



Т. Е. Буторина, О. Ю. Горовая, А. Н. Матвеев, В. П. Самусенок. СОВРЕМЕННАЯ ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКАЯ СИТУАЦИЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ ГОЛЬЦОВ В ОЗЕРАХ ЗА- БАЙКАЛЬСКОГО СЕВЕРА	45
Е. П. Иешко, В. С. Аниканова, Ю. Л. Павлов. ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ЦЕСТОДЫ DITESTOLEPIS DIAPHANA (CHOLODKOWSKY 1906) В ПОПУЛЯЦИИ ОБЫКНО- ВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (SOREX ARANEUS L. 1758) КАРЕЛИИ ...	57
Ю. С. Коротков. ПРОЯВЛЕНИЯ ЗАКОНА ТОЛЕРАНТНОСТИ ШЕЛ- ФОРДА В ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ ТАЕЖНОГО КЛЕЩА IXODES PERSULCATUS (ACARI: IXODIDAE)	65
Д. И. Лебедева, Е. П. Иешко. ФОРМИРОВАНИЕ ФАУНЫ ТРЕМАТОД РЫБ ВОДОЕМОВ ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ (НА ПРИМЕРЕ ЛА- ДОЖСКОГО ОЗЕРА)	68
О. В. Новохацкая, Е. П. Иешко. ФАУНА МИКСОСПОРИДИЙ РЫB СЯМОЗЕРА	75
Е. А. Румянцев. К ИЗУЧЕНИЮ ТИПОЛОГИИ ОЗЕР	80
А. А. Сущук, Л. И. Груздева, Е. П. Иешко. ВОЗДЕЙСТВИЕ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ НА ФИТОПАРАЗИТИЧЕСКИХ НЕМАТОД	84
ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ И НАУЧНЫЕ ПРОЕКТЫ ЛАБОРАТОРИИ ПАРАЗИТОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ И РАСТЕНИЙ ЗА 2005–2008 гг.	89

Труды

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Выпуск 13. Петрозаводск, 2008

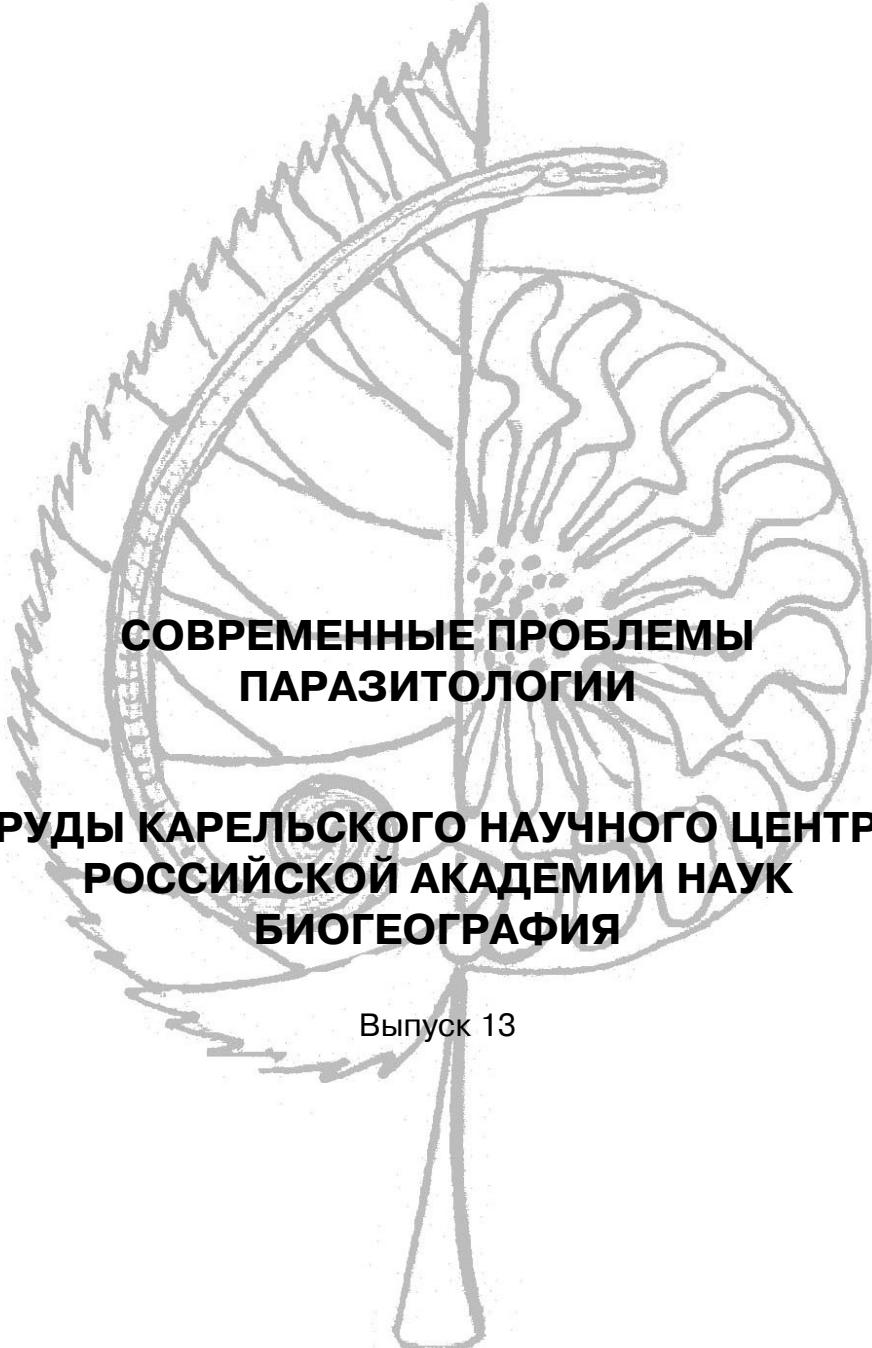
Биогеография

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ПАРАЗИТОЛОГИИ

СОДЕРЖАНИЕ

К 90-ЛЕТИЮ СОЛОМОНА САМУИЛОВИЧА ШУЛЬМАНА – ПАРА- ЗИТОЛОГА, ПРОТОЗООЛОГА, МИРОВОГО АВТОРИТЕТА В ОБ- ЛАСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПАРАЗИТОЛОГИИ	3
В. С. Аниканова, С. В. Бугмырин, Е. П. Иешко. ВЛИЯНИЕ РУБОК ЛЕСА НА ГЕЛЬМИНТОФАУНУ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (SOREX ARANEUS L.)	5
Л. В. Аникиева, Ю. Ю. Барская. МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБ- РАЗИЕ ПАРАЗИТА ЛОСОСЕВИДНЫХ РЫБ ЦЕСТОДЫ PROTEOSERPHALUS LONGICOLLIS (ZEDER 1800) ИЗ СИГА COREGONUS LAVARETUS МАЛЫХ ВОДОЕМОВ НАЦИО- НАЛЬНОГО ПАРКА «ПААНАЯРВИ»	12
Л. В. Аникиева, Е. А. Румянцев. ВОПРОСЫ ФОРМИРОВАНИЯ И ЗООГЕОГРАФИИ ФАУНЫ ЦЕСТОД РЫБ ОЗЕР КАРЕЛИИ	17
Л. А. Беспятова, С. В. Бугмырин, С. Г. Медведев. БЛОХИ (SIPHONAPTERA) МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ КАРЕЛИИ	26
С. В. Бугмырин, Л. А. Беспятова, В. С. Аниканова, Е. П. Иешко. ПАРАЗИТЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПАРКА «ДРУЖБА» (ФИНЛЯН- ДИЯ) И ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА «КОСТОМУКШСКИЙ» (РОССИЯ)	32
С. В. Бугмырин, Л. Ю. Романова, Л. А. Беспятова, Л. А. Буренкова, Ю. С. Ко- ротков, Е. П. Иешко, Г. Г. Карганова. ЗАРАЖЕННОСТЬ IXODES PERSULCATUS SCHULZE (ACARI: IXODIDAE) ВОЗБУДИТЕ- ЛЯМИ БОЛЕЗНИ ЛАЙМА В КАРЕЛИИ	41

Карельский научный центр
Российской академии наук
Институт биологии



**СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ
ПАРАЗИТОЛОГИИ**

**ТРУДЫ КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
БИОГЕОГРАФИЯ**

Выпуск 13

ПЕТРОЗАВОДСК
2008

Труды Карельского научного центра
Российской академии наук

Биогеография

Выпуск 13

Составители: Е. П. Иешко, Л. В. Аникиева

Данный выпуск посвящен памяти широко известного паразитолога с мировым именем, доктора биологических наук С. С. Шульмана, сыгравшего важную роль в формировании российской школы экологической паразитологии. Труды С. С. Шульмана стали основой научного направления, развиваемого различными поколениями сотрудников лаборатории паразитологии животных и растений Института биологии КарНЦ РАН.

Публикуемые статьи посвящены разнообразным аспектам паразитологии: систематике, фаунистике, филогении, эпизоотологии.

Представленные материалы отражают основные проблемы развития паразитологии 21 века: особенности формирования фауны паразитов и влияние основных антропогенных факторов (трансформации лесов и сукцессии водоемов), динамику численности и распределения паразитов в популяции хозяина, морфологическое разнообразие паразитов и устойчивость северных экосистем и др.

От предыдущих сборников лаборатории паразитологии животных и растений настоящий сборник отличается расширением объектов исследования и применением новых методологических подходов.

ISSN 1997-3217

© Карельский научный центр РАН, 2008

**К 90-ЛЕТИЮ
СОЛОМОНА САМУИЛОВИЧА ШУЛЬМАНА –
ПАРАЗИТОЛОГА,
ПРОТОЗООЛОГА, МИРОВОГО
АВТОРИТЕТА В ОБЛАСТИ
ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ
ПАРАЗИТОЛОГИИ**



7 марта 2008 г. исполнилось 90 лет со дня рождения Соломона Самуиловича Шульмана, замечательного биолога, всемирно известного ученого в области паразитологии и протозоологии, памяти которого посвящается этот сборник научных трудов. Соломон Самуилович Шульман – крупный паразитолог, протозоолог, мировой авторитет в области экологической паразитологии, доктор биологических наук.

Соломон Самуилович окончил биологический факультет ЛГУ в 1941 г. по специальности «зоология беспозвоночных, паразитология». Сразу после окончания университета ушел добровольцем на фронт, был трижды ранен. С 1945 по 1950 г. работал младшим научным сотрудником в лаборатории болезней рыб ВНИОРХ. Участвовал в экспедициях на Западную Двину, Дунай, Балтийское море, в Латвию. В 1949 г. он защитил кандидатскую диссертацию на тему «Паразиты рыб Латвийской ССР». С 1950 по 1957 г. работал младшим научным сотрудником, а затем старшим научным сотрудником в лаборатории паразитологии Института биологии КФФ АН СССР. Провел обширные эколого-паразитологические исследования рыб водоемов южной Карелии (бас. р. Шуи, оз. Сямозеро, Шотозеро, Вагатозеро и др.). С 1957 г. он старший научный сотрудник ЗИН АН СССР. В 1965 г. защитил докторскую диссертацию на тему «Миксоспоридии фауны СССР». С 1986 по 1997 – ведущий научный сотрудник Института экологии РАН (Тольятти).

С. С. Шульман внес важный вклад в развитие учения о паразитизме как экологическом явлении, разрабатывал проблемы взаимоотношений паразитических организмов с окружающей средой, специфиности паразитов, использования паразитов как индикаторов для изучения биологии и экологии рыб (локальные стада, миграции и т. д.), зоогеографии и эволюции. Рассматривал паразитизм и смежные с ним формы сожительства (комменсаллизм и мутуализм) с точки зрения путей возникновения паразитизма как многогранного и сложного биологического явления.

С. С. Шульман развил и углубил идеи Беклемишева о системном подходе к изучению паразитов и впервые объединил организменный, популяционный и биоценотический уровни взаимодействия паразита – хозяина. Он разработал методологические и концептуальные подходы к изучению паразитарных систем, выдвинул теоретические положения о принципах классификации паразитарных систем и их месте в биоценозе, рассмотрел механизмы и факторы устойчивости паразитарных систем. Принципиально новый подход к изучению паразитарных систем как системе взаимодействующих популяций (паразита и связанных с жизненным циклом паразита популяций свободноживущих видов) обозначил новый этап в развитии паразитологии.

С. С. Шульман – признанный мировой авторитет в изучении интереснейшей группы животных – миксоспоридий. Он обобщил огромный материал по фауне миксоспоридий, критически

пересмотрел всю систематику, создал определитель мировой фауны миксоспоридий. Им была предложена гипотеза о многоклеточной природе миксоспоридий и сделан существенный вклад в понимание происхождения многоклеточных животных.

С. С. Шульман активно занимался педагогической деятельностью: читал лекции (Калининград, Ярославль, Ереван, Петрозаводск), руководил дипломными работами студентов, подготовил более 50 кандидатов и докторов наук. Ученики С. С. Шульмана работают практически во всех научных учреждениях России и стран бывшего Советского Союза. Созданная С. С. Шульманом школа продолжает и развивает идеи Учителя.

Соломон Самуилович опубликовал более 200 статей и 7 монографий, в том числе:

Паразиты рыб Белого моря. М.; Л., 1953 (в соавт.)

Миксоспоридии фауны СССР. М.; Л., 1966

Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озер Карелии. Л., 1974 (в соавт.)

Проблемы происхождения Metazoa. Теоретические проблемы систематики и филогении животных. Л., 1984

Класс миксоспоридий мировой фауны. Т. 1. Общая часть. СПб., 1997 (в соавт.)

Соломон Самуилович – редактор монографий и сборников статей сотрудников лаборатории паразитологии:

Монографии:

Аникиева Л. В., Малахова Р. П., Иешко Е. П. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л.: Наука, 1983. 166 с.

Румянцев Е. А., Малахова Р. П. Паразиты и болезни рыб Карелии. Петрозаводск, 1983. 136 с.

Румянцев Е. А. Эволюция фауны паразитов рыб. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1996. 186 с.

Аниканова В. С. Кокцидии кроликов, норок и песцов клеточного разведения. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1994. 164 с.

Сборники:

Экология паразитических организмов в биогеоценозах Севера. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1982. 168 с.

Экология паразитических организмов. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1985. 134 с.

Эколо-популяционный анализ паразито-хозяинных отношений. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1988. 182 с.

Эколо-популяционный анализ паразитов и кровососущих членистоногих. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1991. 173 с.

Экологическая паразитология. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1994. 205 с.

ВЛИЯНИЕ РУБОК ЛЕСА НА ГЕЛЬМИНТОФАУНУ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX ARANEUS L.*)

В. С. АНИКАНОВА, С. В. БУГМЫРИН, Е. П. ИЕШКО

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Изучена гельмитофауна обыкновенной бурозубки на разновозрастных вырубках Карелии. Установлено, что изменение растительного покрова на вырубках не оказывает существенного влияния на число видов гельминтов, однако наблюдаются выраженные различия в уровне зараженности хозяина отдельными видами паразитов. Максимальные значения инвазии отмечены у зверьков на молодой вырубке. Структуру гельмитофауны бурозубок формируют виды, относящиеся к разным категориям доминирования. Показано, что структура гельмитофауны бурозубок зависит от возраста вырубок. Выявлено перераспределение видов, формирующих ядро фауны гельминтов. Сделан вывод о том, что видовое разнообразие гельминтов и его структура отражают изменения в численности и доминировании отдельных видов наземных беспозвоночных и позвоночных на вырубках.

V. S. ANIKANOVA , S. V. BUGMYRIN, E. P. IESHKO. FORESTRY IMPACT ON THE HELMINTH FAUNA OF THE COMMON SHREW (*SOREX ARANEUS L.* 1978)

The helminth fauna of the common shrew from sites in Karelia logged at different times was surveyed. Changes in the plant cover in the felled sites was not found to produce any significant effect on the number of helminth species, but parameters of host infection with specific parasite species differed notably. Invasion values were the highest in shrews from a recently felled site. The helminth fauna of the shrew is made up of species belonging to different domination categories. The structure of the helminth fauna depends on the time since logging. A redistribution has occurred among the species forming the core of the helminth fauna. The conclusion is drawn that the species diversity of helminths and its structure reflect changes in the abundance and dominance of certain species of terrestrial invertebrates and vertebrates in felled sites.

Ключевые слова: гельмитофауна, структура, динамика численности, обыкновенная бурозубка, вырубки.

Введение

В последние три столетия рубка леса является основным фактором, определяющим трансформацию естественных природных комплексов северной Европы, в том числе и Карелии (Громцев, Громцев, 2004). Леса, основной биотический компонент наземных экосистем, покрывают почти 70% территории Карелии и имеют ключевое средообразующее значение, определяя состояние наземных фаунистических и флористических комплексов.

Изучение последствий крупномасштабных рубок в Карелии (за последние 50 лет было вы-

рублено приблизительно две трети лесов) выявило значительные изменения таежной среды с неблагоприятным экологическим исходом (исчезновение лесных и болотных первичных сообществ, вымирание редких и уязвимых видов животных и растений, общее ухудшение состояния популяций аборигенных видов и др.). Тем не менее для популяций мелких млекопитающих вырубки выполняют важную функцию стаций переживания, поскольку в них формируются благоприятные условия для размножения, зимовки и расселения микромаммалий (Ивантер, 1975; Ивантер, Макаров, 2001).

Трансформация таежных экосистем, обусловленная рубкой леса, оказывает существенное влияние на структуру и характер ценотических связей. В этой связи можно ожидать, что данные по гельминтофaуне микромаммалий могут быть биологическим тестом для характеристики сукцессии лесных сообществ. Однако целенаправленных исследований в этом направлении не проводилось. Имеются лишь краткие сведения о встречаемости основных видов гельминтов бурозубок на застраивающих гарях и вырубках (Юшков, 1995).

Нами предпринята попытка оценить роль последствия рубок леса на формирование видового состава и численности гельминтов бурозубок среднетаежной подзоны тайги Карелии.

Материал и методика

Исследования проведены в окрестностях д. М. Гомельга, Кондопожский р-н Карелии ($62^{\circ} 04' с. ш., 33^{\circ} 55' в. д.$) на трех разновозрастных вырубках:

Молодая – щучково-полевицевый ивняк, сформировавшийся на месте бывшего березняка разнотравного после концентрированной рубки, прошедшей около 10 лет назад. Общий тип биотопа близок к луговому. Подрост представлен ивой, березой и ольхой. В кустарниковом ярусе преобладает малина обыкновенная. Подстилка тонкая (1–2 см) из отмерших злаков. На вырубке встречаются пни и валежник.

Средняя – щучково-полевицевый березняк, сформировался на месте бывшего сосняка после сплошной рубки, прошедшей около 20 лет назад. Подрост представлен березой и ивой. Подстилка тонкая, образована опадом листвы и остатками отмерших злаков. Встречаются полуразвалившиеся пни и валежник, оставшиеся после рубки древостоя.

Старая – малиново-злаковый сероольшаник, сформировавшийся на месте сосняка после концентрированной рубки, прошедшей 40 лет назад. На вырубке присутствуют ель и осина. Преобладают ольха и рябина; в меньших количествах встречаются береза и ива. Хорошо развитая подстилка образована отмершими вегетативными частями травянистых растений, ветвями и опадом лиственных пород. На вырубке встречаются полуразложившиеся пни и валежник.

Бурозубок отлавливали в июне – августе 1998–2002 гг. Для лова зверьков использовали давилки Геро, которые ставили в одну линию по 5 шт. через 5 м с экспозицией 3 суток. Ловушки осматривали ежедневно. Всего поймано 365 экз. обыкновенной бурозубки. Число зверьков, выловленных в каждом биотопе, составило соответственно 102, 152 и 104.

Осмотр животных, сбор гельминтов выполнены согласно общепринятым методикам. Вид

бурозубок определяли по Ивантер (1976) и Долгову (1985). Гельминтов обрабатывали по Ивашкину и др. (1971). Видовую принадлежность гельминтов устанавливали по определителям (Генов, 1984; Thomas, 1953; Vaucher, 1971). Зараженность бурозубок гельминтами оценивали по экстенсивности инвазии (доля зараженных особей в процентах от общего числа исследованных зверьков) и индексу обилия или средней численности паразитов в исследованных выборках. Количественную оценку доминирования видов в структуре гельминтов осуществляли по Баканову (1987).

Результаты и обсуждение

Обыкновенная бурозубка является самым распространенным полигонным видом мелких млекопитающих лесной зоны Евразии вообще и Карелии в частности. Она обитает в хвойно-листенных лесах с хорошо развитым травостоем. По сравнению с вторичными лесными сообществами ее доля в уловах на разновозрастных вырубках возрастает до 72% от всех выловленных мелких млекопитающих (в лесных биотопах – 46,6%), а также существенно увеличивается и ее численность (5,9 экз. на 100 лов./суток и 2,2 экз. на 100 лов./с., соответственно) (Анканова и др., 2001).

Гельминтофaуна обыкновенной бурозубки на вырубках включает 28 видов трех систематических групп: trematodes – 3, цестоды – 15 и нематоды – 10 видов (табл. 1). Трематоды представлены 3 видами из 3 родов и 2 семейств: Brachylaemidae (1) и Omphalometridae (2), цестоды – 15 видами из 8 родов и 3 семейств: Hymenolepididae (9), Taeniidae (2), Dilepididae (4); нематоды – 10 видами из 9 родов и 6 семейств: Capillariidae (4), Soboliphymidae (1), Strongylooididae (1), Heligmosomatidae (1), Filaroididae (1), Anisakidae (2).

Для 22 видов гельминтов *S. araneus* является окончательным хозяином. Шесть видов гельминтов встречаются на личиночной стадии (цестоды *Dilepis undula*, *Polyacercus lumbrici*, *Cladotaenia globifera*, *Taenia mustelae*, нематоды *Porrocaecum depressum*, *Porrocaecum sp.*). Их окончательными хозяевами служат хищные и воробышные птицы или хищные млекопитающие, представители куньих.

Основу фауны гельминтов обыкновенной бурозубки составляют цестоды (15 видов). Среди них широкое распространение получили *Monocercus arionis*, промежуточными хозяевами которой выступают наземные моллюски 9 родов (Матевоян, 1963; Kisielewska, 1958, 1961), а также *Ditestolepis diaphana*, *Neoskrjabinolepis schaldbini*, личиночные стадии которых инвазируют жесткокрылых, доминирующих в спектре питания зверьков (Kisielewska, 1958; Jourdane, 1975). Остальные виды встречаются реже.

Таблица 1. Гельминтофауна обыкновенной бурозубки на разновозрастных вырубках Карелии (1998–2002 гг.)

Вид гельминта	Молодая вырубка		Средняя вырубка		Старая вырубка	
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
ТРЕМАТОДЫ						
<i>Brachylaemus fulvus</i>	10,8	0,45	22,4	0,49	12,6	0,2
<i>Neogliphe sobolevi</i>	–	–	0,65	0,89	–	–
<i>Rubenstrema exasperatum</i>	8,8	0,16	6,6	0,15	–	–
ЦЕСТОДЫ						
<i>Ditestolepis diaphana</i>	32,4	6,63	36,2	4,4	44,2	4,4
<i>D. tripartita</i>	3,9	0,35	3,9	0,16	1,9	0,02
<i>Spasskylepis ovaluteri</i>	15,7	0,94	21,7	1,04	28,6	0,85
<i>Neoskrabinolepis schaldybini</i>	50,1	2,96	36,2	1,57	46,2	1,98
<i>Lineolepis scutigera</i>	1,96	0,04	6,6	0,15	1,9	0,03
<i>Staphylocestoides stefanskii</i>	10,5	0,15	–	–	–	–
<i>Urocystis prolifer</i>	–	–	4,3	0,2	–	–
<i>Staphylocystis furcata</i>	31,4	2,4	44,7	1,22	30,8	1,35
<i>Vigisolepis spinulosa</i>	14,7	0,46	11,9	0,3	24,0	0,84
<i>Taenia mustelae, larva</i>	0,98	0,01	–	–	–	–
<i>Dilepis undula, larva</i>	4,9	0,06	3,3	0,06	1,9	0,05
<i>Monocercus arionis</i>	74,5	6,27	66,4	5,1	68,2	5,36
<i>Hepatocestus hepaticus</i>	2,94	0,07	–	–	–	–
<i>Polycercus lumbrici, larva</i>	5,2	33,5	2,1	6,9	4,8	0,09
<i>Cladotaenia globifera, larva</i>	1,96	4,8	–	–	–	–
НЕМАТОДЫ						
<i>Capillaria incrassata</i>	13,7	0,43	13,8	0,85	11,5	0,9
<i>C. kutori</i>	24,5	1,17	20,4	0,75	26,0	1,01
<i>Eucoleus oesophagecola</i>	19,6	0,3	21,7	0,54	18,2	0,28
<i>Hepaticola soricicola</i>	1,96	0,02	6,6	0,1	5,8	0,08
<i>Soboliphyme soricis</i>	6,9	0,07	4,6	0,09	14,2	0,14
<i>Parastrongyloides winchesi</i>	77,5	10,4	72,1	15,1	71,1	7,4
<i>Longistriata sp.</i>	93,1	45,6	75,6	35,8	75,0	37,0
<i>Stefanskostrongylus soricis</i>	–	–	–	–	28,5	1,52
<i>Porrocaecum depressum</i>	–	–	1,9	0,006	9,5	0,23
<i>Porrocaecum sp.</i>	0,98	0,01	6,6	0,22	8,65	0,12

Примечание. Прочерк – вид гельминта отсутствует.

К массовым видам нематод относятся представители р. *Longistriata*. Их жизненные циклы осуществляются не только прямым путем вместе с кормом, но и через кожные покровы, а также с участием резервуарных хозяев (дождевых червей), являющихся основой рациона обыкновенной бурозубки (Макаров, 1986). Второе место занимает нематода *P. winchesi*. Большая часть нематод – обычные виды для бурозубок-землероек.

Наименьшее видовое разнообразие свойственно trematodам, жизненные циклы которых проходят с участием наземных моллюсков р. *Zonitoides* (Lewis, 1969). В составе фауны гельминтов бурозубок они занимают второстепенное положение. Наиболее часто у зверьков встречается *B. fulvus*.

На молодой вырубке у обыкновенной бурозубки паразитирует 24 вида гельминтов (85,7% от всех обнаруженных) (табл. 1). Доминируют нематоды р. *Longistriata* и *P. winchesi*, цестоды *M. arionis*, *N. schaldybini*. В категорию субдоминантов входят 3 вида (цестоды *D. diaphana*, *S. furcata* и нематода *C. kutori*). Наиболее многочисленны редкие (6) и очень редкие (11) виды. Отсутствуют trematoda *N. sobolevi*, цестоды *U. prolifer*, нематоды *St. soricis* и *P. depressum*, относящиеся к редким и очень редким видам. Наличие на молодой вырубке спорадического для бурозубок вида цестоды *Cl. globifera* носит случайный характер, так как за десятилетний

период мониторинговых исследований это единственная находка данного паразита у бурозубок, что, вероятно, обусловлено случайнym пребыванием дневных хищных птиц в районе исследования.

Видовой состав гельминтов *S. araneus* на средней вырубке представлен 23 видами, или 82,1% от всех обнаруженных на вырубках видов гельминтов (табл. 1). Доминирующее положение получили те же виды, что и на молодой вырубке. Категория субдоминантов увеличилась до 7 видов. В нее перешли *B. fulvus*, *N. schaldybini*, *E. oesophagecola*. Сохранилась количественная характеристика редких и очень редких видов, но несколько изменился их качественный состав. Не обнаружены в исследованном биотопе такие редкие виды, как цестоды *S. stefanskii*, *H. hepaticus*, *Taenia mustelae*, *Cl. globifera* и нематода *St. soricis*.

На старой вырубке у обыкновенной бурозубки паразитирует наименьшее число видов гельминтов (21), или 75,0% от всех выявленных (табл. 1). В группу доминантов входят 3 массовых на вырубках вида, 7 субдоминантов, остальные виды редкие – 4, очень редкие – 7. Отсутствуют trematoda *N. sobolevi*, *R. exasperatum*, цестоды *St. stefanskii*, *U. prolifer*, *T. mustelae*, *H. hepaticus*, *Cl. globifera*. Только в этом биотопе встречаются все обнаруженные у обыкновенной бурозубки на вырубках виды нематод.

Проведенный нами анализ структуры гельмитофауны позволил выявить основную группировку видов, которая может быть определена как ядро видового состава гельминтов обыкновенной бурозубки. Она включает 19 видов, которые были найдены во всех исследованных биотопах. Из них только 10 видов остаются верными своей категории доминирования (3 вида доминантов, 3 вида субдоминантов, 1 редкий вид и 6 очень редких видов). Наибольшие различия затрагивают категории редких и очень редких видов (20), из которых шесть (*D. tripartita*, *L. scutigera*, *D. undula*, *P. lumbrici*, *C. incrassata*, *H. soricicola* и *Porrocaecum sp.*) встречаются на всех исследованных вырубках. Поскольку эти паразиты в Южной Карелии попадаются изредка, можно предположить, что этот регион является для них северной границей ареала. Именно у редких и очень редких видов гельминтов в наибольшей степени проявляется характерная для паразитов территориальная мозаичность. Они встречаются только там, где есть их промежуточные хозяева. Гельминты, паразитирующие у обыкновенной бурозубки на личиночной стадии, отражают видовое разнообразие птиц и млекопитающих на вырубках. Элиминация из сообщества паразитов таких видов, как *D. undula*, *P. lumbrici*, *C. globifera*, *T. mustelae*, *P. depressum* и *Porrocaecum sp.*, свидетельствует об отсутствии на исследуемой территории окончательных хозяев данных паразитов (Аниканова и др., 2006).

Рисунок 1 демонстрирует соотношение категорий доминирования гельминтов на вырубках разного возраста. Структура сообщества гельминтов на обследованных вырубках неоднородна как в качественном, так и количествен-

ном отношении и изменяется в зависимости от места обитания хозяина. Наблюдается дрейф видов из одной категории в другую на вырубках разного возраста. Наиболее равномерно распределены гельминты по категориям на старой вырубке. Численное постоянство на вырубках сохранили доминанты и очень редкие виды. Изменения затронули категории субдоминантов и редких видов.

Согласно сравнительному анализу показателей зараженности обыкновенной бурозубки массовыми видами гельминтов на разновозрастных вырубках, наибольшие их значения наблюдаются на молодой вырубке. Максимальные значения инвазии характерны для гельминтов, развитие которых проходит с участием резервуарных хозяев либо имеющих прямой жизненный цикл развития (*P. winchesi*, *L. codrus*, *L. didas*).

Максимальные показатели инвазии на молодой вырубке имеют нематоды *P. Longistriata* и *P. winchesi*. Аналогичные данные получены в Республике Коми (Юшков, 1995). По-видимому, в этом биотопе создаются благоприятные условия для развития инвазионных стадий нематод (высокая численность промежуточных хозяев, особенности ландшафта и микроклимата изучаемого биотопа). Анализ спектра питания *S. araneus* показал (Ивантер, Макаров, 2001), что на зарастающей вырубке доля дождевых червей (резервуарных хозяев лонгистриат) составляет 59,4%, что значительно выше, чем во вторичных лесных сообществах (46,5%).

Наибольшее распространение в данном биотопе получила цестода *M. arionis*, а также существенно увеличилась зараженность зверьков trematодой *B. fulvus*. По нашему мнению, инвазия бурозубок этими паразитами связана

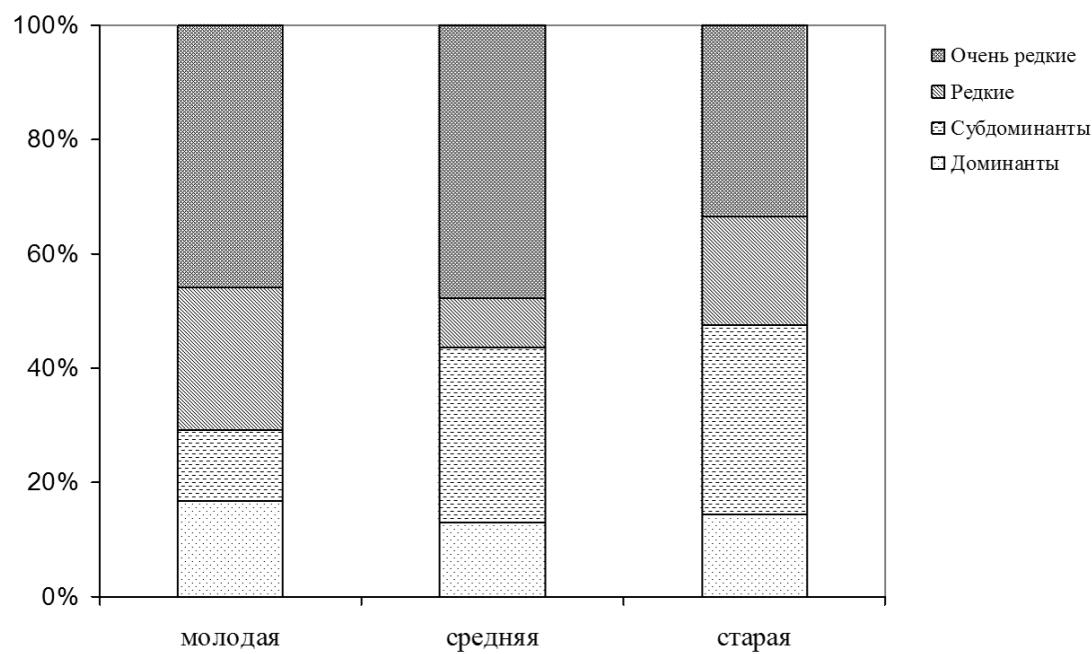


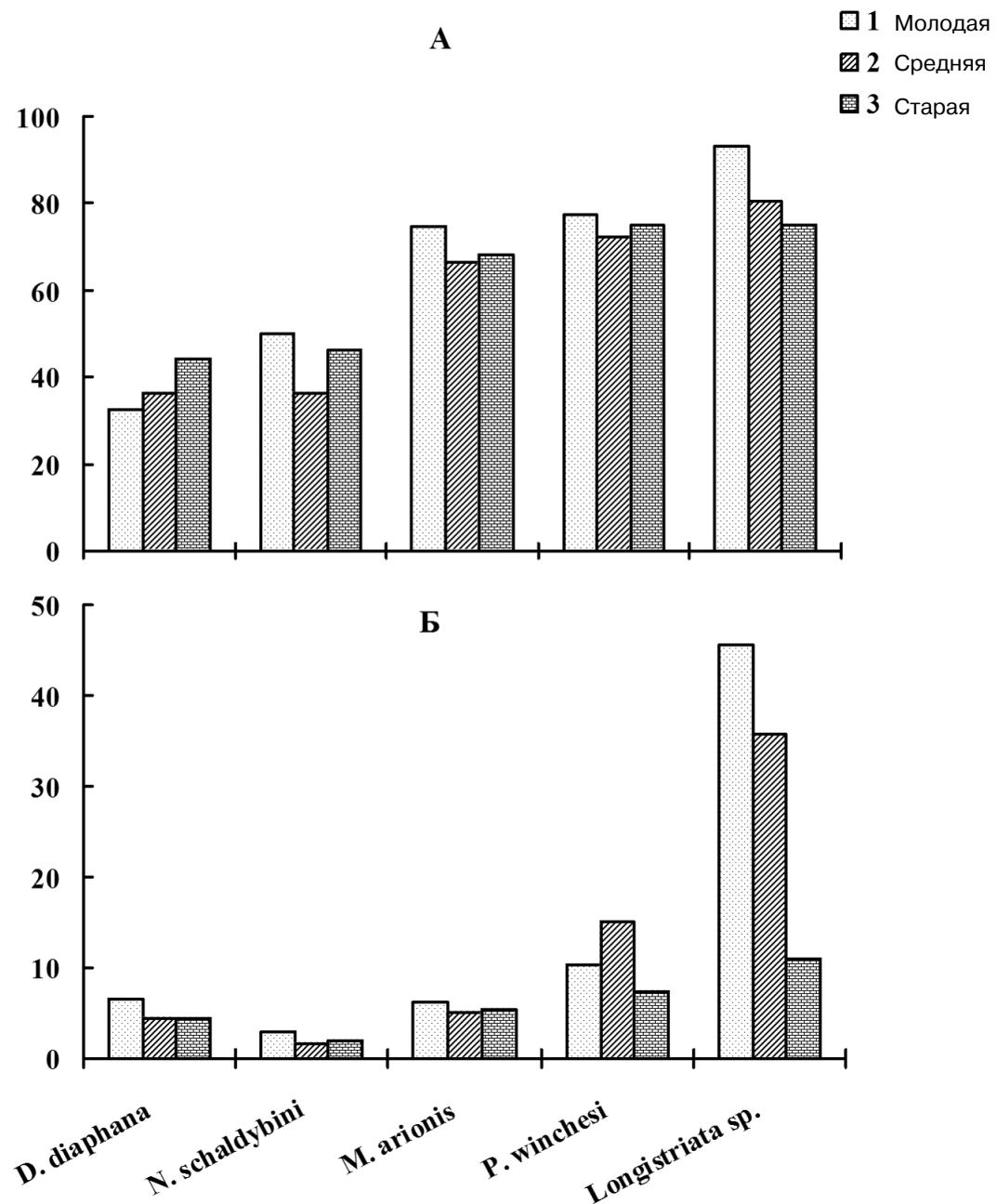
Рис. 1. Структура гельмитофауны обыкновенной бурозубки на разновозрастных вырубках Карелии

с ростом численности моллюсков (промежуточных хозяев этих паразитов) на вырубках по сравнению с лесными биотопами (16,5% и 2,8% соответственно).

Более низкие показатели инвазии имеют *D. diaphana* и *N. schaldbini*. Это обусловлено уменьшением на вырубке доли потребления бурозубками жесткокрылых, являющихся промежуточными хозяевами доминирующих видов цестод, по сравнению с вторичными лесами (44,4% и 57,4%, соответственно). Пищевые связи землероек в природе определяются тремя факторами: наличием кормов, их доступностью и избирательностью питания зверьков (Ивантер, 1975). В условиях широкого пищево-

го разнообразия бурозубки предпочитают определенные виды кормов, однако при сужении их спектра зверьки начинают питаться не предпочтительными видами, а наиболее доступными и массовыми (Ивантер, Макаров, 2001), что в конечном счете и определяет видовой состав и численность гельминтов у хозяев.

По мере застарения молодых вырубок древесными породами у бурозубок наблюдаются изменения показателей встречаемости и численности видов, формирующих ядро фауны гельминтов. Максимальные показатели экстенсивности заражения на молодой вырубке имеют четыре вида гельминтов из пяти (рис. 2, А). Исключение составляет цестода *D. diaphana*.



Несмотря на то что развитие этой цестоды, также как и *N. schaldbini*, проходит с участием жестокрылых, она встречается здесь значительно реже, чем последний, что, видимо, обусловлено различным видовым составом и численностью промежуточных хозяев этих цестод (Kisielewska, 1961; Vaucher, 1971; Jourdane, 1975). На средневозрастной и старой вырубках максимальные показатели зараженности хозяев выявлены у паразитов, циркуляция которых в биотопах осуществляется через беспозвоночных, составляющих ядро рациона зверьков.

Более наглядно на вырубках прослеживаются различия по средней численности массовых видов гельминтов (рис. 2, Б). Отмечена общая тенденция увеличения индекса обилия на молодой вырубке. Максимальные его значения имеют представители р. *Longistriata*. Численность цестод в данном биотопе превышает ее на более старых вырубках незначительно. Только у *P. winchesi* индекс обилия несколько выше на средней вырубке по сравнению с молодой.

Проведенный нами сравнительный анализ показателей зараженности обыкновенной бурозубки видами, формирующими ядро гельминтофагии на вырубках и во вторичных лесных сообществах, выявил некоторые их различия (табл. 2). На вырубках возрастает встречаемость и численность цестоды *M. arionis*, развитие которой проходит с участием наземных моллюсков, и нематоды *P. winchesi*. В то же время наблюдается незначительное снижение зараженности зверьков нематодами р. *Longistriata* и цестодами *D. diaphana* и *N. schaldbini*. Только два вида гельминтов сохранили свою категорию доминирования (нематоды р. *Longistriata* и цестода *D. diaphana*) во всех исследованных биотопах. Остальные виды перешли в другую категорию либо встречались реже (*N. schaldbini*).

Таблица 2. Зараженность обыкновенной бурозубки доминирующими видами гельминтов в лесных сообществах разного типа

Вид гельминта	Вырубки		Вторичные леса (Аниканова и др., 2001)	
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
<i>D. diaphana</i>	37,4	5,01	49,4	4,5
<i>N. schaldbini</i>	43,0	2,08	56,9	10,7
<i>M. arionis</i>	69,3	5,49	52,0	4,7
<i>P. winchesi</i>	72,9	11,5	38,5	5,2
<i>Longistriata</i> sp.	80,4	38,9	96,6	42,2

Исходя из изложенного, можно сказать, что все паразитирующие у обыкновенной бурозубки виды гельминтов имеют свои присущие только им особенности прохождения жизненных циклов на отдельно взятой вырубке, которые определяются комплексом существующих там условий, действующих как непосредственно на паразита, так и на его промежуточных хозяев.

Таким образом, полученные нами данные свидетельствуют о том, что изменение растительного покрова вырубок не оказывает существенного влияния на видовое разнообразие сообществ гельминтов у обыкновенной бурозубки, однако наблюдаются выраженные различия в численности видов. Структура гельминтофагии неоднородна как в качественном, так и в количественном отношении и изменяется в зависимости от места обитания хозяина. Наблюдается дрейф видов из одной категории в другую. Паразиты как интегрированный показатель состояния наземных биоценозов четко демонстрируют изменения в численности и доминировании отдельных видов наземных беспозвоночных и позвоночных. В результате у обыкновенной бурозубки при незначительном увеличении видового разнообразия гельминтов почти вдвое возрастает численность отдельных видов, происходит перераспределение показателей зараженности видов, формирующих ядро гельминтофагии. Максимальные значения инвазии характерны для нематод, развитие которых проходит с участием резервуарных хозяев либо имеющих прямой жизненный цикл, а также для цестод, промежуточные хозяева которых играют ведущую роль в рационе питания обыкновенной бурозубки. Вырубки с их постоянно изменяющимся растительным покровом, большой захламленностью древесными отходами и высокой численностью различных видов беспозвоночных представляют собой специфические биотопы, в которых реализуется режим наибольшего благоприятствования для систем «паразит – хозяин», сочленами которых являются обыкновенная бурозубка и ее гельминты.

Работа выполнена при финансовой поддержке ФЦП «Исследования и разработки по приоритетным направлениям научно-технологического комплекса России на 2007–2012 годы» (№ 02.512.11.2171).

Литература

- Аниканова В. С., Беспятова Л. А., Бугмырин С. В., 2001. Паразиты обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) Южной Карелии // Экологопаразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 78–85.
- Аниканова В. С., Иешко Е. П., Бугмырин С. В., 2006. Гельминтофауна бурозубок разновозрастных вырубок Карелии // Фауна, биология, морфология и систематика паразитов. М. С. 8–10.
- Баканов А. И., 1987. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Борок: ВИНИТИ. 64 с.
- Генов Т., 1984. Хелминти на насекомоядните бозайници и гризачите в България. София: Изд-во БАН. 348 с.
- Громцев А. Н., Громцев Н. А., 2004. Влияние приграничного положения региона на эколого-экономическую ситуацию // Экономика Северо-Запада: проблемы и перспективы развития. Петрозаводск. З (21). С. 57–60.

- Долгов В. А., 1985. Бурозубки Старого света. М.: МГУ. 221 с.
- Ивантер Т. В., 1976. Краинометрия и одонтология обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) // Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. С. 50–59.
- Ивантер Э. В., 1975. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 246 с.
- Ивантер Э. В., Макаров А. М., 2001. Территориальная экология землероек-бурозубок (Insectivora, *Sorex*). Петрозаводск. 270 с.
- Ивашин В. М., Контримавичус В. Л., Назарова Н. С., 1971. Методы сбора и изучения гельминтов наземных млекопитающих. М.: Наука. С. 44–57.
- Макаров А. М., 1986. О летнем питании обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) // Экология наземных позвоночных Северо-Запада. Петрозаводск. С. 53–64.
- Матевосян Е. Н., 1963. Дилепидоидеа – ленточные гельминты домашних и диких животных. М. 685 с. (Основы цестологии. Т. 3.)
- Юшков В. Ф., 1995. Фауна Европейского Северо-Востока России // Гельминты млекопитающих. Т. III. СПб.: Наука. 202 с.
- Jourdane J., 1975. Variations biogéographiques des hôtes intermédiaires dans les cycles d' *Hymenolepis* (Cestoda) Parasites de Soricides // Acta Parasit. Polon. Vol. 23, N 20. P. 247–251.
- Kisielewska K., 1958. The life cycle of *Choanotaenia crassiscolex* (Linstow, 1890) (Dilepididae) and some data relations the formation of cysticercoids // Bull. Acad. Pol. Sci. Vol. 2. P. 2.
- Kisielewska K., 1961. Circulation of tapeworms of *Sorex araneus* L. in biocenosis of Bialoweza National Park // Acta Parasitol. Polon. Vol. 9. P. 331–396.
- Lewis J., 1960. Studies on the Life History of *Brachylaemus oesophagei* Schaldybin, 1953 (Digenea; Brachylaemidae) // J. Helmintology. Vol. 3. P. 79–98.
- Thomas R. J., 1953. On the Nematode and Trematode parasites of some small mammals from the Inner Hebrides. // J. Helminth. Vol. 27, N 3/4. P. 119–128.
- Vaucher C., 1971. Les Cestodes parasites des Soricidae d'Europe Etude anatomique, revision taxonomique et biologie // Rev. Suisse de Zool. Vol. 78, N 1. P. 1–113.

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПАРАЗИТА ЛОСОСЕВИДНЫХ РЫБ ЦЕСТОДЫ **PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS (ZEDER 1800)** ИЗ СИГА COREGONUS LAVARETUS МАЛЫХ ВОДОЕМОВ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ПААНЯЯРВИ»

Л. В. АНИКИЕВА, Ю. Ю. БАРСКАЯ

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Изучена морфологическая изменчивость признаков *P. longicollis*, принадлежащих к двум несвязанным функциональным системам цестод: прикрепительной (сколекс, присоски) и трофико-репродуктивной (стробила и ее внутренние структуры). Выявлен полиморфизм по форме сколекса и форме апикальной присоски. Установлен низкий уровень варьирования количественных признаков. Выявленные особенности морфологической изменчивости *P. longicollis* сопоставлены с гидробиологической характеристикой водоемов и биологическими особенностями хозяина – малотычинкового сига *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin).

L. V. ANIKIEVA, J. J. BARSKAJA. A MORPHOLOGICAL DIVERSITY CESTODE *PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS* (ZEDER 1800) IN SMALL LAKES OF THE PAANAJARVI NATIONAL PARK

Morphological variability *P. longicollis* was studied. Polymorphism of the form scolex and the form apical suckers was revealed. The low level of a variation of quantitative traits was established. The revealed features of morphological variability *P. longicollis* was compared to the hydrobiological characteristic of lakes and biological features of the host – *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin).

Ключевые слова: цестоды, малотычинковый сиг, малые водоемы, морфологическая изменчивость.

Цестоды рода *Proteocephalus* – широко распространенная группа паразитов пресноводных рыб Голарктики. Несмотря на то что идентификации протеоцефалид, в последнее время посвящено много работ, систематика группы остается сложной. В пределах рода насчитывается от 56 (Фрезе, 1965) до 91 вида (Schmidt, 1986) и большое количество видов, имеющих неясное систематическое положение. Описание морфологии многих даже широко распространенных видов основано на небольшом числе экземпляров. Согласно последней ревизии в Европе обитает 11 видов цестод этого рода (Scholz, Hanzelova, 1998).

P. longicollis (Zeder 1800) занимает особенное место в составе рода как представитель

арктического фаунистического комплекса с необычайно широким кругом хозяев, в число которых входят рыбы разных эволюционных и экологических групп. Основные хозяева – рыбы семейств лососевых и сиговых. В последнее время установлено, что паразит часто встречается у европейской корюшки *Osmerus eperlanus* L. (Аникиева, 1998).

В. И. Фрезе и Б. Е. Казаков (1968) впервые выделили гостальные формы *P. longicollis* из сига и ряпушки, которые различались размерами стробилы и числом семенников. Е. П. Иешко и Л. В. Аникиева (1980) изучили характер изменчивости отдельных признаков *P. longicollis* (размеров сколекса, присосок, числа семенников и длины стробилы) из сигов и ряпушки озер

Карелии и показали, что морфометрические показатели гельминта зависят от экоформы хозяина и условий водоема.

Популяционная морфология *P. longicollis* наиболее подробно изучена в малых водоемах Карелии, населенных крупной формой ряпушки. Показано, что вид полиморфен по признакам формы сколекса, половозрелых члеников и яичника (Аникиева и др., 2005). Популяционная структура вида *P. longicollis*, формируемая в ареале европейской ряпушки, представляет собой комплекс фенотипически сходных популяций. Локальные популяции гельминта сходны по признакам органов прикрепления (частотам встречаемости вариаций формы сколекса) и различаются по трофико-репродуктивным признакам (числу и частотам встречаемости вариаций формы половозрелых члеников и лопастей яичника). Различия в фенотипической изменчивости цестоды отражают особенности популяционных процессов паразита – *P. longicollis* и хозяина – ряпушки *Coregonus albula* в озерах Карелии (Аникиева, 2008).

