежде всего ее хищничеством. Ряпушка и корюшка, которыми она питается, служат хозяевами этих паразитов. Скребня *E. salmonis* и нематоду *Cystidicola farionis* кумжа получает также при питании реликтовыми рачками (понтотореей), особенно в молодом возрасте после ската в озеро. Однако затем она быстро переходит к хищничеству и роль реликтовых рачков в ее питании уменьшается. Видовой состав трематод у нее беден. Отмечены всего лишь представители рода *Diplostomum*. Основное заражение метацеркариями, очевидно, происходит в период жизни рыбы в реке. В период нагула кумжа держится преимущественно в центральных плесах озера, то есть на значительном удалении от основных мест обитания брюхоногих моллюсков (промежуточных хозяев этих трематод).

Кумжа, скатившаяся из разных рек Пяозера, различается по характеру зараженности паразитами. Так, в реке Оланге она практически свободна от метацеркарий *Diplostomum spathaceum*. В других же реках она заражена этим паразитом в значительной степени. Например, кумжа в районе Калиниemi, незадолго после ската в озеро, была инвазирована метацеркариями с интенсивностью 30-80 экземпляров на рыбу. На основании анализа паразитологических данных можно прийти к выводу, что кумжа Пяозера, скатившаяся из разных рек, имеет различия в своей паразитофауне.

Начиная с 1992 г., ведутся исследования паразитофауны рыб лососевых рек (Кереть, Пулоньга) Карельского побережья Белого моря (Иешко, Б. Шульман, 1993; Ieshko et al., 1996). У молоди семги в этих реках обнаружено 11 видов паразитов. Сравнительно невысокая зараженность пестряток *Crepidostomum farionis*, *Raphidascaris acus.*, *Neoechinorhynchus rutili* указывает на то, что беспозвоночные -

промежуточные хозяева этих паразитов (личинки насекомых, олигохеты) не играют существенной роли в пищевом рационе рыб. Основной пищей их служат, по-видимому, взрослые насекомые, падающие в воду. Зараженность молоди семги почти всеми паразитами была невысокой (табл. 1). Исключение составляют инфузория *Capriniana piscium* и моногенея *Gyrodactylus salaris*. Так, в 1992 г. пестрятки в р. Керети оказались инвазированы *G. salaris* на 100% со средней интенсивностью 226 экземпляров на рыбу. В 1993 г. зараженность молоди семги значительно упала (до 57% и 26 экз.).

Считается, что *G. salaris* был завезен в р. Кереть. По крайней мере, в других реках бассейнов Белого и Баренцева морей он не обнаружен. Вспышки численности *G. salaris* в Норвегии и высокой зараженности им рыб в Керети могут иметь сходные причины. Развитие интенсивного лососеводства вызывает увеличение в структуре стада лосося доли рыб, полученных в результате искусственного воспроизводства. Кроме того, отсутствует должный контроль за паразитологической ситуацией в лососевых реках и выпускаемой молодью с рыбобродных заводов.

Сбалансированность системы паразит-хозяин в естественных условиях обычно не приводит к катастрофическому росту численности паразитов и массовой гибели рыб. От воздействия паразита гибнут лишь менее жизнестойкие особи, и паразит играет роль регулятора численности и состава популяции хозяина. Присутствие моногенеи *G. salaris* в естественных водоемах до определенного периода не проявляется. Так обстоит дело, например, в р. Пяльме, впадающей в Онежское озеро, где пестрятки инвазированы *G. salaris* на 73% при индексе обилия 3 экземпляра. Паразит пока не обнаружен в р. Видлице, впадающей в Ладожское озеро. Этот вопрос требует дополнительного изучения.

Искусственное рыборазведение приводит к увеличению плотности популяции молоди лосося в реках за счет выпускаемых рыб, а главное, изменениям генофонда популяций разводимых рыб, вызывающих ухудшение биологических показателей и низкую жизнестойкость (Gansen, Moen, 1991). В этом одна из причин вспышки численности данного паразита. Р. Кереть, как известно, служит основным водоемом Карелии для выпуска заводской молоди лосося, доля которой за последние 10 лет составила в среднем 48%.

Исследование показало, что высокая зараженность «дикой» молоди семги в р. Керети *G. salaris* в 1992 г. повлекла за собой гибель и снижение плотности популяции лосося. В целом можно судить об ухудшении экологической и эпизоотической ситуации в данной реке. Возникает необходимость проведения паразитологических работ здесь и на других лососевых реках с целью изучения особенностей распространения *G. salaris*. Однако следует заметить, что в последние годы этот паразит не был отмечен.

При исследовании молоди лосося р. Лижмы (Онежское оз.) из 7 видов обнаруженных паразитов, зараженность которыми носила единичный характер, был отмечен и *G. salaris*. Малое разнообразие паразитов здесь, возможно, связано с тем, что лижемское стадо лосося является малочисленным.

