

МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПАРАЗИТОФАУНЫ СИГОВЫХ (COREGONIDAE) РЫБ СЯМОЗЕРА (ЮЖНАЯ КАРЕЛИЯ)

О. В. НОВОХАЦКАЯ, Е. П. ИЕШКО, Д. И. ЛЕБЕДЕВА

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Антропогенное эвтрофирование и вселение новых видов рыб в 1970–80-е годы привели к существенным изменениям Сямозера и нашли свое отражение в характере заражения сиговых рыб: заметно возросла инвазированность паразитами, развивающимися с участием зоопланктона, снизилась доля видов специфичных для лососевидных рыб. Выявлено, что доминирующими видами в паразитофауне сиговых рыб на настоящий момент являются трематоды *Ichthyocotylurus erraticus*, как это было показано в 50-х годах.

O. V. NOVOKHATSKAYA, E. P. IESHKO, D. I. LEBEDEVA. LONG-TERM DYNAMICS OF THE COREGONID PARASITE FAUNA IN LAKE SJAMOZERO (SOUTHERN KARELIA)

The fish parasite fauna in Lake Sjamozero (Karelia, Russia) has been studied during last 50 years. In the 1970-1980s, the trophic status of the lake changed due to anthropogenic pressure. Eutrophication has led to considerable changes in the parasite fauna of coregonids (vendace *Coregonus albula* (L.) and whitefish *Coregonus lavaretus pallasii* (Val.)). Fish invasion by the parasites which life cycle involves zooplankton increased significantly. The dominant species in the parasite fauna were cestodes *Proteocephalus longicollis* and *Diphyllbothrium dendriticum*. The proportion of salmonid-associated parasites decreased. At present, metacercariae *Ichthyocotylurus erraticus* appear again as the dominant species, like it used to be in the 1950s. On the contrary, species connected with planktonic organisms involved in the life cycle are not prevalent in the parasite fauna.

Введение

Первые ихтиопаразитологические исследования Сямозера были выполнены более 50 лет назад (Шульман, 1962). На примере паразитов практически всех представителей рыбного населения были определены популяционные и биотопические аспекты структуры паразитофауны, разнообразия и численности массовых видов, дана характеристика встречаемости паразитов сиговых рыб, соответствующая мезотрофному статусу водоема.

В 1970–80-е годы произошло существенное изменение трофического статуса водоема, обу-

словленное антропогенным воздействием. При заметном возрастании продуктивности озера изменилась и структура рыбного населения. Если раньше до 40% рыб составляли сиг *Coregonus lavaretus pallasii* (Val.) и ряпушка *Coregonus albula* (L.), то в настоящее время более 80% приходится на вселенца – корюшку *Osmerus eperlanus* (L.) (Стерлигова и др., 2002). Эти изменения привели к существенным перестройкам и в паразитофауне сиговых рыб. Изменилась структура доминирующих видов и возросла зараженность паразитами, развивающимися с участием зоопланктона (Малахова, Иешко, 1977; Решетников, Попова и др., 1982).

В настоящее время, в связи со снижением сельскохозяйственной активности на водосборе Сямозера в 1980-90-е годы, отмечается замедление скорости эвтрофирования водоема (Решетников, 2004). При этом некоторое восстановление численности наблюдается лишь для ряпушки, тогда как популяция сига малочисленна.

Предметом наших исследований стало изучение паразитофауны сиговых рыб в условиях изменений трофического статуса и структуры рыбного сообщества водоема.

Методика и материал

Методом полного паразитологического вскрытия (Быховская–Павловская, 1985) в 2003–2004 гг. обследовано 15 экз. ряпушки и 20 экз. сямозерского многотычинкового сига (количество жаберных тычинок – 44–54). Рыба отлавливалась в южной части озера (Эссойльская губа) при помощи жаберных сетей.

Так же в статье использованы данные из архива лаборатории паразитологии животных и растений КарНЦ РАН.

Поскольку систематика трематод рода *Diplostomum* до настоящего времени до конца не разработана, и в более ранних исследованиях они не определялись, то при анализе данных 2003-2004 года все виды были объединены в р. *Diplostomum*. А так же в связи с тем, что экология цестод *D. dendriticum* и *D. ditremum* сходна, а их видовая идентификация до сих пор затруднительна, мы объединили эти два вида в р. *Diphyllbothrium*.