Целью настоящего исследования явилось изучение морфологического разнообразия цестоды *Proteocephalus longicollis* из сига *Coregonus lavaretus*, обитающего в малых водоемах национального парка «Паанаярви» – Верхний и Нижний Нерис.

Малые водоемы национального парка «Паанаярви» – Верхний и Нижний Нерис – относятся к водным экосистемам, сформировавшимся вскоре после окончания оледенения. Они сохранили в неприкосновенности рыбное население, что является в настоящее время большой редкостью. Озера принадлежат к голарктической провинции, европейскому округу, бассейну Белого моря и лесотундровой зоне (Берг, 1949). Это небольшие олиготрофные водоемы площадью менее 1 км², соединенные между собой протокой, а в дальнейшем рекой Нерес, впадающей в р. Олангу. Озера глубокие (15–20 м), воды чистые с высокой прозрачностью. Основу планктонного комплекса составляют широко распространенные в озерах Карелии представители северной фауны. В макрозообентосе озер преобладают личинки хирономид и двусторчатые моллюски. Ихтиофауна озер бедна в видовом отношении и представлена 4 видами: малотычинковый сиг *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin), голец – *Salvelinus alpinus* (L.), форель – *Salmo trutta* L., гольян – *Phoxinus phoxinus* (L.). Основу численности рыбного населения составляют сиги с числом жаберных тычинок от 18 до 22 (в среднем 19) (Стерлигова и др., 2005).

Материал и методы

Материалом послужили тотальные препараты из половозрелых цестод, собранных в октябре 2006 г. Морфологическую изменчивость *P. longicollis* изучали по признакам, принадле-

жащим к двум несвязанным функциональным системам цестод: прикрепительной (сколекс) и трофико-репродуктивной (стробила и внутренние структуры). Выявляли дискретность у трех признаков: формы головного конца и апикальной присоски, характеризующих прикрепление и сенсорность, и формы половозрелых члеников, характеризующей тип стробилы. Название каждого признака кодировалось буквенными символами, составленными из начальных букв латинского названия признака, вариации обозначены кодом признака и порядковым номером вариации. По частоте встречаемости вариации признаков были ранжированы по классам, которые принадлежали к пяти категориям: от 1 до 10% – редкие (I класс), 11–30% – малочисленные (II класс), 31–50% – обычные (III класс), 51–70% – субдоминирующие (IV класс) и более 71% – доминирующие (V класс) (Ларина, 1990). Из морфометрических признаков анализировались пластические (ширина сколекса, диаметр боковых присосок, диаметр апикальной присоски, длина и ширина половозрелых члеников, длина бурсы цирруса, яичника и стробилы), 1 счетный (число семенников) и 1 относительный (отношение длины бурсы к ширине членика). Всего было учтено 25 экз. половозрелых цестод. Статистическая обработка выполнена стандартными методами (Лакин, 1990). Уровень изменчивости показателей признаков определяли по шкале С. А. Мамаева (1972).

Материалы по морфологической изменчивости *P. longicollis* из сига оз. Нерис были сопоставлены с данными по морфологии цестоды из озер Карелии: Каменного, Кимас (бас. Белого моря), Онежского и Сямозера (бас. Балтийского моря) (Аникиева и др., 1983; Аникиева, 2000). Значимость различий и их величину определяли по критерию Стьюдента (*t*) и *F* критерию. Для вычисления индекса Сьеренсена – Чекановского (*Cj*) и построения дендрограмм сходства выборок использовали программу Биодив.

Результаты и обсуждение

В результате проведенных исследований выделено 2 вариации формы сколекса: ланцетовидная *Sc1* и вздутая *Sc2* – и 2 вариации формы апикальной присоски: с апикальным углублением *As1* и без апикального углубления *As2* (рис. 1). Взутая форма сколекса обнаружена у 60% особей, ланцетовидная – у 40%. По частотам встречаемости взутая форма сколекса отнесена к доминирующей, ланцетовидная – к обычной. Вариация *As1* обнаружена у 64% особей, *As2* – у 36%. По сочетанию двух признаков (формы сколекса и формы апикальной присоски) установлено 3 фенотипа: *Sc1A1*, *Sc2A2* и *Sc2A1*. Первые два фенотипа встречались с частотой 40 и 36% и отнесены к обычным, третий – к малочисленным – 24%.

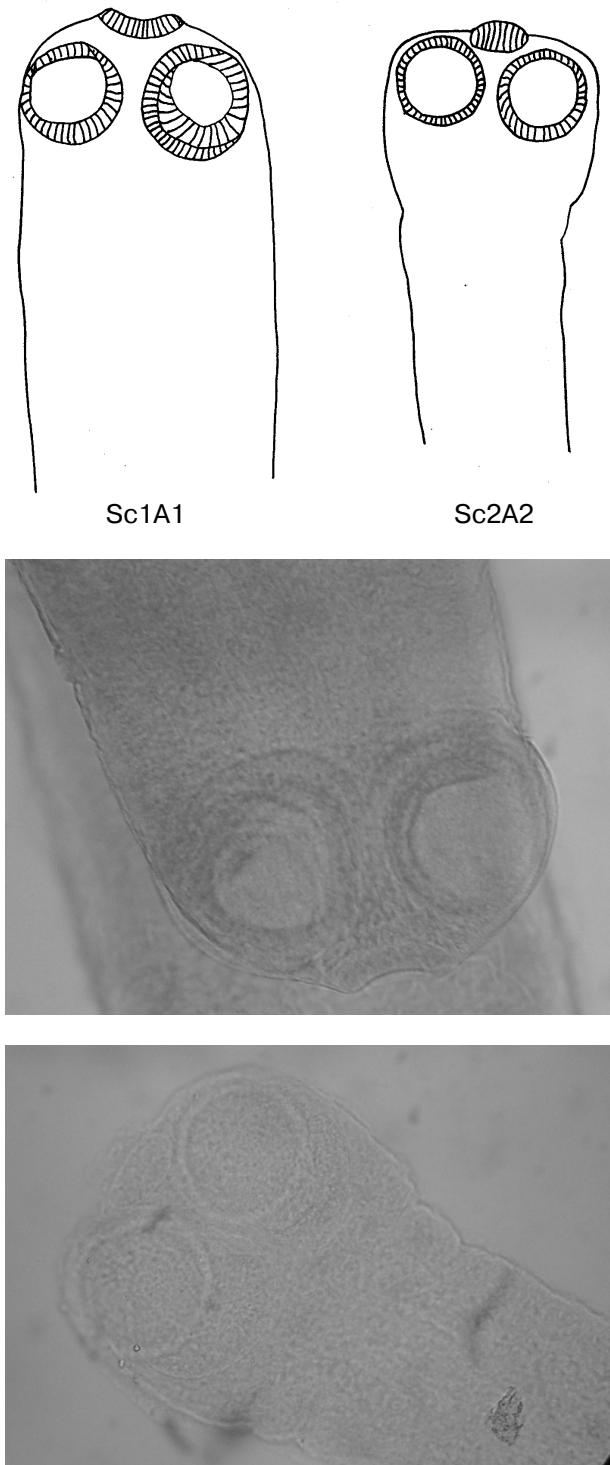


Рис. 1. Форма сколекса и апикальной присоски *Proteocephalus longicollis*

У *P. longicollis* из сига Онежского озера ранее нами было выделено 4 вариации формы сколекса (Аникиева, 2000), которые можно сгруппировать как ланцетовидная (сколекс без шейного расширения) и вздутая (ширина сколекса превышает ширину шейки). Фенотипы с ланцетовидной формой сколекса составили 40% онежской популяции, вздутой – 60%. Сопоставление полученных нами данных из озер

Нерис и Онежского по форме сколекса показало, что уровень и характер изменчивости этого признака у сиговой экоформы *P. longicollis* из разных озер сходны. Полиморфизм апикальной присоски *P. longicollis* нами выявлен впервые.

Половозрелые членики *P. longicollis* из сига озер Нерис имели только одну форму: короткую широкую – P1. Эта вариация ранее была обнаружена у цестод из сигов оз. Онежского и форели водоемов Словакии. Однако наряду с короткой и широкой формой члеников стробилии цестод из Онежского озера и озер Словакии были сформированы и другими вариациями формы члеников: квадратной и удлиненной (Аникиева, Доровских, 2001; Hanzelova et al., 1995). Меньшее число вариаций формы половозрелых члеников *P. longicollis* было обнаружено у ряпушки в оз. Кимас (бассейн Белого моря), чем в Онежском озере (Аникиева, 2008). Одна форма члеников из четырех, зарегистрированных у паразита окуня *P. percae* в разных точках ареала, отмечена в озерах Кольского полуострова (Аникиева, 2004).

Морфометрические признаки *P. longicollis* из сига озер Нерис характеризовались разнообразными показателями изменчивости (табл. 1). Признаки головного конца (3 признака) составили группу с низким уровнем изменчивости (7–12%). В группу со средним уровнем изменчивости (13–20%) вошли 6 признаков (длина и ширина половозрелых члеников, число и размеры семенников, длина бурсы цирруса и ее отношение к ширине членика). Два признака (размах лопастей яичника и высота лопастей яичника) относились к повышенному уровню изменчивости (21–30%) и один признак – длина стробилии – к высокому (50%). Невысокие коэффициенты асимметрии и эксцесса отражали нормальный тип распределения показателей признаков.

Диапазон изменчивости морфометрических признаков *P. longicollis* из сига озер Нерис по сравнению с данными из сига других озер Карелии оказался относительно широким (табл. 2). Только два признака цестод из озер Нерис (диаметр боковых и апикальной присосок) отличались более узким интервалом значений между их минимальными и максимальными показателями. Пластические признаки *P. longicollis* в оз. Нерис имели меньшие средние размеры и уровень варьирования показателей, чем в сигах других водоемов. Наиболее близкие показатели признаков прикрепления установлены между цестодами из озер Нерис и Каменного (рис. 2). Максимальные различия в размерных показателях выявлены между цестодами из озер Нерис и Онежского. Дендрограмма сходства, построенная отдельно для признаков прикрепления и трофико-репродуктивных признаков *P. longicollis*, выявила различия в характере варьирования признаков, принадлежащих к разным функциональным системам.

Таблица 1. Морфометрические показатели *Proteocephalus longicollis* из сига озер Нерис, мкм

Признаки	Пределы	$M \pm m$	CV	δ	Эксцесс	Асимметрия
Ширина сколекса	182–268	224 ± 6	12	26	-0,7	-0,4
Диаметр боковых присосок	74–97	88 ± 1,6	7	6	0,1	-0,4
Диаметр апикальной присоски	46–68	57 ± 1,7	12	7	-0,5	-0,4
Длина членика	340–570	415 ± 16	16	89	-0,1	0,9
Ширина членика	330–353	520 ± 21	17	89	-0,3	-0,4
Число семенников	31–60	45 ± 1,7	16	7	-0,1	0,1
Диаметр семенников	40–68	48 ± 1,6	15	7	4,0	1,7
Длина бурсы цирруса	160–274	200 ± 7,6	16	32	0,1	1
Размах крыльев яичника	200–484	328 ± 16	21	70	0,3	0,1
Высота яичника	57–143	84 ± 6	29	24	1,4	1,5
Отношение длины бурсы цирруса к ширине членика	0,3–0,54	0,4 ± 0,01	15	0,1	1,0	0,8
Длина стробилы, см	0,9–4	2,1 ± 0,3	50	1,0	-0,1	0,9

Таблица 2. Некоторые морфометрические показатели цестоды *Proteocephalus longicollis* из сигов озер Карелии (по: Аникиева и др., 1983)

Признаки	Нерис	Сямозеро	Кимас	Каменное	Выгозеро	Онежское
Ширина сколекса	182–268	108–280	182–208	177–312	200–270	160–370
Диаметр боковых присосок	74–97	58–103	63–91	63–131	86–110	74–165
Диаметр апикальной присоски	46–68	23–69	34–51	40–97	34–57	34–114
Число семенников	31–60	35–67	46–58	46–113	44–54	43–87
Длина бурсы цирруса	160–274	200–256	210–248	200–294	270–306	226–340
Отношение длины бурсы цирруса к ширине членика	0,3–0,54	0,3–0,5	0,5	0,25–0,3	0,3	0,3–0,5

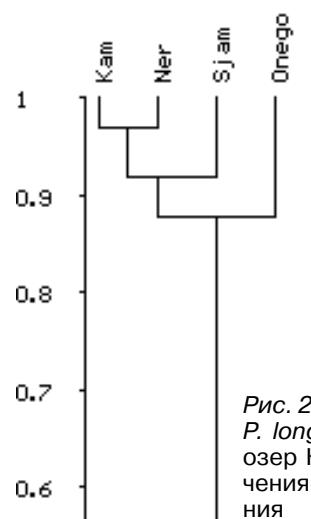


Рис. 2. Дендрограмма сходства *P. longicollis* из сига некоторых озер Карелии по средним значениям прикрепления



Рис. 3. Дендрограмма сходства *P. longicollis* из сига озер Нерис и Онежского по дисперсии значений прикрепления

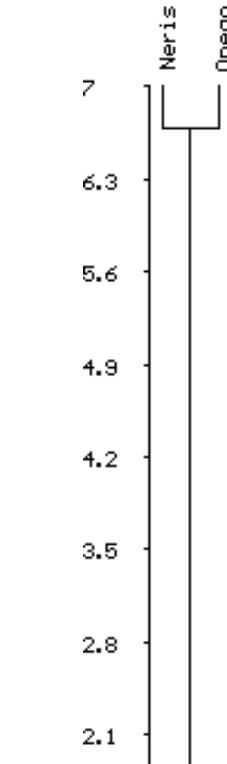


Рис. 4. Дендрограмма сходства *P. longicollis* из сига озер Нерис и Онежского по дисперсии значений трофико-репродуктивных признаков

мам. Нами показано, что признаки прикрепления *P. longicollis* из одного и того же вида хозяина – сига, обитающего в разных водоемах, более сходны, чем трофико-репродуктивные признаки ($C_j = 0,4$ против $-6,6$) (рис. 3, 4). По среднему числу семенников (счетный признак) цестоды из озер Нерис были сходны с цестодами из оз. Кимас и отличались от цестод из других водоемов. К важнейшим систематическим признакам цестод рода *Proteocephalus* принадлежит отношение длины бурсы к ширине членика. Этот признак тесно связан с шириной членика и размахом крыльев яичника. Средние значения этого признака и дисперсия в озерах Нерис и Онежском были сходны. Коэффициент сходства Сьеренсена – Чекановского средних значений всех признаков цестод из сигов разных озер был высоким ($C_j = 0,83–0,92$).

Очевидно, что выявленные особенности морфологической изменчивости *P. longicollis* в

озерах Нерис связаны с условиями водоемов и биологическими особенностями сига. Малые водоемы национального парка «Паанаярви» уникальны. По шкале трофности они относятся к α - и β -олиготрофным. Озера сохранили

последниковое сообщество рыб, что редко для Карелии. Малотычинковый сиг озер Верхнее и Нижнее Нерис – бентофаг с узким спектром питания. Ведущими группами в пищевом спектре сига являются личинки ручейников и поденок, моллюски (Ильмост и др., 2003). Сиг имеет относительно мелкие размеры и рано созревает. Самцы созревают в возрасте 2+ при длине 24 см, самки – 3+ при длине 33 см. В структуре стада доминируют рыбы в возрасте 2+ длиной 20–27 см, массой 70–240 г (Стерлигова и др., 2005).

В целом полученные нами результаты позволяют охарактеризовать *P. longicollis* из сига малых водоемов национального парка «Паанаярви» как группировку со специфическим набором качественных признаков и невысоким уровнем вариирования количественных признаков. Требует объяснения и дополнительных исследований факт обнаружения половозрелых цестод в октябре, поскольку известно, что для гостальной формы *P. longicollis* из сига характерен годичный цикл развития с осенним заражением рыбы и весенным созреванием цестод и продуцированием яиц. Имеющиеся в нашем распоряжении материалы позволяют предположить, что *P. longicollis* в озерах Нерис отличается не только морфологическим своеобразием, но обладает и биологическими особенностями.

Северные экосистемы, сформировавшиеся в суровых климатических условиях, с низкой продуктивностью и ограниченным составом гидробионтов уязвимы и нестабильны (Решетников, 1980). Их изучение необходимо для выявления закономерностей начальных этапов формирования и становления фауны водных экосистем, образовавшихся после деградации ледового покрова. Цестоды как существенные компоненты наземных и водных сообществ, жизнь которых тесно связана с особенностями хозяев, могут характеризовать специфические черты формирования фауны.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга» (2009–2011).

Литература

- Аникиева Л. В., 1998. Цестоды рода *Proteocephalus* из корюшки *Osmerus eperlanus* // Паразитология. Т. 32, вып. 2. С. 134–140.
- Аникиева Л. В., 2000. Популяционная морфология цестод рыб (на примере рода *Proteocephalus*: *Proteocephalidae*): Дис. ... докт. биол. наук. М. 73 с.
- Аникиева Л. В., 2005. Фенотипическая изменчивость паразита окуня – цестоды *Proteocephalus percae* (Muller, 1780) (*Proteocephalidae*) в разных частях видового ареала // Паразитология. Т. 39, вып. 5. С. 386–396.
- Аникиева Л. В., 2008. Популяционная изменчивость *Proteocephalus longicollis* (Cestoda: *Proteocephalidae*) из европейской ряпушки *Coregonus albula* L. озер Карелии // Паразитология. Т. 42, вып. 1. С. 3–12.
- Аникиева Л. В., Доровских Г. Н., 2001. Фенотипическая изменчивость *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) из обыкновенного голыня (*Phoxinus phoxinus*) // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 58–63.
- Аникиева Л. В., Малахова Р. П., Иешко Е. П., 1983. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л.: Наука. 168 с.
- Аникиева Л. В., Харин В. Н., Спектор Е. Н., 2004. Полиморфизм и структура популяции *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Cestoda: *Proteocephalidae*) из европейской ряпушки *Coregonus albula* L. // Паразитология. Т. 38, вып. 5. С. 438–447.
- Берг Л. С., 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л. Т. 3. С. 1195–1315.
- Иешко Е. П., Аникиева Л. В., 1980. Полиморфизм *Proteocephalus exiguis* – массового паразита сиговых рыб // Паразитология. Т. 14, № 5. С. 422–426.
- Ильмост Н. В., Хренников В. В., Шустов Ю. А., 2003. Питание малотычинкового сига *Coregonus lavaretus* малых водоемов национального парка «Паанаярви» // Тр. Карельского НЦ РАН, сер. Б, биология. Вып. 3. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 139–140.
- Лакин Г. Ф., 1990. Биометрия. М.: Высшая школа. 352 с.
- Ларина Н. И., 1990. Каталог фенов, как материал для изучения изменчивости // Сб. докл. IV Всесоюз. совещ. по фенетике природных популяций. М.: Наука. С. 154–155.
- Мамаев С. А., 1972. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука. 283 с.
- Решетников Ю. С., 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука. 300 с.
- Стерлигова О. П., Китаев С. П., Павловский С. А., Кучко Я. А., 2005. Малые водоемы национального парка «Паанаярви» и их рыбное население // Тр. Карельского НЦ РАН. Вып. 7. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 244–250.
- Фрезе В. И., 1965. Протеоцефалии – ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. М. 538 с.
- Фрезе В. И., Казаков Б. Е., 1968. Новый вид цестоды из рода *Proteocephalus* (Cestoidea: *Proteocephalata*) от ряпушки (*Coregonus albula* L.) Европейского Севера СССР // Тр. ГЕЛАН СССР. Т. 20. С. 171–175.
- Hanzelova V., Snabel V., Spakulova M. et al., 1995. A comparative study of the fish parasites *Proteocephalus exiguis* and *P. percae* (Cestoda: *Proteocephalidae*); morphology, isoenzymes, and karyotype // Can. J. Zool. Vol. 73. P. 1191–1198.
- Schmidt G. D., 1986. Handbook of tapeworm identification. CRC Press, Boca Ration, Florida. 655 p.
- Scholz T., Hanzelova V., 1998. Tapeworms of the genus *Proteocephalus* Weinland, 1858 (Cestoda: *Proteocephalidae*), parasites of fishes in Europe. Studie AV CR, Academia, Prague. 118 p.

ВОПРОСЫ ФОРМИРОВАНИЯ И ЗООГЕОГРАФИИ ФАУНЫ ЦЕСТОД РЫБ ОЗЕР КАРЕЛИИ

Л. В. АНИКИЕВА 1, Е. А. РУМЯНЦЕВ 2

1 Институт биологии Карельского научного центра РАН

2 Петрозаводский государственный университет

Выполнен зоогеографический анализ цестод рыб озер Карелии. Показано, что цестоды рыб Карелии относятся к 5 фаунистическим комплексам и 1 (солоноватоводной) группе. Основу фауны цестод рыб Карелии составляют 2 фаунистических комплекса – арктический и boreально-равнинный. В направлении с юга на север видовое разнообразие цестод снижается и сопровождается перераспределением отдельных фаунистических комплексов. Север Карелии и Кольский полуостров близки между собой по видовому составу цестод, а Южная Карелия имеет большое сходство с прибалтийскими водоемами. Естественной границей между ними является Беломорско-Балтийский водораздел, по которому проходит северная граница ареалов 9 видов цестод: колюшковых *Diphyllobothrium vogeli*, *Schistocephalus solidus*, *Proteocephalus ambiguus*, а также специфичных цестод угря *Bothriocephalus claviceps* и *Proteocephalus macrocephalus*, рогатки *Bothriocephalus scorpii*, корюшки *P. tetrastomus*, сома *Silurotaenia siluri*, выюновых *P. sagittus*. Для двух видов цестод – паразита карповых *Caryophyllaeus laticeps* и хариуса *P. thymalli* – северной границей ареала является Северная Карелия. Установлено большое сходство фауны цестод Балтийской и Ледовитоморской провинций.

L. V. ANIKIEVA, E. A. RUMJANTSEV. ON THE FORMATION AND ZOOGEOGRAPHY OF CESTODE FAUNA IN FISHES INHABITING LAKES OF KARELIA

Zoogeographic analysis of cestodes in fishes from lakes of Karelia was carried out. It is demonstrated that cestodes in fishes living in Karelia belong to 5 faunal complexes and 1 (brackish-water) group. The core of the cestode fauna in fishes of Karelia is constituted by 2 faunal complexes – arctic and boreal-flatland ones. The species diversity of cestodes decreases from south to north, with a redistribution of the proportions of faunal complexes. Northern Karelia and Kola Peninsula are similar in the species composition of cestodes, whereas southern Karelia shows great similarity to water-bodies of the Baltic watershed. The natural boundary between them is the Baltic-White Sea drainage divide, which is the northern limit of the distribution ranges of 9 cestode species: parasites of sticklebacks *Diphyllobothrium vogeli*, *Schistocephalus solidus*, *Proteocephalus ambiguus*, as well as cestodes specific to eel *Bothriocephalus claviceps* and *Proteocephalus macrocephalus*, sculpin *Bothriocephalus scorpii*, smelt *P. tetrastomus*, cat-fish *Silurotaenia siluri*, loaches *P. sagittus*. The northern distribution limit for two cestode species – a parasite of cyprinids *Caryophyllaeus laticeps* and of grayling *P. thymalli*, is northern Karelia. High similarity was detected between cestode faunas of the Baltic and the Arctic oceanic provinces.

Ключевые слова: цестоды, озера Карелии, фаунистические комплексы.

В последние годы наблюдается усиление интереса не только к изучению общих закономерностей формирования фаун, но и влиянию региональной специфики на разнообразие фаунистических комплексов и распределение отдельных видов животных. Карелия представляет интересный в зоогеографическом отношении регион. Ее территория расположена на Балтийском кристаллическом щите и в двух подзонах – северной и средней тайги. Рельеф территории, возникший в результате тектонических процессов, осложнился воздействием последнего оледенения. Глубокими трещинами и ущельями кристаллический фундамент Балтийского кристаллического щита разорван на блоки, возвышения и гряды. Глобальные изменения климата в четвертичном периоде, влияние моря и вытянутость территории с севера на юг предопределили условия формирования и строение гидросети Карелии. Характерными чертами региона являются высокий коэффициент озерности, историческая молодость экосистем и мозаичное размещение природных комплексов. Эти особенности, наряду с историческими условиями формирования экосистем, определяют сложное строение фауны Карелии и гетерогенный характер ее составных элементов (Разнообразие биоты Карелии., 2003).

Вопросы зоогеографии Карелии разработаны еще недостаточно. Это связано с тем, что фауна Карелии неоднородна по происхождению. В ее составе сочетаются типичные северные виды, принадлежащие к арктическому и бореально-предгорному фаунистическим комплексам, виды бореально-равнинного комплекса, адаптированные к условиям севера, и относительно теплолюбивые виды, для которых Карелия является северной периферией ареала. Согласно зоогеографическому районированию водоемы Карелии принадлежат к двум провинциям – Ледовитоморской провинции Циркумполярной подобласти и Балтийской провинции Средиземноморской подобласти. Балтийская провинция является переходной ступенью от Средиземноморской подобласти к циркумполярной. Естественной границей между провинциями является Беломорско-Балтийский водораздел (Берг, 1949; Шульман, 1958). Вопрос о пересмотре зоогеографических границ, об исключении Балтийской провинции из Средиземноморской подобласти и включении ее в Циркумполярную подобласть рассматривается в течение более чем полувека (см. обзор: Китаев, Стерлигова, 2003).

Цестоды рыб – одна из специализированных групп паразитических организмов, жизнь которых тесно связана с особенностями хозяев. В качестве промежуточных и окончательных хозяев цестоды охватывают не только рыб, но и другие типы и классы животных (беспозвоночных, млекопитающих и птиц), в том числе и человека. Как паразиты со сложным циклом развития, цестоды в большей степени, чем другие группы паразитов, могут характеризовать зоогеографи-

ческие особенности формирования фауны и процесс ее расселения (Пугачев, 1990).

К настоящему времени по цестодам рыб пресноводных водоемов Карелии собран большой фактический материал. Составлены списки исследованных видов рыб и водоемов. Проведен анализ систематического и таксономического разнообразия цестод. Зарегистрировано 30 видов, относящихся к 4 отрядам, 7 семействам и 12 родам: **Spathebothriidae**, Acrobothriidae – *Cyathocephalus truncatus*; **Caryophyllidae**, Lytocestidae – *Caryophyllaeides fennica*, *Khawia sinensis*; Caryophyllaeidae – *Caryophyllaeus laticeps*; **Pseudophyllidea**, Bothriocephalidae – *Bothriocephalus claviceps*, *B. opsariichthydis*, *B. scorpii*; Triaenophoridae – *Triaenophorus crassus*, *T. nodulosus*, *Eubothonium crassum*, *E. rugosum*, *E. salvelini*; Diphyllobothriidae – *Ligula intestinalis*, *Schistocephalus pungitii*, *Sch. solidus*, *Diphyllobothrium dendriticum*, *D. ditremum*, *D. latum*, *D. vogeli*; **Proteocephalidae**, Proteocephalidae – *Proteocephalus ambiguus*, *P. cernuae*, *P. filicollis*, *P. longicollis*, *P. macrocephalus*, *P. percae*, *P. sagittus*, *P. tetrastomus*, *P. thymalli*, *P. torulosus*, *Silurotaenia siluri*. Из них два вида – *Khawia sinensis* и *Bothriocephalus opsariichthydis* – были завезены в Карелию при рыбоводных работах и не прижились. Выделены широко распространенные и редкие виды. Определены основные, второстепенные и abortивные хозяева. Показано, что специфику фауны цестод Карелии определяют цестоды отряда лососеобразных (Аникиева, Румянцев, 2005).

Целью настоящей работы явился зоогеографический анализ цестод рыб Карелии: распределение по фаунистическим комплексам, оценка сходства фауны при продвижении с юга Карелии на север, сопоставление фауны цестод Карелии и сопредельных территорий.

Материал и методы

Использованы материалы по цестодам, охватывающие 42 вида рыб из 44 видов, обитающих в разнотипных озерах Карелии (Румянцев, Иешко, 1997; Аникиева, Румянцев, 2005). Система цестод в данной публикации принимается по: Khalil et al., 1994; Scholz, Hanelova, 1998. Анализировались списки видового состава цестод в озерах, распространение отдельных видов, круг хозяев и показатели их зараженности – экстенсивность заражения и индекс обилия. Зоогеографическое районирование и классификация фаунистических комплексов цестод проведена по С. С. Шульману (1958).

Сравнивался видовой состав цестод пресноводных рыб водоемов Южной Карелии: оз. Ладожское, оз. Онежское (бассейн Балтийского моря) и Северной Карелии: оз. Паанаярви, оз. Плазеро (р. Ковда), озерно-речная система р. Каменной (р. Кемь) (бассейн Белого моря) (Иешко и др., 1982; Румянцев и др., 1984, 1993, 2001; Румянцев, Пермяков, 1994; Аникиева,

1998; Барская и др., 2003). Проведен сравнительный анализ цестод Карелии и сопредельных территорий: бассейнов рек Северо-Востока Европейской России – С. Двины, Печоры, Мезени (Доровских, 2000), Северо-Запада Европейской России – водоемов Кольского полуострова (Митенев, Шульман, 1999; Митенев, 2002), Прибалтики (Рауцкис, 1988; Авдеева, Евдокимова, 2004; Кирюшина, Висманис, 2004) и Верхней Волги (Жохов, 2000). Общность фауны цестод рыб оценивали по индексам Жаккара и Чекановского – Сьеренсена (Мэггарран, 1992).

Результаты и обсуждение

Установлено, что цестоды рыб пресноводных водоемов Карелии принадлежат, в основном, к двум фаунистическим комплексам: арктическому и бореально-равнинному.

Арктический комплекс самый многочисленный – 10 видов (35%). В систематическом и таксономическом отношении это разнообразная группа видов, принадлежащих к 3 отрядам цестод: *Triaenophorus crassus*, *Eubothrium crassum*, *E. rugosum*, *E. salvelini*, *Cyathocephalus truncatus*, *Diphyllobothrium dendriticum*, *D. ditremum*, *Proteocephalus longicollis*, *P. tetrastomus*. К арктическому комплексу мы отнесли паразита ледовитоморской рогатки *Bothriocephalus scorpii*, который недавно был обнаружен в Ладожском озере (Румянцев и др., 2001). Экологически арктический комплекс адаптирован к обитанию в олиготрофных водоемах. Наиболее строго приурочены к условиям олиготрофных водоемов 6 видов – *Triaenophorus crassus*, *E. crassum*, *E. salvelini*, *Cyathocephalus truncatus*, *Diphyllobothrium dendriticum*, *D. vogeli*. В мезотрофных водоемах встречаются также и *E. rugosum*, *D. ditremum*, *Proteocephalus longicollis*. Все виды арктического комплекса, за исключением *E. rugosum* – паразита налима, связаны с лососевидными рыбами и используют их в качестве окончательных или промежуточных хозяев. Первыми промежуточными хозяевами цестод арктического комплекса, за исключением *Cyathocephalus truncatus*, служит копеподная группа зоопланктона. Личиночные стадии *Cyathocephalus truncatus* развиваются в реликтовых раках, главным образом понтопорее. Два вида цестод арктического комплекса узкоспецифичны: *Eubothrium rugosum* (следует в озерах за своим окончательным хозяином – налимом) и *P. tetrastomus* – паразит корюшки; в Карелии обнаружены только в двух озерах – Онежском и Ладожском (Аникиева, 1998). Остальные виды цестод этого комплекса обладают относительно широкой специфичностью.

Бореально-равнинный комплекс, так же как и арктический пресноводный, многочислен и составляет около одной трети от общего числа цестод (9 видов – 32,1%). В бореально-равнинный комплекс входят три экологические группы: палеарктическая, понтокаспийская и амфибoreальная. Палеарктическая группа наибо-

лее многочисленная: *Caryophyllaeides fennica*, *Triaenophorus nodulosus*, *Diphyllobothrium latum*, *Ligula intestinalis*, *Proteocephalus cernuae*, *P. percae*, *P. torulosus* – паразиты карповых, окуневых, щуковых. Как и их хозяева, эти виды цестод обладают значительной эврибионтностью и эвритермностью, проникают далеко на север и заселяют водоемы различного типа. Цикл развития *Caryophyllaeides fennica* связан с олигохетами, развитие остальных видов проходит с участием зоопланктона. К верхнетретичному или амфибoreальному комплексу, приуроченному к зоне широколиственных лесов, мы отнесли *Caryophyllaeus laticeps*, паразита сравнительно теплолюбивых видов карповых: леща, голавля, густеры, синца, сырти. К понтокаспийской группе относится паразит гольцов *P. sagittus* – редкий в Карелии вид, обнаружен только у гольца в оз. Пертозero и у неспецифичного хозяина – подкаменщика в водоемах Южной Карелии (Онежском, Миккельском и Шотозере) (Шульман, 1962; Румянцев и др., 2001).

Бореально-предгорный комплекс сравнительно малочислен (3,5% от числа видов цестод), что характерно и для всей паразитофауны рыб озер Карелии. К нему относится только один вид – *P. thymalli* – специфичный паразит хариуса. Этот вид в Карелии редок. Он характеризуется высокой оксифильностью, реофильностью и холодолюбивостью. Обнаружен в олиготрофных водоемах – оз. Паанаярви, Пяозере и Онежском. В отличие от других систематических групп паразитов, имеющих сложный цикл развития (трематод и нематод) и принадлежащих к этому комплексу, промежуточными хозяевами которых служат бентосные беспозвоночные, *P. thymalli* в качестве первых промежуточных хозяев использует зоопланктон.

Сравнительно многочисленна солоноватоводная группа – 5 видов (17,8%): *Diphyllobothrium vogeli*, *Schistocephalus solidus*, *Sch. pungitii*, *Proteocephalus ambiguus*, *P. filicollis* – паразиты колюшек. Эти виды отмечены только в Онежском и Ладожском озерах. Группа характеризуется высокой специфичностью и низкой численностью.

Атлантический и индийский равнинный комплексы представлены соответственно двумя и одним видом. К атлантическому относятся специфичные цестоды угря – *Bothriocephalus claviger* и *P. macrocephalus*, которые обнаружены только в Ладожском озере, возможно их нахождение и в Онежском озере. К индийскому равнинному принадлежит специфичный для сома *Silurotaenia siluri*.

Дендрограмма сходства видового состава цестод рыб Карелии объединила в один кластер типичных паразитов северных и эврибионтных видов рыб семейств лососевых, сиговых, корюшки, щуки, налима и окуневых – 50% всей фауны цестод. Фауна цестод других видов и семейств рыб обособлена и имеет принципиальные отличия (рис. 1).

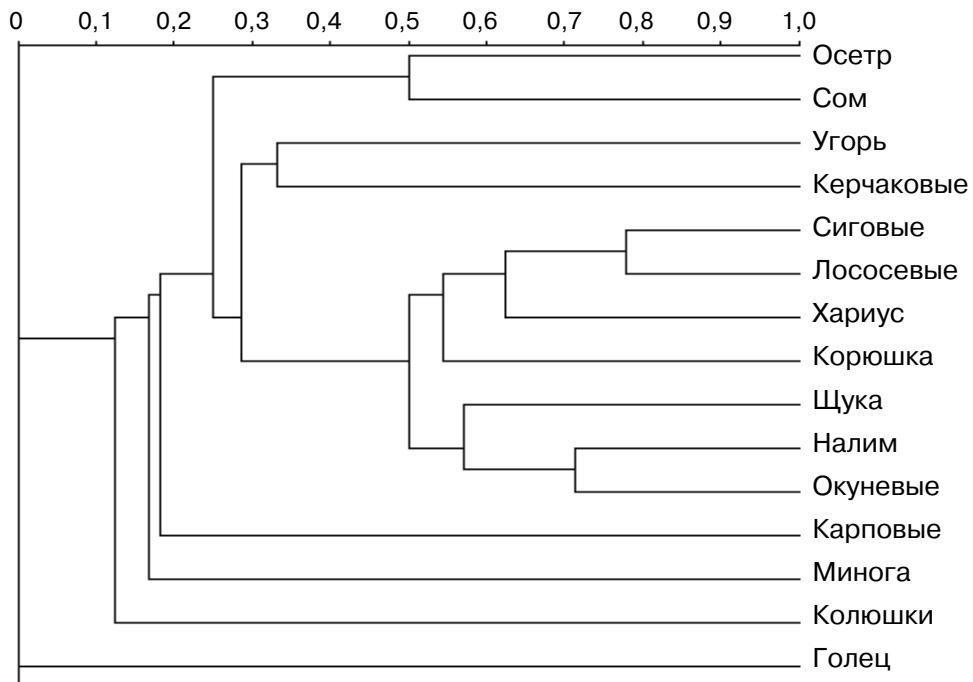


Рис. 1. Дендрограмма сходства видового состава цестод рыб зер Карелии

Характерной особенностью цестод лососеобразных является небольшое число узкоспецифичных видов. Их всего 4: *P. thymalli* – паразит хариуса, *P. tetrastomus* – паразит корюшки и 2 вида рода *Triaenophorus* – паразиты щуки. Остальные цестоды имеют широкий круг хозяев и паразитируют в рыбах различных семейств и отрядов. Наиболее близка фауна цестод рыб семейств лососевых и сиговых (табл. 1, рис. 2). Максимально сходен видовой состав цестод сига и ряпушки. Фауна цестод семейства лососевых (лосося, кумжи и палии) также имеет высокие показатели сходства. Типичные представители *E. crassum*, *E. salvelini* занимают ключевое положение в структуре фауны цестод этого семейства и составляют ее ядро. Их встречаемость и численность определяется образом жизни и трофическими связями не только основных видов хозяев – лосося, кумжи, палии, но и широкого круга второстепенных (сига, ряпушки) и вторых промежуточных хозяев (окуня, колюшки, корюшки). Цестоды хариуса, корюшки и щуки более обособлены (рис. 2).

Видовой состав цестод карповых видов типичен для всего обширного семейства карповых и характеризуется большим сходством (табл. 2, рис. 3). Четыре вида цестод используют карповых как окончательных хозяев и только *Ligula intestinalis* – паразит рыбоядных птиц как промежуточных. *T. nodulosus* на стадии плероцеркоида лишь единично отмечен у всеядного язя. Из 16 видов карповых, обитающих в водоемах Карелии, цестоды зарегистрированы у 9 видов. Уклейя, синец, густера, язь, рыбец вместе с лещом, ельцом и плотвой имеют сходный состав цестодофауны и образуют один клад-

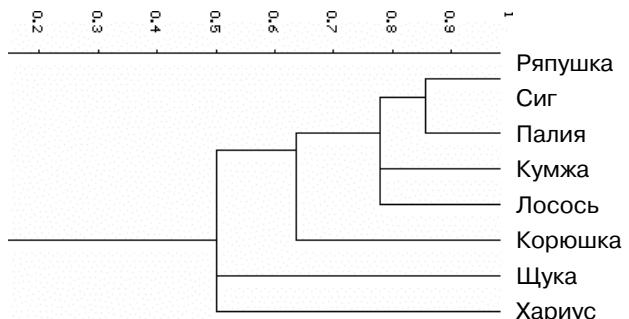


Рис. 2. Дендрограмма сходства видового состава цестод отряда лососеобразных Карелии

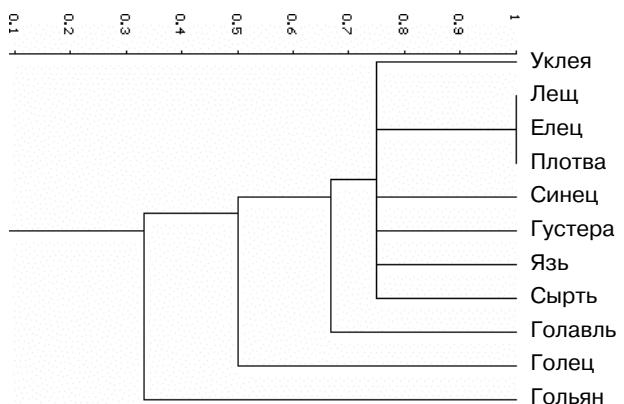


Рис. 3. Дендрограмма сходства видового состава цестод отряда карпообразных Карелии

стер. Наиболее разнообразна и сходна цестодофауна трех широко распространенных в водоемах Карелии рыб – леща, ельца, плотвы. У гольяна, представителя boreально-предгорного фаунистического комплекса, обнаружены

Таблица 1. Видовой состав цестод отряда лососеобразных

Вид цестод	Лосось	Кумжа	Палия	Ряпушка	Сиг	Хариус	Корюшка	Щука
<i>Triaenophorus crassus</i>	+	+	+	+	+	+	-	+
<i>T. nodulosus</i>	+	+	-	-	-	+	+	+
<i>Eubothrium crassum</i>	+	+	+	+	+	-	+	-
<i>E. salvelini</i>	+	+	+	+	+	+	+	-
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	-	+	+	+	+	+	-	+
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i>	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>D. ditremum</i>	+	+	-	+	+	-	+	-
<i>D. latum</i>	-	+	-	-	-	-	+	+
<i>Proteocephalus longicollis</i>	+	+	+	+	+	-	+	+
<i>P. percae</i>	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>P. tetrastomus</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>P. thymalli</i>	-	-	-	-	-	+	-	-
Всего видов	7	9	5	6	7	7	8	6

Таблица 2. Видовой состав цестод рыб семейства карповых

Вид паразита	Лещ	Синец	Уклейка	Густера	Голавль	Елец	Язь	Гольян	Плотва	Рыбец
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	+	+		+	+	+	+		+	+
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	+		+	+		+	+		+	+
<i>Triaenophorus nodulosus</i>							+			
<i>Ligula intestinalis</i>	+	+	+			+		+	+	+
<i>Proteocephalus torulosus</i>	+	+	+	+	+	+	+		+	
Всего видов	4	3	3	3	2	4	4	1	4	3

Таблица 3. Видовой состав цестод семейства колюшковых

	<i>Eubothrium salvelini</i>	<i>Diphyllobothrium vogeli</i>	<i>Schistocephalus pungitii</i>	<i>Schistocephalus solidus</i>	<i>Proteocephalus ambiguus</i>	<i>Proteocephalus filicollis</i>
Колюшка трехиглая	+	+	+			+
Колюшка девятииглая		+	+	+	+	

только плероцеркоиды *Ligula intestinalis*. У гольца усатого (сем. Балиторовые) зарегистрирован только *Proteocephalus sagittus*.

У колюшек преобладают цестоды, специфичные к виду и роду хозяина (табл. 3). Из них три вида – паразиты рыбоядных птиц и используют колюшку как промежуточного хозяина. Плероцеркоиды рода *Eubothrium* были отмечены только у колюшек в Ладожском озере (Куперман, 1979).

У угря и рогатковых (подкаменщик и рогатки) по 4 вида цестод. Угорь – морской катадромный вид, встречающийся только в крупных озерах Карелии (Онежском и Ладожском), сумел сохранить двух специфичных цестод – *Bothriocephalus claviceps* и *Proteocephalus macrocephalus*. Два других вида – *T. nodulosus* и *D. latum* – паразиты широкого круга хозяев. Фауна цестод (керчаковых) рогатковых, вторично перешедших в пресную воду, носит сборный характер. Из специфичных видов они со-

хранили только *Bothriocephalus scorpi*, остальные цестоды – *T. nodulosus*, *D. latum*, *Sch. solidus* используют рогатковых как промежуточных хозяев. У подкаменщика в оз. Онежском и устье р. Лососинки найден паразит карповых *Proteocephalus torulosus* (Евсеева, 2001). Видовой состав цестод осетра и сома чрезвычайно беден (*Tr. nodulosus* – у обоих видов рыб), и только у сома обнаружена *Silurotaenia siluri*.

Дендрограмма сходства видового состава цестод в озерах, расположенных в разных физико-географических зонах Карелии и принадлежащих к разным бассейнам морей (Белому и Балтийскому), объединила в один кластер северные водоемы – Каменное, Пяозеро и Паанаярви, во второй кластер – южные озера Онежское и Ладожское (рис. 4). Анализ видового разнообразия цестод показал, что фауна цестод в этих озерах обладает определенным сходством. Во всех водоемах встречаются паразиты лососевых, сиговых, щуки, налима и

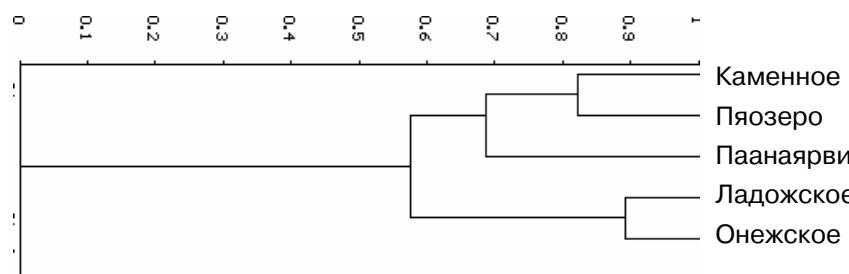


Рис. 4. Дендрограмма сходства видового состава цестод водоемов Южной и Северной Карелии

окуня – *Triaenophorus crassus*, *T. nodulosus*, цестоды рода *Eubothrium*, *Cyathocephalus truncatus*, *Diphyllobothrium dendriticum*, *D. ditremum*, *D. latum*, *P. longicollis*, *P. percae*, что составляет около 30% от общего числа цестод, зарегистрированных в водоемах Карелии. В то же время в каждом из сопоставляемых водоемов фауна цестод имеет специфические черты. Максимально разнообразна фауна цестод в озерах Ладожском и Онежском, принадлежащих к бассейну Балтийского моря (28 и 25 видов). Только в этих озерах обнаружены *P. sagittus* – паразит сем. Балиторовых, *Silurotaenia siluri* у сома, паразиты колюшек *D. vogeli*, *Schistocephalus punxitii*, *Sch. solidus*, *Proteocephalus ambiguus*, *P. filicollis*, угря – *Bothriocerphalus claviceps*, *P. macrocephalus*, четырехрогой рогатки – *B. scorpii* и корюшки – *P. tetrastomus*. Несмотря на то что фауна цестод Ладожского и Онежского озер характеризуется высоким сходством ($C_j = 0,9$), распределение видов по хозяевам в этих водоемах различно: в Ладожском озере видовой состав цестод разнообразнее у лососевидных рыб – кумжи, ряпушки, сига и корюшки, а из рыб других отрядов – у ерша. Чаще встречаются *C. laticeps*, *C. fennica*, цестоды рода *Eubothrium*, *C. truncatus*, *D. dendriticum*. В Онежском озере, наоборот, фауна цестод разнообразнее преимущественно у не лососевидных рыб (щуки, окунь, налима, плотвы, язя), а из лососевидных – у хариуса.

В северных водоемах видовое разнообразие цестод ниже. В оз. Пяозеро и системе р. Каменной зарегистрировано одинаковое число видов – 15. Водоемы близки и по видовому составу ($C_j = 0,82$). Отличие между этими озерами, принадлежащими к бассейнам разных рек (Ковды и Кеми), заключается в отсутствии в оз. Пяозеро *Caryophyllaeus laticeps* и *Eubothrium rugosum*, но есть *P. thymalli* и *Eubothrium salvelini*. В озерах системы р. Каменной широко представлен паразит карповых *C. fennica*, который обнаружен у плотвы, язы, леща и ельца, выше численность северных видов цестод. В оз. Пяозеро реже встречаются *T. norulosus*, цестоды рода *Eubothrium*, *C. truncatus* и цестоды рода *Proteocephalus* – *P. longicollis*, *P. thymalli*.

Минимальное число видов цестод (12) в оз. Паанаярви. По видовому разнообразию, а также распределению по хозяевам оз. Паанаярви занимает особенное положение. По составу гидрофауны оно наиболее приближено к ультраолиготрофным озерам, которые явились исходным типом других озер. Ихиофауна озера представлена видами, характерными для водоемов Северной Европы: кумжа, палия, хариус, ряпушка, корюшка, щука, плотва, язь, голян, налим, окунь, ерш, колюшка девятниглазая, подкаменщик обыкновенный. В паразитофауне оз. Паанаярви преобладают виды, специфичные для лососевидных рыб, налима и голяна (Барская и др., 2003). Анализ цестодо-

фауны рыб оз. Паанаярви выявил следующие особенности ее формирования. Цестоды составляют только 11% в составе паразитофауны рыб, однако их систематический и таксономический состав разнообразен и представлен 3 отрядами, 4 семействами, 5 родами и 12 видами паразитов рыб отрядов лососеобразных (кумжи, сига, хариуса, корюшки и щуки), трескообразных (налима) и окунеобразных (ерш, окунь) – цестоды рода *Triaenophorus* (*T. crassus*, *T. nodulosus*), все три вида рода *Eubothrium* (*E. crassum*, *E. rugosum*, *E. salvelini*), *Cyathocephalus truncatus*, цестоды рода *Diphyllobothrium* (*D. dendriticum*, *D. ditremum*, *D. latum*) и три вида рода *Proteocephalus* (*P. longicollis*, *P. percae* и *P. thymalli*), т. е. 75% от числа отрядов, 57% от числа семейств, 42% от числа родов и 43% от числа видов цестод, зарегистрированных у рыб водоемов Карелии. У карповых рыб (гольяна и плотвы) цестоды отсутствуют (Барская и др., 2003). Наиболее разнообразна цестодофауна хищников – кумжи, налима, щуки (4–5 видов). Причем у кумжи она наименее специализирована. Только в оз. Паанаярви у кумжи встречаются оба вида рода *Eubothrium* (*E. crassum*, *E. salvelini*) и плероцеркоиды *D. latum*. Видовой состав цестод других видов рыб обеднен (по 2 вида). По численности и распространению в рыбах доминируют и субдоминируют boreально-равнинные виды – *T. nodulosus*, который присутствует у 6 видов рыб из 10 исследованных (у хариуса, щуки, корюшки, налима, ерша, окуня), и *P. percae*, обнаруженный не только у типичного хозяина – окуня, но и у щуки и налима. Сравнительно высока численность паразита сиговых *P. longicollis* (экстенсивность заражения 67%, индекс обилия 38 экз.).