Фауна паразитов сиговых рыб (Coregonidae)

Фауна паразитов сиговых рыб – сига (*Coregonus lavaretus* L.) и ряпушки (*C. albula* L.) озер Карелии подробно изучена. Этому посвящено немало работ (Петрушевский, 1940; Румянцев, 1964; Румянцев и др., 1984, 1994; Шульман, 1962; Винниченко, 1964; Малахова, Иешко, 1977; Аникиева и др., 1983; и др.). Мы остановимся здесь лишь на изменениях фауны паразитов рыб за длительный многолетний период, оставляя в стороне общую характеристику ее. Первое обстоятельное исследование изменений паразитофауны рыб за длительный многолетний период времени в водоемах озерного типа было осуществлено С. С. Шульманом и В. Ф. Рыбак (1961). За четверть века, с 1931-35 по 1953-54 гг. они отметили значительное возрастание численности рачков *Ergasilus sieboldi* в Пертозере и Кончезере, вызванное эвтрофикацией этих водоемов.

Нами рассмотрены многолетние изменения паразитофауны сиговых рыб некоторых озер Карелии – Сямозера, Крошнозера, Онежского и Ладожского. В Сямозере, как известно (Решетников и др., 1982), за два десятилетия (60-80-е годы) произошли существенные изменения - усилилась эвтрофикация, снизилась биомасса зообентоса, но возросла роль зоо-

планктона в питании рыб. Численность ряпушки сократилась и одновременно расселилась корюшка. В результате происшедших изменений экосистемы водоема паразитофауна рыб также претерпела определенные изменения. Ослабла зараженность сиговых рыб паразитами – представителями арктического пресноводного комплекса (*Chloromyxum coregoni*, *Crepidostomum farionis*, *Diphyllobothrium ditremum*). Еще раньше исчезли из состава фауны специфичные для сиговых паразитические рачки *Salmincola*.

Снижению зараженности сига и ряпушки моногеней *Discocotyle sagittata* способствовало изменение их численности, которая резко сократилась. Зараженность сига цестодами, жизненный цикл которых связан с зоопланктоном, возросла (*Proteocephalus longicollis*, *Diphyllobothrium dendriticum*, *Triaenophorus crassus*). Это было вызвано переходом сига от преимущественно бентосного питания к зоопланктонному вследствие обеднения зообентоса. Он вместе с корюшкой занял место ряпушки в составе рыбного сообщества Сямозера. Одновременно снижение в рационе сига роли зообентоса - моллюсков, водяных осликов – привело к ослаблению зараженности его паразитами, связанными с этими беспозвоночными (*Crepidostomum farionis*, *Acanthocephalus lucii*). В тоже время зараженность сига нематодой *Raphidascaris acus* не уменьшилась. Дело в том, что при общем обеднении зообентоса возрос удельный вес некоторых его представителей, в частности, олигохет - основных промежуточных хозяев данной нематоды.

В другом водоеме – Крошнозере, который является одним из наиболее эвтрофированных озер, за многолетний период, составляющий 25-27 лет, также произошли существенные изменения - увеличилось содержание биогенов, ухудшился газовый режим, усилилось однообразие зообентоса. Арктический пресноводный комплекс паразитов рыб в этом водоеме выражен слабее, чем в Сямозере. Отсутствуют *Henneguya zschokkei*, *Discocotyle sagittata*, *Salmincola*. Встречается лишь несколько более эврибионтных видов этого комплекса (*Proteocephalus longicollis*, *Diphyllobothrium dendriticum*, *Ichthyocotylurus erraticus*). Зараженность ими рыб испытывает тенденцию к уменьшению (табл. 3).

Таблица 3. Многолетние изменения паразитофауны сига Сямозера и Крошнозера

Вид паразита	Сямозеро		Крошнозеро	
	1955 г.	1975 г.	1981 г.	1988 г.
<i>Chloromyxum coregoni</i>	7(+)	-	-	-
<i>Henneguya zschokkei</i>	-	1,3(+)	-	-
<i>Tripartiella copiosa</i>	-	-	-	20(0,1)
<i>Capriniana piscium</i>	-	-	-	33(0,7)
<i>Discocotyle sagittata</i>	40(3,1)	7(0,1)	-	-
<i>Triaenophorus crassus</i>	33(0,5)	65(2,2)	-	47(3,7)
<i>Diphyllobothrium ditremum</i>	13(0,2)	-	-	-
<i>D. dendriticum</i>	13(0,1)	70(7,9)	13(0,1)	7(0,1)
<i>Proteocephalus longicollis</i>	40(0,9)	85(41,6)	100(65,0)	100(38,0)
<i>Tylodelphys clavata</i>	53(9,0)	-	-	-
<i>Diplostomum spathaceum</i>	40(1,2)	30(0,9)	100(17,0)	100(32,0)
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	87(19,0)	70(3,2)	100(23,0)	33(5,3)
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	-	10(0,4)	-	-
<i>Crepidostomum farionis</i>	7(2,5)	-	-	-
<i>Raphidascaris acus</i>	-	18(0,5)	-	-
<i>Rhabdochona denudata</i>	7(0,1)	-	-	-
<i>Camallanus lacustris</i>	-	3(0/1)	-	-
<i>C. truncatus</i>	7(0,1)	-	-	-
<i>Acanthocephalus lucii</i>	13(0,1)	-	-	-
<i>Glochidium sp.</i>	13(0,1)	-	-	-

Увеличение численности проявляется у некоторых видов паразитов бореального равнинного комплекса (*Apiosoma*, *Trichodina*, *Diplostomum*).