Результаты

Паразитофауна ряпушки включает 16 видов (табл. 1), представленных следующими систематическими группами: Ciliophora – 3, Cestoda – 2, Trematoda – 6, Nematoda – 2, Crustacea – 3. Из них только 4 вида специфичны для лососевидных рыб – *Diphyllbothrium ditremum*, *Proteocephalus longicollis*, *Ichthyocotylurus erraticus*, *Phyllodistomum conostomum*. Преобладают паразиты, развивающиеся при участии промежуточных хозяев (10 видов), прямой цикл развития имеют 6 видов.

Таблица 1. Паразитофауна ряпушки *Coregonus albula* (L.) озера Сямозера

Вид паразита	Шульман С. С., 1962 (1954-1956)	Малахова, Иешко, 1977 (1973-1975)	1985 (данные из архива лаборатории)	Наши данные, (2003-2004)
<i>Microsporidia</i> sp.	–	–	2/+	–
<i>Capriniana piscium</i>	–	–	32/+	26,7 (0,28)
<i>Trichodina pediculus</i>	–	–	–	13,3 (0,023)
<i>Tripartiella copiosa</i>	–	–	–	6,6 (0,11)
<i>Diplozoon paradoxum</i>	6,6 (0,07)	–	–	–
<i>Discocotyle sagittata</i>	20 (0,8)	72,8 (3,0)	–	–
<i>Triaenophorus crassus</i>	–	8,7 (0,11)	2 (0,02)	–
<i>Diphyllbothrium ditremum</i>	66,6 (2,59)	10,9 (0,24)	2 (0,02)	33,3 (0,47)
<i>Proteocephalus longicollis</i>	20,0 (1,2)	35,9 (0,36)	66,0 (16,38)	73,3 (11,4)
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	26,6 (0,99)	79,4 (8,2)	36,0 (1,22)	93,3 (1,87)
<i>Azygia lucii</i>	–	–	–	6,6 (0,07)
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	93,3 (24,25)	47,8 (1,64)	40 (1,88)	93,3 (11,8)
<i>Tylodelphys clavata</i>	–	4,4 (0,077)	–	6,6 (0,07)
<i>Diplostomum</i> sp.	–	33,7 (1,44)	34,0 (0,64)	–
<i>Diplostomum chromatophorum</i>	–	–	–	46,6 (1,27)
<i>D. gasterostei</i>	–	–	–	86,6 (4,60)
<i>Raphidascaris acus</i> l.	–	40,2 (1,1)	20,0 (0,58)	6,6 (0,07)
<i>Camallanus lacustris</i>	–	8,7 (0,14)	6,0 (0,1)	6,6 (0,07)
<i>Glochidium</i> sp.	–	6,5 (0,4)	–	–
<i>Paraergasilus rylovi</i>	–	–	–	26,7 (0,40)
<i>Ergasilus sieboldi</i>	–	–	–	6,6 (0,07)
<i>Argulus foliaceus</i>	–	–	–	13,3 (0,13)
Всего видов	6	11	10	16
Вскрыто рыб, экз.	15	15	50	15

Среди паразитов со сложным жизненным циклом доминируют *P. longicollis* (73,3/11,4) (здесь и далее в скобках первая цифра – зараженность (%); вторая – индекс обилия – среднее количество особей паразитов на 1 особь хозяина (экз.)), *Ph. conostomum* (93,3/1,87), *I. erraticus* (93,3/11,8), *Diplostomum gasterostei* (86,6/4,60). Из паразитов, имеющих прямой цикл развития, наиболее многочисленны инфузории *Capriniana piscium* (26,7/0,28) и рачки *Paraergasilus rylovi* (27/0,40).

Ряпушка, являясь специализированным планктофагом, инвазируется цестодами *D. ditremum*, *P. longicollis* и нематодой *Camallanus lacustris*. Заражение трематодами *Ph. conostomum* и *Azygia lucii* может происходить при заглатывании церкарий паразитов, а личинки *I. erraticus*, *Tylodelphys clavata*, *D. chromatophorum*, *D. gasterostei* активно проникают в хозяина. Инвазия личинками нематоды *Raphidascaris acus* происходит при поедании бентосных организмов – олигохет.