Оз. Паанаярви наиболее близко по видовому составу цестод к оз. Пяозеро (11 общих видов). Отличия заключаются в отсутствии в оз. Пяозеро паразита налима *Eubothrium rugosum*. В то же время цестодофауна оз. Пяозеро разнообразнее за счет типичных паразитов карповых рыб – *Caryophyllaeides fennica*, *Ligula intestinalis*, *P. torulosus* и паразита ерша *P. cernuae*.

Анализ фаунистических комплексов цестод в озерах, принадлежащих к разным бассейнам морей, показал, что они имеют разный состав и структуру. В Ладожском и Онежском озерах присутствуют все фаунистические группировки, установленные для цестод Карелии. Основу составляют три из них – арктические, boreально-равнинные и солоноватоводные (рис. 5). По мере продвижения на север упрощается структура фаунистических группировок, исчезают теплолюбивые и солоноватоводные виды, увеличивается доля арктических и boreально-равнинных видов. Цестоды оз. Паанаярви входят в три основных фаунистических комплекса: арктический, boreально-предгорный и boreально-равнинный. Из них доминирует арктический

комплекс – 67%, бореально-равнинный и бореально-предгорный составляют соответственно 25 и 8%, в то время как в составе паразитофауны рыб этого озера к бореально-равнинному комплексу относятся 48% видов, арктическому – 25% и бореально-предгорному – 17% (Барская и др., 2003).

Сравнительный анализ цестод Европейского округа Ледовитоморской провинции: Северной Карелии, бассейнов рек Северо-Востока Европейской России (С. Двины, Печоры, Мезени) и Северо-Запада Европейской России (водоемов Кольского полуострова) с Невским округом Балтийской провинции (Южная Карелия, Калининградская обл., Латвия, Литва) и частично Понто-Арало-Каспийской провинцией (Верхняя Волга) выявил 39 видов цестод. Максимальное число видов (34) обнаружено в Прибалтике, в Карелии – 28, 24 – в Коми, 19 – на Волге, минимальное число видов (17) – в бассейне Кольского полуострова. Из них четыре вида цестод обнаружены только в Прибалтике (*Glaridacris brachyurus*, *Khawia sinensis*, *Kh. baltica*, *Proteocephalus osculatus*), в бассейне рек Северо-Востока Европы – один вид (*Schistocephalus nemachili*) и один вид – в Карелии (*Silurotaenia siluri*). Карелия, Прибалтика, Коми имеют общих 3 вида (*Diphyllobothrium vogeli*, *Proteocephalus tetrastomus*, *P. thymalli*), Прибалтика, Коми, Волга – только 1 (*Khawia rosittensis*). 9 видов – общие для двух регионов: для Прибалтики и Верхней Волги – 4 вида (*Caryophyllaeus fimbriceps*, *Biacetabulum appendiculatum*, *Digamma interrupta*, *Ligula columbi*), Прибалтики и Карелии – 4 вида (*Bothriocephalus claviceps*, *B. scorpii*, *Schistocephalus solidus*, *Proteocephalus macrocephalus*), Прибалтики и

Коми – 1 вид (*Glaridacris limnodrili*). Общими для сопоставляемых регионов являются 9 видов: *Triaenophorus nodulosus*, *Eubothrium rugosum*, *Cyathocephalus truncatus*, *Diphyllobothrium latum*, *Ligula intestinalis*, *Proteocephalus cernuae*, *P. longicollis*, *P. percae*, *P. torulosus*.

Дендрограмма сходства (рис. 6) объединила цестод водоемов Кольского полуострова, Карелии, Коми и Прибалтики в один кластер с относительно высоким коэффициентом сходства ($C_j = 0,63$). Основу этого кластера составляют паразиты рыб северных экосистем: отряда лососеобразных, окуня, щуки, налима. Кластер образован двумя группировками. В одну группировку вошли цестоды бассейна Белого моря – Кольского полуострова и Северной Карелии ($C_j = 0,8$). Цестоды Южной Карелии вошли во вторую группировку. По сходству видового состава они близки к водоемам как Северо-Востока Европы, так и Прибалтики ($C_j = 0,7$). Цестоды Верховья Волги образовали отдельный кластер. Он сформирован преимущественно паразитами теплолюбивых карловых рыб – *Caryophyllaeus fimbriceps*, *Ligula columbi*, *Digamma interrupta*, отсутствуют северные виды цестод – паразиты лососевидных *Eubothrium crassum*, *E. salvelini*, корюшки *Proteocephalus tetrastomus*, хариуса *P. thymalli*, угря *Bothriocephalus claviceps*, *Proteocephalus macrocephalus*, паразиты колюшек *Schistocephalus* и *Proteocephalus ambiguus*.

Таким образом, проведенный нами зоогеографический анализ показал, что фауна цестод рыб Карелии неоднородна по составу и гетерогенна по происхождению. Ее основу составляют два фаунистических комплекса – арктический и бореально-равнинный. Видовое разнообразие

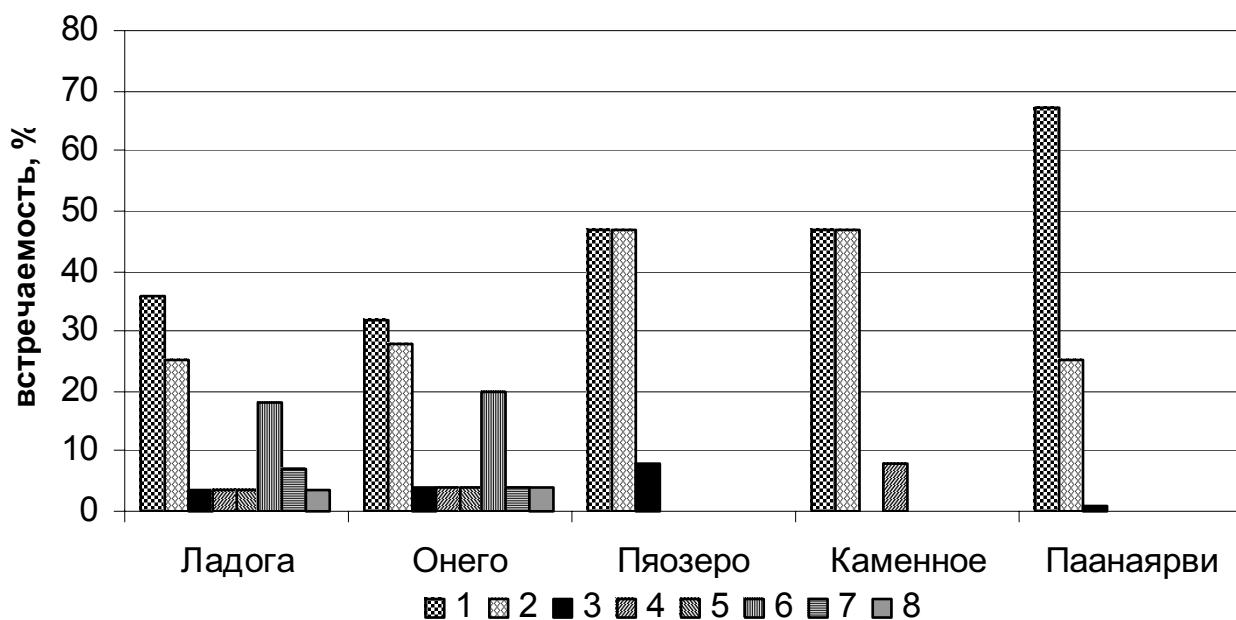


Рис. 5. Распределение фаунистических комплексов цестод рыб в разных водоемах Карелии:

1 – арктический; 2 – бореально-равнинный; 3 – бореально-предгорный; 4 – верхнетретичный; 5 – понто-каспийский; 6 – солоноватоводный; 7 – атлантический; 8 – индийский

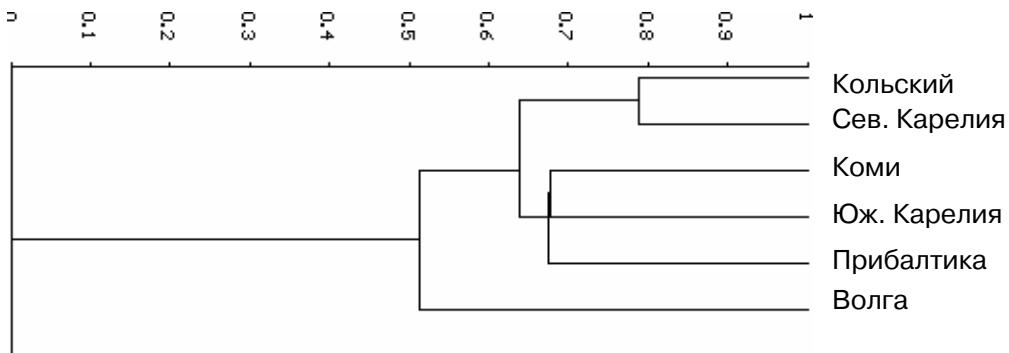


Рис. 6. Дендрограмма сходства видового состава цестод Карелии и сопредельных территорий

цестод снижается в направлении с юга на север и сопровождается перераспределением доли отдельных фаунистических комплексов: север Карелии и Кольский полуостров близки между собой по видовому составу, а цестоды Южной Карелии имеют большое сходство с прибалтийскими водоемами. Естественной границей между ними является Беломорско-Балтийский водораздел, по которому проходит северная граница ареалов 9 видов цестод: колюшковых – *Diphyllobothrium vogeli*, *Schistocephalus solidus*, *Proteocephalus ambiguus*, а также специфичных цестод угря – *Bothriocephalus claviceps* и *Proteocephalus macrocephalus*, рогатки – *Bothriocephalus scorpii*, корюшки – *P. tetrastomus*, сома – *Silurotaenia siluri*, выоновых – *P. sagittus*. Для двух видов цестод – паразита карповых *Caryophyllaeus laticeps* и хариуса *P. thymalli* северной границей ареала является Северная Карелия.

Полученные нами результаты по зоogeографическому анализу цестод озер Карелии и сопредельных территорий согласуются с материалами гидробиологов о большом сходстве гидрофауны Балтийской и Ледовитоморской провинций (Китаев, Стерлигова, 2003). Однако учитывая историческую и эволюционную роль Балтийской провинции как переходной ступени от Средиземноморской подобласти к Циркумполярной (Шульман, 1958), в рамках данной статьи нам представляется более целесообразным сохранить Балтийскую провинцию в классификации Берга, построенной на основании деления территорий по речным бассейнам.

Литература

- Авдеева Е. В., Евдокимова Е. Б., 2004. Результаты эколого-паразитологического исследования рыб некоторых водоемов Калининградской области: обзор // Современные проблемы паразитологии, зоологии и экологии. Калининград: Изд-во КГТУ. С. 188–200.
- Аникиева Л. В., 1998. Цестоды рода *Proteocephalus* из корюшки *Osmerus eperlanus* // Паразитология. Т. 32, вып. 2. С. 134–140.
- Аникиева Л. В., Румянцев Е. А., 2005. Цестоды рыб озер Карелии // Проблемы цестодологии. Вып. 3. СПб. С. 40–62.
- Барская Ю. Ю., Иешко Е. П., Новохацкая О. В., Маланичева Е. М., 2003. Фауна паразитов рыб озера Паанаярви // Тр. Карельского НЦ РАН, сер. Б, биология. Вып. 3. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 154–160.
- Берг Л. С., 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 3. М.; Л. С. 1195–1315.
- Доровских Г. Н., 2000. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек Северо-Востока Европейской России. Цестоды (Cestoda) // Паразитология. Т. 34, вып. 5. С. 441–446.
- Евсеева Н. В., 2001. Разнообразие паразитов гольца усатого (*Nemachilus barbatulus* L.) и бычка-подкаменщика (*Cottus gobio* L.) в урбанизированной экосистеме р. Лососинки // Экологопаразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 30–35.
- Жохов А. Е., 2000. Список паразитов рыб водоемов бассейна Верхней Волги // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ. С. 278–308.
- Иешко Е. П., Малахова Р. П., Голицына Н. Б., 1982. Экологические особенности формирования фауны паразитов рыб озер системы р. Каменной // Экология паразитических организмов в биогеоценозах Севера. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. С. 5–25.
- Кирюшина М., Висманис К., 2004. Паразиты пресноводных и морских рыб Латвии. СПб. 100 с.
- Китаев С. П., Стерлигова О. П., 2003. Зоогеография рыб пресноводных водоемов // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 220–227.
- Куперман Б. И., 1979. Экологический анализ цестод рыб водоемов Волго-Балтийской системы (Рыбинское, Шекснинское водохранилища, Белое, Онежское, Ладожское озера) // Физиология и паразитология пресноводных животных. Л. С. 133–159.
- Митенев В. К., 2002. Эколого-географический обзор фауны цестод (Cestoda Rudolphi, 1808) рыб Кольского Севера // Проблемы цестодологии. Вып. 2. СПб. С. 162–179.
- Митенев В. К., Шульман Б. С., 1999. Паразиты рыб водоемов Мурманской области. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 71 с.
- Мэггарран Э., 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М. 172 с.
- Пугачев О. Н., 1990. Зоогеографические особенности паразитофауны рыб Ледовитоморской

- провинции // Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. Новосибирск: Наука. С. 3–15.
- Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды*, 2003 / Ред. А. Н. Громцев, С. П. Китаев, В. И. Крутов и др. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. 262 с.
- Raukis E. J., 1988. Паразиты рыб водоемов Литвы. Вильнюс: Мокслас. 207 с.
- Румянцев Е. А., Иешко Е. П., 1997. Паразиты рыб водоемов Карелии. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. 119 с.
- Румянцев Е. А., Пермяков Е. В., Алексеева Е. Л., 1984. Паразитофауна рыб Онежского озера и ее многолетние изменения // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 216. С. 117–133.
- Румянцев Е. А., Шульман Б. С., Иешко Е. П., 1993. Паразитофауна некоторых рыб Ладожского озера // Паразитологические исследования рыб Северного бассейна. Мурманск. С. 98–106.
- Румянцев Е. А., Шульман Б. С., Иешко Е. П., 2001. Паразитофауна рыб Ладожского озера // Экологопаразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск. С. 13–24.
- Шульман С. С., 1958. Зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб Советского Союза // Основные проблемы паразитологии рыб. С. 184–230.
- Шульман С. С., 1962. Паразитофауна рыб Сямозерской группы озер // Тр. Сямозерск. компл. экспед. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. С. 173–244.
- Khalil L. F., Jones A., Bray R. A., 1994. Keys to the cestode parasites of vertebrates. Cambridge. 856 pp.
- Scholz T., Hanzelova V., 1998. Tapeworms of the genus *Proteocephalus* Weinland, 1858 (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of fishes in Europe. 118 p.

БЛОХИ (SIPHONAPTERA) МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ КАРЕЛИИ

Л. А. БЕСПЯТОВА 1, С. В. БУГМЫРИН 1, С. Г. МЕДВЕДЕВ 2

1 Институт биологии Карельского научного центра РАН

2 Зоологический институт РАН

Изучено видовое разнообразие блох (Siphonaptera) 11 видов мелких млекопитающих Карелии. Установлено, что фауна блох представлена 14 видами, 10 родами, 4 семействами, из которых наиболее разнообразны 2 – Hystrichopsyllidae (6 видов) и Ceratophyllidae (5 видов). Ядро фауны составили пять видов блох: *Doratopsylla dasycnema dasycnema*, *Peromyscopsylla silvatica*, *Palaeopsylla soricis starki*, *Ctenophthalmus (Euctenophthalmus) uncinatus uncinatus* и *Megabothris (Gebiella) rectangulatus*, которые имеют палеарктические ареалы. Показано, что наиболее разнообразна фауна блох фоновых видов мелких млекопитающих Карелии – европейской рыжей полевки и обыкновенной бурозубки.

L. A. BESPYATOVA, S. V. BUGMYRIN, S. G. MEDVEDEV. FLEAS
(SIPHONAPTERA) OF SMALL MAMMALS OF KARELIA

The species diversity of fleas (Siphonaptera) was studied in 11 species of small mammals of Karelia. The flea fauna of small mammals was found to include 14 species of 10 genera and 4 families, the species richness being the highest in 2 families – Hystrichopsyllidae (6) and Ceratophyllidae (5). The core of the fauna is made up of 5 species of fleas *Doratopsylla dasycnema dasycnema*, *Peromyscopsylla silvatica*, *Palaeopsylla soricis starki*, *Ctenophthalmus (Euctenophthalmus) uncinatus uncinatus* and *Megabothris (Gebiella) rectangulatus*, which have wide palaearctic distribution ranges. The bank vole and common shrew stand out in terms of the species diversity of fleas.

Ключевые слова: блохи, мелкие млекопитающие, фауна, структура фауны, видовое разнообразие.

Мелкие млекопитающие – одно из основных звеньев в поддержании природных очагов ряда инфекционных заболеваний человека и животных. В связи с этим изучение кровососущих переносчиков, включая блох, связанных с мелкими млекопитающими, особенно актуально в настоящее время.

Обзор фауны блох Северо-Запада европейской части России был сделан В. С. Ващенком (1996). В нем, в частности, было указано, что в Ленинградской, Псковской и Новгородской областях обнаружено 40 видов блох, а еще 16 видов могут быть найдены на основании данных об их находках на сопредельных территориях. По результатам многолетних данных был установлен видовой состав блох европейской ры-

жей полевки (Балашов и др., 2002; Ващенок, Третьяков, 2003) и обыкновенной бурозубки (Ващенок, Третьяков, 2004), а также сезонный ход численности блох на территории Новгородской области.

Карелия располагается в зоне тайги на стыке среднетаежной и северотаежной подзон. Изучение блох мелких млекопитающих (ММ) было начато лишь в 90-е годы прошлого века. Первая работа (Беспятова, 2001), в которой были рассмотрены данные о блохах европейской рыжей полевки, включала упоминание только об одном виде блохи *Ctenophthalmus (Euctenophthalmus) uncinatus uncinatus*. В последующих публикациях были приведены данные по блохам европейской рыжей полевки

(Беспятова и др., 2003а), обыкновенной бурозубки (Беспятова и др., 2003б), полевки-экономки и пашенной полевки (Беспятова и др., 2004) и блохам, собранным с различных представителей рода бурозубок (Беспятова и др., 2005).

Целью настоящей работы является установление видового состава блох ММ Карелии на основе объединения и дополнения данных по блохам.

Материал и методы

Сборы блох ММ проведены с 1992 по 2007 г. в 11 точках среднетаежной и северной подзон Карелии. Точки 1–5 расположены на территории средней тайги, точки 6–11 – на территории северной тайги. Данные точки (в скобках приведены их названия, координаты и время проведения сборов) принадлежат к следующим административным районам Республики Карелия: Питкярантский р-н [1 – окр. д. Карку ($61^{\circ}15'$ с. ш., 32° в. д.), июль 2002 г.], Прионежский р-н [2 – окр. Шелтозера ($61^{\circ}22'$ с. ш., $35^{\circ}20'$ в. д.), август 2004 г.]; Сортавальский р-н [3 – о. Валаам ($61^{\circ}37'$ с. ш., 31° в. д.), август 2002 г.]; Кондопожский р-н [4 – д. М. Гомсельга ($62^{\circ}04'$ с. ш., $33^{\circ}55'$ в. д.), июнь – август 1995–2001 гг. и октябрь 1999 г.]; Пудожский р-н [5 – побережье оз. Водлозера ($62^{\circ}10'$ – $62^{\circ}27'$ с. ш., $36^{\circ}50'$ – $37^{\circ}15'$ в. д.), июнь – август 1992–2001 г.]; Муезерский р-н [6 – побережье оз. Тулос ($63^{\circ}39'$ с. ш., $30^{\circ}23'$ в. д.), сентябрь 2005 г.]; 7 – Костомушский заповедник ($64^{\circ}37'$ с. ш., $30^{\circ}53'$ в. д.), сентябрь 2007 г.]; Сегежский р-н [8 – побережье оз. Волдозера ($63^{\circ}43'$ с. ш., 34° в. д.), август 2004 г.]; Беломорский р-н [9 – п. Летний ($64^{\circ}16'$ с. ш., $34^{\circ}13'$ в. д.), август 2004 г.]; Лоухский р-н [10 – побережье оз. Паанаярви (66° с. ш., $30^{\circ}34'$ в. д.), июль 1998 г., октябрь 1999 г.]; 11 – окр. п. Чупа ($66^{\circ}16'$ с. ш., $33^{\circ}03'$ в. д.), август 2004 г.].

Зверьков отлавливали методом ловушко-линний, используя давилки Горо (50 давилок в линию), расставляя их через 5 м на 3 суток. Осмотр зверьков и сбор блох проведен по общепринятым методикам (Жмаева и др., 1964), определение зверьков – по Сивонену (1979), блох – по Скалону (1970).

Всего отловлено и осмотрено 1036 экз. зверьков. Насекомоядные (Insectivora) млекопитающие представлены 4 видами: обыкновенная бурозубка *Sorex araneus* L. (454 экз.), малая бурозубка *S. minutus* L. (26 экз.), средняя бурозубка *S. caecutiens* Laxm (9 экз.) и равнозубая бурозубка *S. isodon* Turov (13 экз.). К грызунам (Rodentia) отнесены 7 видов: европейская рыжая полевка *Clethrionomys glareolus* Sch. (370 экз.), красная полевка *C. rutilus* Pall. (3 экз.), пашенная полевка *Microtus agrestis* L. (77 экз.), полевка-экономка *M. oeconomus* Pall. (35 экз.), лесная мышовка *Sicista betulina* Pall. (44 экз.), полевая мышь *Apodemus agrarius* Pall (4 экз.) и лесной лемминг *Myopus schisticolor*

Lill (11 экз.). Всего было собрано 1094 экз. блох.

Оценка видового разнообразия и обилия эктопаразитов проведена с использованием общепринятых зоо-паразитологических индексов: ИО – индекс обилия, ИВ – встречаемость, ИД – индекс доминирования (Беклемишев, 1961), ИР – индекс разнообразия фауны Шеннона (Мэгарран, 1992), индекс относительного обилия выражен в баллах и рассчитан по Песенко (1982): I – единичный вид [$1 - N_{0,2}$], II – редкий вид [$(N_{0,2} + 1) - N_{0,4}$], III – обычный вид [$(N_{0,4} + 1) - N_{0,6}$], IV – многочисленный вид [$(N_{0,6} + 1) - N_{0,8}$], V – массовый вид [более $N_{0,8}$].

Результаты и обсуждение

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР БЛОХ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ КАРЕЛИИ

Ниже приводится повидовой обзор блох мелких млекопитающих. Для каждого вида в скобках указаны № точки сбора, встречаемость и индекс обилия.

Сем. Pulicidae Billberg 1820

Ctenocephalides felis (Bouché 1835)

Паразит хищных млекопитающих. Имеет всесветное распространение. На Северо-Западе европейской части России известен как паразит кошек и собак (Вашенок, 1996).

В Карелии имеется 1 находка блохи *C. felis* с обыкновенной бурозубки, отловленной в окр. дер. Малая Гомсельга. Факт находки кошачьей блохи на бурозубке случаен и обусловлен нахождением линии рядом с населенным пунктом, где обитают кошки.

Сем. Ceratophyllidae Damph 1908

Amalaraeus penicilliger pedias (Rothschild 1911)

Паразит мышевидных грызунов, преимущественно полевок. Голарктический вид. Европейско-сибирско-центральноазиатско-канадский подтип ареала (Медведев, 1998).

В Карелии блоха *A. penicilliger pedias* обнаружена во всех районах, кроме Питкярантского и Сегежского. Большая часть (94,2%) блох собрано с рыжей полевки [точки № 2 (2 из 5; 0,4), № 3 (1 из 5; 0,5), № 4 (5,0%; 0,09), № 5 (5,1%; 0,14), № 6 (6,7%; 0,23), № 7 (14,8%; 0,03), № 9 (6,7%; 0,07), № 10 (6,7%; 0,07)]. Несколько экземпляров *A. penicilliger pedias* было собрано с пашенной полевки [№ 4 (2,6%; 0,3)] и полевки-экономки [№ 4 (3,0%; 0,03)].

Ceratophyllus (Emmareus) garei Rothschild 1902

Паразит птиц, устраивающих гнезда на земле, реже на кустарниках. Имеет обширный ареал, охватывающий Северную Америку, Гренландию и Северную Евразию (Вашенок, 1996). Наиболее часто из птичьих блох нападает на разных мелких млекопитающих (Дарская, 1964).

В наших сборах имеется 2 экз. блохи этого вида с рыжей полевки из Кондопожского [№ 4 (0,6%; 0,006) и Беломорского [№ 9 (3,23%; 0,03)] районов.

Megabothris (Gebiella) rectangulatus (Wahlberg 1903)

Паразит полевок. Палеарктический вид. Европейско-сибирская подобласть – Европейская и Сибирская провинции (Медведев, 1998).

В Карелии блоха отмечена во всех районах, кроме Питкярантского, Сортавальского и Лоухского. Блоха была собрана с рыжей полевки [№ 2 (1 из 5; 0,2), № 4 (23,0%; 0,33), № 5 (8,5%; 0,1), № 6 (10%; 0,13), № 7 (7,4%; 0,11), № 8 (29,03%; 0,52), № 9 (6,7%; 0,07)], красной полевки [№ 2 (2 из 2; 2,0)], пашенной полевки [№ 4 (6,6%; 0,09), № 7 (1 из 1; 1,0), № 9 (1 из 2; 0,5)], экономки [№ 4 (24,2%; 0,73)], лесной мышовки [№ 4 (4,4%; 0,05)], с малой [№ 4 (5,0%; 0,05)], средней [№ 4 (1 из 3; 0,67)] и равнозубой [№ 7 (1 из 3; 0,33)] бурозубок.

Megabothris (Megabothris) walkeri (Rothschild 1902)

Паразит водяных полевок, нападающий и на других грызунов. Палеарктический вид. Распространен в Европе (исключая ее средиземноморскую часть и территории, примыкающие к полярному кругу), в Закавказье и Западной Сибири (Вашенок, 1996).

В Карелии блоха *M. (M.) walkeri* была обнаружена только на территории среднетаежной подзоны (Кондопожский и Сортавальский р-ны) с рыжей полевки [№ 4 (2,5%; 0,025)], пашенной полевки [№ 4 (3,9%; 0,14)], экономки [№ 4 (18,2%; 0,45)], лесной мышовки [№ 4 (2,3%; 0,02)], обыкновенной [№ 4 (2,5%; 0,025)], № 3 (1 из 7; 0,1) и средней [№ 4 (1 из 3; 0,67)] бурозубок.

Megabothris (Megabothris) calcarifer (Wagner 1913)

Паразит в основном полевок. Палеарктический вид. Европейская и Сибирская провинции (Медведев, 1998).

В Карелии блоха *M. (M.) calcarifer* была обнаружена только на территории северотаежной подзоны (Музерский и Лоухский р-ны) с рыжей полевки [№ 7 (7,4%; 0,11) и № 10 (3,2%; 0,03)], обыкновенной [№ 7 (5,9%; 0,06)] и равнозубой [№ 7 (1 из 3; 0,33)] бурозубок.

Сем. Leptopsyllidae Rothschild 1915

Peromyscopsylla silvatica (Meinert 1896)

Паразит полевок. Палеарктический вид. Европейско-сибирская провинция (Медведев, 1998).

В Карелии блоха отмечена во всех обследованных районах, кроме трех северных – Сегежского, Лоухского и Беломорского. *P. silvatica* отмечена на рыжей полевке [№ 1 (53,3%; 1,13), № 2 (3 из 5; 1,6), № 3 (1 из 5; 1,6), № 4 (21%; 0,35), № 5 (9,1%; 0,14), № 6 (23,3%; 0,3)], красной полевке [№ 2 (2 из 2; 13,0)], пашенной

полевке [№ 4 (18,4%; 0,43)], полевке-экономке [№ 4 (21,2%; 0,39)], лесной мышовке [№ 4 (2,3%; 0,02)], полевой мыши [№ 1 (1 из 4; 0,25)], лесном лемминге [№ 1 (1 из 1; 1)], обыкновенной [№ 4 (0,6%; 0,006), № 7 (1 из 8; 0,13)], малой [№ 4 (5,0%; 0,2)] и средней [№ 4 (1 из 3; 0,33)] бурозубках.

Peromyscopsylla bidentata bidentata (Kolenati 1863)

Паразит полевок рода *Clethrionomys* и других лесных грызунов. Палеарктический вид. Европейская и Сибирская провинции (Медведев, 1998).

В Карелии блоха *P. b. bidentata* отмечена в Питкярантском, Прионежском, Сортавальском, Сегежском и Лоухском р-нах, на рыжей полевке [№ 4 (5,0%; 0,08), № 6 (10%; 0,13), № 7 (18,5%; 0,22), № 10 (6,45%; 0,06)], пашенной полевке [№ 4 (3,9%; 0,04)], полевке-экономке [№ 4 (3,0%; 0,03), № 9 (1 из 2; 0,5)].

Сем. Hystrichopsyllidae Tiraboschi 1904

Palaeopsylla soricis starki Wagner 1930

Специфичный паразит бурозубок. Палеарктический вид. Европейско-средиземноморская провинция (Медведев, 1998).

В Карелии блоха *P. soricis starki* обнаружена во всех районах, кроме Сортавальского, на обыкновенной бурозубке [№ 1 (2 из 5; 0,4), № 2 (39,1%; 0,52), № 4 (18,6%; 0,37), № 5 (9,1%; 0,09), № 6 (1 из 8; 0,13), № 7 (41,2%; 0,53), № 8 (25,0%; 0,46), № 9 (1 из 3; 1,0), № 11 (15,4%; 0,38)], малой [№ 2 (1 из 2; 0,5), № 4 (5,0%; 0,05)], равнозубой [№ 4 (2 из 9; 2,2)] и средней [№ 4 (1 из 3; 1,3), № 7 (1 из 4; 0,25)] бурозубках, рыжей полевке [№ 4 (1,2%; 0,01), № 5 (2,1%; 0,03), № 7 (3,7%; 0,04), № 10 (3,2%; 0,003)], пашенной полевке [№ 4 (2,6%; 0,03)], на полевке-экономке [№ 4 (6,1%; 0,06)], лесной мышовке [№ 4 (6,8%; 0,07)].

Ctenophthalmus (Ctenophthalmus) agyrtes (Helle 1896)

Паразит разных мелких лесных и луговых грызунов и насекомоядных. Палеарктический вид. Широко распространенный в Европе от Средиземноморья до Нижнего Поволжья и Предуралья (Вашенок, 1996; Медведев, 1998).

В Карелии блоха *C. (C.) agyrtes* обнаружена только в Питкярантском р-не на рыжей полевке [№ 1 (13,3%; 0,13)].

Ctenophthalmus (Euctenophthalmus) uncinateus uncinatus (Wagner 1898)

Паразит мелких лесных грызунов, главным образом европейской рыжей полевки. Палеарктический вид. Европейская провинция (Медведев, 1998).

В Карелии блоха *C. (E.) u. uncinatus* широко распространена и обнаружена во всех обследованных районах, кроме Сегежского, на рыжей полевке [№ 1 (33,3%; 0,4), № 2 (1 из 5; 0,2), № 3 (1 из 5; 0,4), № 4 (16,1%; 0,52), № 5 (40,8%; 0,68), № 6 (6,7%; 0,07), № 7 (11,1%; 0,15), № 10 (16,1%; 0,42)], пашенной полевке [№ 4 (3,9%; 0,05)], экономке [№ 4 (9,1%; 0,09)], лесной мы-

шовке [№ 4 (2,3%; 0,05)], лесном лемминге [№ 1 (1 из 1; 1,0)], обыкновенной бурозубке [№ 4 (0,32%; 0,003), № 11 (7,7%; 0,08)].

Rhadinopsylla (Actenophthalmus) integella J. et R. 1921

Паразит мелких лесных грызунов. Палеарктический вид. Европейская провинция (Медведев, 1998).

В Карелии блоха *R. (A.) integella* была обнаружена только в двух районах – Кондопожском и Лоухском – на рыжей полевке [№ 4 (1,2%; 0,08), № 11 (6,45%; 0,06)].

Doratopsylla dasycnema dasycnema (Rothschild 1897)

Паразит насекомоядных – обыкновенной куторы и землероек. Единственный евроазиатский представитель рода. Палеарктический вид. Европейская и средиземноморская провинции (Медведев, 1998).

В Карелии блоха *D. d. dasycnema* обнаружена во всех обследованных районах, кроме Питкярантского, Сортавальского и Беломорского, на обыкновенной [№ 2 (39,1%; 1,1), № 4 (29,8%; 0,59), № 5 (27,3%; 0,27), № 6 (2 из 8; 0,75), № 7 (11,8%; 0,12), № 8 (16,7%; 0,38), № 11 (2 из 8; 0,75)], равнозубой [№ 4 (1 из 9; 1,0)], малой [№ 4 (20,0%; 0,25)] и средней [№ 4 (2 из 3; 3,3)] бурозубках, рыжей полевке [№ 4 (2,5%; 0,01)] и полевке-экономке [№ 4 (0,12%; 9,1)].

Hyrstrichophylla (Hystichopsylla) talpae (Curtis 1826)

Паразит мелких грызунов и насекомоядных, обитающих в лесных и луговых стациях. Палеарктический. Европейско-средиземноморский (Медведев, 1998).

В Карелии блоха *H. (H.) talpae* обнаружена в трех районах – Прионежском, Кондопожском и Муезерском – на рыжей полевке [№ 4 (1,9%; 0,025), № 6 (6,7%; 0,07)], красной полевке [№ 2 (1 из 2; 0,5)], пашенной полевке [№ 4 (9,2%; 0,17)], экономке [№ 4 (12,1%; 0,15)], лесной мышовке [№ 4 (2,3%; 0,02)], обыкновенной [№ 2 (4,3%; 0,04), № 4 (1,6%; 0,019)] и средней [№ 4 (1 из 3; 0,33)] бурозубках.

Анализ встречаемости и распространения блох на 11 видах мелких млекопитающих (4 видов бурозубок и 7 видов грызунов) Карелии показал, что фауна блох представлена 14 видами, 10 родами, 4 семействами (табл.). Наиболее разнообразны по видовому составу два семейства – *Hystrichopsyllidae* (6 видов) и *Ceratophyllidae* (5), менее – *Leptopsyllidae* (2) и *Pulicidae* (1 вид).

Изучение структуры фауны блох ММ Карелии показало, что она представлена четырьмя категориями (табл.). В категорию I (единичных) вошли 4 вида: *Ct. felis*, *C. (E.) garei*, *Ct. (Ct.) agyrtis* и *Rh. (A.) integella*, в категорию II (редких) – 1 вид – *M. (M.) calcarifer*. В категорию III (обычных) вошли 4 вида: *A. penicilliger pedias*, *M. (M.) walkeri*, *P. b. bidentata* и *H. (H.) talpae*, в категорию IV (многочисленных) – 5 видов: *D. d. dasycnema*, *P. s. silvatica*, *P. soricis starki*, *Ct. (E.) u. uncinatus* и *M. (Gebiella) rectangulatus*. Доминирующие виды отсутствовали. Ядро фауны блох Карелии составили многочисленные виды, суммарная доля которых равнялась 84,5% от общего количества блох, собранных на всех ММ.

Наиболее разнообразна фауна блох грызунов (*Rodentia*), которая представлена 13 видами,

Встречаемость блох на мелких млекопитающих в разных подзонах тайги Карелии

	Средняя подзона тайги			Северная подзона тайги			Kарелия
	Insectivora n – 426	Rodentia n – 418	MM n – 844	Insectivora n – 76	Rodentia n – 116	MM n – 192	MM n – 1036
Сем. Pulicidae							
<i>Ctenocephalides felis</i>	I		I				I
Сем. Ceratophyllidae							
<i>Ceratophyllus (Emmareus) garei</i>		IV	IV	I	IV	IV	IV
<i>Megabothris (Gebiella) rectangulatus</i>	I	IV	IV		II	II	II
<i>Megabothris (Megabothris) calcarifer</i>				I			
<i>Megabothris (Megabothris) walkery</i>	II	III	III				III
<i>Amalaraeus penicilliger pedias</i>		III	III	IV	IV		III
Сем. Leptopsyllidae							
<i>Peromyscopsylla silvatica</i>	II	V	IV	III	III		IV
<i>P. bidentata</i>		III	III	III	II		III
Сем. Hystrichopsyllidae							
<i>Palaeopsylla soricis starki</i>	V	II	IV	V	I	IV	IV
<i>Ctenophthalmus (Euctenophthalmus) u. uncinatus</i>	I	IV	IV	IV	III		IV
<i>C. (Ctenophthalmus) agyrtis</i>		I	I				I
<i>Rhadinopsylla (Actenophthalmus) integella</i>		I	I	I	I		I
<i>Doratopsylla dasycnema dasycnema</i>	V	I	V	II	IV	IV	IV
<i>Hyrstrichophylla (Hystichopsylla) talpae</i>	II	I	III	I	I		III
Количество видов блох	8	12	13	4	11	11	14
Суммарное количество блох	416	527	943	34	118	151	1094
Количество видов зверьков	3	6	11	3	2	7	11

Примечание. ММ – мелкие млекопитающие; индекс относительного обилия в баллах (Песенко, 1982): I – единичный вид, II – редкий вид, III – обычный вид, IV – многочисленный вид, V – массовый вид.

9 родами, 3 семействами: Ceratophyllidae – 5 видов, Leptopsyllidae – 2 вида, Hystrichopsyllidae – 6 видов (табл.). Ядро фауны блох грызунов образовано четырьмя видами – *Ct. (E.) u. uncinatus*, *P. silvatica*, *M. (G.) rectangulatus* и *A. penicilliger pedias*, которые являются специфичными паразитами полевок.

Наиболее разнообразна (ИР – 1,75) фауна блох рыжей полевки. Она представлена 13 видами, 9 родами, 3 семействами: Ceratophyllidae – 5 видов, Leptopsyllidae – 2, Hystrichopsyllidae – 6 видов. На рыжей полевке обнаружены все виды блох, кроме *Ct. felis* (блохи кошки), отмеченные в целом в Карелии. Блохи с рыжей полевки составили 41,7% от блох на всех ММ и 71,0% – на грызунах. Ядро фауны блох (84,1%) рыжей полевки образовано одним доминирующим видом *Ct. (E.) u. uncinatus* (31,4%) и тремя многочисленными – *P. silvatica*, *M. (G.) rectangulatus* и *A. penicilliger pedias*.

Фауна блох бурозубок менее разнообразна – 9 видов, 7 родов, 4 семейства: Pulicidae (1 вид), Ceratophyllidae (3), Leptopsyllidae (1), Hystrichopsyllidae (4 вида) (табл.). Ядро фауны блох бурозубок составили 2 вида: *D. d. dasycnema* и *P. s. starki* – специфичные паразиты землероек.

По видовому разнообразию фауна блох обыкновенной бурозубки менее разнообразна (ИР – 0,89), чем фауна блох рыжей полевки, и представлена 8 видами, 7 родами, 4 семействами: Pulicidae (1 вид), Ceratophyllidae (2), Leptopsyllidae (1), Hystrichopsyllidae (4 вида) (табл.). Блохи с обыкновенной бурозубки по доминированию составили 35,1% от всех блох на ММ и около 85,3% – на землеройках. Ядро фауны блох обыкновенной бурозубки представлено 2 видами блох *D. d. dasycnema* (39,6%) и *P. soricis starki* (39,6%), которые в сумме составили около 95% от блох на *S. araneus*.

Таким образом, наиболее разнообразна как по видовому богатству, так и по численности фауна блох европейской рыжей полевки и обыкновенной бурозубки. В Карелии эти два зверька являются самыми многочисленными, распространенными и политопными видами ММ (Ивантер, 1975). В наших сборах их совместная доля составила 80,2% от всех собранных ММ. Вместе они прокармливают более 75% от общего количества блох на всех ММ. Эвритопность и многочисленность рыжей полевки и обыкновенной бурозубки приводят к постоянному обмену блохами с другими группами животных и определяют видовое разнообразие блох на ММ в Карелии.

Анализ встречаемости блох в разных подзонах Карелии показал, что в северном направлении наблюдается уменьшение видового разнообразия блох.

В подзоне средней тайги на 11 видах ММ обнаружено 13 видов блох (табл.). Ядро фауны блох составили пять многочисленных видов

D. d. dasycnema, *P. silvatica*, *P. soricis starki*, *Ct. (E.) u. uncinatus*, *M. (G.) rectangulatus*, которые в числовом отношении составили около 87% от всех блох, отмеченных на этой территории.

В подзоне северной тайги на 5 видах мелких млекопитающих обнаружено 11 видов блох. Блоха *M. (M.) calcarifer* была отмечена только здесь, 2 вида блох – *M. (M.) walkeri*, *Ct. (Ct.) agyrtes* не были обнаружены. Ядро фауны блох составили четыре многочисленных вида *M. (G.) rectangulatus*, *D. d. dasycnema*, *A. penicilliger pedias* и *P. soricis starki*, которые в числовом отношении составили около 65% от всех блох с ММ, обнаруженных на этой территории.

Сравнительный анализ видового состава и встречаемости отдельных видов блох на доминирующих видах ММ Карелии и Новгородской области (Балашов и др., 2002; Ващенок, Третьяков, 2003, 2004) показал некоторые различия в структуре фауны блох в различных физико-географических районах России. Более значительные различия отмечены в структуре фауны блох у рыжей полевки. На рыжей полевке в Карелии произошла смена в качестве многочисленного вида более южного вида *M. (G.) turbidus* на *M. (G.) rectangulatus*. Структура фауны блох обыкновенной бурозубки аналогична. Ядро фауны составляют те же виды, меняется лишь их положение по доминированию. В Карелии наиболее массовым является *D. d. dasycnema* (55,2%), в Новгородской области – *P. soricis starki* (57,72%).

В целом фауна блох мелких млекопитающих Карелии умеренно разнообразна и представлена 14 видами, 10 родами, 4 семействами: Hystrichopsyllidae (6) и Ceratophyllidae (5), Leptopsyllidae (2), Pulicidae (1). Видовое разнообразие блох снижается в направлении с юга на север и определено разнообразием видов блох на фоновых видах мелких млекопитающих – европейской рыжей полевке и обыкновенной бурозубке. В настоящий момент нельзя утверждать, что видовой состав блох ММ Карелии полностью установлен. Это, в первую очередь, обусловлено недостаточным исследованием юго-западных и восточных районов республики.

Большинство (83,3%) обнаруженных видов блох – широко распространенные паразиты мелких млекопитающих Палеарктики. В Европейско-Сибирской подобласти Палеарктики распространены блохи, паразитирующие на различных видах и родах полевок – *A. penicilliger pegias*, *M. (G.) rectangulatus*, *M. (M.) walkeri*, *P. silvatica* и *P. bidentata*. В Европейской провинции известны паразитирующие на различных полевках и мышиных *Ct. (E.) u. uncinatus*, *Ct. agyrtes*, *Rh. (A.) integella* и *H. talpae orientalis*. Ареал паразитов насекомоядных *D. d. dasycnema* и *P. soricis starki* охватывает кроме Европейской провинции также и Средиземноморье.

Литература

- Балашов Ю. С., Бочков А. В., Ващенок В. С. и др., 2002. Структура и сезонная динамика сообщества эктопаразитов рыжей полевки в Ильмень-Волховской низине // Паразитология. Т. 36, №. 6. С. 433–446.
- Беклемишев В. Н., 1962. Термины и понятия, необходимые при количественном изучении популяции эктопаразитов и нидиколов // Зоол. журн. Т. 40, № 2. С. 149–158.
- Беспятова Л. А., 2001. Эктопаразиты и форезанты европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schs.) в южной части национального парка «Водлозерский» // Национальный парк «Водлозерский»: Природное разнообразие и культурное наследие. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 233–236.
- Беспятова Л. А., Медведев С. Г., Бугмырин С. В., 2003а. Блохи (Siphonaptera) обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) среднетаежной подзоны Карелии // Териологические исследования. № 4. С. 73–77.
- Беспятова Л. А., Медведев С. Г., Бугмырин С. В., 2003б. Блохи (Siphonaptera) европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schr.) Карелии // Териологические исследования. № 4. С. 78–85.
- Беспятова Л. А., Бугмырин С. В., Медведев С. Г., 2004. Кровососущие клещи и блохи серых полевок Карелии // Тр. IV Междунар. науч. конф. «Современные проблемы общей, медицинской и ветеринарной паразитологии». Витебск. С. 120–123.
- Беспятова Л. А., Бугмырин С. В., Иешко Е. П., Давыдова С. В., 2005. Фауна блох (Siphonaptera) бурозубок (р. *Sorex*) Карелии // Тр. Карельского НЦ РАН. Биогеография Карелии. Вып. 2. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 16–18.
- Ващенок В. С., 1996. Видовой состав блоков (Siphonaptera) Северо-запада России // Паразитология. Т. 30, № 5. С. 410–424.
- Ващенок В. С., Третьяков К. А., 2003. Сезонная динамика и численность блоков (Siphonaptera) на рыжей полевке в северной части Новгородской области // Паразитология. Т. 37, № 3. С. 185–198.
- Ващенок В. С., Третьяков К. А., 2004. Сезонная динамика и численность блоков (Siphonaptera) на обыкновенной бурозубке (*Sorex araneus*) в северной части Новгородской области // Паразитология. Т. 38, № 6. С. 503–514.
- Дарская Н. Ф., 1964. К сравнительной экологии птичьих блоков рода *Ceratophyllus* Curt. 1832 // Эктопаразиты. Вып. 4. М.: МГУ. С. 128–137.
- Ивантер Э. В., 1975. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 246 с.
- Жмаева З. М., Земская А. А., Шлугер Е. Г., 1964. Кровососущие клещи (Arthropoda, Arachnoidea, Cheliceraata): Общие вопросы сбора и обработки материалов // Методы изучения природных очагов болезней и человека. М. С. 68–73.
- Медведев С. Г., 1998. Фауна и паразито-хозяйственные связи блоков Палеарктики // Энтомологическое обозрение. Т. 78, № 3. С. 292–308.
- Мэггарран Э., 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 182 с.
- Песенко Ю. А., 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с.
- Скалон О. И., 1970. Отряд SIPHONAPTERA (*Aphaniptera, Suctoria*) – Блохи // Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 5, ч. 2. Л.: Наука. С. 799–844.
- Сивонен Л., 1979. Млекопитающие Северной Европы / Ред. П. И. Данилов. Пер. с фин. М.: Лесн. пром-ть. 232 с.

ПАРАЗИТЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПАРКА «ДРУЖБА» (ФИНЛЯНДИЯ) И ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА «КОСТОМУКШСКИЙ» (РОССИЯ)

С. В. БУГМЫРИН, Л. А. БЕСПЯТОВА, В. С. АНИКАНОВА,
Е. П. ИЕШКО

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Приводятся данные по паразитам мелких млекопитающих парка «Дружба» (Финляндия) и Государственного природного заповедника «Костомукшский» (Россия). Отмечено 54 вида паразитов, относящихся к 5 классам, 11 отрядам, 24 семействам и 38 родам. Виды, обнаруженные в ходе исследования, – широко распространенные в Фенноскандии паразиты мелких млекопитающих.

S. V. BUGMYRIN, L. A. BESPYATOVA, V. S. ANIKANOVA, E. P. IESHKO.
PARASITES OF SMALL MAMMALS IN FRIENDSHIP PARK

The parasite fauna of small mammals from the Friendship Park (Finland) and the Kostamus Nature Reserve (Russia) was studied. A total of 54 species of parasites relating to 5 classes, 24 families, 38 genera were recovered. The fauna of small mammal parasites in this territory consisted of the species widespread throughout Fennoscandia.

Ключевые слова: паразиты, мелкие млекопитающие, природоохранная территория.

Представленная работа является продолжением возобновленных в 90-х годах исследований по инвентаризации фауны паразитов мелких млекопитающих Карелии (Беспятова и др., 2003, 2005; Бугмырин и др., 2003; Аниканова и др., 2007; Bespyatova, Bugmyrin, 2006). Паразиты этой группы наземных позвоночных – переносчики возбудителей многих опасных заболеваний человека и животных, поэтому знание видового состава и численности паразитов в конкретном регионе – основа для последующего мониторинга и оценки эпизоотологической ситуации. Комплексные паразитологические исследования на территории парка «Дружба» и заповедника «Костомукшский» до настоящего времени не проводились.