Паразитофауна сиговых рыб Онежского озера была исследована Г. К. Петрушевским (1940). Повторные исследования, проведенные нами спустя полвека (Румянцев и др., 1984; Румянцев, 2004), позволили выявить значительные изменения. За прошедшие десятилетия отдельные заливы (губы) Онежского озера продвинулись по пути эвтрофикации, что естественно нашло отражение на зараженности рыб паразитами. Из паразитов с прямым циклом развития весьма чувствительными к изменению режима оказываются рачки рода *Salmincola*, которые стали встречаться реже (табл. 4). Тенденция к уменьшению численности проявляется у многих паразитов со сложным циклом развития (*Crepidostomum farionis*, *Phyllodistomum simile*, *Cucullanus truttae*, *Capillaria salvelini*). Некоторые паразиты сиговых рыб увеличили свою численность. Из паразитов с прямым циклом развития к ним относится *Discocotyle sagittata*. Из видов паразитов, связанных в своем развитии с зоопланктоном, назовем *Proteocephalus longicollis*, *Triaenophorus crassus*. Это связано с тем, что продуктивность зоопланктона с эвтрофикацией отдельных губ (заливов) возрастает, и роль его в питании рыб естественно увеличива-

ется. Такая зависимость (Румянцев, 1991) устанавливается на первоначальных этапах эвтрофикации. Однако в наиболее эвтрофированных озерах начинает действовать другая закономерность - парадокс Шульмана, когда количественные показатели развития зоопланктона растут, а зараженность рыб паразитами, связанными с ними, падает.

Среди видов паразитов, связанных в жизненном цикле с зообентосом, выделяются те представители, которые развиваются при участии реликтовых раков. Это *Cystidicola farionis*, *Echinorhynchus salmonis*, *Cyathocephalus truncatus*.

Судя по зараженности этими паразитами можно предположить, что в Онежском озере, по крайней мере, в отдельных его районах за прошедшие несколько десятилетий произошло нарастание численности реликтовых ракообразных, в частности, понтопореи, которая служит первым промежуточным хозяином. Так, в 1932-34 гг. на одну исследованную рыбу приходилось в среднем 3,6 экз. *Cystidicola farionis*, то в 1980 г. эта цифра возросла до 7,6. Для скребня *Echinorhynchus salmonis* они составили соответственно 24 и 40 экземпляров. Возросла инвазированность рыб и рядом других паразитов, связанных с зообентосом. В их числе, например, *Ichthyocotylurus erraticus*.

Таблица 4. Многолетние изменения паразитофауны сиговых рыб Онежского озера* (район Шалы)

Вид паразита	Сиг		Ряпушка	
	1932-34 г.	1978 г.	1932-34 г.	1978 г.
<i>Henneguya zschokkei</i>	13(+)	7(+)	-	-
<i>Discocotyle sagittata</i>	13(0,1)	60(2,4)	7(0,1)	30(0,6)
<i>Triaenophorus crassus</i>	-	7(0,1)	-	27(0,5)
<i>Diphyllobothrium ditremum</i>	-	-	60(1,6)	13(0,1)
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	7(0,7)	27(1,1)	-	-
<i>Proteocephalus longicollis</i>	87(10,0)	87(24,3)	92(14,0)	67(4,0)
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	27(1,1)	47(1,4)	27(0,8)	53(1,6)
<i>Crepidostomum farionis</i>	13(0,7)	13(0,1)	-	-
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	27(0,8)	33(2,0)	7(0,2)	13(0,3)
<i>Diplostomum spathaceum</i>	67(13,0)	100(10,0)	100(14,0)	30(0,9)
<i>Rhabdochona denudata</i>	27(0,3)	-	-	-
<i>Cystidicola farionis</i>	47(4,7)	87(16,5)	-	-
<i>Raphidascaris acus</i>	53(2,1)	60(7,2)	7(0,1)	13(0,1)
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	73(74,0)	100(150,0)	-	80(2,4)
<i>Salmincola coregonorum</i>	33(0,7)	20(0,2)	-	-
<i>S. extensus</i>	47(0,9)	20(0,2)	-	-
<i>Ergasilus sieboldi</i>	27(0,3)	7(0,1)	20(0,2)	-
<i>Argulus foliaceus</i>	-	13(0,9)	-	-

Примечание: * приведены массовые виды паразитов

Паразитофауна сига Ладожского озера, исследованного в районе острова Мантсинсаари, насчитывает в своем составе 20 видов паразитов и сходна в общем с таковой сига Онежского озера (табл. 5). Основу ее составляют виды, широко распространенные у сиговых в крупных олиготрофных озерах (*Echinorhynchus salmonis*, *Cystidicola farionis*, *Cyathocephalus truncatus*, *Ichthyocotylurus erraticus*). Эти паразиты обеспечивают в водоеме сравнительно высокие показатели зараженности рыб. Мы провели сравнение полученных нами данных по паразитам сига Ладожского озера с таковыми А. Ф. Барышевой и О. Н. Бауера (1957). За многолетний период, составляющий почти полвека, обнаруживаются определенные изменения паразитофауны сига. В отличие от Онежского озера, здесь не выражена тенденция увеличения численности тех паразитов (*E. salmonis*, *C. farionis*), которые связаны в развитии с реликтовыми раками. Не стали чаще встречаться и такие эктопаразиты как *Discocotyle sagittata*, *Ergasilus sieboldi*, *Salmincola extensus* и др. Незначительное увеличение зараженности сига за многолетний период проявляется лишь у немногих видов паразитов, таких как *Diplostomum spathaceum* и *Raphidascaris acus*.