Паразитофауна сига насчитывает 17 видов (табл. 2). Распределение по систематическим

группам следующее: Мyxosporidia – 1, Ciliophora – 2, Cestoda – 3, Trematoda – 7, Nematoda – 2, Crustacea – 2. Специфичными для лососевидных рыб являются 6 видов – *Henneguya zschokkei*, *D. ditremum*, *Triaenophorus crassus*, *P. longicollis*, *I. erraticus*, *Ph. Conostomum*. И лишь 1 вид узкоспецифичный паразит сигов – *Salmincola extensus*.

Большинство найденных видов (13) имеют сложный жизненный цикл, 4 вида развиваются без смены хозяев. Наиболее часто встречались цестоды *T. crassus* (75/2,6), *D. ditremum* (60/3,95), *P. longicollis* (100/52,45). Высокие показатели заражения характерны как для активно инвазирующих трематод (*Ichthyocotylurus erraticus*, *Tylodelphys clavata*, *D. chromatophorum*, *D. gasterostei*), так и нематоды *R. acus* (55/0,85). Единично отмечены миксоспоридия *H. zschokkei*, инфузории *Capriniana piscium*, *Trichodina pediculus*, трематода *Azygia lucii*, нематода *Camallanus lacustris* и рачок *Argulus foliaceus*. Единственный вид, заражение которым происходит при поедании бентоса это нематода *R. acus l.*

Таблица 2. Паразитофауна сязозерского многотычинкового сига *Coregonus lavaretus pallasi* (Val.).

Вид паразита	Шульман С.С., 1962 (1954-1956)	Малахова, Иешко, 1977 (1973-1975)	1985 (данные из архива лаборатории)	Наши данные, (2003-2004)
<i>Chloromyxum coregoni</i>	6,6 (+)	–	–	–
<i>Henneguya zschokkei</i>	–	1,3 (+)	3,3	5,0 (+)
<i>Capriniana piscium</i>	–	+	+	5,0 (0,04)
<i>Trichodina pediculus</i>	–	–	–	10,0 (0,15)
<i>Discocotyle sagittata</i>	40 (1,24)	7,4 (0,13)	–	–
<i>Triaenophorus crassus</i>	33,3 (0,53)	65,4 (1,2)	76,6 (5,13)	75,0 (2,6)
<i>Diphyllbothrium dendriticum</i>	13,3 (0,13)	70,5 (7,85)	90 (52,2)	–
<i>D. ditremum</i>	13,3 (0,373)	–	–	60,0 (3,95)
<i>Proteocephalus longicollis</i>	40,0 (0,92)	84,6 (41,6)	100 (53,3)	100 (52,45)
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	–	10,3 (0,41)	10 (0,13)	15,0 (0,40)
<i>Azygia lucii</i>	–	–	–	5,0 (0,05)
<i>Crepidostomum farionis</i>	6,6 (2,5)	–	–	–
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	86,6 (19,7)	67,95 (3,2)	86,6 (69,0)	100 (77,50)
<i>Tylodelphys clavata</i>	53,3 (9,6)	–	10 (0,5)	60,0 (1,25)
<i>Diplostomum sp.</i>	40 (1,2)	29,5 (0,92)	76,6 (4,9)	–
<i>Diplostomum chromatophorum</i>	–	–	–	80,0 (4,50)
<i>D. gasterostei</i>	–	–	–	85,0 (5,50)
<i>D. huronense</i>	–	–	–	10,0 (0,20)
<i>Raphidascaris acus l.</i>	–	17,95 (0,45)	60 (2,5)	55,0 (0,85)
<i>Rhabdochona denudata</i>	6,6 (0,06)	–	–	–
<i>Camallanus lacustris</i>	–	6,4 (0,14)	10 (0,2)	10,0 (0,10)
<i>C. truncatus</i>	6,6 (0,06)	3,85 (0,13)	–	–
<i>Acanthocephalus lucii</i>	13,3 (0,13)	–	–	–
<i>Glochidium sp.</i>	13,3 (0,13)	–	3,3 (0,03)	–
<i>Salmincola extensus</i>	–	–	6,7 (0,1)	20,0 (0,65)
<i>Ergasilus sieboldi</i>	–	–	6,6 (0,1)	–
<i>Argulus foliaceus</i>	–	–	–	5,0 (0,05)
Всего видов	14	12	14	17
Вскрыто рыб, экз.	15	78	30	20