Материал и методы

Материалом для исследований послужили сборы паразитов мелких млекопитающих, вы-

полненные в сентябре 2007 г. на территории граничащих друг с другом государственного природного заповедника «Костомукшский» (Россия) N 64°34'; E 30°17' и парка «Дружба» (г. Кухмо, Финляндия) N 64°08'; E 29°35'. Отловы мелких млекопитающих проводились по стандартной методике с помощью трапиковых ловушек Геро. В Финляндии (04–09.09.07) было заложено 11 линий по 25 и 50 ловушек в каждой с экспозицией 2–3 суток, всего отработано 750 ловушко-суток. Отловлено 84 экз. мелких млекопитающих, относящихся к 6 видам (табл. 1). В заповеднике «Костомукшский» отлов проводился с 11 по 13 сентября на 13 линиях, 6 из которых расположены на «фено-маршруте», 7 – в районе ГОКа. Линии закладывались с одинаковой экспозицией ловушек (по 25 шт. в течение 2 суток). Отработано 650 ловушко-суток. Паразитологическому вскрытию было подвергнуто 63 экз. мелких млекопитающих, принадлежащих к 6 видам (табл. 1).

Таблица 1. Видовой состав и количество обследованных мелких млекопитающих

	Парк «Дружба»	Заповед- ник «Кос- томукш- ский»
Насекомоядные INSECTIVORA Bowdich 1821		
Обыкновенная бурозубка – <i>Sorex araneus</i> Linnaeus 1758	11	19
Равнозубая бурозубка – <i>Sorex isodon</i> Turov 1924	3	2
Средняя бурозубка – <i>Sorex caecutiens</i> Laxmann 1788	1	7
Малая бурозубка – <i>Sorex minutus</i> Linnaeus 1766		3
Грызуны RODENTIA Bowdich 1821		
Рыжая полевка – <i>Clethrionomys glareolus</i> Schreber 1780	62	31
Темная полевка – <i>Microtus agrestis</i> Linnaeus 1761	5	1
Мышь-малютка – <i>Micromys minutus</i> Pallas 1771	2	
Всего исследовано	84	63
Отработано ловушко-суток	750	650

Сбор, фиксация и камеральная обработка паразитологического материала выполнена согласно общепринятым методам (Жмаева и др., 1964; Аниканова и др., 2007), видовая идентификация паразитов – по Брегетовой (1955), Скалону (1970), Тихомирову (1977), Геннову (1984). Численность паразитов оценивалась по экстенсивности инвазии (встречаемости) – процент зараженных хозяев и индексу обилия – средняя численность паразита.

Результаты и обсуждение

Ниже приводится обзор паразитов мелких млекопитающих в систематическом порядке. При характеристике зараженности мелких млекопитающих указываются экстенсивность инвазии (%) и индекс обилия (экз.). При выборке хозяина меньше 15 указывается число зараженных особей.

Тип **PLATHELMINTHES** Gegenbaur 1859
 Класс **TREMATODA** Rudolphi 1808
 Отряд **BRACHYLAEMIDA** Odening 1960
 Подотряд **BRACHYLAEMATA** la Rue 1957
 Семейство **BRACHYLAEMIDAE** Stiles et Hassal 1898

Род **Brachylaemus** Dujardin 1845
Brachylaemus fulvus Dujardin 1845
 Редкий палеарктический вид. Специфичный паразит насекомоядных млекопитающих.
Локализация. Пищевод, желудок.
Зараженность. Костомукша: средняя бурозубка (1 из 7; 0,28), малая бурозубка (1 из 2; 0,5); Кухмо: обыкновенная бурозубка (1 из 11; 0,18).

Отряд **PLAGIORCHIDA** La Rue 1957
 Семейство **OMPHALOMETRIDAE** Odening 1960

Род **Rubenstrema** (Dollfus 1949)
Rubenstrema exasperatum (Rudolphi 1812)
 Обычный и широко распространенный палеарктический вид. Облигатный паразит насекомоядных млекопитающих.

Локализация. Желудок.

Зараженность. Кухмо: равнозубая бурозубка (1 из 3; 0,3).

Класс **CESTODA** Rudolphi 1808
 Отряд **CYCLOPHYLIDEA** Beneden in Braun 1900
 Подотряд **ANOPLOCEPHALATA** Skrjabin 1933
 Семейство **ANOPLOCEPHALIDAE** Cholodkowsky 1902

Род **Paranoplocephala** Luhe 1910 emend. Rausch 1976

Paranoplocephala omphalodes (Hermann 1783) Lühe 1902

Голарктический вид. Обычный паразит полевок.

Локализация. Тонкий кишечник.

Зараженность. Кухмо: рыжая полевка (4,8%; 0,06), темная полевка (1 из 5; 0,2).

Paranoplocephala gracilis Tenora et Murai 1980

Палеарктический вид.

Локализация. Тонкий кишечник.

Зараженность. Костомукша: темная полевка (1 из 1; 1).

Семейство **CATENOTAENIIDAE** Spassky 1950

Род **Catenotaenia** Janicki 1904

Catenotaenia henttoneni Haukisalmi, Tenora 1993

Палеарктический вид.

Локализация. Тонкий кишечник.

Зараженность. Кухмо: рыжая полевка (3,2%; 0,05).

Catenotaenia sp. 1

Локализация. Тонкий кишечник.

Зараженность. Костомукша: рыжая полевка (6,7%; 0,07); Кухмо: рыжая полевка (1,6%; 0,19).

Catenotaenia sp. 2

Локализация. Тонкий отдел кишечника.

Зараженность. Кухмо: рыжая полевка (1,6%; 0,02).

Подотряд **HYMENOLEPIDATA** Skrjabin 1940

Семейство **HYMENOLEPIDIDAE** Ariola 1899

Род **Ditestolepis** Solty 1952

Ditestolepis diaphana (Cholodkowsky 1906)

Широко распространенный палеарктический вид. Специфичный паразит землероек.

Локализация. Тонкий кишечник.

Зараженность. Костомукша: обыкновенная бурозубка (15,8%; 0,21), средняя бурозубка (1 из 7; 0,14), малая бурозубка (1 из 2; 1), равнозубая бурозубка (1 из 3; 2,66); Кухмо: обыкновенная бурозубка (2 из 11; 1,72).

Род ***Neoskrjabinolepis*** Spassky 1947

Neoskrjabinolepis schaldybini Spassky 1947

Обычный, широко распространенный палеарктический вид. Специфичный паразит насекомоядных млекопитающих.

Локализация. Тонкий кишечник.

Зараженность. Костомукша: обыкновенная бурозубка (25,3%; 0,52), средняя бурозубка (1 из 7; 0,14), малая бурозубка (2 из 2; 2); равнозубая бурозубка (3 из 3; 3,3); Кухмо: обыкновенная бурозубка (2 из 11; 0,63), равнозубая бурозубка (2 из 3; 12,6).

Род ***Staphylocystis*** Villot 1877

Staphylocystis furcata Stieda 1862

Широко распространенный палеарктический вид. Специфичный паразит землероек.

Локализация. Тонкий кишечник.

Зараженность. Костомукша: обыкновенная бурозубка (5,2%; 0,05); Кухмо: обыкновенная бурозубка (1 из 11; 0,09).

Семейство **DILEPIDIDAE** Furmann 1907

Род ***Monocercus*** Villot 1882

Monocercus arionis Siebold 1850

Широко распространенный палеарктический вид. Облигатный паразит землероек.

Локализация. Тонкий кишечник.

Зараженность. Костомукша: обыкновенная бурозубка (15,8%; 0,15), равнозубая бурозубка (2 из 3; 0,7); Кухмо: обыкновенная бурозубка (2 из 11; 0,9), равнозубая бурозубка (1 из 3; 2,3).

Род ***Hepatocestis***

Hepatocestis hepaticus (Baer 1932)

Палеарктический вид.

Локализация. Желчные протоки.

Зараженность. Костомукша: равнозубая бурозубка (2 из 3; 2).

Подотряд **TAENIATA** Skrjabin et Schulz 1937

Семейство **TAENIIDAE** Ludwig 1866

Род ***Taenia*** Linnaeus 1758

Taenia mustelae Gmelin 1790, larvae

Широко распространенный голарктический вид.

Локализация. Печень.

Зараженность. Костомукша: рыжая полевка (3,7%; 0,04); Кухмо: рыжая полевка (4,8%; 0,10).

Тип **NEMATHELMINTHES** Schneider 1866

Класс **NEMATODA** Rudolphi 1808

Подкласс **ENOPLIA** (Pearse 1942)

Отряд **TRICHOCEPHALIDA** Skrjabin et Schulz 1928

Семейство **CAPILLARIIDAE** Neveu-Lemaire 1936

Род ***Capillaria*** Zeder 1800

Capillaria incrassata (Diesing 1851)

Travassos 1915

Широко распространенный палеарктический вид. Специфичный паразит насекомоядных млекопитающих.

Локализация. Мочевой пузырь.

Зараженность. Костомукша: обыкновенная бурозубка (31,5%; 1,5), равнозубая бурозубка (2 из 3; 4,7); Кухмо: обыкновенная бурозубка (1 из 11; 0,27).

С. ***kutori*** Ruchljadeva 1964

Широко распространенный палеарктический вид. Специфичный паразит землероек.

Локализация. Желудок.

Зараженность. Костомукша: обыкновенная бурозубка (36,8%; 0,75), средняя бурозубка (4 из 7; 0,87); Кухмо: обыкновенная бурозубка (2 из 11; 0,09).

Отряд **DIOCTOPHYMIDA** (Railliet 1916)

Подотряд **DIOCTOPHYMINA** Skrjabin 1927

Надсем. **DIOCTOPHYMIDEA** Railliet 1916

Семейство **SOBOLIPHYMIDAE** Petrov 1930

Род ***Soboliphyme*** Petrov 1930

Soboliphyme soricis Baylis et King 1932

Обычный палеарктический вид. Паразит наземных млекопитающих и насекомоядных.

Локализация. Желудок.

Зараженность. Костомукша: обыкновенная бурозубка (5,2%; 0,2), средняя бурозубка (1 из 7; 0,14).

ОТРЯД **RHABDITIDA** Chitwood 1933

Семейство **STRONGYLOIDIDAE** Chitwood et Macintosh 1934

Род ***Parastrongyloides*** Morgan 1928

Parastrongyloides winchesi Morgan 1928

Широко распространенный голарктический вид. Специфичный паразит насекомоядных млекопитающих.

Локализация. Кишечник.

Зараженность. Костомукша: обыкновенная бурозубка (36,8%; 1,05), средняя бурозубка (1 из 7; 0,14), малая бурозубка (1 из 2; 0,5); Кухмо: обыкновенная бурозубка (3 из 11; 0,45).

Семейство **HELIGMOSOMIDAE** Cram 1927

Род ***Heligmosomum*** Railliet et Henry 1909

Heligmosomum mixtum Schulz 1954

Широко распространенный палеарктический вид.

Локализация. Тонкий кишечник.

Зараженность. Костомукша: рыжая полев-

ка (80%; 5,1); Кухмо: рыжая полевка (43,5; 1,52).

Heligmososmum costellatum (Dujardin 1845)

Широко распространенный голарктический вид.

Локализация. Тонкий кишечник.

Зараженность. Костомукша: темная полевка (1 из 1; 1).

Род ***Longistriata*** (Schulz 1926)

Longistriata codrus Thomas 1953

Широко распространенный палеарктический вид. Специфичный паразит землероек.

Локализация. Кишечник.

Зараженность. Костомукша: обыкновенная бурозубка (42,1%; 1,57), средняя бурозубка (2 из 7; 0,85), малая бурозубка (1 из 2; 1), равнозубая бурозубка (1 из 3; 0,66); Кухмо: обыкновенная бурозубка (3 из 11; 1,2).

Longistriata didas Thomas 1953

Широко распространенный палеарктический вид. Специфичный паразит бурозубок.

Локализация. Кишечник.

Зараженность. Костомукша: обыкновенная бурозубка (100%; 10,5), средняя бурозубка (2 из 7; 2,3), малая бурозубка (1 из 2; 4), равнозубая бурозубка (1 из 3; 1); Кухмо: обыкновенная бурозубка (11 из 11; 18,7), равнозубая бурозубка (1 из 3; 1,6).

Longistriata depressa (Dujardin 1845) Schulz 1926

Обычный палеарктический вид. Специфичный паразит бурозубок.

Локализация. Кишечник.

Зараженность. Костомукша: обыкновенная бурозубка (10,5%; 0,2).

Longistriata minuta Dujardin 1845

Широко распространенный палеарктический вид.

Локализация. Тонкий кишечник.

Зараженность. Костомукша: темная полевка (1 из 1; 16).

Отряд **OXYURIDA** Skrjabin 1923

Семейство **SYPHACIIDAE** Skrjabin et Schikhobalova 1951

Род ***Syphacia*** Seurat 1916

Syphacia petrusewiczi Bernard 1966

Широко распространенный голарктический вид. Специфичный паразит рыжей полевки.

Локализация. Толстый кишечник.

Зараженность. Кухмо: рыжая полевка (1,6%; 0,02).

Syphacia nigeriana Baylis 1928

Голарктический вид. Специфичный паразит полевок рода *Microtus*.

Локализация. Толстый кишечник.

Зараженность. Кухмо: темная полевка (1 из 5; 0,4).

Отряд **ASCARIDIDA** (Skrjabin 1915) Skrjabin et Schulz 1940

Надсемейство **ANISAKOIDEA** Mosgovoy 1950

Семейство **ANISAKIDAE** Skrjabin et Karokhin 1945

Род ***Porrocaecum*** Railliet et Henry 1912

Porrocaecum depressum (Zeder 1800) larvae Kosmopolit.

Локализация. Серозные покровы желудка, кишечника, брыжейка.

Зараженность. Костомукша: обыкновенная бурозубка (10,5%; 0,1).

Тип **ARTHROPODA** Latreille 1829

Класс **ARACHNIDA**

Отряд **PARASITIFORMES** (Reuter) Zachv.

Семейство **PARASITIDAE** Oudemans 1902

Представители семейств Parasitidae Rhodacaridae и Macrochelidae – свободноживущие формы гамазовых клещей (хищники, синзо- и некрофаги), способные воспринимать и долгое время хранить в своем организме возбудителей различных заболеваний.

Род ***Pergamasus*** Berlese 1904

Pergamasus crassipes Linne 1758

Зараженность. Костомукша: рыжая полевка (7,4%; 0,11), обыкновенная бурозубка (5,9%; 0,06), равнозубая бурозубка (1 из 3, 0,33); Кухмо: рыжая полевка (12,9; 0,18), обыкновенная бурозубка (1 из 11; 0,09).

Pergamasus parrunciger Bhattacharyya 1963

Зараженность. Кухмо: обыкновенная бурозубка (1 из 11; 0,09).

Род ***Poecilochirus*** G. & R. Canestrini 1882

Poecilochirus necrophori Vitzthum 1930

Зараженность. Кухмо: рыжая полевка (1,6%; 0,02).

Род ***Vulgarogamasus*** Tichomirov 1969

Vulgarogamasus remberti (Oudemans 1912)

Зараженность. Кухмо: обыкновенная бурозубка (1 из 11; 0,09).

Vulgarogamasus kraepelini (Berlese 1905)

Зараженность. Кухмо: рыжая полевка (19,3%; 0,24), обыкновенная бурозубка (1 из 11; 0,18), равнозубая бурозубка (1 из 3; 0,33), средняя бурозубка (1 из 1; 1).

Vulgarogamasus oudemani (Berlese 1904)

Зараженность. Кухмо: рыжая полевка (3,2%; 0,03).

Семейство **RHODACARIDAE** Oudemans 1902

Род **Euryparasitus** Oudemans 1902

Euryparasitus emarginatus C. L. Koch 1839

Зараженность. Кухмо: рыжая полевка (3,2%; 0,03), обыкновенная бурозубка (1 из 11; 0,09).

Род **Cyrtolaelaps** Berlese 1887

Cyrtolaelaps mucronatus Canestrini 1881

Зараженность. Кухмо: рыжая полевка (4,8%; 0,06), обыкновенная бурозубка (1 из 11; 0,09).

Семейство **MACROCHELIDAE** Vitzthum 1930

Род **Macrocheles** Latreille 1829

Macrocheles glaber Muller 1860

Зараженность. Костомукша: обыкновенная бурозубка (5,9%; 0,06); Кухмо: равнозубая бурозубка (1 из 3; 0,3).

Семейство **LAELAPIDAE** Berlese 1892

Род **Hypoaspis** Canestrini 1885

Hypoaspis heselhausi Oudemans 1912

Палеарктический вид. Факультативный гематофаг.

Зараженность. Кухмо: рыжая полевка (1,6%; 0,06).

Род **Eulaelaps** Berlese 1903

Eulaelaps stabularis C. L. Koch 1836

Голарктический вид. Факультативный паразит.

Зараженность. Кухмо: рыжая полевка (9,7%; 0,13).

Род **Laelaps** C. L. Koch 1838

Laelaps hilaris K. L. Koch 1836

Западно-палеарктический вид. Обычный паразит полевок рода *Microtus*.

Зараженность. Кухмо: темная полевка (2 из 5; 0,6).

Род **Hyperlaelaps** Zachvatkin 1948

Hyperlaelaps arvalis Zachvatkin 1948

Палеарктический вид. Обычный паразит полевок рода *Microtus*.

Зараженность. Костомукша: рыжая полевка (3,7%; 0,04); Кухмо: темная полевка (1 из 5; 1,2).

Семейство **HIRSTIONYSSIDAE** Evans et Till 1966

Род **Hirstionyssus** Fonseca 1948

Hirstionyssus eusoricis Bregetova 1956

Палеарктический вид. Облигатный гематофаг, обычный паразит бурозубок.

Зараженность. Костомукша: малая бурозубка (1 из 2; 0,5).

Hi. isabellinus Oudemans 1913

Голарктический вид. Облигатный гематофаг.

Зараженность. Костомукша: рыжая полевка (14,8%; 0,22); Кухмо: рыжая полевка (38,7%; 4,0), мышь-малютка (1 из 2; 7,0).

Семейство **HAEMOGAMASIDAE** Oudemans 1926

Род **Haemogamasus** Berlese 1889

Haemogamasus horridus Michael 1892

Палеарктический вид. Факультативный гематофаг.

Зараженность. Кухмо: рыжая полевка (1,6%; 0,02).

H. nidi Michael 1892

Западно-палеарктический вид. Факультативный гематофаг.

Зараженность. Костомукша: рыжая полевка (3,7%; 0,04); Кухмо: рыжая полевка (3,2%; 0,06).

H. ambulans Thorell 1872

Голарктический вид.

Зараженность. Костомукша: рыжая полевка (3,7%; 0,04); Кухмо: рыжая полевка (3,2%; 0,03).

Класс **INSECTA** Linnaeus 1758

Отряд **SIPHONAPTERA** Latreille 1825

Семейство **CERATOPHYLLIDAE** Dampf 1908

Род **Amalareus** Ioff 1936

Amalareus penicilliger (Grube 1851)

Голарктический вид.

Зараженность. Костомукша: рыжая полевка (14,8%; 0,30); Кухмо: рыжая полевка (3,2%; 0,06).

Род **Megabothris** Jordan 1933

Megabothris (Gebiella) rectangulatus (Wahlgren 1903)

Палеарктический вид.

Зараженность. Костомукша: рыжая полевка (7,4%; 0,07), темная полевка (1 из 1; 1), равнозубая бурозубка (1 из 3; 0,33); Кухмо: рыжая полевка (8,1; 0,08), темная полевка (1 из 5, 0,2).

Megabothris (Megabothris) calcarifer (Wagner 1913)

Зараженность. Костомукша: рыжая полевка (7,4%; 0,11), обыкновенная бурозубка (5,9%; 0,06), равнозубая бурозубка (1 из 3; 0,33); Кухмо: рыжая полевка (1,6%; 0,02).

Семейство **LEPTOPSYLLIDAE** Rothschild et Jordan 1915

Род **Peromyscopsylla** Fox 1939

Peromyscopsylla bidentata (Kolenati 1863)

Палеарктический вид.

Зараженность. Костомукша: рыжая полевка (18,5%; 0,22); Кухмо: рыжая полевка (8,1%; 0,11), темная полевка (3 из 5; 1,0), обыкновенная бурозубка (1 из 11; 0,09).

Семейство **HYSTRICHOPSYLLIDAE** Tiraboschi 1904

Род ***Ctenophthalmus*** Kolenati 1856

Ctenophthalmus (Euctenophthalmus) uncinatus (Wagner 1898)

Палеарктический вид.

Зараженность. Костомукша: рыжая полевка (11,1%; 0,18); Кухмо: рыжая полевка (14,5%; 0,18).

Род ***Palaeopsylla*** Wagner 1903

Palaeopsylla soricis (Dale 1878)

Палеарктический вид. Обычный паразит бурозубок.

Зараженность. Костомукша: рыжая полевка (3,7%; 0,04), обыкновенная бурозубка (41,2%; 0,59), средняя бурозубка (1 из 3; 0,33); Кухмо: обыкновенная бурозубка (6 из 11; 0,54), равнозубая бурозубка (1 из 3; 2,3).

Род ***Doratopsylla*** Jordan & Rothschild 1912

Doratopsylla dasycnema (Rothschild 1897)

Палеарктический вид. Обычный паразит бурозубок.

Зараженность. Костомукша: обыкновенная бурозубка (11,8%; 0,12), малая бурозубка (1 из 2; 0,5); Кухмо: рыжая полевка (1,6%; 0,02), обыкновенная бурозубка (8 из 11; 0,82), равнозубая бурозубка (2 из 3; 2,67).

Род ***Rhadinopsylla*** Jordan & Rothschild 1912

Rhadinopsylla (Actenophthalmus) integella

Jordan & Rothschild 1921

Палеарктический вид.

Зараженность. Костомукша: рыжая полевка (3,7%; 0,04); Кухмо: рыжая полевка (8,1; 0,08).

Отряд **PHTHIRAPTERA** Haeckel 1896

Подотряд **ANOPLURA** Leach 1815

Семейство **HOPLOPLEURIDAE** Ewing 1929

Род ***Hoplopleura*** Enderlein 1904

Hoplopleura edentula Fahrenholz 1916

Палеарктический вид. Облигатный паразит.

Зараженность. Костомукша: рыжая полевка (22,2%; 1,52); Кухмо: рыжая полевка (67,7%; 5,4).

Семейство **POLYPLACIDAE** Fahrenholz 1912

Род ***Polyplax*** Enderlein 1904

Polyplax borealis Ferris 1933

Голарктический вид.

Зараженность. Кухмо: рыжая полевка (8,1%; 0,55).

В результате паразитологического обследования мелких млекопитающих на территории

границящих заповедников выявлено 54 вида эндо- и эктопаразитов, относящихся к 5 классам, 11 отрядам, 24 семействам и 38 родам. Трематоды представлены семействами *Brachylaemidae* (1 вид) и *Omphalometridae* (1). Цестоды – сем. *Anoplocephalidae* (2), *Catenotaeniidae* (3), *Hymenolepididae* (3), *Dilepididae* (2) и *Taeniidae* (1). Нематоды – сем. *Capillariidae* (2), *Soboliphymidae* (1), *Strongyloididae* (1), *Heligmosomidae* (6), *Syphaciidae* (2) и *Anisakidae* (1). Гамазовые клещи – сем. *Parasitidae* (6), *Rhodacaridae* (2), *Macrochelidae* (1), *Laelapidae* (4), *Hirstionyssidae* (2) и *Haemogamasidae* (3). Блохи – сем. *Ceratophyllidae* (3), *Leptopsyllidae* (1) и *Hystrichopsyllidae* (4). Вши – сем. *Hoplopleuridae* (1) и *Polyplacidae* (1 вид).

На территории парка «Дружба» у мелких млекопитающих выявлено 45 видов эндо- и эктопаразитов из 6 систематических групп: третматоды (1), цестоды (9), нематоды (8), гамазовые клещи (17), блохи (8), вши (2 вида). В заповеднике «Костомукшский» отмечено 36 видов паразитов: третматоды (1), цестоды (8), нематоды (11), гамазовые клещи (7), блохи (8), вши (1 вид). Общими для обоих исследуемых полигонов были 28 видов паразитов.

ХАРАКТЕРИСТИКА ПАРАЗИТОФАУНЫ РАЗНЫХ ВИДОВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Обыкновенная бурозубка. В ходе исследования отмечено 17 видов паразитов (табл. 2), из которых 13 видов гельминтов и 4 вида эктопаразитов (без учета группы непаразитических гамазовых клещей).

Трематоды представлены только одним видом *B. fulvus*, который был отмечен в количестве 2 экз. только у одной особи бурозубки в районе Кухмо. В Карелии эта третматода регистрируется повсеместно с низкими показателями экстенсивности и интенсивности инвазии (Аниканова и др., 2008).

Фаунистический комплекс цестод довольно узок (4 вида) и представлен массовыми видами гименолепидид и дилепидид, паразитирующих у обыкновенной бурозубки в Восточной Фенноскандии (Аниканова и др., 2007). Наибольшая численность у обыкновенной бурозубки на финской территории отмечена у цестоды *D. diaphana*, на российской – у *N. schaldybini* (табл. 2).

Фауна нематод несколько богаче как по составу, так и по численности, что наглядно проявляется в показателях паразитарной инвазии отдельными видами (табл. 2). Доминирующим видом и в Финляндии, и в России является *Longistriata didas*, который выявлен у всех обследованных экземпляров *Sorex araneus* с высокими средними показателями численности. В Карелии она занимает второе место, незначительно уступая другому представителю рода *L. codrus* (Аниканова и др., 2003).

Таблица 2. Паразиты обыкновенной бурозубки

Вид паразита	Кухмо n = 11	Костомукша n = 19
Трематоды		
<i>Brachylaemus fulvus</i>	9,1 (0,18)	—
Цестоды		
<i>Ditestolepis diaphana</i>	18,2 (1,72)	15,8 (0,21)
<i>Neoskrjabinolepis schaldybini</i>	18,2 (0,63)	25,3 (0,52)
<i>Staphylocystis furcata</i>	9,1 (0,09)	5,2 (0,05)
<i>Monocercus arionis</i>	18,2 (0,9)	15,8 (0,15)
Нематоды		
<i>Capillaria incrassata</i>	9,1 (0,27)	31,5 (1,47)
<i>C. kutori</i>	18,2 (0,09)	36,8 (0,75)
<i>Soboliphyme soricis</i>	—	5,2 (0,2)
<i>Parastrongyloides winchesi</i>	27,3 (0,45)	36,8 (1,05)
<i>Longistriata codrus</i>	27,3 (1,2)	42,1 (1,57)
<i>L. didas</i>	100 (18,7)	100 (10,5)
<i>L. depressa</i>	—	10,5 (0,2)
<i>Porrocaecum depresso, larvae</i>	—	10,5 (0,1)
Блохи		
<i>Megabothris calcarifer</i>	—	5,9 (0,06)
<i>Peromyscopsylla bidentata</i>	9,1 (0,09)	—
<i>Palaeopsylla soricis</i>	54,5 (0,54)	41,2 (0,59)
<i>Doratopsylla dasycnema</i>	72,7 (0,82)	11,8 (0,12)

Примечание. п – количество обследованных животных; значение перед скобками – экстенсивность инвазии (%), в скобках – индекс обилия (экз.).

Разнообразие и численность эктопаразитов у обыкновенной бурозубки значительно ниже, чем гельминтов. Гамазовые клещи отмечались единично, и все найденные виды клещей – хищники и сцизофаги. Паразитические клещи у обыкновенной бурозубки не обнаружены. Блохи представлены 4 видами, среди которых наибольшую численность имеют специфичные паразиты землероек *Doratopsylla dasycnema* и *Palaeopsylla soricis* (табл. 2).

Таким образом, паразитофауна обыкновенной бурозубки данного региона представлена широко распространенными типичными паразитами насекомоядных млекопитающих. Ядро фауны составляют 7 видов: *D. diaphana*, *N. schaldybini* (цестоды), *P. winchesi*, *L. didas*, *L. codrus* (нематоды), *D. dasycnema* и *P. soricis* (блохи). Наблюдаемые незначительные различия видового состава паразитов *Sorex araneus* в смежных районах исследования носят, по-видимому, случайный характер и определяются малой выборкой животных.

Равнозубая бурозубка. В результате паразитологического вскрытия 6 особей *Sorex isodon* обнаружено 12 видов паразитов: трематода *R. exasperatum*, цестоды *D. diaphana*, *N. schaldybini*, *M. arionis* и *H. hepaticus*, нематоды *C. incrassate*, *L. didas*, *L. codrus* и блохи *M. rectangulatus*, *M. calcarifer*, *D. dasycnema*, *P. soricis*. Все виды – типичные паразиты насекомоядных млекопитающих на севере Европы (Аниканова и др., 2002; Бугмырин и др., 2003; Bespyatova, Bugmyrin, 2006).

Средняя бурозубка. У одной бурозубки *Sorex caecutiens*, добытой в Финляндии, отмечены только непаразитические гамазовые клещи (*Vulgarogamasus kraepelini*). Семь из восьми

обследованных животных отловлены на территории заповедника «Костомукшский». Обнаружено 9 видов: трематода *B. fulvus*, цестоды *D. diaphana* и *N. schaldybini*, нематоды *C. kutori*, *S. soricis*, *P. winchesi*, *L. didas*, *L. codrus* и блоха *P. soricis*. Чаще других паразитов (у 4 из 7 вскрытых особей) отмечалась нематода *C. kutori*.

Малая бурозубка. У двух отловленных в районе Костомукши *Sorex minutus* выявлено 8 видов паразитов: трематода *B. fulvus*, цестоды *D. diaphana* и *N. schaldybini*, нематоды *P. winchesi*, *L. didas*, *L. codrus*, гамазовый клещ *Hi. eusoricis* и блоха *D. dasycnema*.

Рыжая полевка. В ходе исследования отмечено 24 вида паразитов (табл. 3), из которых 7 видов гельминтов и 17 видов эктопаразитов.

Цестодофауна рыжей полевки слагается из представителей 3 семейств (Anoplocephalidae, Catenotaeniidae, Taenidae). Для первых двух рыжая полевка – окончательный хозяин, заражение происходит при поедании инвазированных промежуточных хозяев: клещей-орибатид и насекомых. Для *Taenia mustelae*, паразитирующей на личиночной стадии, полевка является промежуточным хозяином и служит источником заражения хищных млекопитающих. Всего отмечено 5 видов цестод, два из которых (*Catenotenia* sp., *Taenia mustelae*) встречались

Таблица 3. Паразиты рыжей полевки

Виды паразитов	Кухмо n = 62	Костомукша n = 31
Цестоды		
<i>Paranoplocephala ophthalmodes</i>	4,8 (0,06)	–
<i>Catenotaenia henttoneni</i>	3,2 (0,05)	–
<i>Catenotenia</i> sp. 1	1,6 (0,19)	6,7 (0,07)
<i>Catenotenia</i> sp. 2	1,6 (0,02)	–
<i>Taenia mustelae</i> (larva)	4,8 (0,10)	3,7 (0,04)
Нематоды		
<i>Heligmosomum mixtum</i>	43,5 (1,52)	80 (5,1)
<i>Syphacia petrusewiczi</i>	1,6 (0,02)	–
Гамазовые клещи		
<i>Hypoaspis heselhausi</i>	1,6 (0,06)	–
<i>Eulaelaps stabularis</i>	9,7 (0,13)	–
<i>Hyperlaelaps arvalis</i>	–	3,7 (0,04)
<i>Hirstionyssus isabellinus</i>	38,7 (4,02)	14,8 (0,22)
<i>Haemogamasus horridus</i>	1,6 (0,02)	–
<i>H. nidi</i>	3,2 (0,06)	3,7 (0,04)
<i>H. ambulans</i>	3,2 (0,03)	3,7 (0,04)
Блохи		
<i>Amalaraeus penicilliger</i>	3,2 (0,06)	14,8 (0,30)
<i>Megabothris rectangulatus</i>	8,1 (0,08)	7,4 (0,07)
<i>M. calcarifer</i>	1,6 (0,02)	7,4 (0,11)
<i>Peromyscopsylla bidentata</i>	8,1 (0,11)	18,5 (0,22)
<i>Ctenophthalmus uncinatus</i>	14,5 (0,18)	11,1 (0,18)
<i>Palaeopsylla soricis</i>	–	3,7 (0,04)
<i>Doratopsylla dasycnema</i>	1,6 (0,06)	–
<i>Rhadinopsylla integella</i>	8,1 (0,08)	3,7 (0,04)
Вши		
<i>Hoplopleura edentula</i>	67,7 (5,40)	22,2 (1,52)
<i>Polyplax borealis</i>	8,1 (0,55)	–

Примечание. п – количество обследованных животных; значение перед скобками – экстенсивность инвазии (%), в скобках – индекс обилия (экз.).

на обоих исследуемых участках. Разнообразие и численность цестод у рыжей полевки были несколько выше в районе Кухмо (табл. 3). В целом зараженность *Clethrionomys glareolus* цестодами была невысокой и составила для финской и российской территорий 11,2% и 6,7%, соответственно.

Нематоды представлены двумя видами: *H. mixtum* и *S. petrusewiczi* – это типичные, широко распространенные паразиты рыжей полевки (Европейская рыжая полевка, 1981). *H. mixtum* – геогельминт, развивающийся в почве или подстилке без участия промежуточных хозяев. Численность этого вида была высокой в обоих заповедниках (табл. 3), что типично для данного сезона года. *S. petrusewiczi* – паразит с прямым циклом развития, был отмечен в районе Кухмо в единичном экземпляре. В Карелии высокая численность этой нематоды обычно наблюдается в середине лета в период репродуктивной активности полевок.

Фауна гамазовых клещей представлена 7 видами (табл. 3), из которых *Hypoaspis heselhausi*, *Eulaelaps stabularis*, *Haemogamasus horridus*, *H. nidi*, *H. ambulans* – гнездо-норовые паразиты и факультативные гематофаги. *Hyperlaelaps arvalis* и *Hirstionyssus isabellinus* – облигатные гематофаги. Более высокая численность гамазовых клещей отмечена на территории парка «Дружба». Встречаемость и индекс обилия гамазовых клещей у рыжей полевки здесь составили соответственно 45,2% и 4,3 экз. Преобладал типичный паразит рыжей полевки *Hi. isabellinus* (38,7%; 4,02), его доля в сборах клещей составила более 90%. Численность клещей в Костомушском заповеднике в целом была ниже (табл. 3). Наиболее многочисленным был *Hi. isabellinus*, но с меньшими показателями заражения (14,8%; 0,22).

Фауна блох представлена 8 видами, 6 из которых были общими для обоих парков. Это обычные широко распространенные паразиты мелких грызунов, за исключением *Doratopsylla dasycnema* и *Palaeopsylla sorecis* – паразитов бурозубок. Встречаемость и индекс обилия для данной группы эктопаразитов составили 50%, 0,59 экз. (Финляндия) и 55%, 0,96 (Россия). Определенные различия прослеживаются в зараженности отдельными представителями. В Кухмо чаще других отмечался *Ctenophthalmus uncinatus*, в заповеднике «Костомушский» – *Peromyscopsylla bidentata* и *Amalaraeus penicilliger* (табл. 3).

Вши представлены 2 облигатными паразитами, из которых более многочисленный *Hoplopleura edentula* (табл. 3). Наиболее распространен этот вид на территории финского парка.

Таким образом, паразитофауна рыжей полевки данного региона представлена типичными широко распространенными в Карелии паразитами мелких млекопитающих. Ядро паразитофауны составляют *H. mixtum*, *Hi. isabell-*

nus, *H. edentula*. Основные отличия паразитофауны *Clethrionomys glareolus* двух исследуемых районов определяются большим разнообразием паразитов на территории финского парка, в первую очередь за счет цестод и гамазовых клещей, а также относительной численностью массовых видов паразитов.

Темная полевка. Отмечено 9 видов паразитов. Фауна гельминтов включает в себя 5 видов: цестоды *P. omphalodes*, *P. gracilis* и нематоды *H. costellatum*, *L. minuta*, *S. nigeriana*. Гамазовые клещи представлены специфичными паразитами род *Microtus* – *L. hilari*s и *H. arvalis*; блохи – *P. bidentata* и *M. rectangulatus*.

Мышь-малютка. В окрестностях Кухмо отловлено две особи *Microtus minutus*, у одной из которых отмечен только один паразитический вид – гамазовый клещ *Hi. isabellinus* (14 экз.). Распространенные специфичные паразиты мыши-малютки *Syphacia vandenbruelli* (нематода) и *Laelaps micromydis* (гамазовый клещ) не обнаружены.

Таким образом, в результате паразитологического обследования мелких млекопитающих на территории граничащих заповедников выявлено 54 вида эндо- и эктопаразитов, относящихся к 24 семействам и 38 родам. Виды, обнаруженные в ходе исследования, – широко распространенные в Карелии типичные паразиты мелких млекопитающих. Данная работа – первая сводка по паразитам мелких млекопитающих рассматриваемого района, в которой представлены результаты, полученные за короткий период только одного сезона. Дальнейшие исследования должны существенно дополнить приведенный нами список паразитов.

Авторы благодарны за большую помощь в организации и проведении полевых исследований Gergely Várkonyi, Jukka Rusanen (парк «Дружба», Финляндия), С. А. Позднякову (заповедник «Костомушский», Россия), Е. М. Матвеевой, А. А. Сущук (Институт биологии КарНЦ РАН).

Работа выполнена при финансовой поддержке ФЦП «Исследования и разработки по приоритетным направлениям научно-технологического комплекса России на 2007–2012 годы» (№ 02.512.11.2171).

Литература

- Анканова В. С., Беспятова Л. А., Иешко Е. П., Бугмырин С. В., 2002. Паразиты бурозубок (Insectivora: Soricidae) Карелии // Карелия и РFFI: Тез. докл. науч. конф., посвящ. 10-летию РFFI (1–3 окт. 2002 г.). Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 15.
- Анканова В. С., Иешко Е. П., Бугмырин С. В., 2003. Нематоды мелких млекопитающих Карелии // Тр. Карельского НЦ РАН. Биogeография Карелии (флора и фауна таежных экосистем). Серия Биологическая. Вып. 4. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 203–211.

- Аниканова В. С., Бугмырин С. В., Иешко Е. П., 2007. Методы сбора и изучения гельминтов мелких млекопитающих. Учебное пособие. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. 145 с.
- Аниканова В. С., Бугмырин С. В., Иешко Е. П., 2008. Зависимость гельминтофауны мелких млекопитающих Карелии от их пищевой специализации // Материалы IV Всерос. съезда Паразитол. об-ва при РАН. СПб. С. 20–23.
- Беспягтова Л. А., Медведев С. Г., Бугмырин С. В., 2003. Блохи (Siphonaptera) европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schr.) Карелии // Териологические исследования. № 4. С. 78–85.
- Беспягтова Л. А., Бугмырин С. В., Иешко Е. П., Давыдова С. В., 2005. Фауна блох (Siphonaptera) буро-зубок (р. *Sorex*) Карелии // Тр. Карельского НЦ РАН. Биогеография Карелии. Вып. 2. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 16–18.
- Брегетова Н. Г., 1956. Гамазовые клещи (Gamasoidea). Краткий определитель. М.; Л. 246 с.
- Бугмырин С. В., Иешко Е. П., Аниканова В. С., Беспягтова Л. А., 2003. К фауне паразитов мелких млекопитающих национальных парков «Паанаярви», «Оуланка» // Природа национального парка «Паанаярви». Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 97–101.
- Генов Т., 1984. Хелминти на насекомоядните бозайници и гризачите в България. София. 348 с.
- Европейская рыжая полевка, 1981. М.: Наука. 351 с.
- Жмаева З. М., Земская А. А., Шлугер Е. Г., 1964. Кровососущие клещи (Arthropoda, Frachnoidea, Cheliceraata): Общие вопросы сбора и обработки материалов // Методы изучения природных очагов болезней и человека. М. С. 68–73.
- Скалон О. И., 1970. Отряд SIPHONAPTERA (Aphaniptera, Suctoria) – Блохи // Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 5, ч. 2. Л.: Наука. С. 799–844.
- Тихомиров С. И., 1977. Определитель обитающих в почве клещей *Mesostigmata*. Л. С. 55–108.
- Bespyatova L. A., Bugmurin S. V., 2006. Species diversity of gamasid mites (Parasitiformes, Gamasina) on small mammals from the middle taiga of Karelia // Acarina. Vol. 14, N 2. P. 209–214.

ЗАРАЖЕННОСТЬ IXODES PERSULCATUS SCHULZE (ACARI: IXODIDAE) ВОЗБУДИТЕЛЯМИ БОЛЕЗНИ ЛАЙМА В КАРЕЛИИ

С. В. БУГМЫРИН 1, Л. Ю. РОМАНОВА 2, Л. А. БЕСПЯТОВА 1,
Л. А. БУРЕНКОВА 2, Ю. С. КОРОТКОВ 2, Е. П. ИЕШКО 1,
Г. Г. КАРГАНОВА 2

¹ Институт биологии Карельского научного центра РАН

² ГУ Институт полиомиелита и вирусных энцефалитов им. М. П. Чумакова
РАМН

Приводятся данные по зараженности таежного клеща боррелиями в 2008 г. в четырех районах Республики Карелия. Методом ПЦР-анализа обследовано 733 экз. имаго голодных клещей *I. persulcatus*, собранных с растительности на флаг. Зараженность боррелиями (*Borrelia burgdorferi sensu lato*) клещей в среднем по Карелии составила $18,3 \pm 3,4\%$. Наиболее напряженная ситуация складывается в Кондопожском районе республики, где высокая численность клещей сочетается с высокой встречаемостью у них боррелий.

S. V. BUGMYRIN, L. Yu. ROMANOVA, L. A. BESPYATOVA, L. A. BURENKOVA,
Yu. S. KOROTKOV, E. P. IESHKO, G. G. KARGANOVA. SIMULTANEOUS INFECTION
OF IXODES PERSULCATUS WITH AGENTS OF LIME'S DISEASE IN THE KARELIA

The data on the *Borrelia burgdorferi sensu lato* prevalence on the taiga tick in Karelia are received. The tick imagoes (733 spm.) are investigated by the PCR method. The prevalence *Borrelia* on ticks in the Karelia has made $18.3 \pm 3.4\%$ %. The most intense situation develops in the Kondopoga region, where high number of ticks is combined with high prevalence of *Borrelia*.

Ключевые слова: иксодовые клещи, *Borrelia burgdorferi*, ПЦР.

Болезнь Лайма (иксодовый клещевой боррелиоз) является широко распространенным трансмиссионным заболеванием, возбудителем которого являются спирохеты *Borrelia burgdorferi sensu lato*. К настоящему времени известно двенадцать видов боррелий, принадлежащих к комплексу *Borrelia burgdorferi sensu lato*, пять из которых распространены в России: *B. burgdorferi sensu stricto*, *B. afzelii*, *B. garinii*, *B. valaisiana* и *B. lusitaniae* (Коренберг и др., 2002). На европейской территории ведущую роль в циркуляции этих видов спирохет в природе играют иксодовые клещи рода *Ixodes*.

Республика Карелия относится к числу эндемичных территорий по клещевому боррелиозу (КБ) и занимает одно из ведущих мест в

России по этому заболеванию (Государственный доклад, 1993–2008).

Главными факторами, определяющими напряженность очага КБ, являются численность основных переносчиков (иксодовых клещей) и их зараженность боррелиями. Целью настоящего исследования было оценить степень зараженности голодных имаго иксодовых клещей из разных районов Карелии.

Материал и методы

Материалом для исследований послужили сборы иксодовых клещей, выполненные в мае – июне 2008 г. в четырех административных районах Республики Карелия: Прионежском (рис. 1:

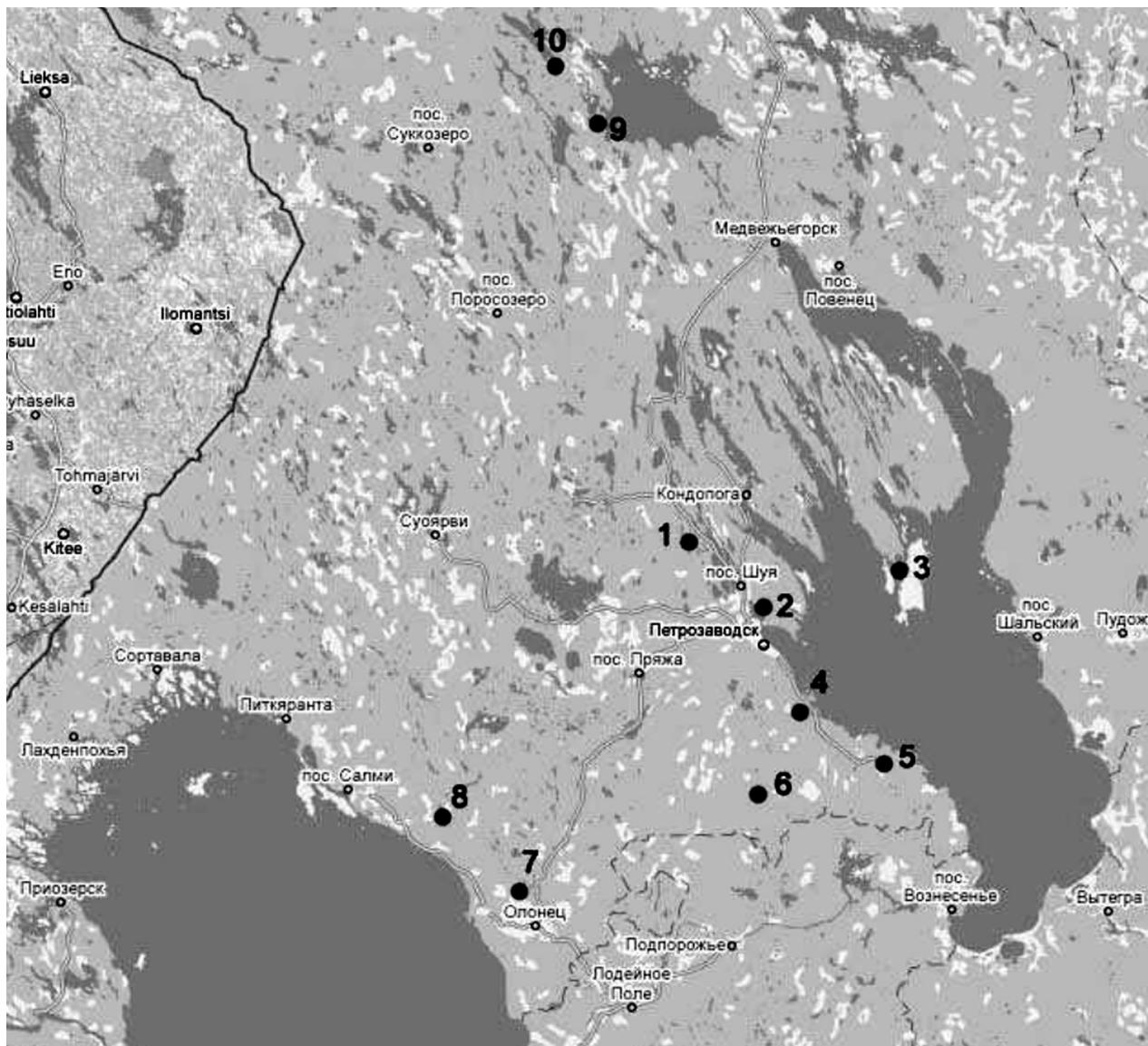


Рис. 1. Карта-схема района исследования, точками указаны места сборов иксодовых клещей; обозначения в тексте

точки 2, 4, 5, 6), Кондопожском (рис. 1: точка 1), Олонецком (рис. 1: точка 7, 8) и Медвежьегорском (рис. 1: точки: 3, 9, 10). Изучение видового состава и численности иксодовых клещей проводили методом их сбора с растительности на флаг. Всего пройдено около 80 флаго-км. Прижизненное определение вида клещей – визуально с помощью бинокуляра (Дубинина и др., 2007).

На зараженность методом ПЦР-анализа обследовано 733 экз. имаго голодных клещей *I. persulcatus*. Предварительно клещей промывали в 96%-м этиловом спирте и дважды в физиологическом растворе со смесью антибиотиков (пенициллин, стрептомицин). Клещей растирали в отдельных ступках с добавлением 200 мкл среды 199 на Эрле со смесью антибиотиков. Для последующего выделения РНК боррелий 587 клещевых супензий группировали в пулы от 2 до 5 особей в каждом, 146 экз. исследовали индивидуально.

Выделение нуклеиновых кислот проводили с помощью комплекта реагентов «РИБО-сорб» («АмплиСенс», Россия) и «Комплекта для выделения РНК/ДНК из сыворотки или плазмы крови» («Литех», Россия). Для реакции обратной транскрипции использовали набор случайных гексонуклеотидов («Синтол», Россия), обратную транскриптазу M-MLV и буфер фирмы «Promega», согласно предложенному фирмой протоколу.

При постановке ПЦР для определения комплементарной рибосомальной 16S РНК ДНК боррелий комплекса *Borrelia burgdorferi* sensu lato использовали пару праймеров: LD1, LD2 (Marconi, 1992).