Судя по паразитологическим данным, прибрежные акватории Ладожского озера испытывают определенную степень эвтрофикации.

Таблица 5. Многолетние изменения паразитофауны сига Ладожского озера (район о-ва Мантсинсаари)*

Вид паразита	1947 г.	1993 г.
<i>Henneguya zschokkei</i>	3(+)	-
<i>Discocotyle sagittata</i>	60(1,2)	-
<i>Triaenophorus crassus</i>	-	13(0,2)
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	27(0,4)	33(1,3)
<i>Proteocephalus longicollis</i>	40(+)	20(2,2)
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	13(1,1)	27(2,3)
<i>Diplostomum spathaceum</i>	27(+)	80(10,0)
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	33(1,2)	87(6,2)
<i>Cystidicola farionis</i>	66(19,0)	27(1,5)
<i>Raphidascaris acus</i>	3(+)	33(1,9)
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	93(177,0)	93(95,0)
<i>Ergasilus sieboldi</i>	7(0,1)	7(0,1)
<i>Salmincola coregonorum</i>	30(0,2)	33(0,6)
<i>S. extensus</i>	7(0,1)	7(0,1)
<i>S. extensus</i>	23(0,1)	-

Примечание. *Приведены массовые виды паразитов

В целом, наблюдения над паразитофауной сиговых рыб в озерах Карелии, проведенные через длительный многолетний промежуток времени, показали, что зараженность рыб паразитами претерпевает вполне определенные изменения. В сравнительно крупных олиготрофных озерах многолетние изменения фауны паразитов оказываются не столь значительными и носят преимущественно количественный характер. Чем быстрее происходит эвтрофикация озер, тем резче выражены эти изменения.

Фауна паразитов европейского хариуса (*Thymallus thymallus* (L.))

Европейский хариус (*Thymallus thymallus* (L.)) обитает в быстрых реках с чистой водой, реже в холодных озерах олиготрофного типа, например, Онежском и Ладожском и др. Ареал хариуса (Берг, 1932) охватывает почти всю Европу – от Финляндии и Англии на западе до Уральских гор на востоке, включая Швейцарию, северную Италию и бассейн Дуная на юге. Весьма распространен в бассейнах рек Северного Ледовитого океана – от реки Тены на границе Финляндии и Норвегии до реки Печоры. Встречается он в верховьях реки Волги, но отсутствует в Днепре, Доне, Кубани, в Крыму и на Кавказе.

Сведения по паразитам хариуса приводятся во многих работах, начиная с прошлого века. Мы не ставим целью их подробно анализировать. К тому же В. К. Митенев и Б. С. Шульман (1984) в основном оценили видовой состав паразитов хариуса в пределах его ареала. Наша задача – используя ряд новых исследований, определить некоторые тенденции и пути формирования фауны паразитов хариуса в послеледниковый период. Решение ее облегчается тем, что паразитофауна хариуса сравнительно хорошо изучена, а сам ареал его не слишком широк.

Фауна паразитов хариуса сравнительно разнообразна в видовом отношении и далеко неодинакова в разных речных бассейнах. Общий список составляет 70 видов (табл. 1). Самый богатый набор паразитов у него наблюдается в реках Кольского полуострова (Митенев, Шульман, 1984) и Онежском озере (Румянцев и др., 1984). Так, в последнем из них зарегистрировано 32 вида паразитов. Среди паразитов хариуса в этих водоемах наибольшее распространение получают виды специфичные для него (*Chloromyxum thymalli*, *Tetraonchus borealis*, *Gyrodactylus thymalli*, *Proteocephalus thymalli*, *Crepidostomum farionis*, *C. metoecus*, *Salmincola thymalli*). Из видов с широкой специфичностью обычны *Trichodina nigra*, *Apiosoma baueri*, *Capriniana piscium*, *Diplostomum spathaceum*, *Raphidascaris acus*, *Argulus foliaceus*. Нередко встречаются и те виды паразитов, которые специфичны для лососевых и сиговых. В их числе *Discocotyle sagittata*, *Diphyllobothrium dendriticum*, *Eubothrium salvelini*, *Triaenophorus crassus*, *Cyathocephalus truncatus*, *Phyllodistomum conostomum*, *Ichthyocotylurus erraticus*, *Capillaria salvelini*, *Cystidicola farionis*, *Echinorhynchus salmonis*.

Среди паразитов хариуса преобладают виды, имеющие сложный цикл развития (табл. 6).