Обсуждение

Впервые паразитофауна сига и ряпушки оз. Сямозера была исследована в 1954–1956 гг. (Шульман, 1962). Было выявлено соответственно 6 и 14 видов паразитов (табл. 1, 2). У сига было найдено 8, а у ряпушки – 5 видов паразитов, специфичных для лососевидных. Выраженными доминантами того периода были специфичные для сиговых метацеркарии трематод *Ichthyocotylurus erraticus* и широко распространенные личинки трематод рода *Tylodelphys* и *Diplostomum*. Однако если первый вид в равной степени имел высокие значения зараженности, как для сигов, так и для ряпушки, то последние два регистрировались только у сигов, в силу его большей приуроченности к литоральной зоне озера, характеризующая тем самым различия в экологии хозяев.

В семидесятые годы Сямозеро претерпело серьезные изменения, которые коснулись не только трофического статуса, но и структуры рыбного населения. В этот период у ряпушки и сига было выявлено 11 видов паразитов (Малахова, Иешко, 1977). Помимо обнаруженных ранее паразитов у ряпушки, отмечены новые виды

(табл. 1). В паразитофауне сига впервые зарегистрированы микроспоридии *H. zschokkei* и нематода *C. lacustris*. Отмечается смена доминирующих видов: вместо *I. erraticus* у сига доминируют *D. dendriticum* (70,5/7,85) и *P. longicollis* (84,6/41,6) – виды, связанные в своем жизненном цикле с планктонными организмами, а у ряпушки – *Ph. conostomum* (79,4/8,2).

Эвтрофирование и падение численности сиговых привели к смене видового состава специфичных паразитов. Из паразитофауны сига исчезли *Ch. coregoni* и *C. farionis*, резко сократилась встречаемость моногенеи *D. sagittata*, в то время как впервые были обнаружены *H. zschokkei* и *Ph. conostomum*.

По данным исследований 1985 года (табл. 1, 2) выявленные тенденции изменений паразитофауны сигов в целом закрепились. Происходит дальнейшее сокращение числа специфичных видов – не были обнаружены моногенеи *D. sagittata*. Паразиты, развивающиеся с участием зоопланктона, сохранили доминирующую роль, и зараженность ими достигла максимальных значений. При этом существенно возросла встречаемость активно инвазирующих трематод (табл. 1, рис. 1).