Результаты и обсуждение

В Карелии обитает 6 видов иксодовых клещей: *Ixodes persulcatus* P. Sch., *I. ricinus* L.,

I. apronophorus P. Sch., *I. trianguliceps* Bir., *I. lividus* Koch., *I. uriae* White (Борзовских, 1989). Эпидемиологическое значение имеют два вида с пастищным типом паразитирования: таежный клещ *I. persulcatus* и европейский лесной *I. ricinus* – основные векторы клещевого энцефалита и боррелиоза на Северо-Западе России (Коренберг и др., 2002). Также имеются данные, свидетельствующие о зараженности боррелиями типичного широко распространенного паразита мелких млекопитающих *I. trianguliceps* (Горелова и др., 1996).

В 2008 г. во всех районах в сборах был отмечен только один вид – *I. persulcatus*, численность которого варьировала от 1 до 29,5 экз. на флаго-км (табл.). Таежный клещ является более эффективным и опасным переносчиком клещевого боррелиоза, чем *I. ricinus* (Алексеев, 1993).

Зараженность клещей боррелиями (*Borrelia burgdorferi* sensu lato) в 2008 г. в среднем по Ка-

релии составила $18,3 \pm 3,4\%$. Боррелии не были обнаружены только на периферии ареала: севере Медвежьегорского района (табл.). Невысокая зараженность клещей (4,5%) отмечена в Ботаническом саду г. Петрозаводска. В остальных районах встречаемость боррелий в клещах была достаточно высокой – 12–21%. Наиболее напряженная ситуация складывается в Кондопожском районе республики, где высокая численность клещей сочетается с высокой встречаемостью у них боррелий. Численность зараженных клещей в этом районе составляла 6,4 экз. на флаго-км.

По данным Республиканского центра гигиены и эпидемиологии (Государственный доклад, 1993–2008) зараженность боррелиями клещей, снятых с людей и доставленных из природы, за период с 2002 по 2007 г. не опускалась ниже 8% и в среднем составила 14,2% (рис. 2). Высокий уровень зараженности

Численность и зараженность боррелиями имаго иксодовых клещей в 2008 г. в Карелии

№ точки	Район	Численность <i>I. persulcatus</i> , экз. на флаго-км	Количество обследованных клещей	Зараженность клещей боррелиями, %
1	Кондопожский р-н, д. Гомсельга	29,5	303	$21,6 \pm 6,1$
2	Прионежский р-н, г. Петрозаводск (Ботанический сад)	7,3	22	$4,5 \pm 4,4$
3	Медвежьегорский р-н, о-ва Кижского архипелага	12,8	180	$20,0 \pm 6,8$
4	Прионежский р-н, д. Педасельга	14,2		
5	Прионежский р-н, с. Шелтозеро	5,8	65	$16,7 \pm 8,8$
6	Прионежский р-н, с. Ладва	4,2	38	$18,4 \pm 6,3$
7	Олонецкий р-н, п. Видлица	2,3	22	
8	Олонецкий р-н, п. Нурмалица	1,0	22	$12,5 \pm 6,7$
9	Медвежьегорский р-н, п. Паданы	13,9	58	0
10	Медвежьегорский р-н, д. Юккогуба	2,2	18	0

Примечание. № точки – в соответствии с рисунком.

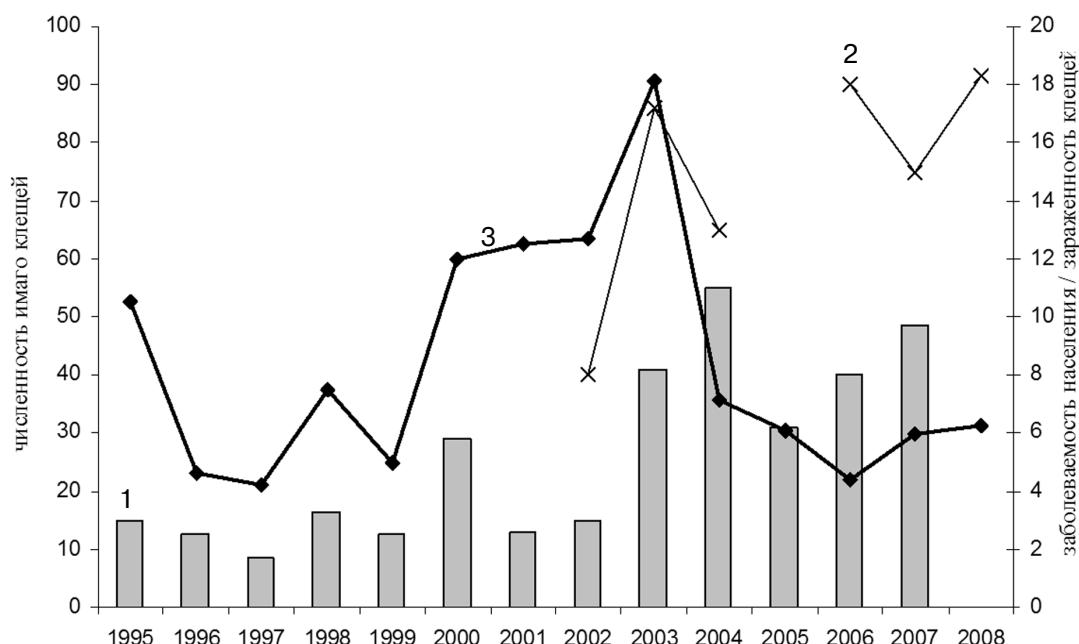


Рис. 2. Динамика заболеваемости населения КБ и численности иксодовых клещей в Карелии (Государственный доклад, 1993–2008):

1 – количество случаев заболевания человека КБ (на 100 тыс. населения); 2 – зараженность клещей боррелиями (%); 3 – численность взрослых иксодовых клещей (*Ixodes persulcatus*) (флаго-км)

клещей боррелиями сохранялся в годы как с низкой, так и с высокой численностью основного переносчика – таежного клеща (рис. 2). Основными резервуарными хозяевами боррелий служат различные виды мелких млекопитающих и птиц (Коренберг и др., 2002; Ковалевский и др., 2004; Gern et al., 1998). Высокая численность этих животных, а также широкий круг потенциальных переносчиков (Hubalek et al., 1998) определяют устойчивость функционирования очага КБ.

Работа выполнена при финансовой поддержке ФЦП «Исследования и разработки по приоритетным направлениям научно-технологического комплекса России на 2007–2012 годы» (№ 02.512.11.2171) и фонда РFFИ (№ 08-04-98822-p_север_a; 08-04-90720-моб_ст).

Литература

- Алексеев А. Н., 1993. Система клещ – возбудитель и ее эмерджентные свойства. СПб.: Зоол. ин-т РАН. 203 с.
- Бобровских Т. К., 1989. Иксодовые клещи Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. 85 с.
- Горелова Н. Б., Коренберг Э. И., Ковалевский Ю. А. и др., 1996. Изоляция боррелий от клеща *Ixodes trianguliceps* (Ixodidae) и возможное значение этого вида в эпизоотологии иксодовых клещевых боррелиозов // Паразитология. Т. 30, вып. 1. С. 13–18.
- Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Карелия 1992–2007 гг., 1993–2008. Петрозаводск.
- Дубинина Е. В., Волцит О. В., Алексеев А. Н., 2007. Упрощенный способ прижизненного различия двух видов клещей рода *Ixodes* в симпатрических очагах смешанных инфекций // РЭТ-инфо. Июнь, № 2. С. 24–27
- Ковалевский Ю. В., Коренберг Э. И., Горелова Н. Б., 2004. Многолетняя динамика эпизоотического процесса природных очагов иксодовых клещевых боррелиозов в горнотаежных лесах Среднего Урала // Паразитология. Т. 38, вып. 2. С. 105–120.
- Коренберг Э. И., Горелова Н. Б., Ковалевский Ю. В., 2002. Основные черты природной очаговости клещевых боррелиозов в России // Паразитология. Т. 36, вып. 3. С. 177–187.
- Gern L., Estrada Pena A., Frandsen F. et al., 1998. European reservoir hosts of *Borrelia burgdorferi* sensu lato // Zentralblatt fur Bakteriologie, Mikrobiologie und Hygiene. A. 287, N 3. P. 196–204.
- Hubalek Z., Halouzka J., Juricova Z., 1998. Investigation of haematophagous arthropods for borreliae – summarized data, 1988–1996 // Folia Parasitologica. Vol. 45, N 1. P. 67–72.
- Marconi R. T., Garon C. F., 1992. Development of polymerase chain reaction primer sets for diagnosis of Lyme disease and for species-specific identification of Lyme disease isolates by 16S rRNA signature nucleotide analysis // Journal of Clinical Microbiology. Vol. 30, N 11. P. 2830–2834.

СОВРЕМЕННАЯ ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКАЯ СИТУАЦИЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ ГОЛЬЦОВ В ОЗЕРАХ ЗАБАЙКАЛЬСКОГО СЕВЕРА

Т. Е. БУТОРИНА 1, О. Ю. ГОРОВАЯ 1, А. Н. МАТВЕЕВ 2,
В. П. САМУСЕНОК 2

¹Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет (Владивосток)

²Иркутский государственный университет

Изучена фауна паразитов гольцов в 4 горных озерах Забайкалья, в том числе оз. Фролиха, типом местообитании даватчана. Выявлены определенные различия между популяциями разных озер по видовому составу паразитов и количественным показателям зараженности (особенно *Proteocephalus longicollis* и *Diphyllobothrium ditremum*), что связано с разным происхождением озер и составом их иктиофауны. Гольцы оз. Фролиха, где доминируют рыбы равнинного комплекса, наиболее сильно отличаются от рыб других популяций. В оз. Большое Леприндо отмечены 2 группировки гольцов, неодинаковые по уровню потребления планктона и бентоса, одна из которых единично, а другая сильно заражена *P. longicollis*. Гольцы исследованных озер испытывают заметный пресс гельминтов, которые могут выступать в качестве одного из регуляторов их численности.

T. E. BOUTORINA, O. YU. GOROVAYA, A. N. MATVEEV, V. P. SAMUSENOK.
RECENT PARASITOLOGICAL SITUATION AND ECOLOGICAL DIFFERENCES
BETWEEN CHARS IN LAKES OF NORTHERN TRANSBAIKALIA

The fauna of char parasites of Baikalian mountains and peculiarities of their ecology in four mountain lakes of Transbaikalia are studied, including Frolikhha Lake – the typical location of davatchan. The certain differences between populations in these lakes are revealed in species composition of parasites and in quantitative characteristics of fish infestation with parasites (first of all with *Proteocephalus longicollis* и *Diphyllobothrium ditremum*). This is due to specificity, pattern of origin of different lakes and composition of their ichthyofaunas. Frolikhha Lake is dominated by fish of plain faunistic complex. The chars of this lake are the most different from chars of all other populations. Two chars assemblages which differ from each other in the level of consumption of plankton and benthos are registered in Bol'shoe Leprindo Lake. The chars of the first group are characterized by small indices of invasion with cestodes *P. longicollis*, the fish of the second group, unlike those of the first one, are heavily infected by this parasite. Our results show that chars from 4 surveyed lakes can experience considerable pressure of helminthes, which are pathogenic for these fish and can be one of regulators of their population density.

Ключевые слова: *Salvelinus alpinus erythrinus*, даватчан, Забайкалье, паразитофауна.

Введение

Забайкалье является одним из центров формообразования гольцов в Восточной Сибири (Алексеев и др., 2000; Осинов, 2002; Самусенок и др., 2006). Забайкальский голец, или «даватчан», был описан как *Salmo erythrinus* Георги в 1775 г. по 1 экземпляру из оз. Фролиха в бассейне Байкала. А. Гюнтер (Gunther, 1866, по: Савваитова и др., 1977) привел дополнительное описание еще одного экземпляра в каталоге рыб Британского музея (Лондон). Л. С. Берг (1948) отнес его к роду *Salvelinus* как подвид арктического гольца *S. alpinus erythrinus* Georgi. В работах Ф. Б. Мухамедиярова (1942), Г. Х. Шапошниковой (1971) и И. Ю. Редкозубова и В. А. Мовчана (1974) содержатся сведения о морфологии, возрастном составе, питании и других особенностях биологии этого гольца из типового местообитания. К. А. Савваитовой с соавторами (1977) проведен анализ морфологической изменчивости, даны биологическая характеристика и первое описание карликового самца гольца из оз. Фролиха. Специальная работа Д. Н. Павлова с соавторами (1990) посвящена изучению особенностей размножения и развития этих рыб.

В настоящее время гольцов Забайкалья нельзя рассматривать в рамках одного подвида (Савваитова, 1989; Алексеев и др., 1997, 2000; Алексеев, Пичугин, 1998 и др.), поскольку выявлены существенные различия между популяциями из разных озер и формами в пределах одного и того же озера по морфологическим, кариологическим и другим характеристикам. Их таксономический статус требует уточнения.

По данным К. А. Савваитовой с соавторами (1977), в оз. Фролиха возраст гольцов в уловах составляет от 5 до 11, в основном 8–9 лет. Их нерест происходит осенью в р. Левой Фролихе и, возможно, других. Гольцы используют в пищу как рыбу (молодь гольяна, широколобки, окуня и др.), так и беспозвоночных (ветвистоусых ракообразных родов *Daphnia*, *Bosmina*, *Chydorus*, веслоногих раков рода *Cyclops*, личинок хирономид, мелких двусторчатых моллюсков рода *Sphaerium*) (Мухамедияров, 1942; Редкозубов, Мовчан, 1974; Савваитова и др., 1977). Они питаются и на мелководье, и на глубине и даже во время нерестового хода (воздушными насекомыми) (Мухамедияров, 1942).

Информация о паразитофауне гольцов Забайкалья ограничена исследованиями, проведенными в 60-е годы прошлого века (Пронин, 1966, 1967). Это побудило нас изучить фауну паразитов гольцов озер Байкальской горной страны и особенности их экологии в четырех горных озерах Забайкалья.

Ранее (более 40 лет назад) гольцы встречались в северной части акватории Байкала, вплоть до Чивыркульского залива, но с тех пор они не отмечены в составе фауны Байкала и включены в Красную книгу Бурятии как редкий и исчезающий вид (Биоразнообразие Байкаль-

ской Сибири, 1999). Однако в последние годы удалось установить (Алексеев и др., 1999, 2000; Самусенок и др., 2006 и др.), что гольцы более широко распространены в Забайкалье, чем принято считать, они встречаются в 52 озерах (Алексеев и др., 1999). Большинство исследованных популяций приурочено к бассейнам притоков р. Лены – озерам Олекмо-Витимской горной страны на северо-западе Забайкалья (Самусенок и др., 2006) и значительно меньшая часть – к бассейну самого Байкала. Некоторые из этих небольших по численности популяций гольцов уже исчезли, в озерах произошло сокращение числа форм в результате браконьерства, и они нуждаются в охране (Алексеев и др., 1999).

Материал и методы

Материалом для настоящей работы послужили результаты паразитологического обследования гольцов, пойманных в августе – сентябре 2005 г. в бассейне р. Олекмы (приток р. Лены) – озерах Большое Леприндо (11 экз. длиной АС 13,4–17,4 см), Леша и Камна (в последнем в августе 2001 г.) (7 экз. длиной 12,4–14,2 см) и в июле 1999 г. в бассейне Байкала – оз. Фролиха (5 экз. длиной 31,5–35,4 см). Рыбы были пойманы жаберными сетями и зафиксированы 10%-ным формальдегидом. В оз. Фролиха обследована крупная форма в возрасте около 9 лет, в оз. Большое Леприндо – карликовая и озерах Леша и Камна – мелкая форма (названия форм гольцов приведены по: Алексеев и др., 1999).

Математическую обработку данных проводили с помощью пакета прикладных статистических программ Statistica 6.0. Для оценки степени экологической однородности гольцов озер Забайкалья проведено сравнение всех рыб в общей выборке по зараженности паразитами. При сравнении гольцов разных озер или рыб из одного и того же озера применяли кластерный анализ, в котором признаками служили показатели интенсивности инвазии гольцов всеми видами паразитов. При построении дендрограмм сходства (или различий) гольцов применяли метод Уорда, сходный с дискриминантным анализом (минимизирует дисперсию внутри отдельных кластеров и усиливает – между кластерами). Результаты кластерного анализа подтверждали методом К-средних для выделенных группировок рыб, который позволяет выявить дифференцирующие признаки.

Результаты и обсуждение

ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Озеро Фролиха расположено в бассейне Байкала в северной части Баргузинского хребта в 8 км к северо-востоку от Байкала на высоте 15 м над уровнем моря и на 60 м выше уровня Байкала (Редкозубов, Мовчан, 1974). Длина

озера – 12 км, ширина – 4–5 км, максимальная глубина – 80 м (Алексеев и др., 1999). Одна часть озера глубоководная с обрывистыми скалистыми берегами, другая, мелководная, имеет пологие берега. В озеро впадает р. Левая Фролиха длиной около 40 км (Савваитова и др., 1977). Гольцы обитают в глубоководной части озера. Это самая южная и самая западная из популяций забайкальских гольцов. Предполагается (Савваитова и др., 1977), что гольцы поднимаются в верховья Левой Фролихи и, возможно, других рек только для нереста, все остальное время находятся в самом озере.

Ихиофауна озера, помимо гольца, представлена следующими видами: плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus), обыкновенный гольян *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus), озерный гольян *P. perenurus* (Pallas), речной окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, обыкновенная щука *Esox lucius* Linnaeus, налим *Lota lota* (Linnaeus), каменная широколобка *Paracottus kneri* (Dybowski), ленок *Brachymystax lenok* (Pallas), обыкновенный таймень *Nuclo taimen* (Pallas) и недавно описанный подвид (Матвеев и др., 2005) байкало-ленский хариус *Thymallus arcticus baicalensis* Matveev, Samusevok, Pronin et Tel'rukhevsky, а также, возможно, сибирский елец *Leuciscus leiciscus baikalensis* (Dybowski) и язь *L. idus* (Linnaeus).

Озеро Большое Леприндо расположено на высоте 984 м над уровнем моря в бассейне р. Чары, притока р. Олекмы (бассейн р. Лены). Длина озера – 11,5 км, ширина – 2,8 км, максимальная глубина – 64,5 м. Ихиофауна озера представлена ленком, сигом-пыхъяном *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin), байкало-ленским хариусом, щукой, обыкновенным гольяном, гольяном Лаговского *Phoxinus lagowskii* Dybowski, сибирской щиповкой *Cobitis melanoleuca* Nichols, сибирским гольцом *Barbatula toni* (Dybowski), налином, речным окунем, пестроногим подкаменщиком *Cottus roeselii* Heckel, а также, возможно, тайменем и плотвой (Алексеев и др., 1999). Гольцы держатся на глубине не менее 18 м (Алексеев и др., 2000).

Озеро Леша расположено на высоте около 1300 м над уровнем моря в бассейне р. Олондо, приток р. Хани (бассейн р. Олекмы). Длина озера – 0,25, ширина – 0,15 км, максимальная глубина – 11,0 м. Кроме гольца в озере встречается только байкало-ленский хариус (Алексеев и др., 1999), который занимает преимущественно мелководную зону, а голец – более глубоководную (Алексеев и др., 2000). Данные об оз. Камна в литературе отсутствуют, это небольшое озеро находится рядом с оз. Леша. Все гольцовые озера Забайкалья – горные, холмоводные, гляциальные, олиготрофные или ультраолиготрофные.

Согласно данным Н. М. Пронина (1966), в 60-е годы XX в. у даватчана из оз. Большое Леприндо было найдено 10 видов паразитов, в

оз. Малое Леприндо – 12 (единая популяция с гольцами оз. Большое Леприндо) и в оз. Леприндокан – 3 вида. В связи с усилившейся антропогенной нагрузкой на экосистемы озер в период строительства БАМа и снижением ее в дальнейшем интересно было выяснить, изменилась ли и как паразитологическая ситуация за прошедшие годы.

У гольцов из исследованных озер нами найдено 14 видов паразитов (табл.), а с учетом литературных данных (Пронин, 1966) – 19 видов. Краткая характеристика паразитофауны гольцов из исследованных озер дана нами ранее (Буторина и др., 2007). Из общего списка паразитов мы исключили *E. crassum*, отмеченный Н. М. Прониным (1966) у гольцов оз. Леприндо, как чисто эстuarный вид (Куперман, 1978). Обращает на себя внимание большое видовое разнообразие гельминтов (11 видов) и сильная инвазия ими гольцов, в первую очередь, цестодами *P. longicollis* (табл.), учитывая мелкие размеры рыб. *P. longicollis* оказался доминирующим во всех озерах. Этот вид (как *P. exiguum*) известен как самый многочисленный среди гельминтов рыб бассейна Байкала, а его obligатным хозяином является байкальский омуль (Пронина, Пронин, 1988). Во всех озерах отмечен и *E. salvelini*, в оз. Фролиха гольцы заражены им на 100%. Найдки в массе ювенильных и молодых неполовозрелых особей названных видов цестод длиной до 15–18 мм свидетельствуют о том, что во всех озерах основное питание гольцов составляет планктон, что подтверждает и изучение содержимого желудочно-кишечных трактов. На севере Забайкалья гольцы населяют множество изолированных друг от друга озер с хорошо развитым планктонным сообществом (Алексеев и др., 2000). Все найденные нами виды цестод патогенны для гольцов, так как в настоящее время в указанных озерах, за исключением оз. Фролиха, сохранились лишь карликовая и мелкая формы этих рыб. Крупная форма гольцов исчезла из оз. Большое Леприндо в период строительства БАМа (Алексеев и др., 2000), браконьерский вылов нанес непоправимый ущерб этой популяции. Тризофороз с сильным поражением печени цестодами выявлен нами только у гольцов оз. Фролиха. Ранее Н. М. Пронин (1966) отмечал это заболевание у гольцов оз. Большое Леприндо, при этом интенсивность инвазии рыб в то время была в среднем в 5 раз ниже, чем установлено нами.

Нами отмечен дифиллотриоз карликовой формы гольцов в оз. Большое Леприндо (табл.). Возбудителем служит *D. ditremum*, дефинитивные хозяева – гагары, поганки и другие рыбоядные птицы (Делямуре и др., 1985). Второй вид *D. dendriticum* нами у гольцов не обнаружен, хотя встречается у других лососевых в самом озере Байкал (Пронин, 1966).

Из trematodозов наиболее выражен диплостомоз, вызванный *D. gavium*, с локализацией

Паразитофауна гольцов озер Забайкалья (Буторина и др., 2007)

Вид паразита	Все исследованные озера		Большое Леприндо	Леша, Камна	Фролиха
	Экстенсивность инвазии, % (ЭИ)	Интенсивность (И): пределы (lim)/средн. ($I_{ср.}$)	ЭИ $I_{lim}/I_{ср.}$	ЭИ $I_{lim}/I_{ср.}$	ЭИ $I_{lim}/I_{ср.}$
<i>Myxobolus arcticus</i>	73,9	—	100	6 из 7	0
<i>Capriniana piscium</i>	17,4	—	36,4	2 из 7	0
<i>Trichodina</i> sp.	4,4	—	9,1	0	0
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	17,4	2–18/11,0	0	0	<u>4 из 5</u> 2–18/11,0
<i>Eubothrium salvelini</i>	52,2	1–46/11,2	<u>54,5</u> 1–3/2	<u>1 из 7</u> 2	<u>5 из 5</u> 3–46/24,0
<i>Diphyllobothrium ditremum</i>	34,8	7–43/24,5	<u>72,7</u> 7–43/24,5	0	0
<i>Proteocephalus longicollis</i>	78,3	1–584/77,2	<u>72,7</u> 2–168/59,1	<u>5 из 7</u> 1–584/131,6	<u>5 из 5</u> 11–151/51,8
<i>Crepidostomum farionis</i>	39,1	1–12/4,2	<u>27,3</u> 1–6/2,7	<u>5 из 7</u> 2–10/5,8	<u>1 из 5</u> 1
<i>Phyllodistomum umblae</i>	17,4	4–41/16,8	<u>36,4</u> 4–41/16,8	0	0
<i>Azygia robusta</i>	13,0	1–20/7,7	0	0	<u>3 из 5</u> 1–20/7,7
<i>Diplostomum gavium</i>	30,4	1–66/16,7	<u>36,4</u> 1–3/2,0	<u>3 из 7</u> 14–66/36,3	0
<i>D. volvens</i>	13,0	2–8/4,3	0	<u>3 из 7</u> 2–8/4,3	0
<i>Pseudocapillaria salvelini</i>	13,0	1–57/19,7	<u>9,1</u> 57	<u>2 из 7</u> 1/1,0	0
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>	4,4	4	0	<u>1 из 7</u> 4	0

паразитов в стекловидном теле глаз у мелкой формы гольцов озер Леша и Камна, слабее он заражает карликовую форму в оз. Большое Леприндо. Этот паразит имеет очаговое распространение в местах гнездования окончательных хозяев – гагар (Судариков и др., 2002). В оз. Большое Леприндо впервые зарегистрировано поражение почек (мочеточников) гольцов *P. umblae*. У крупной формы гольцов в оз. Фролиха найден патогенный для рыб вид trematod *A. robusta*. Паразиты были найдены в желудке и пищевом отделе кишечника, а также прикрепленными к наружной и внутренней поверхности жаберных крышечек, в жабрах и ротовой полости. Голец является новым хозяином паразита в бассейне Байкала, ранее отмеченного у тайменя, ленка, байкало-ленского хариуса (Пронин, 1966). Необычная локализация trematod объясняется их активной миграцией у погибших рыб в ротовую полость и жабры и отмечена для разных видов этого рода.

Практически у всех мелких и карликовых гольцов нами впервые обнаружен паразит мозга миксоспоридия *M. arcticus*, в оз. Большое Леприндо на жабрах рыб отмечены также сосущие инфузории и единично – триходины (табл.).

Наиболее редкими гельминтами гольцов Забайкалья являются нематоды. Мы впервые обнаружили у них *P. salvelini*, интенсивность инвазии которой достигала 57 экз./рыбу, что свидетельствует об активном питании олигохетами, хотя этот паразит и был найден только у одной рыбы. Новым хозяином служат гольцы и

для нематоды *C. ephemeridarum*, ранее отмеченной Н. М. Прониным только у хариуса. Эти находки, а также анализ содержимого пищеварительных трактов гольцов показывают, что в их рацион, наряду с планктонными ракообразными, входят беспозвоночные бентоса: личинки поденок, олигохеты, а также падающие в воду воздушные насекомые. Полученные данные согласуются с литературными об эврифагии даватчана в оз. Фролиха (Савваитова и др., 1977) и новыми сведениями о разнообразном питании гольцов Забайкалья (Самусенок и др., 2006 и др.). Наши материалы свидетельствуют также о том, что гольцы исследованных озер испытывают заметный пресс гельминтов, которые являются патогенными для них и могут выступать в качестве одного из регуляторов их численности. Особенно сильное влияние они оказывают на мелкие и карликовые формы гольцов, которые, как правило, имеют невысокую численность, но интенсивно заражены паразитами (табл.).

Нами изучены особенности заражения рыб в конкретных озерах. В оз. Фролиха у крупной формы гольцов сильно выражена инвазия цестодами *P. longicollis* (до 151 экз./рыбу), *E. salvelini* (до 46 экз./рыбу) и *T. nodulosus* (до 18 экз./рыбу) практически всех исследованных гольцов (табл.). Заражение последним определяется присутствием в озере щуки (окончательного хозяина). Гольцы, наряду с окунем, налимом, щукой и ленком, выполняют роль вторых промежуточных, или дополнительных хозяев паразита (Пронина, Пронин, 1988). Триэнофороз вызывает разрушение печени рыб

(Пронина, Пронин, 1988). Ранее (Пронин, 1966) он был отмечен у крупной формы гольца в оз. Большое Леприндо. Это заболевание характерно только для крупной формы гольцов, которая экологически связана со щукой и входит в общий для них прибрежный комплекс гидробионтов. Отсутствие этого паразита у гольцов из других исследованных озер объясняется тем, что голец в них пространственно изолирован от щуки (оз. Большое Леприндо) или щука в них отсутствует (озера Леша и Камна). Высокие показатели инвазии гольцов *E. salvelini* свидетельствуют об ихтиофагии крупных гольцов, что согласуется с литературными данными о питании даватчана рыбой (Мухамедияров, 1942; Редкозубов, Мовчан, 1974; Савваитова и др., 1977). Крупным рыбам в большей степени свойственно питание рыбой как энергетически более выгодной пищей. Это подтверждается и при сравнении интенсивности инвазии гольцов разных озер *E. salvelini* (табл.). В оз. Фролиха она на порядок выше, чем в остальных, при более высокой экстенсивности заражения. Трематоды у гольцов оз. Фролиха представлены 2 видами, один из которых (*C. farionis*) является редким. *Azygia robusta* найдена только в оз. Фролиха у 3 из 5 исследованных гольцов. Инвазия гольцов *A. robusta* связана с присутствием в оз. Фролиха его основных хозяев: тайменя, ленка, хариуса, а гольцы играют второстепенную роль как хозяева паразита. Необходимо отметить патогенность этого паразита, который вызывает у рыб изъязвления стенок желудка и пищевода (Пронин, 1967). Таким образом, гольцы оз. Фролиха отличаются от гольцов других озер зараженностью двумя патогенными видами гельминтов – *T. nodulosus* и *A. robusta*. Кроме того, у них единично найдены споры миксоспоридий рода *Chloromyxum*. Состав паразитофауны гольцов в этом озере определяется более разнообразной гидро- и ихтиофауной по сравнению с остальными исследованными озерами.

В оз. Большое Леприндо у гольцов карликовой формы найдено 10 видов паразитов (табл.). Только в этом озере нами отмечен очаг дифиллотриоза, ситуация по другим цестодозам сходна с таковой в остальных озерах.

Забайкальские гольцы относятся к многотычинковым формам (Савваитова и др., 1977; Алексеев и др., 2000). Известна связь между наличием у рыб большого числа жаберных тычинок и планктофагией (Савваитова, 1989 и др.). По данным С. С. Алексеева с соавторами (2000), карликовые гольцы из оз. Большое Леприндо в среднем имеют значительно большее число жаберных тычинок (около 40), чем рыбы из озер Леша, Камна (в среднем 32) и Фролиха (31). В связи с этим интересно отметить, что дифиллотриоз обнаружен у наиболее многотычинковой формы гольцов. Раньше, когда в озере обитала крупная форма гольца, она была

на 93% инвазирована *Triaenophorus nodulosus* (Пронин, 1966). Однако нам не удалось обнаружить у гольцов этого паразита, хотя в озере обитает его окончательный хозяин – щука, которая заражена паразитом на 81% (Пронин, 1967). Кроме нее, этот паразит найден у ленка, сига и хариуса. Его отсутствие у гольца можно объяснить тем, что карликовый голец в этом озере занимает нишу глубоководного планктофага (Алексеев и др., 2000) и пространственно разобщен со щукой. Инвазия гольцов *D. ditremum* и *D. gavium* связана с присутствием здесь гагар – окончательных хозяев паразитов. *D. gavium* широко распространен в водоемах Забайкалья (Пронин, 1967), хотя, по-видимому, автор объединял под таким названием разные виды диплостоматид из внутренней среды глаз гольцов.

Сравнение наших данных с полученными Н. М. Прониным (1966) для оз. Большое Леприндо показывает, что здесь длительное время (уже более 40 лет) сохраняются очаги инвазии рыб дифиллотриидами и диплостоматидами, только с исчезновением крупной формы гольцов паразиты перешли на карликовых гольцов, что может отразиться на них сильнее и привести к более отрицательным последствиям.

В озерах Леша и Камна исследована мелкая форма гольцов и найдено 9 видов паразитов (табл.). Ее паразитофауна достаточно разнообразна, хотя здесь встречается только 2 вида рыб. Миксоспоридии и инфузории найдены наими у гольцов только в высокогорных мелководных озерах. В этих озерах триэнофороз не отмечен из-за отсутствия щуки (Пронина, Пронин, 1988). В то же время здесь возникли очаги диплостомоза, не выраженные в такой степени в других исследованных озерах.

Кластерный анализ общей выборки гольцов из 4 исследованных озер по интенсивности инвазии паразитами показывает (рис. 1), что в целом фауна паразитов сходна, поскольку эти гольцы представлены небольшими локальными популяциями из одного региона. Исключение составили 3 экз. рыб под номерами Ф 354, ЛК 140, БЛ 139, которые выделяются максимальным заражением *P. longicollis*. Это может быть связано как с интенсивным потреблением планктона (для мелких и карликовых форм озер Большое Леприндо, Леша и Камна), так и с ихтиофагией (для крупной формы в оз. Фролиха). В то же время можно отметить хорошо выраженные различия между гольцами разных популяций по видовому составу паразитов и по интенсивности инвазии ими рыб (рис. 2, 4). Они особенно заметны при использовании в качестве признаков для сравнения трех основных показателей инвазии (ЭИ, $I_{ср}$ и индекса обилия паразитов ИО) (рис. 3). Наиболее четкие различия по экстенсивности инвазии гольцов дают цестоды *P. longicollis* и *Diphyllobothrium ditremum* (рис. 5).

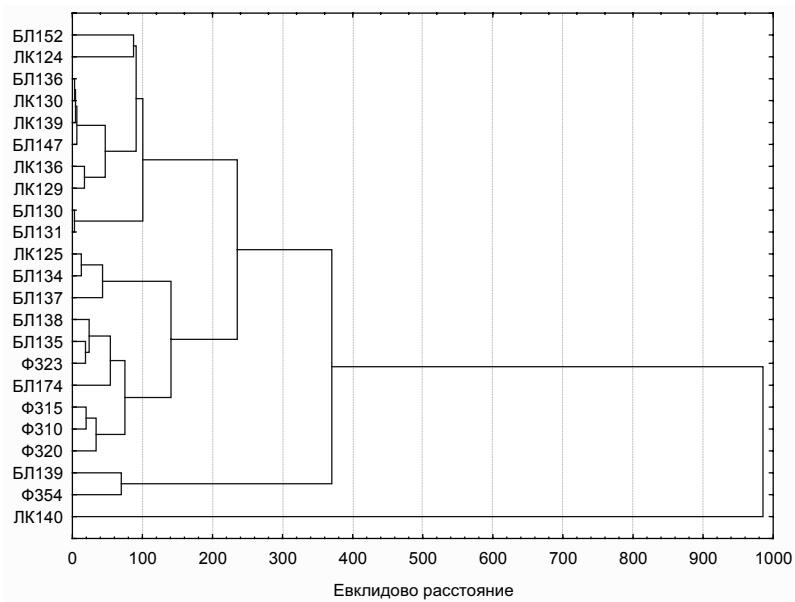


Рис. 1. Дендрограмма сходства гольцов озер Забайкалья по интенсивности инвазии паразитами, построенная методом Уорда:

по оси ординат – номера рыб. Обозначения: БЛ – Большое Леприндо, ЛК – Леша, Камна, Ф – Фролиха

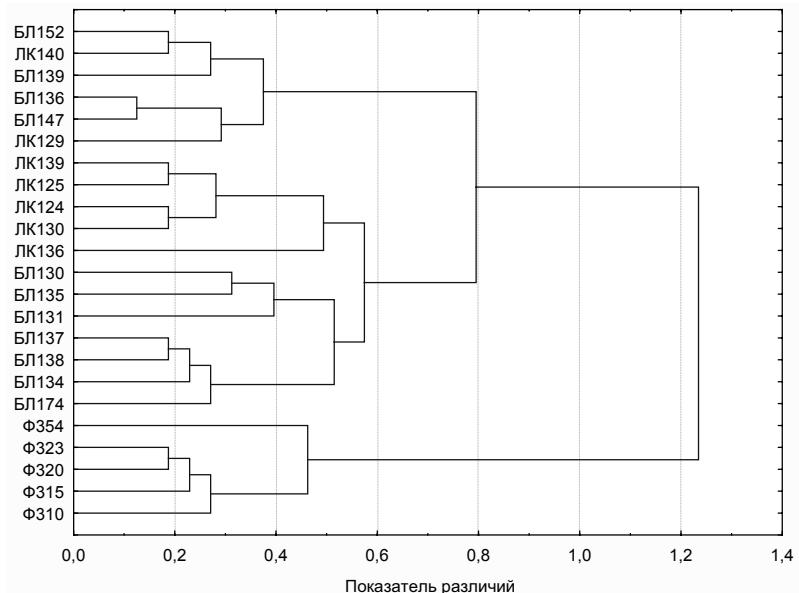


Рис. 2. Дендрограмма различий гольцов озер Забайкалья по интенсивности инвазии паразитами, построенная методом Уорда

Усл. обозн. см. на рис. 1

Анализ гольцов исследованных популяций свидетельствует о том (рис. 3), что гольцы оз. Фролиха наиболее сильно отличаются от гольцов других популяций. Это связано со спецификой и происхождением озер. В Забайкалье выделяют два типа озер (Биоразнообразие Байкальской Сибири, 1999): первый – с преобладанием рыб равнинного комплекса (плотвы, окуня и щуки), примером которого может служить оз. Фролиха; второй – с доминированием рыб boreального предгорного комплекса (лен-

ка и хариуса), к которому относятся озера Леша и Камна. Озера второго типа имеют тектоническое происхождение, связанное «со специфическим процессом прогибания дна межгорных котловин байкальского типа» (Биоразнообразие Байкальской Сибири, 1999). В оз. Большое Леприндо представлены рыбы обоих комплексов. Выборка гольцов оз. Фролиха представлена сходными по зараженности рыбами (рис. 6). В отличие от последних, карликовые гольцы оз. Большое Леприндо неодно-

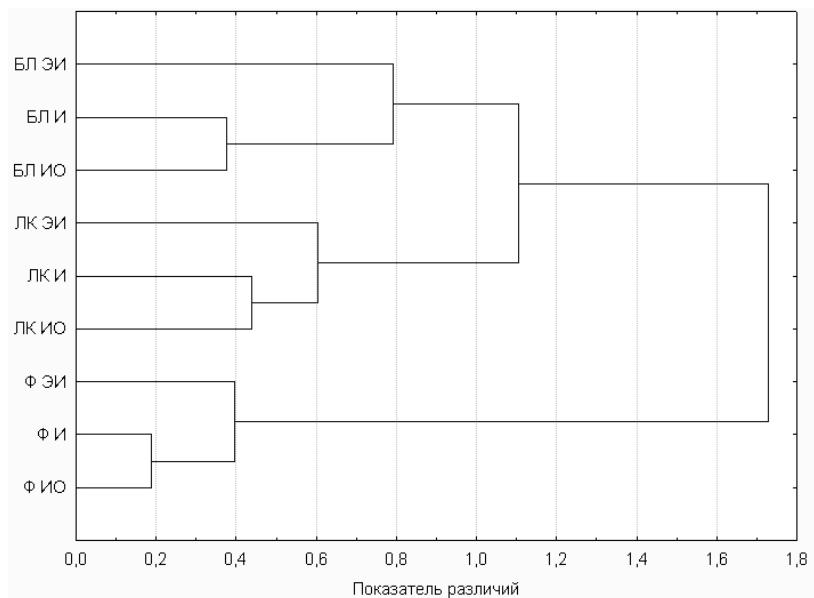


Рис. 3. Дендрограмма различий между популяциями гольцов озер Забайкалья по экстенсивности инвазии (ЭИ), средней интенсивности ($I_{ср.}$) и индексу обилия (ИО) паразитов, построенная методом Уорда

Усл. обозн. см. на рис. 1

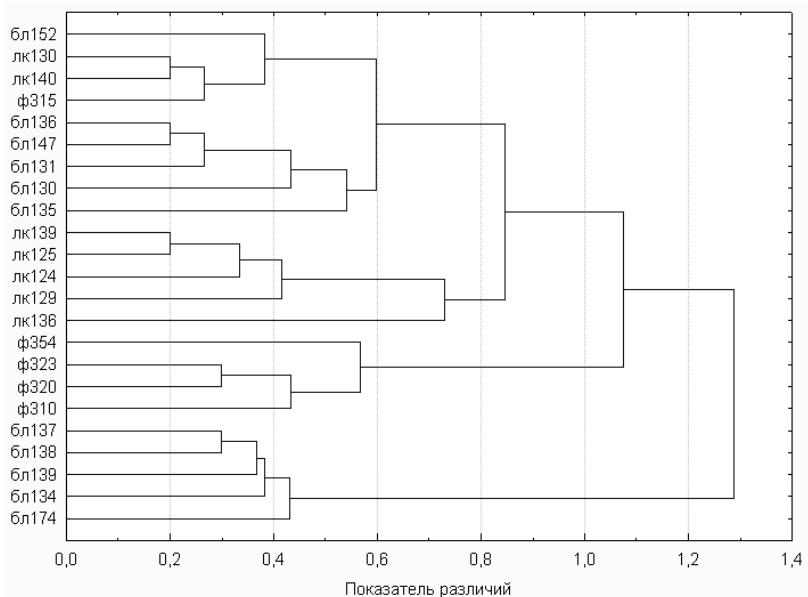


Рис. 4. Дендрограмма различий между популяциями гольцов озер Забайкалья по интенсивности инвазии гельминтами, построенная методом Уорда

Усл. обозн. см. на рис. 1

родны по этому признаку. Как видно из рисунков (рис. 7, 8), они представлены двумя группировками, которые отличаются между собой прежде всего по уровню инвазии *P. longicollis* (единичная – 0–4 экз. и высокая – 24–168 экз.). При этом все рыбы второй группы характеризуются зараженностью и другими цестодами – *E. salvelini* и дифиллоботриидами, которые единично встречаются у рыб первой группы. Кроме того, рыбы второй группы, в противополож-

ность первой, имеют контакт с моллюсками, на что указывает их заражение двумя видами трематод (табл.). Гольцы первой группы, напротив, характеризуются низкими показателями инвазии цестодами *P. longicollis* и *E. salvelini* и трематодами *C. farionis*. Инвазия гольцов дифиллоботриидами, по-видимому, связана с существованием в озере очага дифиллоботриоза. Среди гольцов первой группы оказался экземпляр, очень сильно зараженный

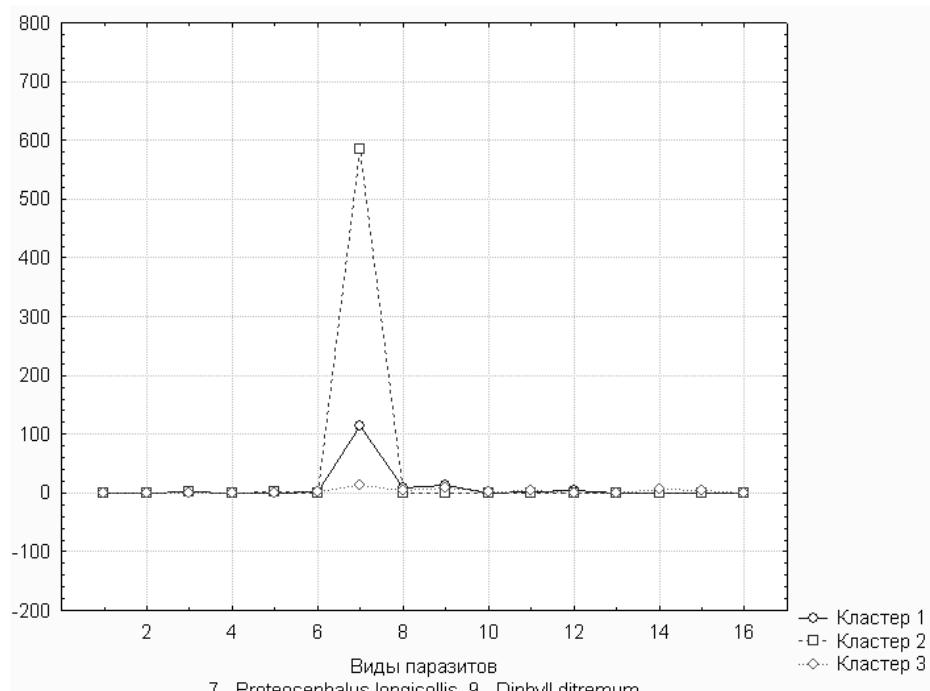


Рис. 5. Различия между популяциями озер Забайкалья по зараженности гельминтами, выявленные методом К-средних

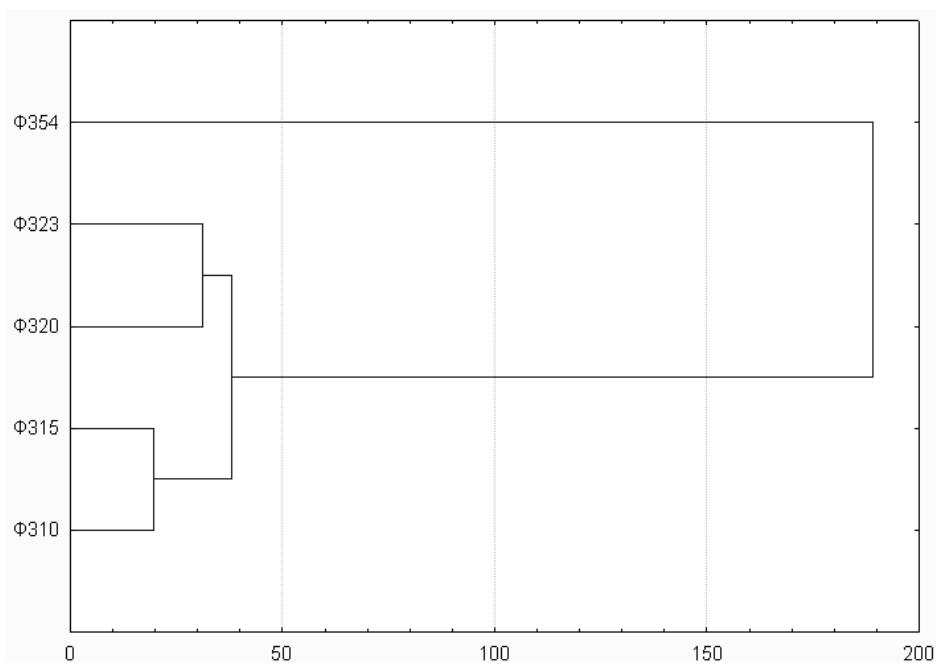


Рис. 6. Дендрограмма сходства гольцов оз. Фролиха по зараженности паразитами, построенная методом Уорда

Усл. обозн. см. на рис. 1

нематодой *P. salvelini*, не обнаруженной у гольцов второй группы. Инвазия этой нематодой связана с потреблением олигохет. Таким образом, анализ зараженности двух группировок гольцов гельминтами дает основание говорить о тенденции к расхождению по характеру питания особей, представляющих карликовую фор-

му гольцов в оз. Большое Леприндо. Полученные нами данные показывают, что гольцы выделенных группировок в разной степени потребляют веслоногих ракообразных. Они различаются также и по степени потребления бентоса (разная инвазия trematodами и нематодой *P. salvelini*). В целом это согласуется

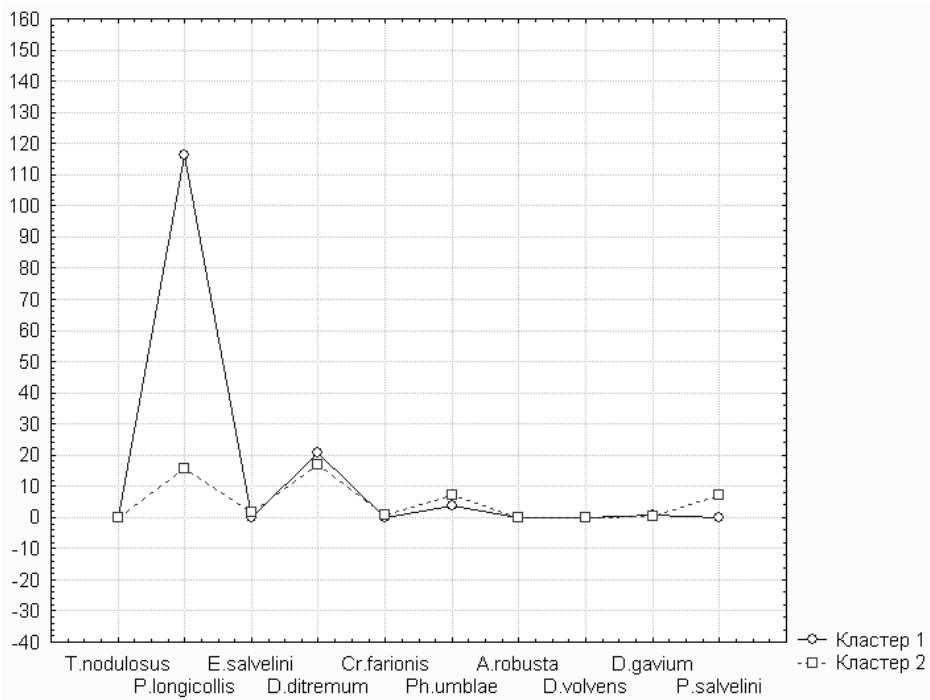


Рис. 7. Различия в зараженности двух групп гольцов оз. Большое Леприндо, выявленные методом К-средних

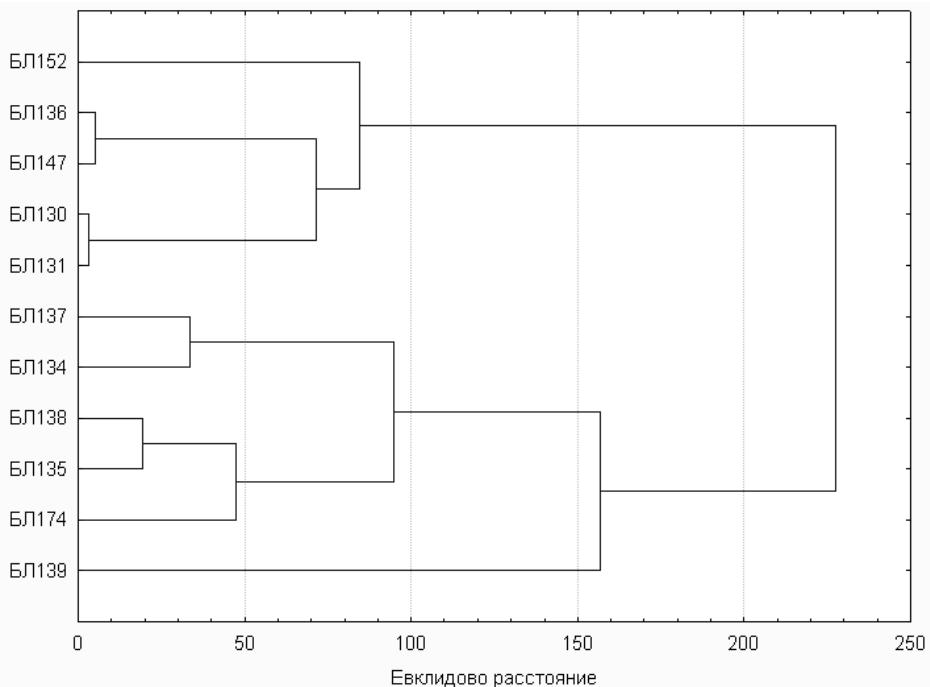


Рис. 8. Дендрограмма сходства гольцов оз. Большое Леприндо по зараженности паразитами, построенная методом Уорда

Усл. обозн. см. на рис. 1

с обычным для гольцов озер Забайкалья явлением, когда симпатрические формы гольцов различаются соотношением планктонных и бентосных организмов в питании (Самусенок и др., 2006).