Таблица 6. Распределение паразитов хариуса по отдельным бассейнам рек

Фаунистические комплексы (группы)	р. Тено (бассейн Баренцева моря)	р. Оланга (Пяозеро)		р. Северная Двина	р. Печора	Водоемы Польши	Водоемы Британии		р. Узян
Фаунистические комплексы:									
Бореальный предгорный	:	6(29)	8	6(30)	5(28)	3(18)	4(20)	6(24)	:
Арктический пресноводный	9	8(38)	1	5(25)	6(33)	4(23)	7(35)	6(24)	:
Бореальный равнинный	6	7(33)	1	9(45)	6(33)	8(48)	7(35)	10(40)	:
Другие виды		-		-	1(6)	2(11)	2(10)	3(12)	
Паразиты, связанные в жизненном цикле с зообентосом	1	10(48)	1	9(45)	10(55)	12(70)	12(60)	19(76)	:
зоопланктоном	:	3(14)	:	5(25)	3(17)	2(12)	4(20)	3(12)	:
моллюсками	3	6(29)	6	4(20)	5(28)	4(24)	5(25)	7(28)	:
личинками насекомых	4	4(19)	6	4(20)	4(22)	8(48)	4(20)	7(28)	4
Паразиты с прямым циклом	:	8(38)	14	6(30)	5(28)	3(18)	4(20)	3(12)	:
Всего видов	21	21	31	20	18	17	20	25	9

На их долю приходится более половины всего видового состава паразитофауны. Что

касается паразитов с прямым циклом развития, то их удельный вес несколько возрастает в

озерах, по сравнению с реками. Так, в Онежском озере число таких видов паразитов у хариуса достигает 43%. Обращает на себя внимание тот факт, что количество видов паразитов, связанных в своем жизненном цикле с зообентосом, значительно превосходит тех, которые развиваются при участии зоопланктона. Это становится вполне понятным, если учесть, что хариус по характеру питания не является планктофагом. Кроме того, такие различия объясняются во многом и тем обстоятельством, что сам зоопланктон в северных водоемах обеднен, и его представители не играют большой роли как промежуточные хозяева паразитов рыб. Из паразитов, жизненный цикл которых протекает при участии планктонных рачков, можно отметить такие виды как *Proteocephalus thymalli*, *Diphyllobothrium dendriticum*, *Triaenophorus crassus*, *Triaenophorus nodulosus*. Последний имеет даже более широкое распространение у хариуса, по сравнению с *T. crassus*.

Многие виды паразитов хариуса развиваются при участии ракообразных, в частности, бокоплавов. В их числе скребни *Echinorhynchus salmonis*, *E. borealis*, *E. truttae*, цестода *Cyathocephalus truncatus*, нематода *Cystidicola farionis*. Некоторые из них являются ледниковыми реликтами и развиваются при наличии в водоемах их промежуточных хозяев – реликтовых ракообразных-понтопореи (*E. salmonis*).

Хариус, постоянно обитающий в озерах, в отличие от речных форм, характеризуется более высокой зараженностью теми видами паразитов, которые развиваются при участии раков (бокоплавов), в т.ч. реликтовых. У него наблюдается также большее разнообразие паразитов с прямым циклом развития, а именно инфузорий, микроспоридий, моногеней и раков. Речной хариус, в отличие от озерного, всегда сильнее инвазирован теми видами паразитов, которые в своем жизненном цикле связаны с личинками насекомых - поденок, ручейников и др. (*Cystidicoloides tenuissima*).

В фауне паразитов хариуса имеется много представителей бореального предгорного фаунистического комплекса, который составляет в среднем для водоемов севера 27%. Удельный вес арктического пресноводного комплекса изменяется от 34% в Онежском озере до 45% в реке Тено. Что касается паразитов бореального равнинного комплекса, то будучи более эврибионтными и одновременно более теплолюбивыми, они естественно получают меньшее развитие у хариуса в водоемах бассейнов Белого и

Баренцева морей. Однако в Онежском озере, находящемся на стыке двух подобластей – Ледовитоморской и Средиземноморской, он сравнительно широко представлен (41%). Этот крупнейший водоем Европы, не имея сколько-нибудь значительных естественных преград и обладая большим разнообразием природных условий, обеспечил широкую иммиграцию в него представителей бореальной равнинной фауны, в т.ч. понто-каспийских элементов.

В реках бассейна Балтийского моря, в его западной части, хариус, очевидно, теряет часть своих специфичных видов паразитов. Так, в водоемах Польши у него отмечается 17 видов паразитов (Dyk, Lucky, 1957; Grabda, 1971; Rokicki, Kulikowski, 1995). Не обнаружены *Chloromyxum thymalli*, *Gyrodactylus thymalli*, *Capillaria salvelini*, *Echinorhynchus salmonis*, *Salmincola thymalli*. Роль холодноводных комплексов несколько снижается, но зато увеличивается бореального равнинного, в частности, за счет присутствия некоторых представителей сравнительно теплолюбивой понто-каспийской экологической группировки (*Acanthocephalus anguillae*, *Pomphorhynchus laevis*). Возможно, эта же зависимость сохраняется и при дальнейшем движении к западу. В водоемах Великобритании зарегистрировано 20 видов паразитов (Chubb, 1970; Kennedy, 1974).