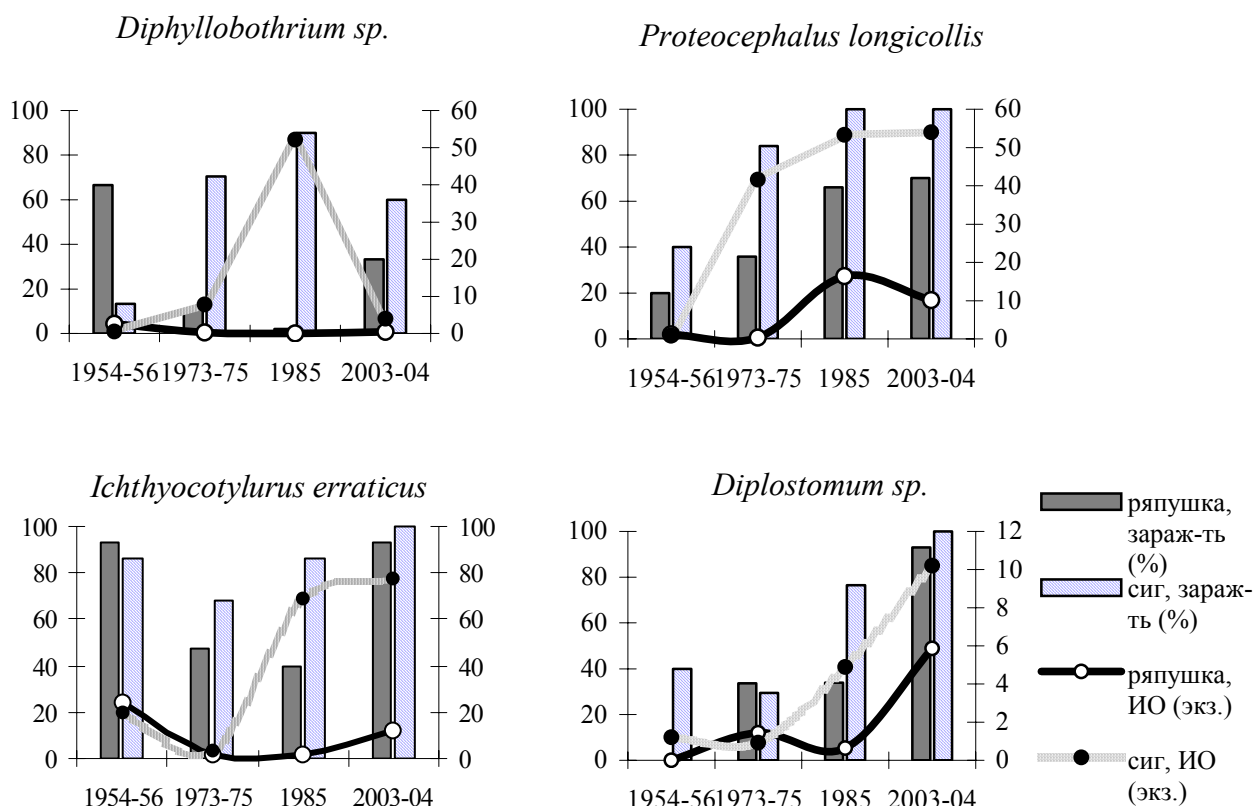


Рис. 1. Динамика зараженности ряпушки и сига паразитами (по оси X – годы исследований; по оси Y – зараженность (%), по второй оси Y – индекс обилия (экз.)).

Анализ изменений паразитофауны ряпушки показал, что в целом имеют место процессы, наблюдаемые для сига. Исходно более бедная по сравнению с сигами фауна специфичных видов сократилась (табл. 2, рис. 2).

Активное эвтрофирование озера Сямозера продолжалось до конца 1980-х гг. (Решетников, 2004), в настоящий момент отмечается снижение антропогенной нагрузки, о чем свидетельствуют и паразитологические данные. Так, зараженность сига цестодами рода *Diphyllobothrium*, по сравнению с данными 1970-80-х гг., снизилась почти в 2 раза (рис. 1). Это свидетельствует о снижении роли планктона в питании сига. Зараженность ряпушки *D. ditremum* изменяется незначительно, однако выявлено снижение зараженности *R. acis l.*

Таким образом, выявлено, что доминирующими видами в паразитофауне сиговых рыб Сямозера, как и в 1950-х годах, вновь стали метацеркарии трематод *Ichthyocotylurus erraticus*. Виды, связанные в жизненном цикле с планктонными организмами, уже не занимают доминирующие позиции. Сохраняются высокие показатели заражения исследованных видов рыб активно инвазирующими трематодами рода *Diplostomum*.

В целом, за период исследований отмечено увеличение видового разнообразия паразитов сиговых рыб за счет включения широкоспецифичных видов. Как у сига, так и у ряпушки были выявлены инфузории *C. piscium*, *T. pediculus*, трематоды *Azygia lucii* и рачки *A. Foliaceus*, что, вероятно, характеризует сходные места обитания сига и ряпушки.

Низкая численность и видовое разнообразие лососевидных рыб Сямозера отражается и на паразитофауне сиговых рыб – у ряпушки за все годы исследований отмечено лишь 6 видов паразитов, приуроченных к лососевидным, у сига – 9 видов. К тому же, отмечается тенденция к снижению доли этих видов в паразитофауне исследованных рыб (рис. 2). Это связано с расширением видового состава за счет включения широкоспецифичных паразитов (большинство эктопаразитических видов) и отсутствия *Discocotyle sagittata* у сига и *Triaenophorus crassus* у ряпушки.