Гольцы озер Леша и Камна, которые обитают в небольших соседних горных озерах с простым двувидовым составом ихтиоценоза, ока-

зались очень сходными между собой (рис. 9). Только у одного экземпляра отмечена чрезвычайно высокая интенсивность инвазии цестодой *P. longicollis* (584 экз.).

Полученные данные показывают, что в каждом из исследованных озер (кроме сходных Леша и Камна) наблюдаются свои особенности инвазии гольцов паразитами, которые

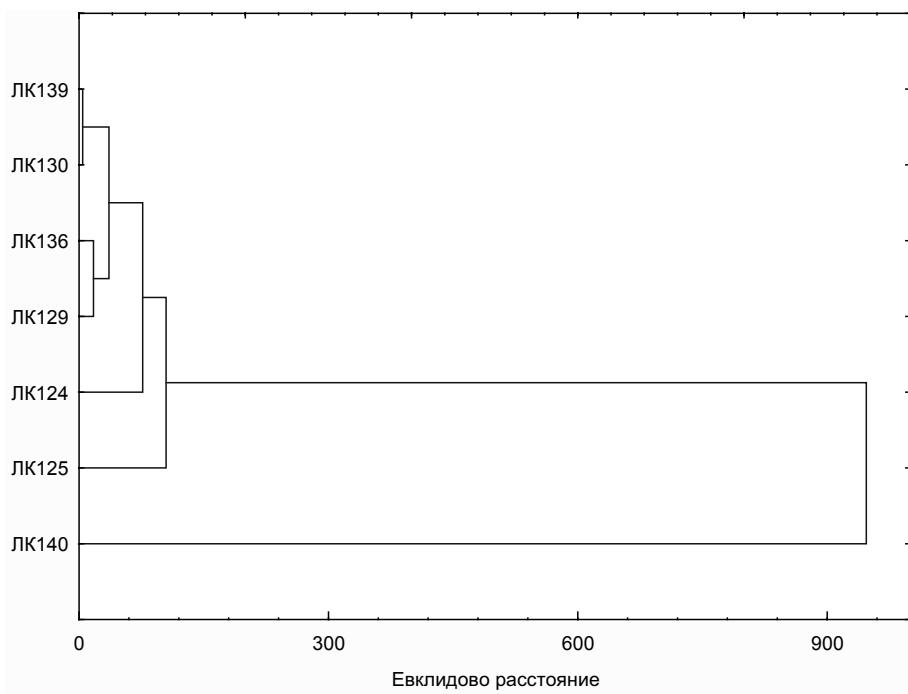


Рис. 9. Дендрограмма сходства гольцов озер Леша и Камна по зараженности паразитами, построенная методом Уорда

Усл. обозн. см. на рис. 1

подтверждают заметную изоляцию популяций из разных озер друг от друга (Алексеев и др., 1999). Они определяются составом гидробионтов – первых промежуточных и дополнительных хозяев, наличием окончательных хозяев (рыб, птиц), спецификой и расположением озер. Общая паразитологическая ситуация в исследованных озерах за последние 40 с лишним лет не улучшилась и вызывает опасения за состояние популяций гольцов. Это подтверждает, что в регионе необходимо сохранять режим их охраны. В оз. Большое Леприндо, по-видимому, наметилась тенденция к экологической дифференциации гольцов, что может в дальнейшем привести к формированию двух форм гольцов в этом озере.

Существует две группы гипотез о происхождении забайкальских гольцов. К. А. Савваитова, В. А. Максимов и Е. Д. Васильева-Медведева (1977), вслед за Л. С. Бергом (1949), полагают, что гольцы этого региона происходят от проходного арктического гольца и мигрировали в Забайкалье в период похолодания в конце плиоцена – плейстоцена. Возможны разные пути проникновения предка в бассейн Байкала. Больше всего подтверждений находит гипотеза миграции через бассейн р. Лены: связь Байкала с бассейном Лены через реки и озера Баргузинской и других гидросистем в конце плиоцена – начале плейстоцена; недавние находки гольцов в бассейне среднего (Алексеев, Кириллов, 2001) и верхнего течения р. Лены (Алексеев, Пичугин, 1998; Алексеев и др., 1999, 2000). Гольцы могли мигрировать в Забайкалье и по одной из сибирских рек, в бассейнах кото-

рых найдены популяции гольцов (Алдан, Индигирка, Колыма), и распространиться затем через их водоразделы (Алексеев и др., 2000; Алексеев, Кириллов, 2001). Однако проходной арктический голец, как правило, не совершает протяженных миграций вглубь континента, поэтому была предложена альтернативная версия (Алексеев, Кириллов, 2001) о существовании в Сибири обширного пресноводного водоема, возможно, в среднем течении р. Лены. Он мог возникнуть в результате подпруживания реки ледниками, спускавшимися с Верхоянского хребта (Лунгерсгаузен, 1961), или в результате морской трансгрессии (Линдберг, 1972). Эта гипотеза предполагает, что гольцы могли освоить такие пресноводные водоемы Сибири еще в доледниковый период и выжить там во время оледенений, а в дальнейшем расселиться вплоть до Охотского побережья. В эту схему укладывается и происхождение нейвы *Salvelinus peiba*, распространенной на Охотском побережье, от арктического гольца из бассейна р. Алдан (Глубоковский, 1977; Глубоковский и др., 1979) или р. Колымы (Behnke, 1980, 1984). Находки новых популяций гольцов в Сибири (Алексеев, Кириллов, 2001; Самусенок и др., 2006) делают такое предположение вероятным и показывают, что в труднодоступных горных районах верховьев сибирских рек могут находиться неизвестные пока популяции гольцов. В связи с этим можно отметить, что в горном Приморье (западный склон Сихотэ-Алиня) С. Ф. Золотухин (2003) обнаружил многочисленные локальные популяции малмы, что свидетельствует о более обширном ареале

мальмы в этом регионе в прошлом. Преобладающий у гольцов по ареалу пресноводный тип фауны паразитов (Буторина, 1980) косвенно свидетельствует в пользу версии о существовании в Восточной Сибири крупного пресноводного водоема или озерно-речной системы, которая в дальнейшем распалась на отдельные изолированные популяции, в том числе на северо-западе Забайкалья. Близкая точка зрения (Алексеев, Кириллов, 2001; Behnke, 1980, 1984) заключается в том, что до последнего плейстоценового оледенения существовал обширный сплошной ареал пресноводных гольцов в Сибири (Алексеев, Кириллов, 2001), включая п-ов Таймыр, и Северной Америке (Behnke, 1984), который впоследствии оказался разорванным. Была предложена модель Панарктического ледникового покрова (Гроссвальд, 1999) – покровное оледенение всей полярной области Евразии в период последнего оледенения, которое вызвало подпруживание льдами рек Европы и Сибири, вплоть до дальневосточных. Согласно этой модели, на севере находились морские ледниковые щиты, на юге – Тибетский щит, а между ними – горно-покровные оледенения Сибири и Центральной Азии с двумя системами стока талых вод к западу и северо-западу (Транссибирская) в Атлантику и к юго-востоку (Гоби-Амурская) в сторону Тихого океана. В результате подпруживания рек образовались обширные озера, связанные каналами сброса вод (спиллвеями). В нее входили Черноморский, Каспийский, Аральский бассейны, а также ледниково-подпрудные озера – Мансийское, Енисейское и Лено-Вилуйское. Таким образом, арктический голец мог иметь обширный пресноводный ареал и обитать в пределах системы холодноводных озер Сибири (районы устьев рек Олекмы, Витима, долина Алдана, верховья рек Яны и Индигирки, связанные между собой через потоки каналов сброса вод).

Выражаем глубокую благодарность д. б. н. Н. М. Пронину (ИОЭБ СО РАН, г. Улан-Удэ) за помощь в получении материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке фонда им. Бориса Купермана за 2006 г.

Литература

- Алексеев С. С., Кириллов А. Ф., 2001. Первая находка арктического гольца *Salvelinus alpinus complex* в бассейне Алдана и ее значение для понимания истории расселения гольцов в Восточной Сибири // Вопр. ихтиол. Т. 41, № 4. С. 465–480.
- Алексеев С. С., Пичугин М. Ю., 1998. Новая форма гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) из озера Даватчан в Забайкалье и ее морфологические отличия от симпатрических форм // Вопр. ихтиол. Т. 38, № 3. С. 328–337.
- Алексеев С. С., Пичугин М. Ю., Крысанов Е. Ю., 1997. Исследования гольцов *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) из озера Даватчан Забайкалья, внесенных в Красную книгу РСФСР: симпатрические формы из озера Большой Намаракит (морфология, экология, кариология) // Вопр. ихтиол. Т. 37, № 5. С. 588–602.
- Алексеев С. С., Булдыгеров В. В., Пичугин М. Ю., Самусенок В. П., 1999. Распространение арктического гольца *Salvelinus alpinus complex* (Salmonidae) в Забайкалье // Вопр. ихтиол. Т. 39, № 1. С. 48–56.
- Алексеев С. С., Пичугин М. Ю., Самусенок В. П., 2000. Разнообразие арктических гольцов Забайкалья по меристическим признакам, их положение в комплексе *Salvelinus alpinus* и проблема происхождения симпатрических форм // Вопр. ихтиол. Т. 40, № 3. С. 293–311.
- Берг Л. С., 1948. Рыбы пресных вод СССР и со-пределенных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Ч. 1. 467 с.; 1949. Ч. 3. С. 935–1381.
- Биоразнообразие Байкальской Сибири, 1999 / В. М. Корсунов, Н. М. Пронин, Г. Г. Гончиков и др. Новосибирск: Наука, Сибирская издательская фирма РАН. 350 с.
- Буторина Т. Е., 1980. Экологический анализ паразитофауны гольцов (*Salvelinus*) реки Камчатки // Популяционная биология и систематика лососевых. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 65–81.
- Буторина Т. Е., Горовая О. Ю., Матвеев А. Н., Самусенок В. П., 2007. Fauna паразитов гольцов горных озер Забайкалья // Ихтиологические исследования на внутренних водоемах: Материалы Междунар. науч. конф. (апрель 2007 г., Саранск). Саранск: Изд-во Мордов. ун-та. С. 18–20.
- Глубоковский М. К., 1977. Сравнительная остеология и дивергенция гольцов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 38–44.
- Глубоковский М. К., Черешнев И. А., Черненко Е. В., Викторовский Р. М., 1979. Распространение гольцов (*Salvelinus*, Salmoniformes) арктической группы на азиатском побережье Тихого океана // Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 86–98.
- Гроссвальд М. Г., 1999. Евразийские гидросферные катастрофы и оледенение Арктики. М.: Научный мир. 120 с.
- Делямуре С. Л., Скрябин А. С., Сердюков А. М., 1985. Основы цестодологии. Дифиллотрииды – ленточные гельминты человека, млекопитающих и птиц. Т. XI. М.: Наука. 200 с.
- Золотухин С. Ф., 2003. Нерестовый фонд и современный статус популяций лососей в Приморском крае: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 23 с.
- Куперман Б. И., 1978. Особенности жизненных циклов и биологии цестод из камчатских лососей // Биол. моря. Т. 4. С. 53–60.
- Линдберг Г. У., 1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л.: Наука. 548 с.
- Лунгерграузен Г. Ф., 1961. Геологическая история средней Лены и некоторые вопросы стратиграфии четвертичных отложений Восточной Сибири // Материалы Всесоюз. совещ. по изучению четвертичного периода. Т. 3. М. С. 209–217.
- Матвеев А. Н., Самусенок В. П., Тельпуховский А. Н. и др., 2005. Новый подвид сибирского хариуса *Thymallus arcticus baicalensis* ssp. *nova* (Salmoniformes, Thymallidae) // Вестник Бурятского ун-та. Сер. 2, Биология. Вып. 7. Улан-Удэ: БГУ. С. 69–82.

- Мухамедияров Ф. Б., 1942. К биолого-систематической характеристике даватчана // Тр. Вост.-Сиб. ун-та. Биология. Т. 2, вып. 3. С. 119–126.
- Осинов А. Г., 2002. Арктический голец *Salvelinus alpinus* Забайкалья и Таймыра: генетическая дифференциация и происхождение // Вопр. ихтиол. Т. 42, № 2. С. 149–160.
- Павлов Д. Н., Пичугин М. Ю., Савваитова К. А., 1990. Размножение и развитие даватчана *Salvelinus alpinus erythrinus* и проблема разнообразия особенностей воспроизводства у арктических гольцов // Вопр. ихтиол. Т. 30, № 6. С. 941–956.
- Пронин Н. М., 1966. Паразитофауна рыб водоемов Чарской котловины // Вопросы географии и биологии. Чита: Читин. пед. ин-т. С. 120–159.
- Пронин Н. М., 1967. Паразитофауна даватчана и пыжьяна как возможных объектов прудового и озерного рыбоводства // Вопросы сельскохозяйственного рыбоводства и гидробиологии Западной Сибири. Барнаул: Алтайское кн. изд-во. С. 196–200.
- Пронина С. В., Пронин Н. М., 1988. Взаимоотношения в системах гельминты – рыбы (на тканевом, органном и организменном уровнях). М.: Наука. 176 с.
- Редкозубов И. Ю., Мовчан В. А., 1974. К изучению даватчана *Salvelinus alpinus erythrinus* Georgi озера Фролиха // Вопр. ихтиол. Т. 14, № 2. С. 330–332.
- Савваитова К. А., 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат. 223 с.
- Савваитова К. А., Максимов В. А., Медведева Е. Д., 1977. Даватчан *Salvelinus alpinus erythrinus* (Georgi) // Вопр. ихтиол. Т. 17, вып. 2 (103). С. 203–219.
- Самусенок В. П., Алексеев С. С., Матвеев А. Н. и др., 2006. Вторая в бассейне Байкала и самая высокогорная в России популяция арктического гольца *Salvelinus alpinus complex* (Salmoniformes, Salmonidae) // Вопр. ихтиол. Т. 46, № 5. С. 616–629.
- Судариков В. Е., Шигин А. А., Курочкин Ю. В. и др., 2002. Метацеркарии трепматод – паразиты пресноводных гидробионтов центральной России. М.: Наука. 298 с.
- Шапошникова Г. Х., 1971. Сравнительно-морфологическое описание некоторых видов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 48. С. 4–30.
- Behnke R. J., 1980. A systematic review of the genus *Salvelinus* // Chars, salmonids fishes of the genus *Salvelinus*. Hague: Junk. P. 441–480.
- Behnke R. J., 1984. Organizing the diversity of the Arctic charr // Proc. Int. Symp. Arctic charr / L. Johnson, B. L. Burns (eds.). Winnipeg: Univ. Manitoba Press. P. 3–21.

ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ЦЕСТОДЫ DITESTOLEPIS DIAPHANA (CHOLODKOWSKY 1906) В ПОПУЛЯЦИИ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX ARANEUS* L. 1758) КАРЕЛИИ

Е. П. ИЕШКО 1, В. С. АНИКАНОВА 1, Ю. Л. ПАВЛОВ 2

1 Институт биологии Карельского научного центра РАН

2 Институт прикладных математических исследований Карельского научного центра РАН

Представлены данные по динамике численности цестоды *Ditestolepis diaphana* (Colodkowsky 1906) в популяции обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L. 1758) Карелии. Показано, что численность цестод, паразитирующих в кишечнике бурозубки, в исследованных биотопах моделируется негативно-биномиальным распределением (НБР). Оценки параметров распределения позволяют получить статистически достоверные показатели численности паразита и судить об устойчивом характере взаимоотношений в системе паразит – хозяин (баланс устойчивых и неустойчивых к заражению особей хозяина).

E. P. IESHKO, V. S. ANIKANOVA, Y. L. PAVLOV. PATTERNS IN THE DISTRIBUTION OF THE CESTODE DITESTOLEPIS DIAPHANA (CHOLODKOWSKY 1906) ABUNDANCES IN COMMON SHREW POPULATION IN KARELIA

Data are presented on the dynamics of the cestode *Ditestolepis diaphana* (Colodkowsky 1906) abundance in the common shrew (*Sorex araneus* L. 1758) population in Karelia. It is shown that the abundance of cestodes parasitizing in shrew intestines in the habitats investigated conforms to the negative binomial distribution (NBD). Estimating distribution parameters we get statistically reliable indicators of the parasite abundance, and postulate steady relationships to exist in the host-parasite system (a balance of host individuals resistant or non-resistant to the infestation).

Ключевые слова: цестода *Ditestolepis diaphana*, обыкновенная бурозубка, паразито-хозяйственные отношения.

Введение

Исследования численности животных опираются на выборочные данные, т. е. оценку плотности популяции на каком-то ограниченном пространстве, которая составляет только часть территории обитания популяции. Поскольку распределение особей в пространстве неравномерно, для получения достоверных значений оценки численности необходимо иметь не только репрезентативное число проб, но и пробы, собранные с учетом пространст-

венной структуры популяции животного. Это особенно важно для паразитических видов. Заметим также, что для анализа полученных средних значений и других статистических показателей необходимо знать тип распределения численности животных.

В настоящее время является устоявшимся представление о том, что численность паразитов имеет агрегированный тип, а негативно-биномиальное распределение (НБР) служит наиболее адекватной моделью распределения (Бреев, 1972; Crofton, 1971a, b; Anderson, May,

1978; Haukisalmi, 1986; Behnke et al., 1999; Ribas, Casanova, 2005; Stear et al., 2007; Brunner, Ostfeld, 2008). В природных условиях существует большое разнообразие механизмов, формирующих перерассеянное (агрегированное) распределение паразитов. Ведущими можно назвать два наиболее важных – неоднородность восприимчивости хозяев к заражению и изменчивость дозы заражения, обусловленной пространственной или временной неоднородностью распределения инвазионного начала в местах обитания хозяина (Anderson et al., 1978). На основании анализа встречаемости различных видов паразитов нами (Павлов, Иешко, 1986) была построена математическая модель паразито-хозяиных отношений, опирающаяся на НБР. Негативно-биномиальное распределение определяется двумя параметрами p и k . Значение параметра k наиболее широко обсуждается в современной паразитологической науке, как обратный показатель агрегированности, т. е. чем меньше k , тем выше агрегированность и наоборот. Применение этого показателя позволяет характеризовать отношения паразит – хозяин, по которым можно оценивать и сравнивать различия зараженности животных в разные сезоны, годы, различных территорий и различных возрастных групп хозяев (Stear et al., 2007).

Разработанная нами модель являлась дальнейшим развитием представлений R. M. Anderson (1974) и базировалась на разделении этапов заражения (первый этап – начало заражения или заражение незрелыми паразитами и второй – половозрелыми стадиями развития паразитов, т. е. когда паразиты прижились). На начальном этапе заражения, в тех случаях, когда в популяции паразитов доминируют личиночные или неполовозрелые стадии, а хозяева не способны эффективно влиять на приживаемость, распределение численности паразитов соответствует Гамма-закону, а при отсутствии поступления паразитов, когда хозяин контролирует приживаемость паразитов, численность паразитов моделируется НБР. При этом в тех случаях, когда хозяева однородны по восприимчивости к заражению паразитами, их распределение моделируется законом Пуассона. Смешанный характер НБР, формируемого при взаимодействии логнормального, Пуассона и Гамма распределений, отмечался ранее (Hunter, Quenouille, 1952). Некоторыми авторами высказывалась гипотеза о том, что устойчивость хозяев к заражению имеет генетическую природу и данный эффект имеет нормальное распределение (Falconer, Mackay, 1996), однако современные данные указывают, что экспрессия генов характеризуется Гамма распределением (Hayes, Goddard, 2001).

В качестве объекта исследования нами были использованы данные по зараженности цестодой *D. diaphana* обыкновенной бурозубки.

Жизненный цикл цестоды хорошо изучен (Kisielewska, 1961; Vaucher, 1971; Jourdane, 1975). Кроме дефинитивного он включает одного промежуточного хозяина, в роли которого выступают жуки *Geotrupes stercorosus*, *Tachinus pallipes*, *Silpha obscura*, *Panorpa comtunis* (larvae), *Litobius* sp. Цестода мелких размеров с относительно небольшим вооруженным сколексом и стробилой, образованной 1–4 сериями одновозрастных проглотид.

В настоящей работе делается попытка оценить пространственные и временные особенности варьирования параметров распределения численности цестоды *Ditestolepis diaphana*, обитающей в обыкновенной бурозубке *Sorex araneus*.

Материал и методика

Для изучения особенностей встречаемости цестоды *D. diaphana* были использованы результаты паразитологических исследований 350 экз. бурозубок, отловленных в трех наиболее типичных лесных биотопах южной Карелии (лес елово-сосновый разнотравный черничный – 1, лес сосново-березовый разнотравный – 2 и экотонная зона на границе бересово-соснового разнотравного леса и сеяного разнотравно-злакового луга – 3) (рис. 1). Бурозубок отлавливали на стационаре лаборатории паразитологии (д. М. Гомсельга) в период с 1998 по 2006 г.

Сбор материала проводили методом полного паразитологического вскрытия (Аниканова и др., 2007). Учитывалось общее количество цестод, найденных в кишечнике исследуемых зверьков.

Для количественной характеристики зараженности бурозубки цестодами использовались следующие показатели:

1. Экстенсивность инвазии (Е) или процент заражения (%):

$E = (N_i \times 100)/N$,
где N_i – количество зараженных зверьков, N – количество исследованных бурозубок.

2. Средняя интенсивность заражения (экз. на зверька), или индекс обилия (М):

$I = \Sigma n / N$,
где N – количество исследованных мышей, Σn – сумма всех паразитов, обнаруженных на исследованных особях бурозубок.

Обработку данных по численности цестод и анализ типа распределения проводили с использованием программы Quantitative Parasitology (QP) (Rozsa et al., 2000). С ее помощью проверялась гипотеза о согласовании эмпирических данных с негативным биномиальным распределением (НБР). Параметры этого распределения обозначили k и p , их смысл объясняется в разделе, посвященном анализу частотного распределения численности цестод на бурозубках.

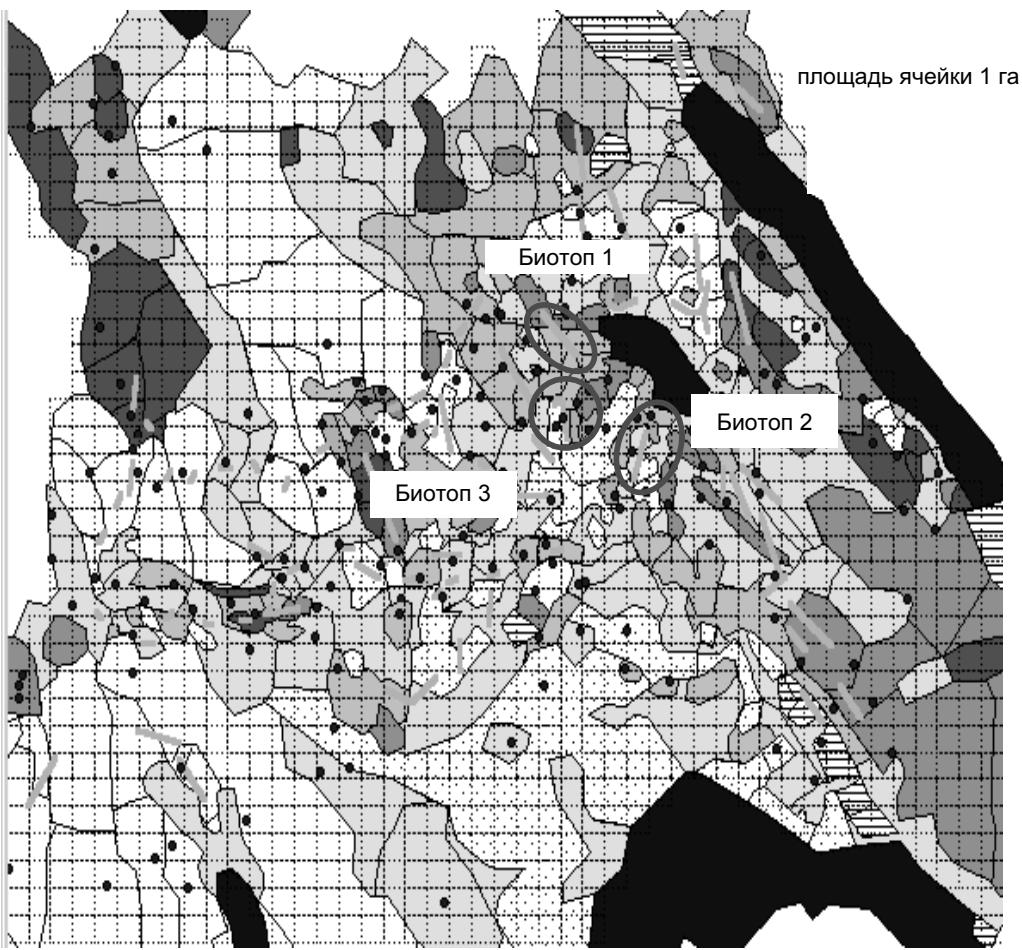


Рис. 1. Карта расположения исследованных биотопов (стационар М. Гомсельга)

Результаты и обсуждение

В таблице представлены данные по динамике численности цестод *D. diaphana*, паразитирующих на бурозубках (д. Малая Гомсельга, Карелия, Россия). Межгодовые изменения встречаемости цестод показали, что заражение зверьков широко варьирует в зависимости от года и типа исследованных биотопов. Средние многолетние данные по встречаемости (табл.) варьировали от 10 до 63% и интенсивности от 4 до 34,4 цестоды на одну исследованную особь. Относительно высокие встре-

чаемость и зараженность бурозубок цестодой *D. diaphana* отмечены для биотопа 2 в 1999, 2001, 2006 гг., биотопа 1 в 1999 г. и биотопа 3 в 1998, 2004 гг.

В целом выполненные исследования показали отсутствие выраженной связи роста зараженности паразитом с увеличением численности хозяев (рис. 2). С другой стороны, сокращение численности хозяина сопровождается и снижением, а иногда и практически полным отсутствием зараженности бурозубок цестодой (2000, 2002, 2007 гг.).

Показатели зараженности и оценка параметров распределения численности цестод *D. diaphana* в популяции бурозубки в различные годы и на разных биотопах (д. М. Гомсельга)

Биотоп / год	Исследовано, экз.	Встречаемость (Е, %)	Индекс обилия (M)	Дисперсия (D)	Параметр k НБР	Параметр p НБР
2 / 1997	25	36	10,96	1574,6	0,08	0,01
3 / 1997	29	31	3,00	72,4	0,11	0,04
1 / 1998	16	25	1,19	12,3	0,12	0,10
3 / 1998	21	43	6,52	156,9	0,15	0,04
1 / 1999	12	75	25,75	828,0	0,37	0,03
2 / 1999	14	50	7,14	263,0	0,19	0,03
3 / 1999	14	27	1,07	4,5	0,18	0,24
2 / 2001	25	52	3,08	28,6	0,30	0,11
3 / 2004	13	38	1,77	9,2	0,25	0,19
2 / 2005	23	30	4,52	155,5	0,10	0,03
3 / 2005	23	22	1,74	16,7	0,08	0,10
2 / 2006	19	63	13,69	590,3	0,26	0,02



Рис. 2. Многолетние изменения относительной численности обыкновенной бурозубки и встречаемости цестод *D. diaphana* (E, %)

Изучение индивидуальных особенностей заражения бурозубок цестодой *D. diaphana* показало, что независимо от типа биотопа и в разные годы распределение численности паразита моделируется негативным биномиальным распределением. Статистические показатели численности и оценка параметра k и ρ НБР представлены в таблице.

Соответствие распределения численности паразитирующих цестод НБР позволяет нам проверить гипотезу о вероятностных характеристиках процесса заражения бурозубок и динамике изменений отношений в системе паразит – хозяин. Для бурозубок зараженность цестодой *D. diaphana* определяется, главным образом, величиной потребления почвенных беспозвоночных и преимущественно жестко-крылых, являющихся промежуточными хозяевами паразита. При этом окончательное число прижившихся цестод зависит от сопротивляемости хозяина заражению.

В популяции зараженность отдельных особей хозяев может варьировать в широких пределах. При агрегированном распределении (НБР) значительная часть хозяев имеет слабое заражение и лишь единичные особи заражены большим числом паразитов. В силу этого средняя зараженность бурозубок в популяции (индекс обилия) будет определяться параметром k НБР, что характеризует соотношение в популяции восприимчивых и не восприимчивых к заражению хозяев. При высоких значениях k агрегированность уменьшается, т. е. большее число хозяев заражается, а при малых k агрегированность растет, указывая на то, что в пределах популяции выделяется группа восприимчивых к заражению хозяев. Таким образом, параметр k можно интерпретировать как

характеристику степени агрегированности зараженных бурозубок в исследуемой популяции.

Оценивая изменчивость значений параметров распределения цестод на обследованных биотопах в разные годы, можно отметить, что параметр k НБР демонстрирует значимую связь с процентом заражения хозяев (рис. 3). По мере роста процента зараженности, обусловленного временем (возрастные особенности заражения) и дозой заражения (численностью зараженных промежуточных хозяев), агрегированность может закономерно уменьшаться. Однако сохранение НБР цестоды *D. diaphana* свидетельствует о том, что для исследованных биотопов рост численности паразита контролируется устойчивостью хозяев к заражению.

Таким образом, соответствие распределения численности цестод НБР указывает на выраженную устойчивость системы паразит – хозяин (цестоды *D. diaphana* и популяции бурозубки).

Согласно (Taylor, 1961), дисперсия численности $D = a \times M^b$, где a и b параметры, определяющие взаимосвязь дисперсии и средней численности в различных условиях динамики популяции в пространстве и во времени. Для естественных и устойчивых популяций животных экспонента b варьирует в пределах от 1 до 2. Изучение многолетней динамики численности цестоды *D. diaphana* показало, что данный параметр имеет значение, близкое к 2, свидетельствующее тем самым об устойчивом характере встречаемости цестод в популяции бурозубок (рис. 4).

Об устойчивости паразито-хозяинных отношений в системе цестода – бурозубка говорит

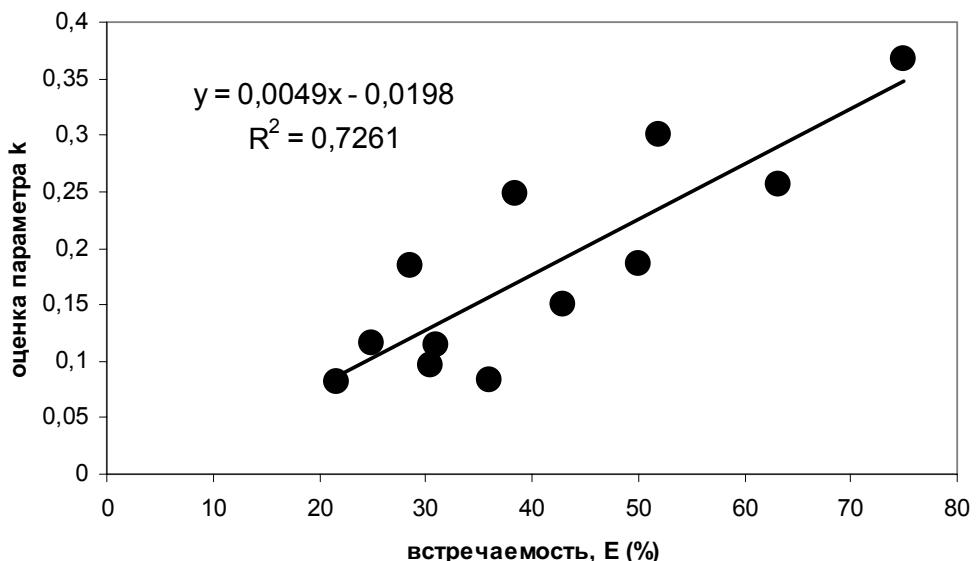


Рис. 3. Зависимость изменения оценки параметра k от встречаемости (E , %) цестод *D. diaphana*

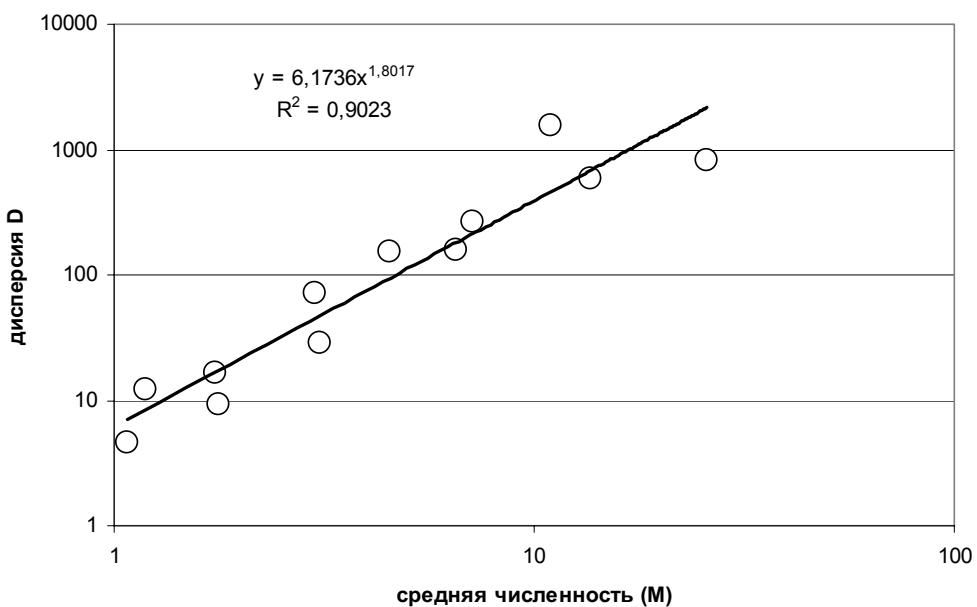


Рис. 4. Зависимость дисперсии (D) от средней (M) численности цестод *D. diaphana*

также и характер варьирования оценок параметра k в исследованных популяциях, где в большинстве случаев мы наблюдаем преимущественное доминирование малых значений параметра k . Полученные данные по численности цестоды *D. diaphana* на буровзубках показывают вариабельность оценок параметра k , которая изменяется от 0,082 до 0,367 (рис. 5).

Таким образом, для существования паразитарных систем основным фактором роста численности популяции паразита является не сама численность хозяев, а соотношение восприимчивых и устойчивых к заражению осо-бей. Именно благодаря данным условиям параметр k обнаруживает тесную связь с изменениями численности хозяев (рис. 6). Агрегированность распределения паразита уменьшается при падении численности

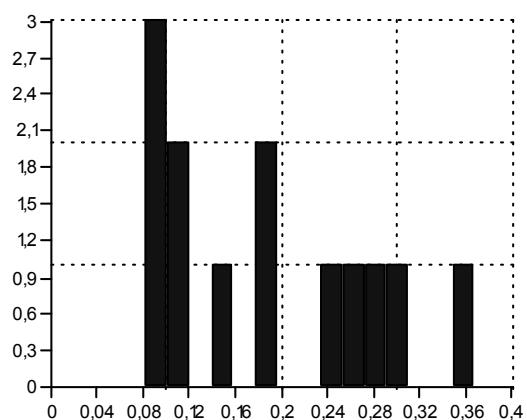


Рис. 5. Распределение значений оценки параметра k НБР цестоды *D. diaphana*:
по оси X – оценка значения параметра k , по оси Y – частоты

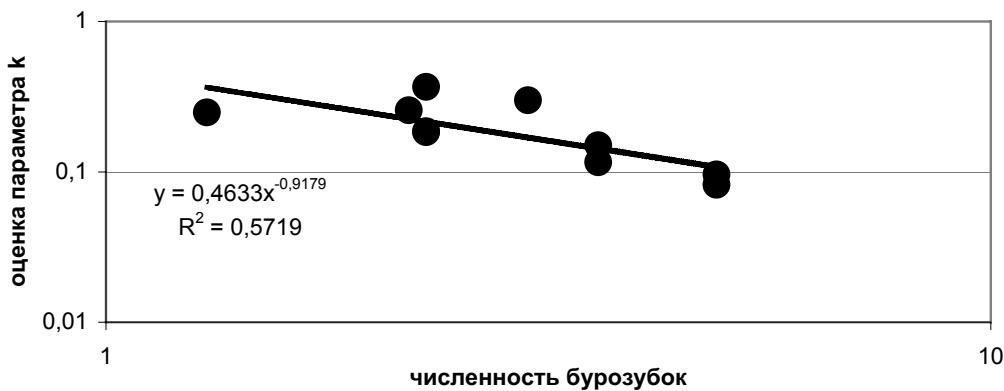


Рис. 6. Зависимость оценки параметра k НБР цестод *D. diaphana* от средней численности обыкновенной бурозубки

хозяев, которая сопровождается более равномерным заражением бурозубок цестодами, а в период подъема численности хозяина агрегированность увеличивается за счет роста доли устойчивых особей хозяев к заражению паразитом.

Проведенные исследования показали, что встречаемость цестоды *D. diaphana*, паразитирующей в кишечнике бурозубки, в исследованных биотопах и в разные годы моделируется НБР. Полученные данные о характере варьирования оценки параметра k НБР позволяют судить об устойчивом характере взаимоотношений в системе паразит – хозяин, что определяется выраженным преобладанием устойчивых над неустойчивыми к заражению особями в популяции хозяев.

С учетом динамичного характера отношений в системе паразит – хозяин, средняя зараженность (M) отдельных особей хозяина и ее дисперсия (D) определяются не только устойчивостью хозяев, но и приживаемостью паразитов. В связи с чем, как нам представляется, оценка параметра p НБР может характеризовать также и

приживаемость паразитов. Параметры k и p НБР взаимосвязаны: $k = \frac{p}{1-p} M$, при этом $p = M/D$, т. е. данный показатель описывает изменчивость дисперсии при увеличении средней численности паразита в популяции. Как было показано (Taylor, 1961), дисперсия и средняя зараженность взаимосвязаны и для *D. diaphana* описывается регрессионным уравнением $D = 6,17 M^{1.8}$. Обнаруженная обратная связь оценки параметра p НБР со средней зараженностью (рис. 7) указывает на то, что при увеличении интенсивности заражения растет не только сопротивляемость хозяина к заражению, но и падает приживаемость паразитов. При высокой интенсивности заражения происходит снижение приживаемости паразита в связи с увеличением конкуренции за места обитания и пищевые ресурсы. Таким образом, срабатывает механизм обратной связи, ограничивающий смертность хозяев, вызванную высоким заражением. И наоборот, если p близко к единице, то распределение численности

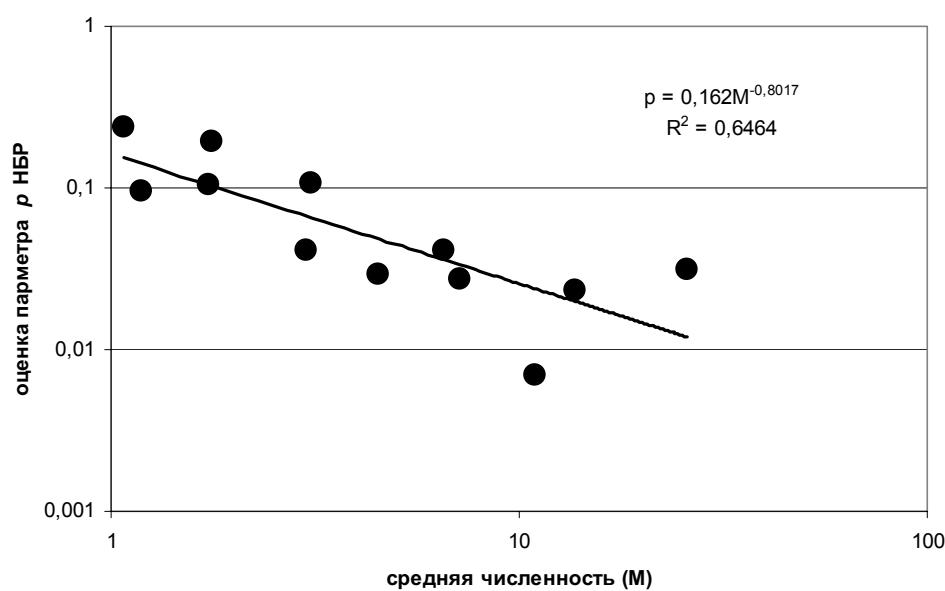


Рис. 7. Зависимость оценки параметра p от средней численности (M) цестод *D. diaphana*

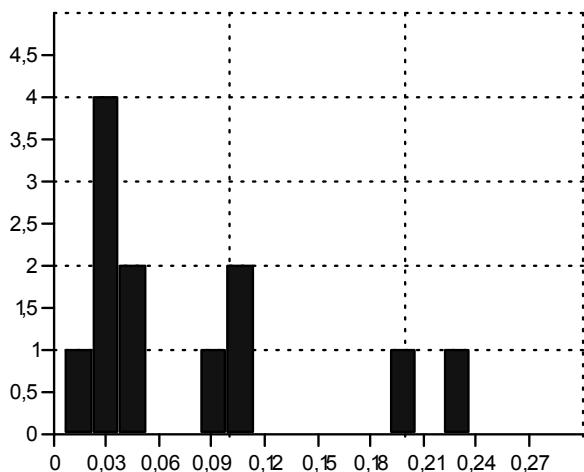


Рис. 8. Распределение значений оценки параметра p НБР цестоды *D. diaphana*: по оси X – оценка значения параметра p , по оси Y – частоты

близко к распределению Пуассона и теряет агрегированность. Это значит, что популяция хозяина однородна по устойчивости, и он вообще не оказывает регулирующего влияния на численность поселившихся на нем паразитов, т. е. приживаемость паразитов максимальна.

Исследованная популяция цестоды *D. diaphana*, обитающая на обыкновенной буровзобке, в зависимости от биотопа и в разные годы характеризуется изменчивостью оценки параметра p НБР от 0,02 до 0,24, при средней 0,08. При этом следует отметить выраженное преобладание малых значений p , свидетельствующих о низкой выживаемости паразитов. Таким образом, устойчивый характер исследованной системы паразит – хозяин поддерживается преобладанием малых значений оценки параметра p НБР (рис. 8).

Заключение

В современной литературе существует много примеров моделирования динамики паразитарного заражения, которые основываются на использовании понятий агрегированного распределения и свидетельствуют о том, что именно гетерогенность хозяев по устойчивости является условием формирования перераспределенного распределения паразитов в популяции хозяев (Иешко, 1988; Anderson, May 1978; May, Anderson, 1978; Kennedy, 1984; Roberts, 1995; Roberts et al., 1995). Сравнительное изучение теоретических моделей и использование экспериментальных данных показывают, что индивидуальные различия хозяев по восприимчивости к заражению паразитом зависят также от дозы заражения, проявления иммунной защиты, возраста, предрасположенности хозяев к заражению и обусловленной паразитом смертности хозяев (Tallis, Leyton, 1966; Anderson, Gordon, 1982; Pacala, Dobson, 1988; Woolhouse, 1992; Hudson, Dobson, 1995; Roberts, 1995; Roberts et al., 1995; Smit et al., 1995).

Следует отметить, что большинство успешных моделей были получены на основе экспериментальных заражений, когда удавалось контролировать условия и дозу заражения или гетерогенность хозяев (возраст, пол и др.). Сравнительно небольшое количество работ посвящено моделированию заражения паразитами природных популяций животных. В этой связи наша работа по изучению многолетней динамики численности и характера распределения *D. diaphana* в популяции обыкновенной буровзобки показывает возможность использования имеющихся данных для успешного моделирования заражения и интерпретации основных параметров распределения. Главный вывод, следующий из этих работ, указывает, что именно НБР является ключевой моделью, описывающей взаимодействие в системе паразит – хозяин, в случае устойчивого характера взаимодействия видов.

Как нам представляется, НБР как смешанный тип распределения, включающий распределение Пуассона и Гамма, моделирует важнейший принцип взаимодействия в системе паразит – хозяин – это устойчивость. Существующие природные паразитарные системы устойчивы, и важным условием этого служит тот факт, что заражение паразитом не направлено на выработку и селекцию хозяев на генетически закрепленную резистентность к паразиту. Заражение тем или иным количеством паразитов является результатом действия двух разнонаправленных факторов, формально определяемых как сопротивляемость хозяина и приживаемость паразита. В этой связи, согласно нашим исследованиям, оценки параметров k и p НБР могут быть интерпретированы как показатели динамики взаимодействия в системе паразит – хозяин. При этом k характеризует изменения вероятности заражения хозяина, связанные с различиями в индивидуальной устойчивости, силе иммунных реакций хозяев, а p определяет успех размножения или приживаемости паразитов. По нашему мнению, проведение подобных исследований имеет хорошие перспективы в развитии понимания природы паразитизма, его места и роли в существовании и динамике сообществ.

Работа выполнена при финансовой поддержке ФЦП «Исследования и разработки по приоритетным направлениям научно-технологического комплекса России на 2007–2012 годы» (№ 02.512.11.2171).

Литература

- Аниканова В. С., Бугмырин С. В., Иешко Е. П., 2007. Методы сбора и изучения гельминтов мелких млекопитающих. Петрозаводск. 145 с.
Бреев К. А., 1972. Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов: Методы паразитологических исследований. Л.: Наука. 70 с.