При движении к востоку от водоемов Восточной Фенноскандии фауна паразитов хариуса также претерпевает ряд изменений. Так, в Северной Двине (Кудрявцева, 1959) у хариуса отмечено 20 видов паразитов. Удельный вес арктического пресноводного комплекса несколько снижается (25%), но зато возрастает – бореального равнинного (45%). В бассейне реки Печоры (Екимова, 1976) паразитофауна хариуса весьма напоминает таковую в водоемах Карелии и Кольского полуострова. Бореальный равнинный комплекс здесь представлен менее разнообразно, чем в Северной Двине. Зато холодноводные комплексы паразитов более разнообразны.

Пока нам не удалось выявить влияние сибирских элементов на формирование фауны паразитов европейского хариуса. Одной из причин этого является недостаточная изученность паразитофауны сибирского хариуса. Однако в отношении фауны паразитов других рыб, в частности, сиговых, влияние ледовитоморских представителей установлено (Rumyantsev, 1984). Примером служит проникновение из Сибири в озеро Карелии нематоды *Philonema sibirica*.

Теперь рассмотрим паразитофауну хариуса в южнее расположенных водоемах – реке Узян

(верховья Волги) и Дунае. Первый из них исследован В. А. Захваткиным (1946) сравнительно давно и требует критического отношения. Данные по второму водоему более обстоятельны (Reichenbach-Klinke, 1962; Ergens et al., 1975). Как бы ни было, в реке Узян имеет место заметное обеднение видового состава паразитов. В первую очередь это касается ряда видов арктического пресноводного комплекса, которые здесь выпадают (*Discocotyle sagittata*, *Cyathocephalus truncatus*, *Cystidicola farionis*, *Echinorhynchus salmonis*). В то же время роль представителей бореального равнинного комплекса возрастает вследствие заражения хариуса некоторыми видами паразитов с широкой специфичностью.

Паразитофауна хариуса в бассейне реки Дуная насчитывает в своем составе 25 видов. Бореальный предгорный комплекс по своему развитию в общем не уступает таковому хариуса в водоемах Белого и Балтийского морей. Однако арктический пресноводный комплекс испытывает некоторое уменьшение своего разнообразия. Выпадает ряд северных видов паразитов (*Eubothrium salvelini*, *Phyllodistomum conostomum*, *Ichthyocotylurus erraticus*, *Echinorhynchus salmonis*, *Acanthobdella peledina*). В водоемах бассейнов северных морей этот холодноводный комплекс формировался за счет ряда ледовитоморских видов паразитов, чего естественно не могло происходить в бассейне Дуная. Бореальный равнинный комплекс хорошо развит и обогащен за счет присутствия в нем представителей сравнительно теплолюбивой понто-каспийской экологической группировки (*Nicolla wisnievskii*, *N. proavitum*, *Pomphorhynchus laevis*). Наибольшее развитие он получает в бассейне Дуная и водоемах Польши. Многие представители его проникли в бассейны Онежского и Ладожского озер и Северной Двины. Однако их мало в Северной Карелии и на Кольском полуострове.

Анализ видового состава фауны паразитов хариуса в пределах его ареала не противоречит тем авторам (Линдберг, 1955; Шульман, 1958), которые считают, что во время похолоданий, связанных с оледенениями, в Черноморском округе сложились благоприятные условия для сохранения некогда широко распространенных в третичное время видов фауны и переживания здесь рыб, в т.ч. хариуса и его паразитов, которые были оттеснены сюда ледником. По мере отступления ледника паразиты вместе со своими хозяевами постепенно продвигались к северу, заселяя водоемы Балтийского моря и приледни-

ковые озера, а в дальнейшем бассейны Белого и других морей (Румянцев и др., 1999).

Никакого «скандинавского» пути не было. В северных водоемах хариус не только сохранил свою исходную паразитофауну, но и приобрел ряд новых гляциальных видов, например, связанных в прохождении жизненного цикла с реликтовыми ракообразными.

Из бассейна Балтийского моря, т.е. первичных олиготрофных и ультраолиготрофных озер (в понимании С. В. Герда, 1949), происходила миграция фауны паразитов, равно как и самого хозяина, не только к северу, но и также на запад вплоть до Британии и на восток до Северной Двины и Печоры. При движении к западу происходила потеря части холодноводной фауны паразитов, в первую очередь, представителей бореального предгорного, а также и арктического пресноводного. При движении к востоку этого не наблюдалось. Наоборот, имело место некоторое увеличение видового разнообразия за счет ледовитоморской фауны и некоторых иммигрантов с Понто-Каспийского бассейна. В верховьях Волги и Камы хариус и его паразиты проникли вероятнее всего из бассейна Северной Двины, поскольку между этими бассейнами рек существовали водные связи. Так нам на примере хариуса представляются некоторые моменты истории формирования фауны паразитов пресноводных рыб Европейского Севера.

Литература

- Аникиева Л. В., Малахова Р. П., Иешко Е. П. Экологический анализ паразитов сиговых рыб // Л.: Наука, 1983. 168 с.
- Барышева А. Ф., Бауер О. Н. Паразиты рыб Ладожского озера // Изв. ВНИОРХ. 1957. Т. 42. С. 175-226.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран // Л., 1932, 543 с.
- Винниченко Л. Н. Паразиты сиговых (*Coregonus*) некоторых озер Карелии // В сб.: К природн. очагов. паразитарн. и трансмисс. заболеваний в Карелии. М.-Л., 1964. С. 21-31.
- Герд С. В. Биоценозы бентоса больших озер Карелии // Тр. Карел.-Финск. гос.унив. Петрозаводск, 1949. 198 с.
- Догель В. А., Петрушевский Г. К. Опыт экологического исследования паразитофауны беломорской семги // Вопр. экологии и биоценол. 1935. Т. 2. С. 137-169.
- Дубинин В. Б. Исследования паразитарной фауны хариуса в различные периоды его жизни // Учен.