Закключение

Выполненные исследования показали, что в паразитофауне сиговых рыб отмечается тенденция к снижению доли видов паразитов лососевидных рыб. На протяжении всего времени исследований, начиная с 1950-х годов, паразиты лососевидных рыб – цестоды *Diphyllobothrium*, *P. longicollis* и трематоды *I. erraticus*, а так же *T. crassus* у сига и *Ph. conostomum* у ряпушки, остаются постоянными компонентами паразитофауны. Выявлено увеличение видового разнообразия паразитов сиговых рыб Сямозера, главным образом за счет широкоспецифичных видов – простейших и рачков. Что, вероятно, характеризует сходство мест обитания сига и ряпушки.

Можно отметить, что изменения в паразитофауне отражают процессы, происходящие в экосистеме озера в целом.

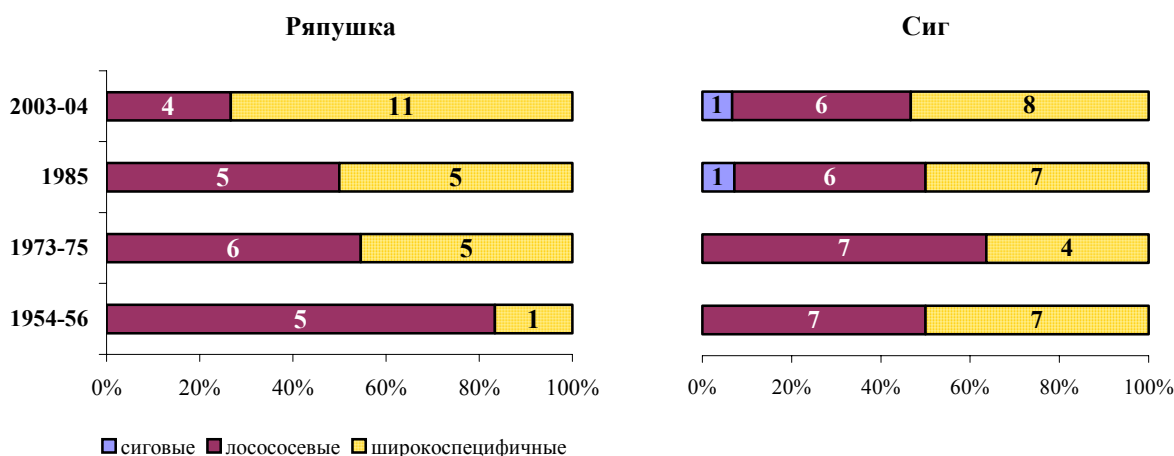


Рис. 2. Соотношение широкоспецифичных видов и приуроченных к лососевидным рыбам в паразитофауне ряпушки и сига озера Сямозера

Выявлена смена доминирующих видов в паразитофауне сиговых рыб. Виды, доминирующие в 70-80-х годах (*T. crassus*, *P. longicollis*, *D. ditremum* у сига и *P. conostomum* у ряпушки) на настоящий момент являются вторыми по численности после *Ichthyocotylurus erraticus*.

Работа проведена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» № 01.0.40-001030.

Литература

Быховская–Павловская И. Е. Паразиты рыб. Руковод. по изучению. Л.: Наука. 1985. 124 с.

Решетников Ю. С., Попова О. А., Стерлигова О. П. и др. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.

Малахова Р. П., Иешко Е. П. Изменение паразитофауны рыб Сямозера за последние 20 лет // Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. 1977. С. 185-199.

Решетников Ю. С. Проблема ре-олиготрофирования водоемов // Вопросы ихтиологии. 2004. Т. 44, №5. С. 709-911.

Шульман С. С. Паразитофауна рыб сямозерской группы озер // Труды сямозерской комплексной экспедиции. Том 2: Ихтиология, гидробиология и паразитология. Петрозаводск, 1962.

Стерлигова О. П., Павлов В. Н., Ильмаст Н. В., Павловский С. А., Комулайнен С. Ф., Кучко Я. А. Эко-система Сямозера (биологический режим, использование). Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2002. 119 с.