- Иешко Е. П.*, 1988. Популяционная биология гельминтов рыб. Л.: Наука. 118 с.
- Павлов Ю. Л., Иешко Е. П.*, 1986. Модель распределения численности паразитов // Доклады АН СССР. Т. 289, № 3. С. 746–748.
- Anderson R. M.*, 1974. Population dynamics of cestode *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas, 1781) in the bream (*Abramis brama* L.) // J. of Animal Ecology. 43. P. 305–321.
- Anderson R. M., May R. M.*, 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions. I. Regulatory processes // J. of Animal Ecology. 47. P. 219–247 (doi:10.2307/3933).
- Anderson R. M., Gordon D. M.*, 1982. Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced host mortalities // Parasitology. 85. P. 373–398.
- Anderson R. M., Whitefield P. J., Dobson A. P.*, 1978. Experimental studies of infection dynamics: infection of the definitive host by cercaria of *Transversotrema patialense* // Parasitology. 77. P. 189–200.
- Behnke J. M., Lewis J. W., Mohd Zain S. N., Gilbert F. S.*, 1999. Helminth infections in *Apodemus sylvaticus* in southern England: interactive effects of host-age, sex and year on prevalence and abundance of infections // J. Helminthol. 73. P. 31–44.
- Brunner J. L., Richard S. O.*, 2008. Multiple causes of variable tick burdens on small mammal hosts // Ecology. Vol. 89, N 8. P. 2259–2272 (doi: 10.1890/07-0665.1).
- Crofton H. D.*, 1971a. A quantitative approach to parasitism // Parasitology. 62. P. 179–194.
- Crofton H. D.*, 1971b. A model of host-parasite relationships // Parasitology. 63. P. 343–364.
- Falconer D. S., Mackay T. F. C.*, 1996. Introduction to quantitative genetics. Harlow, UK: Longman.
- Haukisalmi V.*, 1986. Frequency distributions of helminthes in microtine rodents in Finnish Lapland // Ann. Zool. Fennici. Vol. 23. P. 141–150.
- Hayes B., Goddard M. E.*, 2001. The distribution of the effects of genes affecting quantitative traits in livestock // Genet. Select. Evol. 33. P. 209–229 (doi:10.1051/gse:2001117).
- Hudson P. J., Dobson A. P.*, 1995. Macroparasites: observed patterns in naturally fluctuating animal populations // Ecology of infectious diseases in natural populations (eds. B. T. Grenfell & A. T. Dobson). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Hunter G. C., Quenouille M. H.*, 1952. A statistical examination of the worm egg count sampling technique for sheep // J. Helminthol. 26. P. 157–170.
- Jourdane J.*, 1975. Variations biogéographiques des hôtes intermédiaires dans les cycles d' *Hymenolepis* (Cestoda) Parasites de Soricides // Acta Parasit. Polon. Vol. 23, N 20. P. 247–251.
- Kennedy C. R.*, 1984. The use of frequency distributions in an attempt to direct host mortality induced by infections of diplostomatid metacercaria // Parasitology. 89. P. 209–220.
- Kisielewska K.*, 1961. Circulation of tapeworms of *Sorex araneus* L. in biocenosis of Bialowezza National Park // Acta Parasitol. Polon. Vol. 9. P. 331–396.
- May R. M., Anderson R. M.*, 1978. Regulation and Stability of host-parasite population interactions II. Destabilizing processes // J. Anim. Ecol. 47. P. 249–267 (doi:10.2307/3934).
- Paterson S., Wilson K., Pemberton J. M.*, 1998. Major histocompatibility complex variation associated with juveniles survival and parasite resistance in a large unmanaged ungulate population (*Ovis aries* L.) // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 95. P. 3714–3719 (doi:10.1073/pnas.95.7.3714).
- Ribas A., Casanova J. C.*, 2005. Helminths of *Talpa europaea* (Insectivora, Talpidae) in southwestern Europe // Acta Parasitologica. 50 (2). P. 161–167.
- Roberts M. G.*, 1995. A pocket guide to host-parasite models // Parasitol. Today. 11. P. 172–177 (doi:10.1016/0169-4758(95)80150-2).
- Roberts M. G., Smith G., Grenfell B.*, 1995. Mathematical models for macroparasites of wildlife // Ecology of infectious diseases in natural populations (eds. B. T. Grenfell & A. Dobson). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Rozsa L., Reiczigel J., Majoros G.*, 2000. Quantifying parasites in samples of hosts // Journal of Parasitology. Vol. 86. P. 228–232.
- Smith G. et al.*, 1995. Macroparasite group report: problems in modeling the dynamics of macroparasitic systems // Ecology of wildlife diseases (eds. B. T. Grenfell & A. P. Dobson). Cambridge, UK: Cambridge University Press. P. 209–229.
- Stear Michael J., Lesley Fitton, Giles T. Innocent et al.*, 2007. The dynamic influence of genetic variation on the susceptibility of sheep to gastrointestinal nematode infection // J. R. Soc. Interface. 4. P. 767–776 (doi:10.1098/rsif.2007.1104).
- Tallis G. M., Leyton M.*, 1966. A stochastic approach to study of parasite populations // J. Theor. Biol. 13. P. 251–260 (doi:10.1016/0022-5193(66)90020-8).
- Vaucher C.*, 1971. Les Cestodes parasites des Soricidae d'Europe Etude anatomique, revision taxonomique et biologie // Rev. Suisse de Zool. Vol. 78, N 1. P. 1–113.
- Woolhouse M. E. J.*, 1992. A theoretical framework for the immunoepidemiology of helminth infection // Parasite Immunol. 14. P. 563–578.

ПРОЯВЛЕНИЯ ЗАКОНА ТОЛЕРАНТНОСТИ ШЕЛФОРДА В ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ ТАЕЖНОГО КЛЕЩА *IXODES PERSULCATUS* (ACARI: IXODIDAE)

Ю. С. КОРОТКОВ

ГУ Институт полиомиелита и вирусных энцефалитов им. М. П. Чумакова
РАМН

В работе представлены доказательства лимитирующего влияния гигротермических условий теплого периода года на численность таежного клеща в условиях северной периферии его ареала. Лимитирующее влияние оказывают как недостаток тепла и влаги, так и их избытков. Полученные данные являются одной из немногочисленных иллюстраций закона толерантности Шелфорда на популяционном уровне.

YU. S. KOROTKOV. APPLICATION OF THE SHELFORD'S LAW OF TOLERANCE TO DYNAMICS OF NUMBER TAIGA TICK *IXODES PERSULCATUS* (ACARI: IXODIDAE)

Limiting influence gigrothermal conditions of the warm period of year on the number of *Ixodes persulcatus* on northern periphery area are submitted. Limiting influence render both lack of heat and moisture, and their surplus. The received data are one of not numerous illustrations of the Shelford's law of tolerance on the population level.

Ключевые слова: закон толерантности, *Ixodes persulcatus*.

Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze является переносчиком ряда опасных для человека инфекций, среди которых в Карелии наиболее актуальны возбудитель клещевого энцефалита и болезни Лайма. Регулярные учеты численности таежного клеща в Карелии проводятся на протяжении 17 лет начиная с 1982 г. (Бобровских, 1989; Беспятова и др., 2008). В настоящее время, когда накоплены многолетние ряды данных по численности таежного клеща в различных частях ареала, становится очевидным, что динамика численности клещей, в том числе и в Карелии, представляет собой нестационарный, полициклический процесс (Коротков, 1998, 2008; Коротков, Окулова, 1999; Коротков и др., 2007а). Ряд считается стационарным, если его математическое ожидание (средняя) и дисперсия сохраняют постоянство во времени, т. е. они остаются неизменными на различных участках числовой последовательности. Структура полициклических процессов состоит из случайных колебаний,

параболических трендов, краткосрочных и длительных циклов (квазипериодов), первые из которых представлены колебаниями с периодом в 3–5 лет, а вторые – с периодами 14 и более лет. В динамике популяционных процессов на трендовые и макроциклические компоненты (при длительных наблюдениях) приходится свыше 80% дисперсии (спектральной плотности). Именно такие колебания представляют наибольший интерес, который обусловлен возможностью с новых позиций оценивать влияние глобального изменения климата и антропогенных воздействий на изучаемые процессы, прогнозировать их дальнейший ход. Приемы разложения и раздельного анализа структурных составляющих нами использовались при описании динамики численности таежного клеща и заболеваемости клещевым энцефалитом в Приморском и Красноярском крае, Иркутской области и Карелии (Коротков, 1998, 2007; Коротков, Окулова, 1999; Коротков и др., 2007а, б и др.).

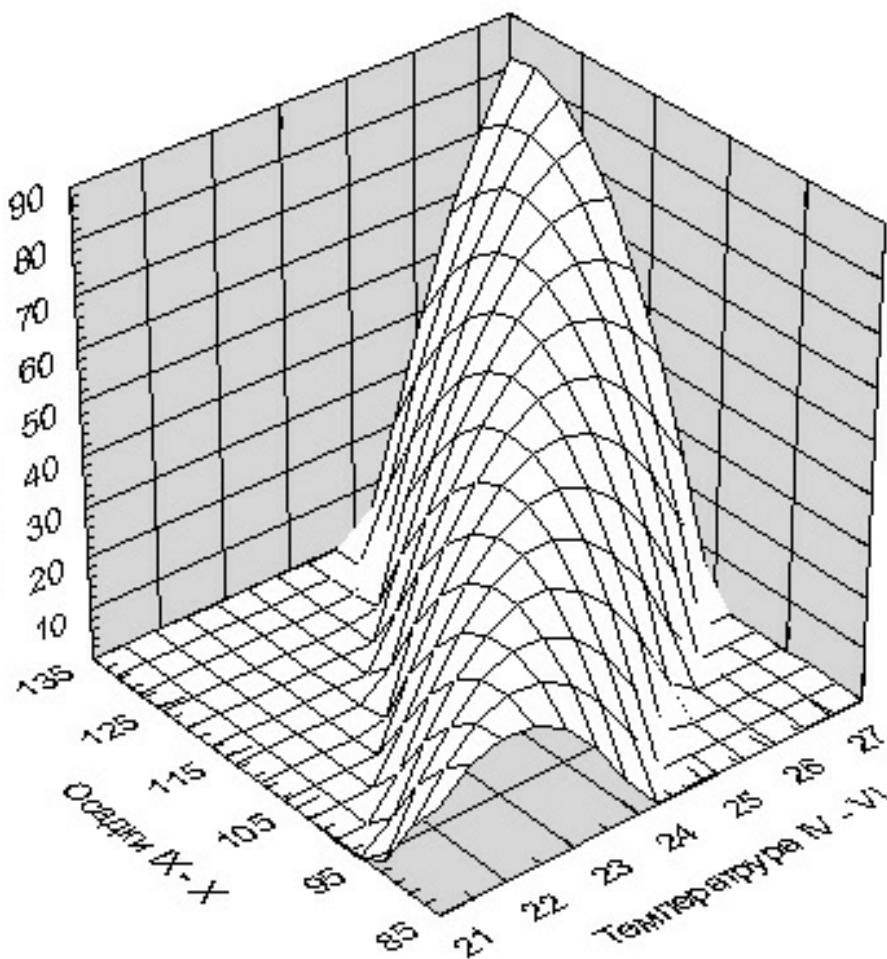
Было установлено, что гигротермические условия весенне-осеннего времени года являются основными лимитирующими факторами, ограничивающими успешное развитие и размножение таежного клеща в различных частях его ареала. Обилие же прокормителей личинок, нимф и имаго на обширных пространствах лесной и лесостепной зон оказывается вполне достаточным или даже избыточным.

Понятие о лимитирующих факторах среды было введено Либихом (Liebig, 1840). Представление о лимитирующем влиянии не только минимума какого-либо ресурса, но и его избытка ввел Шелфорд в 1913 г. (Shelford, 1963). Он сформулировал закон толерантности, устанавливающий пределы существования того или иного вида животных или растений в определенных условиях внешней среды.

Для таежного клеща в условиях северо-западной периферии его ареала большое значение для размножения и выживания имеют колебания гигротермических условий весенне-осеннего периода года, отражающиеся и на колебаниях его численности. Для успешного завершения цикла метаморфоза клещей особое значение имеют гигротермические условия осени, когда происходит доразвитие напитавшихся клещей, их линька и поиск подходящих условий для зимовки. Достаточное количе-

ство осадков в это время в сочетании с теплым летом приводит к максимальной численности клещей. Однако даже в условиях северной периферии ареала таежного клеща повышенный фон температуры оказывается благоприятным только до определенного предела, выше которого численность клещей начинает снижаться (рис.). Толерантность популяции клещей повышается при той же самой температуре при одновременном повышении количества выпадающих осадков (эффект смягчения климата). Повышение количества выпадающих осадков при любых температурах воздуха, наблюдавшихся в Карелии, также до определенных пределов оказывает благоприятное воздействие на выживание и численность клещей. Дальнейшее повышение количества выпадающих осадков выступает уже в качестве лимитирующего фактора. Максимальной численности клещи достигают при суммарной температуре за апрель – июнь выше 26 °С и количестве осадков в осенне время года выше 125 мм. При меньшей температуре воздуха лимитирующее влияние избыточного увлажнения начинает проявляться при значительно меньшей температуре.

Представленная диаграмма (рис.) дает ключ к пониманию интенсивности квазипериодических процессов в динамике численности клещей в разные периоды климатических циклов.



Зависимость обилия голодных имаго таежного клеща в среднетаежных лесах Карелии от состояния климата:

по вертикальной оси – наблюдаемое обилие клещей на 1 км; по левой горизонтальной оси – сумма осадков в сентябре – октябре предшествующего года, по правой горизонтальной оси – сумма среднемесячных температур воздуха за период с апреля по июнь текущего сезона

Начало 80-х годов отличалось суровостью климата (пониженный температурный фон в сочетании с меньшим количеством осадков), при котором численность клещей практически не выходила за пределы 20 особей на 1 км. Повышение температурного фона в конце прошлого века в сочетании с достаточным увлажнением привело к максимальному за всю историю наблюдений подъему численности клещей. Структурные изменения в динамике климата, наблюдавшиеся уже в начале нового тысячелетия, стали причиной начавшегося (в макроцикле) снижения численности клещей.

Мы сформулировали концепцию, согласно которой хронологическая структура динамики популяционных процессов представляет собой сложный нестационарный, полициклический процесс, включающий трендовые, циклические (квазипериодические) и случайные компоненты, на основе разработанных нами представлений о хронологической структуре исследуемых переменных, в которых численность клещей или других компонентов паразитарной системы клещевых инфекций рассматривается как зависимая величина, а климатические и биотические показатели как независимые переменные, каждая из которых полициклична и нестационарна. Динамика полициклических процессов, выраженная в виде трехмерной диаграммы (рис.), служит одной из иллюстраций путей реализации закона толерантности Шелфорда в природных популяциях отдельных видов животных. Установленные особенности дают основание рассматривать хронологическую структуру популяций таежного клеща как одну из наиболее эффективных форм адаптации к периодической смене условий существования, сформировавшейся в ходе эволюции, и представить климатические пределы распространения таких популяций.

Исследование выполнено при частичной поддержке гранта РФФИ 08-04-98822.

Литература

- Бобровских Т. К., 1989. Иксодовые клещи Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. 85 с.
- Беспятова Л. А., Бугмырин С. В., Коротков Ю. С., Иешко Е. П., 2008. Многолетняя динамика природных очагов клещевого энцефалита на территории среднетаежной подзоны Карелии // Материалы IV Всерос. съезда Паразитол. об-ва при РАН. Т. 1. С. 74–77.
- Коротков Ю. С., 1998. Циклические процессы в динамике численности таежного клеща и их связь с погодными и климатическими условиями // Паразитология. Т. 32, № 1. С. 21–31.
- Коротков Ю. С., 2007. Анализ частотного спектра межсезонной динамики заболеваемости клещевым энцефалитом, как основа статистического описания и прогнозирования эпидемического процесса // Тр. ИПВЭ им. М. П. Чумакова. Т. XXIV. С. 45–52.
- Коротков Ю. С., 2008. Пространственная и временная изменчивость паразитарной системы клещевого энцефалита в условиях глобального изменения климата // Материалы IV Всерос. съезда Паразитол. об-ва при РАН. Т. 2. С. 88–91.
- Коротков Ю. С., Окулова Н. М., 1999. Хронологическая структура численности таежного клеща в Приморском крае // Паразитология. Т. 33, № 3. С. 257–266.
- Коротков Ю. С., Никитин А. Я., Антонова А. М. и др., 2007а. Временная структура численности таежного клеща в пригородной зоне Иркутска // Бюлл. восточно-сибирского НЦ СО РАМН. Т. 55, № 3. С. 126–130.
- Коротков Ю. С., Никитин А. Я., Антонова А. М., 2007б. Роль климатических факторов в многолетней динамике заболеваемости населения г. Иркутск клещевым энцефалитом // Бюлл. восточно-сибирского НЦ СО РАМН. Т. 55, № 3. С. 121–125.
- Liebig J., 1840. Chemistry in its Application to agriculture and physiology (4th ed., 1847). London: Tailor and Walton.
- Shelford V. E., 1963. The Ecology of North America. University of Illinois Press, Urbana. 610 p.

ФОРМИРОВАНИЕ ФАУНЫ ТРЕМАТОД РЫБ ВОДОЕМОВ ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ (НА ПРИМЕРЕ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА)

Д. И. ЛЕБЕДЕВА, Е. П. ИЕШКО

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Фауна трематод рыб Ладожского озера включает 46 видов, представляющих три ведущих фаунистических комплекса – boreальный равнинный, арктический пресноводный и boreальный предгорный, и носит переходный характер, присущий Балтийской провинции. Разнообразие паразитофауны объясняется уникальностью расположения водоема на стыке двух зоогеографических подобластей – Циркумполярной и Средиземноморской. Наиболее значительную роль в распространении и поддержании численности трематод играют карловые рыбы.

D. I. LEBEDEVA, E. P. IESHKO. FORMATION OF FISH TREMATODA FAUNA IN LAKE LADOGA

Trematoda fauna of fish in Lake Ladoga includes 46 species. The trematoda specificity exists a mixed character as it is observed for Baltic province totally. There are 3 main trematoda complexes in Lake Ladoga: boreal flatland, arctic freshwater, boreal piedmont. The trematode species diversity depends on the lake location on the boarders of Circumpolar and Mediterranean sub areas. The Cyprinidae fish take the most part in trematode diversity and quantity.

Ключевые слова: трематоды, Ладожское озеро, формирование фауны, фаунистический комплекс.

Ладожское озеро – крупнейший пресноводный водоем Европы, относящийся к олиготрофным озерам гаммаракантового класса (Румянцев, 1996). Одной из основных его характеристик является высокое разнообразие фауны, в том числе паразитов, которое сформировалось за счет участия элементов различного происхождения, включая морских реликтов. Паразиты рыб, в связи со сложностью их жизненных циклов, протекающих с участием рыб, планктонных и бентосных организмов, могут характеризовать зоогеографические особенности формирования паразитофауны и процесс ее расселения (Пугачев, 1990). Кроме того, поскольку паразиты тесно связаны с хозяевами, приспособленными к обитанию в воде, они являются интегрированным экологическим показателем трофического статуса и тенденций сукцессии водных сообществ.

В работе нами приведены современные данные о фаунистическом составе трематод ведущих видов рыб. Исследования базируются как на материалах собственных исследований (Лебедева, 2005), так и анализе опубликованных за более чем 50-летний период данных (Барышева, Бауэр, 1957; Румянцев и др., 1993, 2001).

Материалы и методы

Принадлежность трематод к фаунистическим комплексам приведена на основе данных Пугачева (1984), Румянцева (1996), Митенева (1997, 2000), Митенева, Карасева (1995) и Доровских (2002). Поскольку зоогеографическое распределение паразитов рыб в основном совпадает с таковым их хозяев, нами была сделана попытка определить принадлежность некоторо-

рых видов трематод, в основном диплостомид, к фаунистическим комплексам.

Для оценки видового разнообразия трематод рыб, обитающих в разных водоемах, применялся коэффициент Жаккара (C_j), характеризующий степень различий (сходства) фаун (Мэггаран, 1992).

$$C_j = j/(a + b - j),$$

где j – число общих видов паразитов, a – число видов у одного хозяина, b – число видов у другого хозяина.

Расчет индекса и построение дендрограмм проводились с помощью программы BioDiv.

Результаты и обсуждение

Трематодофауна рыб Ладожского озера насчитывает с учетом литературных данных 46 видов. Наиболее высоким разнообразием отличаются представители бореального равнинного фаунистического комплекса (34 вида, или 74%), среди которых массовыми являются представители палеарктической группы (29 видов). Из них чаще встречаются широкоспецифичные виды *Sphaerostomum bramae*, *S. globiporum*, *Bunodera luciopercae*, *Rhipidocotyle campanula*, *Paracoenogonimus ovatus*, представители рода *Diplostomum* и др. Понто-каспийская группа немногочисленна – 5 видов (*Sanguinicola volgensis*, *Parasymphylodora markewitschi*, *P. parasquamosa*, *Phyllodistomum angulatum*, *Asymphylodora imitans*). Эти паразиты встречаются единично (рис. 1).

Представители бореального предгорного комплекса распространены в меньшей степени. На их долю приходится восемь видов (17%). К ним относятся паразиты, специфичные для гольяна (*Diplostomum phoxini*, *Allocreadium baueri* и *A. transversale*), подкаменщика (*Plagioporus angusticollis*, *Diplostomum gobiorum*, *Apatemon gracilis*, *Phyllodistomum simile*) и усатого гольца (*Diplostomum pusillum*).

Арктический пресноводный комплекс относительно беден и представлен всего тремя видами (7%), которые характеризуются низкой

численностью. Все паразиты этого комплекса (*Crepidostomum farionis*, *Phyllodistomum umblae*, *Ichthyocotylurus erraticus*) приурочены к лососевым и сиговым рыбам.

Морская группа составляет всего 2% от общего числа видов и включает единственного представителя – *Brachyphallus crenatus*, который заносится в озеро проходными лососями, мигрирующими для нереста из Балтийского моря (Барышева, Баэр, 1957). В настоящее время случаи отлова балтийского лосося не отмечаются, в связи с чем о встречаемости паразитов судить трудно.

Распределение трематод среди разных семейств рыб неравнозначно и соответствует схеме, приведенной Румянцевым (1996) для паразитов крупных олиготрофных водоемов (рис. 2). Из всех представителей ихтиофауны наиболее разнообразна фауна трематод карповых – 28 видов (61% от общего числа видов). Для 12 видов паразитов карповые рыбы являются окончательными хозяевами, для 16 – вторыми промежуточными. Специфичными для карповых являются 15 видов трематод, а пять видов метацеркарий встречались только у рыб данного семейства (*Diplostomum commutatum*, *D. helveticum*, *D. mergi*, *D. nordmanni*, *D. parviventosum*), хотя в целом являются широко распространенными паразитами.

Основу фауны трематод карповых рыб Ладожского озера составляют представители бореального равнинного фаунистического комплекса, которые включают виды не только палеарктической группы, но и понто-каспийской (*Sanguinicola volgensis*, *Parasymphylodora markewitschi* и *P. parasquamosa*). Кроме того, необходимо заметить, что в состав фауны трематод рыб этого семейства входят представители бореального предгорного фаунистического комплекса (*Diplostomum phoxini*, *Allocreadium baueri* и *A. transversale*). Первые два паразитируют у гольяна, который является единственным представителем карповых рыб, относящимся к этому комплексу. Однако *A. baueri* и *A. transversale* отмечены у широко распространенных бореальных равнинных видов – плотвы, густеры и чехони. Данный факт показывает, что паразиты, обитающие на границе ареала, переходят на не свойственных им хозяев семейства карповых.

Фауна трематод семейства окуневых включает 18 видов (39%). Из них 11 паразитируют на стадии метацеркарии и 7 заканчивают свое развитие в рыбе. Все трематоды окуневых рыб относятся к палеарктической группе бореального равнинного комплекса. К специфичным окуневым паразитам относятся 4 вида (*Bunodera luciopercae*, *Phyllodistomum angulatum*, *Ph. pseudofolium* и *Ichthyocotylurus pileatus*).

Фауна трематод сиговых рыб представлена 8 видами (17%). Для двух видов сиговые являются окончательными хозяевами, для шести – вторыми промежуточными. Специфичными для

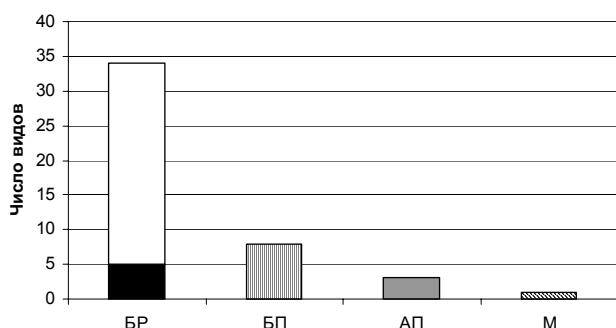


Рис. 1. Распределение трематод Ладожского озера по фаунистическим комплексам:

БР – бореальный равнинный комплекс (белым цветом обозначены виды палеарктической группы, черным – понто-каспийской); БП – бореальный предгорный комплекс; АП – арктический пресноводный комплекс, М – морские виды

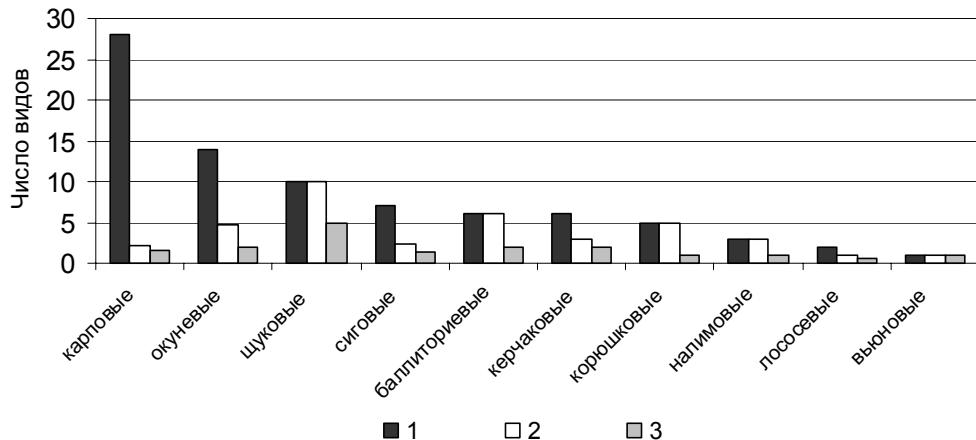


Рис. 2. Число видов трематод у разных семейств рыб:

1 – число видов, отмеченных у рыб семейства в целом; 2 – среднее число видов трематод на одного представителя семейства рыб; 3 – среднее число специфичных видов трематод на одного представителя семейства

них паразитами являются *Ichthyocotylurus erraticus* и *Phyllodistomum umblae*, относящиеся к арктическому пресноводному комплексу. Остальные виды трематод сиговых – широко-специфичные представители boreального равнинного комплекса.

Все остальные семейства в ихтиофауне Ладожского озера представлены одним видом. Тем не менее каждый из них характеризуется набором специфичных паразитов. В частности, керчаковые рыбы являются хозяевами для трех специфичных для них видов – холодолюбивых представителей boreального предгорного комплекса (*Plagioporus anguisticolle*, *Apatemon gracilis*, *Diplostomum gobiorum*).

Естественно, что процесс становления фауны трематод неразрывно связан с формированием ихтиофауны и малакофауны водоема, видовой состав которых сложился на протяжении послеледникового времени.

К первым обитателям Ладоги могут быть отнесены речная и ручьевая миноги, палия, озерный лосось, озерная и ручьевая форель, ряпушка, многочисленные формы сигов, харус, налим, корюшка, ладожская рогатка, окунь, плотва (Кудерский, 1990). Этот комплекс рыб перешел в самостоятельное Ладожское озеро около 9,8 тыс. лет назад из Балтийского Ледникового озера, омывавшего ледник с юга, и может рассматриваться как местообитание той относительно немногочисленной по количеству видов фауны, которая во время максимального продвижения ледника к югу не погибла, а сохранилась в многочисленных приледниковых озерах. По тому же пути в озеро заселились холодолюбивые широко распространенные голарктические виды моллюсков (Петрова, 1988).

Вместе с перечисленными видами хозяев (рыб и моллюсков) в водоем проникли и приуроченные к ним паразиты, относящиеся к арктическому пресноводному и boreальному предгорному комплексам (*Phyllodistomum*

umblae, *Ph. simile*, *Crepidostomum farionis*, *Ichthyocotylurus erraticus*, *Apatemon gracilis*, *Diplostomum gobiorum*, *D. phoxini*, *Plagioporus anguisticolle*, *Allocreadium baueri*, *A. transversale*), а также наиболее холодоустойчивые и эврибионтные представители boreального равнинного комплекса (*Sphaerostomum bramae*, *S. globiporum*, *Bunodera luciopercae*, *Phyllodistomum elongatum*, *Paracoenogonimus ovatus*, *Rhipidocotyle campanula* и др.).

Предполагается (Кудерский, 1990), что теплолюбивые южные виды рыб (красноперка, верховка, жерех, белоглазка, синец, карась и др.) расселились по водоемам Балтийского бассейна позднее, в эпоху температурного оптимума. В этот период существовали относительно легко преодолимые для организмов каналы связи между северными и южными речными системами, через которые эти виды проникли в Ладожское озеро. Вместе с данными видами рыб в водоем проникли более теплолюбивые южные паразиты, приуроченные к рыбам ponto-каспийского комплекса. Большинство представителей малакофауны появились в озере в это же время. Одними из первых в водоем вселились двустворки-униониды и *Ancylus fluviatilis*. Немного позже происходило вселение гастропод, которые были приурочены к мелководным акваториям южной части озера, застраивающим макрофитами (Петрова, 1988).

Известно, что проникновение южных видов рыб в бассейн Ладоги осуществлялось двумя путями. По мнению ряда авторов (Петров, 1947; Шульман, 1958), основными путями, по которым шло заселение Ладожского озера теплолюбивыми формами, могли быть Дон и Днепр, причем последний играл решающую роль, тогда как Волга не имела большого значения в формировании гидрофауны северных регионов. Другие (Казаков, 1979; Румянцев, 2002) считают, что формирование теплолюбивой ихтио- и паразитофауны происходило в значительной мере через систему последней.

Проведенный нами сравнительный анализ фауны трематод Ладожского озера и бассейна Верхней Волги показал довольно высокое сходство ($C_j = 0,55$), которое обеспечивается за счет представителей бореального равнинного комплекса (рис. 3 и 4). В своем развитии многие из них связаны с рыбами, относящимися к понто-каспийскому фаунистическому комплексу (чехонь, густера, синец, судак и др.). По всей вероятности, из бассейна Волги в Ладожское озеро проникли такие виды трематод, как *Sanguinicola volgensis*, *Phyllodistomum angulatum* и *Parasymphylodora parasquamosa*. Эти па-

разиты не отмечены в водоемах Прибалтики, но выявлены у рыб в бассейне р. Северной Двины. В формировании последней Волга сыграла значительную роль, на что уже неоднократно указывали многие авторы (Квасов, 1990; Румянцев, 2002 и др.). Виды *Ph. angulatum* и *P. parasquamosa* встречаются также в Онежском озере, что еще раз подтверждает факт связи бассейна Волги с водоемами Южной Карелии.

Видовой состав трематод рыб Ладожского озера и водоемов Прибалтики (Калининградская область, Литва и Латвия) также характеризуется относительно высоким коэффициентом сходства ($C_j = 0,52$). Однако сравнение общего числа видов трематод в этих регионах показало заметное обеднение их фауны в Ладожском озере. Снижение разнообразия в исследуемом водоеме связано с уменьшением числа бореальных равнинных видов и отсутствием представителей Черноморского и Каспийского округов, встречающихся в Прибалтике (*Palaeorchis incognitus*, *P. unicus*, *Asymphylodora kubanicum*, *Nicolla skrabini* и др.). В частности, уменьшается разнообразие фауны трематод сырти, проникшей в Ладогу из водоемов Прибалтики. Из 15 видов, паразитирующих у нее в Литве (не учитывая представителей рода *Diplostomum*), в Ладожском озере отмечены только семь (Lebedeva, 2004). Все они относятся к широко распространенным паразитам бореального равнинного комплекса, тогда как в прибалтийских водоемах четыре вида являются представителями Черноморского и Каспийского округов.

Наибольшим сходством ($C_j = 0,62$) характеризуется видовой состав трематод Ладожского и Онежского озер (рис. 3). Основу их фауны составляют представители бореального равнинного комплекса, реже встречаются бореальные предгорные и арктические пресноводные виды. Высокая степень сходства фауны трематод этих водоемов связана с общностью их происхождения и типологии (Румянцев, 2002). Формирование фауны паразитов рыб этих озер в послеледниковую эпоху происходило сходным образом. Основное насыщение их гидробионтами протекало за счет иммигрантов с юга, через бассейн реки Волги и существующую систему приледникового стока (Кудерский, 2005). Значительное число южных видов паразитов, в том числе и трематод, в северные водоемы проникло с представителями понто-каспийского комплекса, где они получили широкое распространение.

Однако, несмотря на значительную степень сходства трематод Ладожского и Онежского озер, у этих водоемов существуют отличительные черты. В частности, наблюдается заметное влияние Балтийского бассейна на паразитофауну рыб Ладожского озера, которое выражается в наличии в фауне трематод морского вида *Brachyphallus crenatus*, связанного



Рис. 3. Дендрограмма сходства видового состава трематод рыб разных водоемов

Для составления дендрограммы использованы следующие данные: 1. Оз. Ладожское – наши данные; Барышева, Баур, 1957; Румянцев и др., 2001; 2. Оз. Онежское – Румянцев, 1996; 3. Водоемы Северной Карелии – Румянцев, Пермяков, 1994; Барская, 2005; 4. Кольский полуостров – Митенев, 1997; 5. Бассейн Верхней Волги – Тирахов, 1998; Соколов, 2000; Жохов, 2000; 6. Прибалтийский бассейн (Калининградская область, Литва, Латвия) – Авдеева, Евдокимова, 2004; Рауцкис, 1988; Кирюшина, 2004; 7. Бассейн Северной Двины – Доровских, 1997

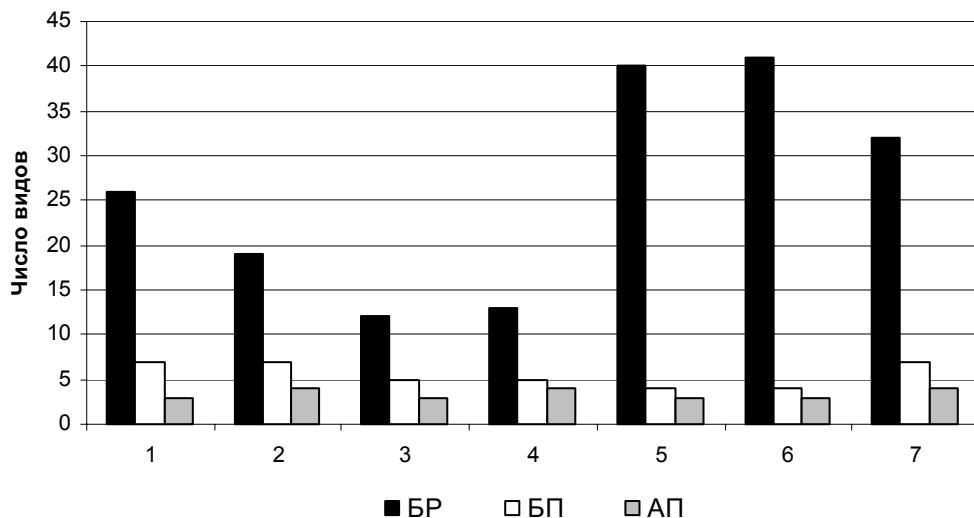


Рис. 4. Распределение трематод рыб разных водоемов по фаунистическим комплексам:

БР – бореальный равнинный комплекс; БП – бореальный предгорный комплекс; АП – арктический пресноводный комплекс. Обозначения 1–7 те же, что и на рис. 3

с проходной формой лосося. Кроме того, в водоеме отмечены представители понто-каспийского комплекса (*Asympylodora tincae*, *Parasympylodora markewitschi*), скорее всего проникшие в водоем через Балтийский бассейн с некоторыми видами рыб (сырть, линь, жерех). К тому же в Онежском озере, по сравнению с Ладожским в меньшей степени подвергающимся антропогенному воздействию (Румянцев, 2002), отмечено более широкое распространение видов бореального предгорного и арктического пресноводного комплексов (*Diplostomum phoxini*, *Crepidostomum metoecus*, *C. farionis*, *Phyllodistomum megatorchis*, *Ph. umblae*).

При продвижении в северном направлении ихтиофауна, а с ней и видовой состав паразитов значительно уменьшаются в своем разнообразии.

Водоемы Средней Карелии являются переходными по видовому составу паразитофауны к типичным северным водным сообществам (Иешко и др., 1982). Здесь наблюдается значительное обеднение фауны трематод по сравнению с Ладожским озером (рис. 3). Оно происходит, главным образом, за счет сокращения числа представителей бореального равнинного фаунистического комплекса (рис. 4). Например, здесь отсутствуют виды *Sphaerostomum bramae*, *S. globiporum*, реже встречаются представители рода *Phyllodistomum*. Единично встречаются метацеркарии *Rhipidocotyle carpapula* и *Ichthyocotylurus pileatus*. Другие виды рода *Ichthyocotylurus* не отмечены совсем. Из теплолюбивых стенотермных представителей понто-каспийской группы только *Sanguinicola* sp. проник сюда и обитает на северной границе своего ареала.

Крупные олиготрофные озера (Пяозеро и Паанаярви), расположенные на Севере Каре-

лии, характеризуются еще более низким разнообразием трематод по сравнению с Ладожским озером (Барская, 2005). Здесь полностью отсутствуют трематоды – представители понто-каспийской группы. Роль палеарктической группы бореальных равнинных видов также значительно уменьшается: невысокую численность имеют *Bunodera luciopercae*, *Allocreadium isoporum* и некоторые другие виды. Основу трематодофауны северных водоемов составляют виды бореального предгорного и арктического пресноводного комплексов, специфичные для лососевых и сиговых рыб (*Crepidostomum metoecus*, *C. farionis*, *Phyllodistomum umblae*, *Ichthyocotylurus erraticus* и др.). Кроме того, распространение получают широкоспецифичные виды, такие как метацеркарии родов *Tylodelphys* и *Diplostomum*.

Еще севернее, на Кольском полуострове, фауна трематод намного отличается от таковой Ладожского озера ($C_j = 0,45$), что связано со снижением численности рыб бореального равнинного и понто-каспийского комплексов (рис. 4). Здесь большую роль играют виды арктического пресноводного и бореального предгорного комплексов (*Crepidostomum metoecus*, *C. farionis*, *Phyllodistomum umblae*, *Ph. megatorchis* и др.), а также некоторые морские виды трематод (*Lecithaster gibbosus*, *Hemiuirus levinseni* и др.). Широкое распространение получают также бореальные предгорные виды, приуроченные к гольяну, повсеместно обитающему в пределах этого региона (*Allocreadium transversale*, *A. baueri*, *Diplostomum phoxini*). Широкоспецифичные виды родов *Tylodelphys* и *Diplostomum*, использующие рыбу в качестве второго промежуточного хозяина, тоже имеют относительно высокие показатели встречаемости и заражения. Из бореальных равнинных видов трематод отмечены только

Bunodera luciopercae, *Allocreadium isoporum*, *Phyllodistomum folium*. При этом для них характерны не очень высокие показатели инвазии. Причиной является редкая встречаемость на Кольском полуострове карповых рыб. В местных водоемах обитают только язь, плотва и елец, и те распространены спорадически, тогда как северная граница обитания более теплолюбивого леща проходит еще южнее – в оз. Ковдозеро.

Таким образом, фауне трематод рыб Ладожского озера свойственны высокое видовое разнообразие и переходный характер, присущий всей Балтийской провинции. Ее основу составляют три ведущих фаунистических комплекса – бореальный равнинный, арктический пресноводный и бореальный предгорный. Незначительную роль играют виды морской группы.

Разнообразие видов паразитов во многом объясняется уникальностью расположения водоема на стыке двух зоогеографических подобластей – Циркумполярной и Средиземноморской. Кроме того, Ладожское озеро как крупный олиготрофный водоем обеспечивает множество экологических ниш, высокое разнообразие фауны, образование наибольшего количества трофических связей и как следствие существование трематод с разными жизненными циклами. В озере наряду с теплолюбивыми видами бореального равнинного комплекса, проникшими из южных широт, встречаются и холодолюбивые представители арктического пресноводного и бореального предгорного фаунистического комплексов. В целом разнообразие видового состава трематод Ладожского озера намного превосходит таковое северных водоемов, но уступает южным. Водоемы бассейнов Верхней Волги, Прибалтики и Северной Двины отличаются более высокой долей бореальных равнинных и понто-каспийских видов в трематодофауне рыб. Высокое сходство их объясняется единством происхождения и становления этих водных сообществ. С продвижением на север Карелии и Кольский полуостров происходит сокращение видового состава трематод за счет представителей бореально-равнинного комплекса, что, впрочем, характерно и для всех остальных групп паразитов.

Авторы считают приятным долгом выразить благодарность председателю Олонецкого общества охотников и рыболовов И. Ф. Плечову за содействие в организации полевых исследований и помощь в сборе материала, а также сотрудникам СевНИИРХа к.б.н. И. Л. Щуркову и В. А. Широкову, бригадам рыбаков под руководством А. И. Плечова и В. С. Бобылева за помощь в сборе ихтиологического материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке Гранта Президента РФ МК-2470.2008.4 и программы фундаментальных исследований

ОБН РАН «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга» (2009–2011 гг.).

Литература

- Авдеева Е. В., Евдокимова Е. Б., 2004. Результаты эколого-паразитологического исследования рыб некоторых водоемов Калининградской области: обзор // Современные проблемы паразитологии, зоологии и экологии. Калининград. С. 188–200.
- Барская Ю. Ю., 2005. Паразитофауна лососеvidных рыб озерно-речной системы Паанаярви-Оланга и особенности ее формирования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск. С. 1–26.
- Барышева А. Ф., Бауэр О. Н., 1957. Паразиты рыб Ладожского озера // Изв. ВНИОРХ. Т. 42. С. 175–226.
- Доровских Г. Н., 2002. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Европейской части России (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Сыктывкар. 51 с.
- Жохов А. Е., 2000. Список паразитов рыб водоемов бассейна Верхней Волги // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Ярославль. С. 278–308.
- Иешко Е. П., Малахова Р. П., Голицына Н. Б., 1982. Экологические особенности формирования фауны паразитов рыб озер системы р. Каменной // Экология паразитических организмов в биогеоценозах Севера. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. С. 5–25.
- Казаков Б. Е., 1979. Пути формирования гельминтофауны рыб пресных водоемов Европейского зоогеографического округа (в пределах СССР) // Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб. Л.: Наука. С. 47–48.
- Квасов Д. Д., 1990. Онежское озеро. Позднеледниковая история озерной котловины // История Ладожского, Онежского, Псковско-Чудского озер, Байкала и Ханки. Л.: Наука. С. 81–83.
- Кирюшина М. В., 2004. Паразитофауна основных пресноводных рыб Латвии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 26 с.
- Кудерский Л. А., 1990. Ладожское озеро. История озера по данным об ихтиофауне // История Ладожского, Онежского, Псковско-Чудского озер, Байкала и Ханки. Л.: Наука. С. 63–66.
- Кудерский Л. А., 2005. Пути формирования ихтиофауны Онежского озера // Тр. Карельского НЦ РАН. Сер. Биогеография Карелии. Вып. 7. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 128–141.
- Лебедева Д. И., 2005. Трематоды рыб Ладожского озера // Там же. С. 151–156.
- Митенев В. К., 1997. Паразиты пресноводных рыб Кольского Севера. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 199 с.
- Митенев В. К., Карасев А. Б., 1995. Паразиты лососевых рыб Мурманской области. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 91 с.
- Мэггаран Э., 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 181 с.
- Петров В. В., 1947. Факторы формирования ихтиофауны Псковско-Чудского водоема // Изв. ВНИИОРХ. Т. 26, вып. 1. С. 84–90.
- Пугачев О. Н., 1984. Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока Азии. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. 156 с.

- Пугачев О. Н., 1990. Зоогеографические особенности паразитофауны рыб Ледовитоморской провинции // Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. Новосибирск: Наука. С. 3–15.
- Рауцкис Э. Ю., 1988. Паразиты рыб водоемов Литвы. Вильнюс: Мокслас. 207 с.
- Румянцев Е. А., 1996. Эволюция фауны паразитов рыб в озерах. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. 188 с.
- Румянцев Е. А., 2001. К истории формирования фауны паразитов рыб внутренних водоемов Европейского Севера // Паразитология. Т. 35. № 3. С. 21–22.
- Румянцев Е. А., 2002. Фауна паразитов рыб Онежского и Ладожского озер (чертты сходства и различия) // Паразитология. Т. 36, № 4. С. 310–315.
- Румянцев Е. А., Пермяков Е. В., 1994. Паразиты рыб Плязера // Экологическая паразитология. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 53–77.
- Румянцев Е. А., Иешко Е. П., Шульман Б. С., 1993. Паразитофауна некоторых рыб Ладожского озера // Паразитологические исследования рыб Северного бассейна. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 98–106.
- Румянцев Е. А., Шульман Б. С., Иешко Е. П., 2001. Паразитофауна рыб Ладожского озера // Эколо-го-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 13–24.
- Соколов С. Г., 2000. Паразиты рыб бассейна Верхней Волги (таксономическое и экологическое разнообразие, зоогеография): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 27 с.
- Тирахов А. Д., 1998. Паразиты рыб озер Белого и Лозско-Азатского (фауна, экология): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ярославль. 26 с.
- Шульман С. С., 1958. Зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб Советского Союза // Основные проблемы паразитологии рыб. Л. С. 184–230.
- Lebedeva D. I., 2004. The digenean fauna of some fish species in the Lake Ladoga // Wiadomości Parazytologiczne. Vol. 50. Zeszyt 3. P. 603–607.

ФАУНА МИКСОСПОРИДИЙ РЫБ СЯМОЗЕРА

О. В. НОВОХАЦКАЯ, Е. П. ИЕШКО

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Проведены сравнительные исследования изменения фауны миксоспоридий рыб Сямозера за длительный промежуток времени. Показано снижение видового разнообразия паразитов в условиях ростаeutрофирования озера, связанного с изменениями численности и структуры популяции доминирующих видов рыб. Выявлено, что максимальная стабильность видового состава паразитов и зараженности рыб миксоспоридиями характерна для налима и щуки.

O. V. NOVOKHATSKAYA, E. P. IESHKO. FAUNA OF MYXOSPORIDIAN PARASITES IN FISHES FROM LAKE SYAMOZERO

Changes in the fauna of myxosporidian parasites in fishes from Lake Syamozero over a long time period were analysed. The species diversity of the parasites was found to have decreased in the situation of eutrophication, where the abundance and population structure of dominant fish species had changed. The species composition of myxosporidian parasites and infection parameters were most stable in burbot and pike.

Ключевые слова: миксоспоридии, Сямозеро, Карелия.

Введение

Миксоспоридии – специфичные паразиты рыб, многие из которых могут вызывать массовые заболевания. В фауне паразитов рыб оз. Сямозеро они составляют до 20% видового состава (Новохацкая, 2008). Как известно, видовой состав и численность миксоспоридий определяются множеством факторов, в том числе наличием облигатных хозяев, промежуточных хозяев и комплексом абиотических факторов: течение, насыщенность кислородом, глубина водоема и др. Поэтому для каждого водоема характерен определенный видовой состав и численность миксоспоридий.

Озеро Сямозеро за многолетний период претерпело существенные перестройки в экосистеме, затрагивающие различные уровни (Решетников и др., 1982). В результате происходят изменения условий существования для организмов, относящихся к различным группам: зоопланктон, зообентос, рыбы и др.

Данная работа включает анализ видового состава миксоспоридий рыб оз. Сямозеро за более чем 50-летний период.

Материал и методы

Работа основана на материалах паразитологических исследований на оз. Сямозеро, проводившихся с июля по сентябрь в 2003–2007 гг.

Исследовано 432 экземпляра рыб 12 видов, в том числе на полное паразитологическое вскрытие – 202 экз. и на неполное – 230. Рыба отлавливалась с помощью сетей и удочки.

Сбор и обработка паразитологического материала проводились методом полного паразитологического вскрытия (Быховская-Павловская, 1985) с учетом модификаций, предложенных для изучения миксоспоридий (Донец, Шульман, 1973).

Миксоспоридии заключались в глицерин-желатин. Препараты просматривались с помощью микроскопов МБИ-3, МБС-9 с использованием фазово-контрастного устройства КФ-4. Объекты измерялись линейным окуляр-микрометром.

Основными пособиями при определении паразитов служили – Донец, Шульман, 1984. Систематика миксоспоридий приводится по: Пугачев, Подлипаев, 2007.

Принадлежность паразитов к фаунистическим комплексам дается на основе данных В. К. Митенева (2000, 2002), Е. А. Румянцева (2007).

Для количественной характеристики зараженности рыб использовались следующие показатели.

Экстенсивность инвазии (%), или процент заражения:

$$E = (n \times 100) / N,$$

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

Для оценки степени различий (сходства) фауны применялся коэффициент Жаккара (Мэггаран, 1992):

$$C_j = j / (a + b - j),$$

где a – число видов паразитов у одного хозяина, b – число видов паразитов у другого хозяина, j – число общих видов паразитов всех исследованных хозяев.

Расчет индекса и построение дендрограмм проводилось с помощью программы Biodiv (Rozsa et al., 2000).

Результаты

Фауна миксоспоридий 16 видов рыб Сямозера представлена 5 семействами, 9 родами и насчитывает 33 вида (табл. 1), кроме того, для некоторых выявленных паразитов удалось определить только родовую принадлежность (*Sphaerospora* sp., *Myxobolus* sp.) или лишь принадлежность к классу Myxosporidia (Myxosporidia gen. sp.).

Нами выявлено два вида миксоспоридий, ранее не зарегистрированных в оз. Сямозере: *Myxobolus improvisus* у ельца в мышцах и *Henneguya* sp. у уклей.

Фауна миксоспоридий **ряпушки** включает лишь один вид – *Zschokkella nova*. Этот паразит относится к представителям бореального равнинного комплекса и характерен для многих видов рыб, в основном для карловых.

За весь период исследований у многотычинкового сямозерского **сига** было выявлено два вида – *Chloromyxum coregoni* и *Henneguya zschorkei*. Это представители арктического пресноводного комплекса и являются специфичными паразитами лососевидных рыб. Для них характерна низкая встречаемость.

У **корюшки** было выявлено два представителя класса миксоспоридий, относящихся к родам *Henneguya* и *Myxobolus*, к сожалению, видовая принадлежность этих паразитов не определена.

Миксоспоридии **щуки** представлены 6 видами, все они являются специфичными для этого вида хозяина и относятся к видам бореально-равнинного комплекса. Не все выявленные виды имели высокую зараженность. Среди наиболее многочисленных выделим *Myxidium lieberkuehni*, *Chloromyxum esocinum*, менее многочисленны – *Myxosoma apigutum* и *Henneguya psorospermica*. К редким видам относятся *Henneguya lobosa* и *Henneguya ovipera*.