- зап. Ленингр. гос. унив. Сер. биол. 1936. № 7, вып.3. С. 31-48.
- Екимова И. В. Эколого-географический анализ паразитов рыб реки Печоры // В кн.: Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции. Свердловск, 1976. С. 50-68.
- Захваткин В. А. Паразиты рыб горной реки Узян (приток Белой) // Учен. зап. Пермск. унив. 1946. Т. 4, вып. 2. С. 71-77.
- Иешко Е. П., Малахова Р. П., Голицина Н. Б. Экологические особенности формирования фауны паразитов рыб озер системы р. Каменной // Экология паразитических организмов в биогеоценозах Севера. Петрозаводск, 1982. С.5-25.
- Кудрявцева Е. С. Фаунистический обзор паразитов рыб р. Сухоны и Кубенского озера // Учен. зап. Вологодск. педаг. инст. 1959. Т. 24. С. 175-185.
- Линдберг Г. У. Четвертичный период в свете биогеографических данных // Изд. АН СССР. 1955.
- Малахова Р. П. Паразитофауна семги *Salmo salar* L., кумжи *Salmo trutta* L., горбуши *Oncorhynchus gobuscha* (Wabb.), и сига *Coregonus lavaretus* p. *pidschianoides* Pravdin в бассейне Белого моря // Лососевые (*Salmonidae*) Карелии. Петрозаводск, 1972. Вып. 1. С. 21-26.
- Малахова Р. П. О паразитофауне рыб лососевой реки Писты (бассейн озер Куйто) // Сб.: Лососевые (*Salmonidae*) Карелии. Петрозаводск, 1976. С. 122-130.
- Малахова Р. П., Иешко Е. П. Изменение паразитофауны рыб Сямозера за прошедшие 20 лет // Сямозеро и перспект. его рыбохоз. исползов. Петрозаводск, 1977. С. 185-199.
- Митенев В. К. Паразитические черви лососей рода *Salmo* р. Поной // Матер. рыбохоз. исследов. Северн. басс. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1970. Вып. 16. С. 158-167.
- Митенев В. К. Паразитофауна рыб реки Пялицы // Тр. ПИНРО. Мурманск, 1977. Вып. 32. С. 59-76.
- Митенев В. К. Паразитофауна проходных лососей *Salmo salar* L. и *Salmo trutta* L. водоемов Кольского полуострова // Эколого-паразитологич. исследов. Северных морей. Апатиты, 1984. С. 88-97.
- Митенев В. К. Паразитофауна баренцевоморской и беломорской семги *Salmo salar* L. // Паразитологические исследования рыб Северного бассейна. Сб. науч. тр. ПИНРО. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1993. С. 66-82.
- Митенев В. К., Шульман Б. С. Влияние гидросооружений и водохранилищ на паразитофауну атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Паразитология. 1980. Т. 14. Вып. 2. С. 97-102.
- Митенев В. К., Карасев А. Б. Паразиты лососевых рыб Мурманской области // Мурманск. Изд. ПИНРО, 1995. 91 с.
- Митенев В. К., Карасев А. Б., Шульман Б. С., Бакай Ю. И. Научно-прикладное значение исследований паразитов рыб Северного бассейна // Компл. рыбохоз. исследов. ПИНРО на Северн. басс.: итоги и перспективы. Мурманск, 1991. С. 200-217.
- Митенев В. К., Шульман Б. С. Эколого-географический анализ паразитофауны европейского хариуса *Thymallus thymallus* (L.) (*Thymallidae*) в разных частях его ареала // Вопр. Ихтиологии. 1984. Т. 24, вып. 5. С. 843-854.
- Митенев В. К., Шульман Б. С. Экологические особенности паразитофауны молоди семги *Salmo salar* L. Европейского Севера // Экология и воспроизводство проходных лососевых рыб в бассейнах Белого и Баренцева морей. Сб. науч. тр. ПИНРО. Мурманск, 1985. С. 149-159.
- Митенев В. К., Шульман Б. С. Паразитофауна рыб Баренцева моря. Проходные рыбы // Ихтиофауна и условия ее существования в Баренцевом море. Апатиты, 1986. С. 151-160.
- Никольский Г. В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении ее анализа для зоогеографии // Зоол. журн. 1947. Т. 26, вып. 3. С. 221-232.
- Никольский Г. В. Частная ихтиология. М.: Гос. изд-во «Советская наука», 1950. 436 с.
- Пермяков Е. В., Румянцев Е. А. Паразитофауна лососевых (*Salmonidae*) и сиговых (*Coregonidae*) рыб Онежского озера // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Л., 1984. Вып. 216. С. 112-116.
- Петрушевский Г. К. Материалы по паразитологии рыб Карелии. 2. Паразиты рыб Онежского озера // Учен. зап. Ленингр. гос. педаг. инст. 1940. Т. 30. С. 133-186.
- Полянский Ю. И. Материалы по паразитологии северных морей СССР. Паразиты рыб Баренцева моря // Тр. Зоол. инст. АН СССР. 1955. Т. 19. С. 5-170.
- Решетников Ю. С. и др. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема // М.: Наука, 1982. 248 с.
- Румянцев Е. А. Паразитофауна ряпушки и плотвы озер системы Куйто // Учен. зап. Карельск. педагог. инст. 1964. Т. 15. С. 194-202.
- Румянцев Е. А. Эволюция фауны паразитов рыб в озерах Карело-Кольской лимнологической области (в связи с типологией озерных экосистем) // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 6. С. 527-535.
- Румянцев Е. А., Пермяков Е. В., Дрижаченко Е. Л. Паразитофауна рыб Пяозера // Сб. науч. тр. ВНИИПРХ. М., 1979. Вып. 23. С. 149-171.
- Румянцев Е. А., Пермяков Е. В., Алексеева Е. Л. Паразитофауна рыб Онежского озера и ее многолетние изменения // Сборн. научн. труд. ГосНИОРХ, 1984. Вып. 216. С. 117-133.
- Румянцев Е. А., Иешко Е. П., Шульман Б. С. Фауна паразитов благородных лососей (*Salmo salar*,

- S. trutta*) // Паразитология. 1998. Т. 32, вып. 2. С. 167-175.
- Румянцев Е. А., Иешко Е. П., Шульман Б. С. Формирование фауны паразитов европейского хариуса (*Thymallus thymallus*) // Паразитология. 1999. Т. 33, вып. 2. С. 136-143.
- Шульман С. С., Шульман-Альбова Р. Е. Паразиты рыб Белого моря. М.-Л., 1953. 198 с.
- Шульман С. С. Зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб Советского Союза // В кн.: Основн. пробл. паразитол. рыб. Изд. Ленингр. гос. унив., 1958. С. 184-230.
- Шульман С. С. Паразитофауна рыб Сязозерской группы озер // Тр. Карельск. фил. АН СССР. 1962. Т. 2. С. 173-244.
- Шульман С. С., Рыбак В. Ф. Изменения паразитофауны рыб Пертозера и Кончезера за длительный промежуток времени // Тр. Карельск. фил. АН СССР. 1961. Т. 30. С. 24-54.
- Chubb J. C. The parasite fauna of British freshwater fish // Symp. Brit. Soc. Parasitol. 1970. V. 8. P. 119-144.
- Ergens R., Gussev A. V., Izyumova N. A., Molnar K. Parasite Fauna of Fishes of the Tisa River Basin. Academia: Praha, 1975. 117 p.
- Gansen D., Moen V. Large-seal escapes of farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) into Norwegian rivers threaten natural populations // Can. J. Fisheries and Aquat. Sc. 1991. Vol. 48. No 3. P. 426-428.
- Heggberget T., Johnsen B. O. Infestations by *Gyrodactylus* sp. of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in Norwegian rivers // J. Fish. Biol. 1982. Vol. 21. P. 15-26.
- Ieshko E. P., Shulman B. S. Parasites Atlantic salmon (*Salmo salar*) Teno river system // Rep. semin. fish diseases Norway. Kirkenes, 1996. 12, P. 37-42.
- Ieshko E. P., Shulman B. S., Shurov I. L. Peculiarities of Atlantic salmon parasite fauna (*Salmo salar*) // Rep. semin. fish diseases Norway. Kirkenes, 1996. 12, P. 52-54.
- Johnsen B. O., Jensen A. J. Infestations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, by *Gyrodactylus salaris* in Norwegian rivers // J. Fish. Biol. 1986. Vol. 29. P. 233-241.
- Kennedy C. R. A checklist of British and Irish freshwater fish parasites with notes on their distribution // J. Fish. Biol. 1974. V. 6. P. 613-644.
- Malmberg G. Salmonid transports, culturing and *Gyrodactylus* Infections in Scandinavia // Parasites of Freshwater Fishes of North-West Europe. Petrozavodsk, 1989. P. 88-104.
- Mitenev V., Karasev A. Salmonid parasites in the Kola Peninsula watercourses // Rep. semin. fish diseases Norway. Kirkenes, 1996. 12, P. 48-49.
- Reichenbach-Klinke H. H. Die Parasiten der Donanfische // Arch. Hydrobiol., Suppl. Donanforschung. Stuttgart, 1962. V.27(1). P. 40-56.
- Rokicki J., Kulikowski M. The Differentiation of parasites of grayling *Thymallus thymallus* L. from the rivers in North of Poland // Bull. Scand. Soc. Parasitol. 1995. V. 5, № 2. P. 71.
- Rumyantsev E. A. History of the formation of parasite fauna of fish in water reservoirs in the European Circle of the Arctic Ocean Province // Folia parasitologica (Praha), 1984. V. 31. P. 5-10.
- Jaaskelainen V. Om fiscarna och fisket i Ladoga // Finlands Fisk. 1917. V. 4. P. 249-332.