Фауна миксоспоридий карловых рыб наиболее разнообразна, охватывает 20 видов. Наибольшее сходство видового состава миксоспоридий среди карловых рыб выявлено для язя и леща ($C_j = 0,769$), язя и уклей ($C_j = 0,583$), язя и густеры ($C_j = 0,583$), густеры и леща ($C_j = 0,571$), густеры и уклей ($C_j = 0,500$).

У **синца** зарегистрировано 3 вида миксоспоридий (Шульман, 1962): два вида палеоарктической (*Chloromyxum fluviatile*, *Chloromyxum cristatum*) и один представитель амфибoreальной экологической группы (*Myxobolus macrocapsularis*) бореального равнинного комплекса.

У **леща** выявлено 13 видов, все относящиеся к представителям бореально-равнинного комплекса. Среди них один вид является теплолюбивым понто-каспийским видом (*Myxobolus exiguum*), а *M. macrocapsularis* – представитель амфибoreальной фауны. Выделим наиболее многочисленных представителей: *M. macrocapsularis*, *M. bramae*, *M. pseudodispar*.

У **уклеи** отмечено 10 видов миксоспоридий, все являются специфичными паразитами карловых рыб. Из наиболее часто встречающихся можно выделить *Zschokkella nova*, *Chloromyxum fluviatile*, *Myxobolus bramae*, *M. muelleri*.

Густера была инвазирована двумя видами – *Myxobilatus legeri* и *Myxobolus bramae*.

Фауна миксоспоридий **язя** насчитывает 6 видов, а также для двух паразитов точная видовая идентификация не определена (*Sphaerospora* sp., *Myxobolus* sp.). Среди паразитов бореально-предгорного комплекса у язя можно выделить одного представителя амфибoreальной экологический группы (*M. macrocapsularis*) и понто-каспийской (*Myxobolus obesus*).

У **ельца** также выявлено 9 видов, встречающихся у широкого круга карловых рыб. Зараженность отдельными видами паразитов достигала 20 и более процентов: *Zschokkella nova*, *Myxobolus bramae*, *M. muelleri*. Паразитофауна миксоспоридий ельца характеризуется низким сходством с другими представителями карловых рыб.

Миксоспоридии **плотвы** насчитывают 9 видов, в основном это уже перечисленные ранее для других видов карловых рыб паразиты. Характерной особенностью плотвы является высокая зараженность миксоспоридиями. Среди редко встречающихся паразитов можно отметить *Chloromyxum cristatum*, *M. rutili*, остальные были многочисленными. Уровень сходства/отличия видового состава миксоспоридий плотвы с другими видами карловых рыб варьирует в очень узких пределах ($C_j = 0,333$ – $0,36$), за исключением ельца ($C_j = 0$).

У **налима** зарегистрировано 6 видов миксоспоридий. Четыре из них относятся к представителям арктического пресноводного фаунистического комплекса и являются специфичными паразитами налима

Таблица 1. Многолетние данные по зараженности рыб оз. Сямозеро миксоспоридиями

Вид паразита	Плавучесть спор	Хозяева	Зараженность, %		
			1954– 1956 ¹	1973– 1980 ²	2003– 2007 ³
<i>Myxidium lieberkuehni</i>	Медленные	Щука	100	100	100
		Окунь	2	0	0
<i>Myxidium macrocapsularis</i>	Быстро	Лещ	7	14	0
		Язь	25	—	—
<i>Myxidium rhodei</i>	Медленные	Окунь	0	14	0
		Лещ	2	3–6	0
<i>Zschokkella nova</i>	Медленные	Уклейя	0	12–13	0
		Плотва	65	—	47
<i>Sphaerospora cristata</i>	Медленные	Ряпушка	0	0	7
		Лещ	7	5–17	0
<i>Sphaerospora</i> sp.		Уклейя	7	7–12	0
		Язь	25	—	—
<i>Chloromyxum coregoni</i>	Медленные	Елец	33	—	0
		Плотва	40	—	0
<i>Chloromyxum cristatum</i>	Медленные	Окунь	2	0	0
		Подкаменщик обыкн.	3	13	—
<i>Chloromyxum dubium</i>	Промежут	Налим	23	5	40
		Язь	8	—	—
<i>Chloromyxum esacinum</i>	Медленные	Сиг	7	0	0
		Синец	1 (3)	—	—
<i>Chloromyxum fluviatile</i>	Медленные	Лещ	0	11	0
		Елец	7	—	0
<i>Chloromyxum mucronatum</i>	Медленные	Плотва	7	—	0
		Налим	59	10	47
<i>Myxobolus fragilicaudatus</i>		Щука	50	14–38	40
		Синец	1 (3)	—	—
<i>Myxobolus legeri</i>	Медленные	Лещ	8	10–39	6
		Уклейя	13	7–12	0
<i>Myxobolus bramae</i>	Быстро	Елец	7	—	0
		Плотва	11	—	40
<i>Myxobolus diversicapsularis</i>	Быстро	Налим	50	7	17
		Подкаменщик обыкн.	3	7	—
<i>Myxobolus ellipsoudes</i>	Быстро	Лещ	18	0	0
		Уклейя	7	0	0
<i>Myxobolus exiguus</i>	Быстро	Густера	2 (3)	—	—
		Язь	33	—	—
<i>Myxobolus improvisus</i>	Быстро	Елец	13	—	—
		Плотва	16	—	0
<i>Myxobolus lotae</i>	Быстро	Налим	0	3	0
		Голец	15	27	—
<i>Myxobolus minutus</i>	Быстро	Лещ	78	31–75	22
		Уклейя	20	0	9
<i>Myxobolus macrocapsularis</i>	Быстро	Густера	2 (2)	—	—
		Язь	34	—	—
<i>Myxobolus muelleri</i>	Быстро	Елец	20	—	0
		Плотва	45	—	0
<i>Myxobolus obesus</i>	Промежут	Лещ	3	2–43	0
		Уклейя	7	0	0
<i>Myxobolus pseudodispar</i>	Промежут	Елец	13	—	—
		Плотва	18	—	40
<i>Myxobolus rutili</i>	Быстро	Уклейя	0	50	0
		Лещ	23	0	0

Окончание табл. 1

Вид паразита	Плавучесть спор	Хозяева	Зараженность, %		
			1954– 1956 ¹	1973– 1980 ²	2003– 2007 ³
<i>Myxobolus</i> sp. (сборный вид)		Корюшка Лещ Язь Ерш Окунь Судак Уклей Щука Щука	— — 8 0 2 54 0 2 2	1 15 — 0 6–12 4–21 — 0 10	— — — 7 4 0 6 0 9
<i>Henneguya creplini</i>	Медленные	Шуга	—	—	—
<i>Henneguya cutanea</i>		Шуга	—	—	—
<i>Henneguya lobosa</i>		Шуга	—	—	—
<i>Henneguya oviperda</i>		Шуга	—	—	—
<i>Henneguya psorospermica</i>	Медленные	Шуга	5	3–5	25
<i>Henneguya zschorkei</i>	Медленные	Сиг	0	3	8
<i>Henneguya</i> sp. (сборный вид)		Корюшка Щуга	— 4	1 0	0 0
<i>Thelohanellus fuhrmanni</i>		Голец	31	—	—
<i>Myxosoma anurum</i>	Промежут	Шуга	30	9–16	18
<i>Myxosporidia</i> gen. sp.		Голец Ерш	15 2	— 0	— 0

Примечание. ¹ – Шульман, 1962; ² – опубликованные (Малахова, Иешко, 1977) и неопубликованные данные из архива лаборатории паразитологии животных и растений КарНЦ РАН; ³ – наши данные. Прочерк – указанный вид рыб в этот период не исследовался.

(*Sphaerospora cristata*, *Chloromyxum dubium*, *Chloromyxum mucronatum*, *Myxobolus lotae*). Зараженность имела высокие значения. Остальные два вида (*Myxobolus muelleri*, *Myxobilatus legeri*) характерны для различных видов карповых рыб.

Миксоспоридии **окуневых** рыб представлены четырьмя видами, все они относятся к бореально-равнинному комплексу. Два из них являются широко распространенными паразитами карповых рыб (*Myxidium macrocapsularis*, *Zschokkella nova*), *Myxidium lieberkuehni* – специфичный паразит щуки и только *Henneguya creplini* специфичен для окуневых рыб. *H. creplini* был отмечен у всех исследованных представителей семейства (окуня, ерша, судака), тогда как первые три были зарегистрированы только у окуня.

По два вида миксоспоридий зарегистрировано у **гольца** – *Myxobilatus legeri* и *Thelohanellus fuhrmanni* и у подкаменщика обыкновенного – *Zschokkella nova* и *Myxobilatus fragilicaudatus*. Последний вид является представителем бореального предгорного комплекса в отличие от первых трех, относящихся к бореальному равнинному.

Таким образом, преобладают в паразитофауне виды бореально-равнинного комплекса (25 видов – 78%) (БРП – 21 вид, ПК – 3 вида, А – 1 вид), тогда как представители арктического пресноводного и бореально-предгорного комплекса составляют 6–19% и 3% соответственно.

В фауне преобладают виды с медленно опускающимися спорами (предварительно – 13 видов), быстро – 7, промежут – 4.

Обсуждение

Для выявления многолетних изменений учтывались видовой состав и зараженность миксоспоридиями 11 видов рыб: сиг, ряпушка,

окунь, корюшка, лещ, уклей, елец, щука, налим, судак, ерш. Паразитофауна шуйского сига, обитающего в Онежском озере и поднимающегося на нерест в р. Шую, не исследовалась.

В период 1954–1956 гг. видовой состав миксоспоридий насчитывал 24 вида (Шульман, 1962). Встречаемость некоторых паразитов налима (*Chloromyxum dubium*, *Ch. mucronatum*) и щуки (*Myxidium lieberkuehni*, *Chloromyxum esocinum*, *Myxosoma anurum*) имела высокие значения. У широкого круга хозяев встречались *Mixidium rhodei*, *Zschokkella nova*, *Chloromyxum fluviatile*, *Myxobilatus legeri*, *Myxobolus bramae*, *M. muelleri*, в основном специфичные паразиты карповых рыб, и встречаемость их у разных видов рыб варьировала. Из относительно редко встречающихся видов отметим *Chloromyxum coregoni*, *Ch. cristatum*, *Myxobolus macrocapsularis*, *M. pseudodispar*, *Henneguya lobosa*, *H. oviperda*, *H. psorospermica*.

В период интенсивного эвтрофирования водоема (1973–1989 гг.) видовой состав миксоспоридий насчитывал также 24 вида, однако были выявлены изменения видового состава. Не были отмечены *Chloromyxum coregoni*, *Myxobolus exiguis*, *Henneguya lobosa* и зарегистрированы ранее не встречавшиеся виды: *Myxobolus ellipsoides*, *M. lotae*, *M. rutili*, *Henneguya zschorkei*. Большинство перечисленных паразитов имело невысокий процент заражения. Что касается динамики зараженности рыб миксоспоридиями, то выявлено значительное снижение встречаемости некоторых видов: *Zschokkella nova*, *Chloromyxum dubium*, *Ch. mucronatum*, *Myxobilatus legeri*, *Myxosoma anurum*, *Myxobolus bramae*, *M. diversicapsularis*, *M. muelleri*. Для этих видов паразитов характерно не только уменьшение зараженности отдельных видов рыб, но и сокращение числа видов хозяев. Лишь для *Myxobolus muelleri* было

Таблица 2. Коэффициенты различия/сходства фауны миксоспоридий рыб Сямозера (C_j)

	Зараженность (%)			+/-		
	I/II	I/III	II/III	I/II	I/III	
Уклей	0,1319	0,0677	0,0958	0,2222	0,1429	0,1667
Лещ	0,2511	0,0836	0,1076	0,5455	0,1818	0,2727
Налим	0,1126	0,3494	0,4059	0,6667	0,6	0,6666
Окунь	0,0667	0,25	0,1538	0,25	0,333	0,5
Щука	0,7716	0,76389	0,8238	0,8333	0,8333	1
Плотва (II – 1991)	0,4663	0,2348	0,3518	0,700	0,44	0,33

Примечание. I – 1954–1956; II – 1974–1980; III – 2003–2007 гг.

отмечено увеличение числа видов хозяев. Наибольшее сходство видового состава миксоспоридий (табл. 2) с первым периодом наблюдается у щуки ($C_j = 0,833$), плотвы ($C_j = 0,700$), налима ($C_j = 0,667$) и леща ($C_j = 0,546$). Однако только у щуки ($C_j = 0,772$) высокое сходство зараженности паразитами.

В современный период исследований (2003–2007 гг.) фауна миксоспоридий представлена 21 видом, нами не были выявлены *Myxidium macrocapsularis*, *Chloromyxum cristatum*, *Myxobolus legeri*, *Myxobolus exiguis*, *M. ellipsoides*, *M. macrocapsularis*, *Henneguya lobosa*. Ранее зараженность рыб этими видами не превышала 15–25% (за исключением *Myxobolus exiguis*). Некоторые паразиты были выявлены у новых хозяев. Так, *Zschokkella nova* раньше не регистрировалась в паразитофауне ряпушки, *Henneguya creplini* не отмечалась у ерша. В этот период впервые обнаружены *Myxobolus improvisus*, *Henneguya cutanea* – паразиты карповых рыб. Видовой состав паразитов налима ($C_j = 0,667$), щуки ($C_j = 1$), окуня ($C_j = 0,500$) имели наибольшее сходство с таковыми во втором периоде (табл. 2). По показателям зараженности более сходна фауна миксоспоридий щуки ($C_j = 0,8238$) и налима ($C_j = 0,4059$).

Таким образом, наши исследования показали, что фауна миксоспоридий рыб Сямозера характеризовалась наибольшим числом видов, высокими показателями зараженности и широким кругом хозяев в начальный период исследований (1954–1956 гг.), т. е. до значительных изменений экосистемы в результате эвтрофирования. В период интенсивного эвтрофирования (1973–1989 гг.) происходит значительное сокращение встречаемости и круга хозяев у многих видов паразитов, в том числе у ранее многочисленных и встречающихся у многих хозяев (*Zschokkella nova*, *Myxobolus legeri*, *Myxosoma anurum*, *Myxobolus bramae*, *M. diversicapsularis* и др.).

В первую очередь обращает на себя внимание снижение встречаемости и отсутствие некоторых паразитов, относящихся к арктическому пресноводному комплексу (*Chloromyxum coregoni*, *Sphaerospora cristata*, *Chloromyxum dubium*, *Chloromyxum mucronatum*). В результате эвтрофирования водоема ухудшаются условия существования для хозяев этих паразитов – сиговых рыб и налима. Ухудшение кислородных условий (снижение содержания кислорода, недостаток кислорода в придонных слоях, увеличение концентрации углекислого газа) и заиление нерес-

тилиш приводят к гибели рыб, в том числе на стадии икры. При этом паразиты, специфичные для семейств этих рыб, и снижение зараженности отражают состояние популяции хозяев.

Исследования последних лет (2002–2007 гг.) показали улучшение ситуации. Возможно, наметившиеся тенденции увеличения численности сиговых рыб приведут к возрастанию зараженности специфичными паразитами. В частности, для налима уже выявлено увеличение встречаемости некоторых видов миксоспоридий – *S. cristata*, *Ch. dubium*, *Ch. mucronatum*.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга» (2009–2011) и проекта РФФИ 08-04-91864-КО_а».

Литература

- Быховская-Павловская И. Е., 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. 121 с.
- Донец З. С., Шульман С. С., 1973. О методах исследования Мухоспоридия (Protozoa, Cnidosporidia) // Паразитология. Т. 7, вып. 2. С. 191–193.
- Малахова Р. П., Иешко Е. П., 1977. Изменение паразитофауны рыб Сямозера за последние 20 лет // Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск. С. 185–199.
- Митенев В. К., 2000. Паразиты карповых рыб Кольского Севера (фауна, экология, зоогеография). Мурманск: Изд-во ПИНРО. 84 с.
- Митенев В. К., 2002. Паразитические простейшие пресноводных рыб Кольского Севера. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 124 с.
- Мэггаран Э., 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 180 с.
- Новохацкая О. В., 2008. Паразитофауна рыб эвтрофируемых озер (на примере озера Сямозера): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.
- Пугачев О. Н., Подлипаев С. А., 2007. Тип Мухозоя // Протисты: Руководство по зоологии. Ч. 2. СПб.: Наука. С. 900–996.
- Решетников Ю. С., Попова О. А., Стерлигова О. П. и др., 1982. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука. 248 с.
- Румянцев Е. А., 2007. Паразиты рыб в озерах Европейского Севера (фауна, экология, эволюция). Петрозаводск: ПетрГУ. 257 с.
- Шульман С. С., 1962. Паразитофауна рыб сямозерской группы озер // Труды сямозерской комплексной экспедиции. Т. 2: Ихтиология, гидробиология и паразитология. Петрозаводск. С. 173–244.
- Rozsa L., Reiczigel J., Majoros G., 2000. Quantifying parasites in samples of hosts // J. Parasitol. Vol. 86. P. 228–232.

К ИЗУЧЕНИЮ ТИПОЛОГИИ ОЗЕР

Е. А. РУМЯНЦЕВ

Петрозаводский государственный университет

Рассмотрен вопрос типологии озер Европейского Севера (трофическая система) с учетом паразитологических данных.

E. A. RUMYANTSEV. TO THE STUDY OF TYPOLOGY OF LAKES

The characteristic of the main types of lakes with allowance for parasitological data is given. The scheme of typology of lakes is suggested.

Ключевые слова: паразиты рыб, типология озер.

Одно из центральных мест в типологии озер занимает трофический подход. Водоемы классифицируются по интенсивности продукцииных процессов. При этом почти не учитывается типизация водных биоценозов и развитие отдельных видов гидробионтов. Биологическая классификация озер С. В. Герда (1949, 1965), основанная на трофическом подходе и выделении руководящих видов, в значительной мере отражает естественное состояние водоемов и разработана применительно к условиям Балтийского щита. В ней имеются два эволюционных ряда озер. Первый из них – светлые озера, с переходом от олиготрофных к эвтрофным водоемам. Другой ряд образуют кислые озера, с переходом от олиготрофных к дистрофированным, среди которых различаются олиго-, мезо- и полигумозные. Позднее Б. М. Александров (1968) выделил так называемые ацидотрофные (ацидные) озера. Данная типология озер не лишина некоторых недостатков. Один из них – это разбивка озер на два параллельных ряда, как бы обособленных друг от друга в своем эволюционном развитии, другой – в классификации озер основной упор делается на количественные (продукционные) критерии развития фауны и флоры, а не на видовой состав гидробионтов.

В нашем понимании два ряда озер соответствуют двум типам озер – олиготрофному и дистрофному, а семиолиготрофные озера – водоемам эвтрофированного типа. Тенденции

новые озера именуются как хирономусовые (хирономиновые), а коретровые – хаоборусовые.

На необходимость разработки биологической классификации озер с использованием паразитологических данных указывал С. С. Шульман (Шульман, 1962; Шульман и др., 1974). Однако тогда еще отсутствовали необходимые предпосылки для ее создания. Самая важная из них – это достаточная изученность озер разного типа в паразитологическом и гидробиологическом отношении. Таким регионом стала Карело-Кольская лимнологическая область. Для изучения фауны паразитов эффективным оказался метод фаунистических комплексов Г. В. Никольского (1947).

Нами выделено четыре типа озер – олиготрофный, эвтрофированный, дистрофный и ацидотрофный, которые в свою очередь разделены на ряд классов (табл.). Так, озера олиготрофного типа распадаются на пять классов. Озера дистрофного типа, а также дистрофирующиеся (из других типов) по степени гумификации подразделяются на олиго-, мезо- и полигумозные (в таблице не приводятся).

Остановимся кратко на характеристике озер разного типа. Более подробно она изложена ранее (Румянцев, 1996, 2007). Озера **олиготрофного типа** отличаются большим разнообразием фауны. Имеются в виду крупные озера с акваториями более 5 км² (в понимании С. В. Герда, 1949). Исходным типом являются

Биологическая классификация озер

Типы	Классы	Озера
1. Олиготрофные	1.1. Первичные олиготрофные 1.2. Олиготрофные (без выраженной эвтрофикации и дистрофикации) 1.2.1. Ортокладиновые 1.2.2. Гаммаракантовые 1.2.3. Понтопорейные 1.3. Олиготрофные эвтрофирующиеся 1.4. Олиготрофные дистрофирующиеся (олигохетные) 1.5. Олиготрофные эвтро-дистрофирующиеся	Ковдозеро, Пяозеро, Имандра Онежское, Ладожское Пертозеро, Укшезеро, Путкозеро Мунозеро, Габозеро Куйто, Выгозеро, Нюкозеро, Янисъярви Кончезеро
2. Эвтрофированные	2.1. Мезотрофные (без выраженной дистрофикации), или хирономиновые 2.2. Мезотрофные дистрофирующиеся 2.3. Наиболее эвтрофированные (без выраженной дистрофикации), или эвтрофированные (в узком смысле) 2.4. Эвтрофированные дистрофирующиеся (хауборусовые) 2.5. Эвтрофные	Сямозеро, Вендюрское Шотозеро, Вагатозеро Святозеро, Крошнозеро, Миккельское Иматозеро
3. Дистрофные	3.1. Дистрофированные 3.2. Собственно дистрофные	Салонъярви Крюкламба, Корбламба
4. Ацидотрофные (ацидные)	4.1. Ацидотрофные	Пиоржуламба, Тервуламба

первичные олиготрофные озера, которые образовались после отступания ледника, т. е. около 15 тыс. лет назад. В чистом виде их сейчас нет. Ближе всего к ним стоят **ортокладиновые** озера северной Карелии и Кольского полуострова. Эти субарктические водоемы характеризуются наиболее высоким развитием холодноводных и оксифильных представителей бореального предгорного и арктического пресноводного фаунистических комплексов паразитов рыб. Специфичные для карповых рыб паразиты, представляющие бореальный равнинный комплекс, за редким исключением, отсутствуют. Очень характерно присутствие в озерах раков рода *Salmincola* и пиявки *Acanthobdella peledina*.

Гаммаракантовые озера олиготрофного типа, а именно Онежское и Ладожское, характеризуются самым большим разнообразием фауны паразитов (до 400 видов), основу которой составляют три хорошо развитых фаунистических комплекса – бореальный предгорный, арктический пресноводный и бореальный равнинный, включающий в себя палеарктическую, понто-каспийскую и амфибореальную экологические группы. Присутствуют также виды паразитов солоноватоводного, атлантического и индийского равнинного комплексов. В паразитофауне лососевых рыб выделяются такие виды паразитов, как *Myxidium salvelini*, *Gyrodactylus* sp. (*Salvelinus*), *Tetraonchus borealis*, *Samincola salmoneus*, *S. thymalli*, *S. edwardsii*. Большое разнообразие фауны этих озер во многом обусловлено их крупными размерами и наличием многих экологических ниш. Гаммаракантовые озера отстоят от первичных олиготрофных водоемов дальше, чем ортокладиновые озера. В них имеются значительно изме-

ненные отдельные акватории, подвергшиеся в большей или меньшей степени воздействию процессов эвтрофикации и дистрофикации. В эти озера проникли многие представители бореального равнинного и других комплексов. Несмотря на то что эти изменения были весьма существенными и привели к образованию наиболее богатой в видовом отношении фауны паразитов рыб, по сравнению с другими озерами, все же они не позволяют не относить их к олиготрофному типу. Эти озера сохраняют свой типологический статус. Они, являясь цельными образованиями, в то же время дифференцируются на много акваторий, напоминающих как бы различные типы озер.

Понтопорейные озера олиготрофного типа отличаются сильным развитием реликтовых раков (понтопорея), что обеспечивает необходимые условия для высокой численности тех паразитов, жизненный цикл которых протекает при их участии (*Echinorhynchus salmonis*, *Cystidicola farionis*). За последние десятилетия эти озера значительно продвинулись по пути эвтрофикации. При этом повышение их продуктивности происходило за счет не столько видов бореального равнинного, сколько представителей арктического пресноводного комплекса, а именно объектов зообентоса – реликтовых раков. Озера понтопорейного класса сохраняют свой статус до определенного предела нарастания эвтрофикации, за которым начинается перестройка гидрофауны. Продуктивность реликтовых раков снижается вплоть до полного их исчезновения. Сиговые рыбы выпадают или, сохранившись определенное время, теряют свою численность. Исчезают виды паразитов, связанные с этими хозяевами – реликтовыми раками и сиговыми рыбами. Тем

самым озера переходят в новое эвтрофированное состояние (эвтрофированный тип), когда рост их продуктивности уже идет только за счет представителей бореального равнинного фаунистического комплекса и не связан с арктическим пресноводным. Пяозеро нами было ошибочно отнесено к понтопорейному классу (Румянцев, 1996). Вспышка численности реликтовых ракообразных в нем была временной лишь после зарегулирования (наблюдалась нами в момент исследования). В дальнейшем произошла стабилизация их на прежнем уровне.

В олиготрофных дистрофирующихся озерах преимущественное развитие получают процессы, связанные с дистрофикацией и гумификацией. Происходит обеднение фауны паразитов за счет видов бореального предгорного комплекса, приуроченного к лососевидным рыбам. Начинают выпадать такие виды, как *Tetraonchus borealis*, *Dactylogyrus borealis*, *Gyrodactylus thymalli*, *Cystidicoloides tenuissima*, *Salmincola thymalli*. Однако обеднение арктической пресноводной фауны менее выражено и касается не столько видового состава паразитов, сколько количественных показателей зараженности ими. Особенно заметно ограничивается развитие видов паразитов, промежуточными хозяевами которых являются реликтовые раки (*Echinorhynchus salmonis*). Сокращаются разнообразие и численность паразитов, связанных с зообентосом, так как развитие последнего лимитируется железорудными отложениями на дне этих водоемов. Ставятся редкими и сходят на нет *Cucullanus truttae*, *Cotyphoronetra oschmarini* и другие. В то же время паразиты, жизненный цикл которых протекает при участии зоопланктона, не отличаются низкой численностью. Это цестоды родов *Proteocephalus*, *Triaenophorus* и *Diphyllobothrium*.

Озера **эвтрофированного** типа характеризуются снижением общего видового разнообразия паразитов. В первую очередь это касается бореального предгорного и арктического пресноводного фаунистических комплексов. Первый, за редкими исключениями, исчезает полностью, а второй теряет большинство своих представителей, включая и тех из них (*Echinorhynchus salmonis*), жизненный цикл которых протекает при участии реликтовых ракообразных. Выпадают также многие виды паразитов с прямым циклом развития, например, раки рода *Salmincola*. Отсутствие тех и других – характерная особенность озер данного типа. Нет также представителей солоноватоводной группы. При общей потере видового разнообразия паразитов увеличивается численность немногих из них. Это некоторые представители бореального равнинного комплекса – инфузории родов *Aplosoma* и *Trichodina*, активно инвазирующие виды трематод рода *Diplostomum*, раки *Ergasilus*.

Озера эвтрофированного типа разделяются на пять классов. Первый из них – мезотрофные озера. Для них характерно крайнее обеднение фауны бореального предгорного комплекса. Исключение, может быть, составляют лишь единичные представители паразитов, связанные с подкаменщиком. Природные условия мезотрофных озер, даже таких крупных, как Сямозеро, не являются благоприятными для развития видов паразитов этого комплекса.

Дистрофный тип включает в себя два класса – **дистрофированные** и **собственно дистрофные** озера. Основное отличие между ними сводится к тому, что первые из них обычно имеют сравнительно крупные размеры, например, Салонъярви, более богатую фауну, включая паразитов рыб. В них сохраняются единичные представители арктического пресноводного комплекса. Эти озера обнаруживают родство с исходным эвтрофированным типом озер, от которого произошли. Дистрофикация и гумификация их связана с поступлением болотных вод и приводят к снижению продуктивности и разнообразия видов. Озера собственно дистрофного класса, классическим примером которых служат полигумозные ламбы, характеризуются резким сокращением разнообразия видов паразитов и падением их численности. Остаются только представители одного фаунистического комплекса – бореального равнинного. В целом паразитофауна рыб в этих озерах составляет в среднем 15–20 видов.

Ацидотрофный тип озер отличается от дистрофного прежде всего тем, что их низкая продуктивность является результатом исходного, первичного состояния. Специфические природные условия этих озер (водораздельное положение, небольшие размеры, замкнутость) определяют слабую минерализацию воды и отсутствие поступления биогенов, что в свою очередь исключает возможность увеличения трофности естественным путем. Паразитофауна рыб в них характеризуется наименьшим видовым разнообразием (4–5 видов). Выпадают даже такие банальные виды, как трематоды рода *Diplostomum*.

В чем же состоят основные отличия предлагаемой нами биологической классификации озер от таковой С. В. Герда? Прежде всего, в основу ее положено биоразнообразие фауны, в частности паразитов рыб, а не только количественный, чисто продукционный подход. При этом учитываются как отдельные виды-индикаторы, так и оценивается развитие фауны в целом: изменение общего разнообразия видов, перераспределение доминирующих видов, роль и соотношение отдельных фаунистических комплексов и экологических групп. Именно применение метода фаунистических комплексов и позволило выявить наличие существенных изменений видового состава фауны, которые происходят в озерах разного типа. Другая отличительная особенность – это объединение

в одну типологическую схему двух рядов озер – светлых (озера олиготрофные до эвтрофных) и гумифицированных (озера олиготрофные до дистрофичных). Оба процесса, определяющие развитие озер, – эвтрофикация и дистрофикация – действуют одновременно, но проявляются в разной степени в разных озерах и регионах. Так, олиготрофный водоем Пяозеро не отличается сколько-нибудь заметной дистрофикацией и гумификацией, тогда как олиготрофные озера Куйто, расположенные также в северной Карелии, подвержены значительному влиянию этих процессов. Мезотрофные озера не выделяются в самостоятельный тип, поскольку они носят переходный характер от олиготрофных к эвтрофицированным и представляют собой лишь первую ступень развития водоемов эвтрофицированного типа.

На наш взгляд, важно разделять понятия «первичная» и «вторичная» олиготрофность озер. Первая является исходной и характерна в первую очередь для больших олиготрофных водоемов, а также озер ацидотрофного типа. Вторично низкая продуктивность в озерах возникает под влиянием прогрессирующей дистрофикации их болотными водами. Снижается не только продуктивность, но и разнообразие фауны. Этому процессу могут быть подвержены одинаково все озера, независимо от трофности, как олиготрофные, так и эвтрофицированные, но в первую очередь и в максимальной степени все же сравнительно небольшие по размерам водоемы. Сам по себе признак изменения цветности (гумификации) водоемов от олигогумозных до полигумозных не может служить основным критерием для выделения типов и классов озер.

Развитие озер по линии эвтрофикации – это естественный процесс, и трофическая система озер достаточно приближена к отражению его. Однако изменения, происходящие в озерах, глубоко затрагивают весь видовой состав

организмов. Нам не все равно, за счет каких элементов фауны, например арктического пресноводного или бореального равнинного комплекса, происходит рост продуктивности озер. С ним связаны изменения и качества вод и видового состава ихтиофауны. К эвтрофицированному типу следует относить те озера, в которых происходят существенные изменения фауны, а не просто олиготрофные озера, в которых начался процесс эвтрофикации. В Карело-Кольской лимнологической области вследствие низких температур эвтрофикация озер не достигает столь высокой степени, какая наблюдается в более южных водоемах, за пределами данного региона. В ряде случаеввозникает возможность более раннего перехода к дистрофикации водоема, независимо от трофности.

Литература

- Александров Б. М., 1968. К познанию малых озер южной Карелии в типологическом и гидробиологическом отношениях // Тр. Карельск. отд. ГосНИОРХ. Т. 5, вып. 1. Петрозаводск. С. 246–256.
- Герд С. В., 1949. Биоценозы бентоса больших озер Карелии // Тр. Карело-Финского гос. ун-та. Петрозаводск. Ч. 4. 198 с.
- Герд С. В., 1965. Биотопы и биономия озер Карелии // Фауна озер Карелии. М.; Л. С. 42–47.
- Никольский Г. В., 1947. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении ее анализа для зоогеографии // Зоол. журн. Т. 26, вып. 3. С. 221–232.
- Румянцев Е. А., 1996. Эволюция фауны паразитов рыб в озерах. Петрозаводск. 188 с.
- Румянцев Е. А., 2007. Паразиты рыб в озерах Европейского Севера. Петрозаводск. 250 с.
- Шульман С. С., 1962. Паразитофауна рыб Сямозерской группы озер // Тр. Сямозерск. компл. экспед. Т. 2. Петрозаводск. С. 173–244.
- Шульман С. С., Малахова Р. П., Рыбак В. Ф., 1974. Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озер Карелии. Л.: Наука. 108 с.

ВОЗДЕЙСТВИЕ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ НА ФИТОПАРАЗИТИЧЕСКИХ НЕМАТОД

А. А. СУЩУК, Л. И. ГРУЗДЕВА, Е. П. ИЕШКО

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Анализировали фауну нематод в техногенно нарушенных и естественных биогеоценозах. Выявлено, что при загрязнении почвы тяжелыми металлами происходят изменения в плотности популяций, таксономическом разнообразии фауны, трофической структуре сообществ нематод. Увеличивается доля паразитических видов. Экспериментально на модельном объекте – картофельной цистообразующей нематоде *Globodera rostochiensis* показано влияние солей Cd и Pb различной концентрации на процесс размножения глободоры.

A. A. SUSCHUK, L. I. GRUZDEVA, E. P. IESHKO. EFFECT OF HEAVY METALS ON PLANT-PARASITIC NEMATODES

Nematode fauna in disturbed and natural biogeocenoses was analyzed. Heavy metal contamination of soil resulted in changes of population density, species diversity, trophic structure of nematode communities. Part of parasitic species in the fauna increased. Effect of different concentrations of cadmium and lead salts on reproduction of potato golden cyst-nematode *Globodera rostochiensis* Woll. was observed under laboratory conditions.

Ключевые слова: тяжелые металлы, фитопаразитические нематоды, структура сообществ нематод.

Анализ отечественных и зарубежных научных работ показал, что для характеристики почв, загрязненных химическими веществами, в том числе тяжелыми металлами, необходимо учитывать ответную реакцию населяющих почву живых организмов (Наплекова, 1982; Груздева и др., 2003; Haight et al., 1982; Bongers, 1990). Промышленные водные загрязнения, дизельное топливо, фумиганты оказывают токсический эффект на почвенных нематод. Он проявлялся в уменьшении общего количества нематод уже через 1 неделю после обработки почвы, а затем последующем увеличении численности популяций устойчивых видов с короткими циклами развития (Jovicic, 1990; Kappers, Manger, 1990; Yeates, Bamforth, 1990; Boag et al., 1997). Имеются данные, что при загрязнении почвы пастбища тяжелыми металлами (Cu, Cr, As) нематоды были более многочисленны при низком уровне загрязнения (Yeates et al., 1994). При анализе почвенных показателей на

территории г. Петрозаводска были выявлены участки с повышенным содержанием тяжелых металлов (*Pb, Cu, Zn, Co, Cr*). В основном это земли, расположенные вблизи промышленных предприятий (Федорец, Медведева, 2005). Кроме того, в некоторых районах Карелии, имеющих особенности геологического строения подстилающих пород, в почве обнаружено повышенное содержание ТМ. Примером может служить о. Кипки.

Цель настоящего исследования – изучение влияния повышенного содержания тяжелых металлов в почве на сообщества нематод в естественных биогеоценозах, при техногенной нагрузке и эксперименте с модельным объектом – картофельной цистообразующей нематодой.

Материал и методы

Почвенные образцы для изучения фауны нематод были отобраны в зоне влияния промыш-

ленного предприятия АО «Онежский тракторный завод» (г. Петрозаводск) и в луговых биоценозах о. Кижи.

Нематод выделяли по модифицированному методу Бермана из навесок почвы в 30 г, экспозиция выделения – 48 часов. Фиксатор – ТАФ (триэтаноламин + формалин + вода, в соотношении 2:7:91). Численность нематод рассчитывали на 100 г почвы. Идентификацию нематод до рода (для половозрелых особей – до вида) проводили на временных микроскопических препаратах. Устанавливали систематическую принадлежность 100 особей из пробы. Все обнаруженные нами нематоды в соответствии с их трофикой были объединены в шесть эколого-трофических групп. Это бактериотрофы (*B*), микротрофы (*M*), политрофы (*P*), хищники (*X*), нематоды, облигатно или факультативно связанные с живыми растениями – паразиты растений (*Pr*) и ассоциирующие с растениями (*Acp*) (Yeates et al., 1993).

Для оценки состояния сообщества нематод использованы следующие параметры: плотность популяций нематод (кол-во экз./100 г почвы); разнообразие фауны (индекс Шеннона *H'*), доминирование таксонов (индекс Симпсона *C*), выровненность обилия животных в сообществе (индекс Пиелоу *e*) (Одум, 1986); эколого-трофическую структуру, индекс зрелости сообществ нематод (ΣMI) (Bongers, 1990).

Индекс зрелости сообществ нематод ΣMI рассчитывается по формуле:

$$\Sigma MI = \sum n_{i=1} v_{(i)} \times f_{(i)},$$

где n – количество таксонов, $v_{(i)}$ – значение i -го таксона, $f_{(i)}$ – частота этого таксона. Подсчитывается количество родов нематод в пробе. Каждый таксон имеет значение от 1 до 5 по с-р шкале Бонгерса (Bongers, 1990). Суммируются значения всех родов и рассчитывается индекс зрелости сообщества нематод.

Экспериментальное изучение влияния солей свинца и кадмия на размножение картофельной цистообразующей нематоды (КЦН) *Globodera rostochiensis* проводили в закрытых сосудах. В каждый сосуд помещали 200 г сухого стерильного песка, клубень картофеля и 30 мл дистиллированной воды (контроль) или растворы солей тяжелых металлов ($CdSO_4$ в концентрациях 1,5; 3,0; 6,0 мг/л; $PbSO_4$ – 16,

32, 64 мг/л), уровень инвазии – 10 цист. Для каждой исследованной дозы была 10-кратная повторность. ПДК для свинца – 32 мг/л, для кадмия – 3 мг/л. Длительность эксперимента – 4 месяца. По окончании опыта подсчитывали количество вновь образовавшихся самок нематоды.

Определение тяжелых металлов в почвенных образцах выполнялось в аналитической лаборатории Института леса КарНЦ РАН (зав. лабораторией А. К. Морозов).

Результаты и обсуждение

I. Трансформированный биоценоз в зоне воздействия промышленного предприятия

В течение двух лет исследовалась фауна и структура сообществ нематод почвы с высоким уровнем накопления тяжелых металлов (ТМ). Биоценоз расположен на расстоянии 50 м от источника загрязнения, характеризуется повышенным содержанием Pb , Cu , Zn , Co , Cr , Mn в почве (табл. 1, № 4, 5).

В России нормативы установлены «Перечнем предельно-допустимых концентраций (ПДК) и ориентировочно допустимых концентраций (ОДК) химических веществ в почве» (Фомин, Фомин, 2001). Степень накопления тяжелых металлов оценивается как отношение содержания веществ-загрязнителей в почве к величинам предельно допустимых концентраций (ПДК), ориентировочно допустимых концентраций (ОДК) или к фоновым показателям (Федорец, Медведева, 2005). За фоновое принято состояние природных экосистем на обширных неурбанизированных территориях, испытывающих умеренное антропогенное воздействие за счет загрязняющих веществ, поступающих от близких и дальних источников эмиссий (Государственный доклад.., 1998).

Республика Карелия является малозагрязненным регионом, фоновые концентрации для большинства ТМ меньше, чем предельно допустимые. В почве в районе ОТЗ содержание Co , Cr , Mn превышает фоновое, концентрации Pb , Cu , Zn выше, чем фоновые и предельно допустимые. Особенно высоко накопление свинца, составляющее 56–58 ПДК (табл. 1).

Фауна и структура сообществ нематод территории, расположенной в зоне влияния промышленного предприятия, характеризуется:

Таблица 1. Содержание тяжелых металлов в почве трансформированных (в зоне влияния завода) и луговых биоценозов о. Кижи, мг/кг

№ биотопа	Cd	Pb	Cu	Zn	Ni	Co	Cr	Mn
1 Кжи	1,08	17,6	46,7	85,2	50,5	13,6	35,2	641
2	0,23	14,3	111	84,2	108	23,2	45,7	519
3	1,01	12,3	52,7	82,1	60,4	20,2	38,7	757
4 ОТЗ	0,24	1780	123	94,0	27,0	2,60	39,5	920
5	0,30	1850	241	84,0	15,9	7,21	15,8	1300
ПДК	3,0	32,0	100,0	300,0	50,0	50,0	100,0	1500
Карелия, фоновое содержание	0,54	26,6	63,4	83,0	72	2,0	10,0	403,1

Примечание. 1–3 – разнотравные луга на озах, 4–5 – биоценоз в зоне влияния промышленного предприятия АО «ОТЗ» (4 – органогенный, 5 – минеральный горизонт). ПДК по: Федорец, Медведева, 2005.

– Аномально высокими значениями плотности популяций нематод, особенно для органогенного горизонта: 9299 экз. в 2006 г., 35733 экз./100 г почвы – в 2007 г. В естественных биоценозах плотность популяций в среднем 2–3 тыс. экз./100 г в зависимости от типа почвы. Увеличение численности нематод при загрязнении среды тяжелыми металлами отмечалось ранее рядом авторов (Weiss, Larink, 1991; Yeates et al., 1994; Georgieva et al., 2002).

– Малым таксономическим разнообразием фауны: 21 род нематод в минеральном горизонте, в луговых (фоновых) биоценозах этот показатель может достигать 45 родов. Индекс разнообразия Шеннона имеет низкие значения ($H' = 2,7\text{--}3,3$). Отмечена высокая степень доминирования таксонов в фауне (С до 0,32) и низкая степень выровненности обилия животных в сообществе (e до 1,85). Эти показатели свидетельствуют о явлении супердоминирования отдельных видов и родов. В зоне, постоянно подвергающейся выбросам литейного цеха, нами обнаружена в органогенном горизонте высокая численность нематод рода *Tylenchus* (70,6% от общего количества нематод) и рода *Paratylenchus* (34,3–66,4%) в минеральном горизонте почвы (рис. 1). Представители данных родов тесно связаны с живыми растениями: нематоды р. *Tylenchus* – свободноживущие участники биоценозов ризосфера, факультативные эktopаразиты корневой системы, р. *Paratylenchus* – эktopаразитические перфораторы (Парамонов, 1970).

Паразитические нематоды являются доминирующей трофической группой данного сообщества, на их долю приходится от 54,2 до 71,2% фауны (табл. 2).

По мнению ряда исследователей, увеличение численности облигатных паразитов растений связано с процессами деградации окружающей среды и отмечалось в результате чрезмерного внесения минеральных азотных удобрений, интенсификации аграрных мероприятий, загрязнения кислотными дождями и мелиорации торфяных почв болот. Супердоминирование

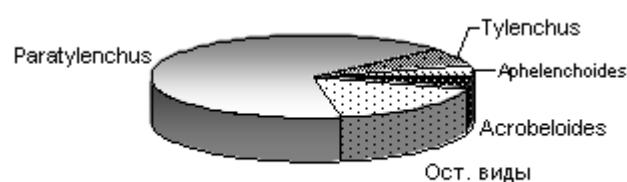


Рис. 1. Процентное соотношение доминирующих родов нематод в почве минерального горизонта на расстоянии 50 м от промышленного предприятия (ОТЗ) в 2007 г.

видов р. *Paratylenchus* выявлено в условиях луговых экосистем, подвергающихся трансформации (Wasilewska, 1997). Преобладание фитогельминтов специфического патогенного эффекта (виды родов *Tylenchorhynchus*, *Helicotylenchus*, *Pratylenchus*, *Paratylenchus*) наблюдалось в почве, подверженной влиянию выбросов металлургического комплекса (Ветрова, 1982). Это объясняется низкой проникаемостью кутикулы у видов отряда *Tylenchida* (Парамонов, 1962). В нашем исследовании обнаружено повышенное содержание паразитов растений при загрязнении почвы ТМ. Супердоминирование нематод р. *Paratylenchus* является индикатором нарушенности почв.

Для почв, загрязненных ТМ, характерны низкие показатели зрелости сообществ нематод. В исследованном нами биоценозе $\Sigma M_I = 2,1\text{--}2,4$. Индекс зрелости (ΣM_I) основан на экологических характеристиках таксонов нематод. Каждый род нематод имеет значения от 1 до 5 по шкале с-р (первые буквы от названий – колонизаторы – персисторы). Типичные колонизаторы обладают короткими жизненными циклами, высокой устойчивостью к токсикантам и могут выживать при неблагоприятных условиях среды. По шкале с-р они имеют значения 1, 2. Персисторы обладают низкой репродуктивной способностью, повышенной чувствительностью к условиям среды и сокращают численность при стрессовых ситуациях. По шкале с-р они имеют значения 4, 5. Чем больше видов нематод со значениями 1, 2, тем меньше зрелость их нематодного сообщества. В не нарушенных луговых биоценозах индекс $\Sigma M_I = 2,8\text{--}3$.

Таким образом, сообщество почвенных нематод в условиях сильного загрязнения характеризуется аномально высокими значениями плотности популяций, низким индексом зрелости, явлением супердоминирования родов отряда *Tylenchida*.

II. Луговые биоценозы о. Кипки с повышенным содержанием ТМ в почве, вызванным естественными причинами

В некоторых районах Карелии, имеющих особенности геологического строения подстилающих пород, в почве обнаружено повышенное содержание ТМ. Примером может служить о. Кипки. Остров сформирован на шунгитовой морене и флювиогляциальных отложениях

Таблица 2. Эколо-трофические группы нематод (%) в луговых биоценозах о. Кипки и трансформированных биоценозах (г. Петрозаводск) в 2006 г.

№ биотопа	Б	М	Аср	П	Х	Пр
1 Кипки	30,3	50,3	5,8	7,2	1,5	4,9
2	37,8	15,5	15	6,4	1,6	23,7
3	31,4	20,3	7,3	1,6	8	31,4
4 ОТЗ	30,4	13,8	0,6	0	1	54,2
5	20,8	10,3	1,4	0,1	0	67,4
6	63,2	15,9	3,2	6,6	5,9	5,2

Примечание. 1–3 – разнотравные луга на озах, 4–5 – биоценоз в зоне влияния промышленного предприятия АО «ОТЗ» (4 – органогенный, 5 – минеральный горизонт), 6 – луг-овсяничник с фоновым содержанием ТМ. Эколо-трофические группы: Б – бактериотрофы, М – микротрофы, Аср – нематоды, ассоциированные с растениями, Пр – паразиты растений, П – политрофы, Х – хищники.

(озовые гряды), которые благодаря присутствию шунгитов и диабазов обогащены *Co*, *Ni*, *Cd*, *Cr*, *Zn*, *Pb*, *Cu* и другими микроэлементами.

Фауна почвенных нематод исследованных луговых биоценозов о. Кижи, сформировавшихся на озовых грядах, имеет некоторые особенности. Она характеризуется богатым видовым разнообразием (отмечены представители 25–31 родов), высокими значениями индекса Шеннона H' = 3,9–4,1 (против 2,7–3,2 в зонах промышленного загрязнения), низким уровнем доминирования таксонов ($C = 0,08$ –0,1), более высокой зрелостью нематодных сообществ ($\Sigma MI = 2,5$ –3,1). Как и в почве нарушенного биоценоза (зона воздействия промышленного предприятия), в сообществах нематод отмечена высокая доля паразитических видов (до 31,4%) (табл. 2). Однако наблюдается смена доминирующих родов нематод. Ими выступают представители родов *Helicotylenchus*, *Tylenchorhynchus*, которые поражают корни травянистых растений и характерны для луговых биоценозов. В почве луга с фоновым содержанием ТМ структура сообщества нематод иная: высока доля бактериотрофов, а численность паразитов небольшая (рис. 2).

III. Экспериментальные исследования воздействия ТМ на картофельную цистообразующую нематоду

Для исследования влияния различных концентраций солей *Cd* и *Pb* был проведен эксперимент на модельном объекте – картофельной цистообразующей нематоде (КЦН). Это паразит картофеля, распространенный в агроценозах Карелии и снижающий урожайность культуры до 30–50%. В опыте была использована низкая инвазионная нагрузка – 10 цист на растение (табл. 3).

Выявлено, что внесение *Cd* и *Pb* в дозе 0,5 ПДК слабо подавляет размножение КЦН. По количеству образовавшихся цист (самок) нового поколения различия между контролем и опытными вариантами оказались статистически незначимы (рис. 3). Воздействие высокой дозы кадмия вызывало достоверное снижение количества цист по отношению к контролю и вари-

Таблица 3. Количество цист картофельной цистообразующей нематоды *Globodera rostochiensis*, образовавшихся при воздействии различных концентраций свинца и кадмия

	Количество цист, шт.
Контроль	17,9 ± 1,5 *
Pb, 16 мг/л	17,4 ± 7,5
Pb, 32 мг/л	14,6 ± 1,0 **
Pb, 64 мг/л	14,7 ± 0,9 **
Cd, 1,5 мг/л	18,8 ± 1,6 *
Cd, 3,0 мг/л	16,7 ± 1,0
Cd, 6,0 мг/л	14,2 ± 0,8

Примечание. * – различия значимы по отношению к высокой дозе Cd (6 мг/л), ** – различия значимы по отношению к низкой дозе Pb (16 мг/л) ($P < 0,05$).

анту с низкой дозой ($P < 0,05$). Для свинца отмечена та же тенденция, но различия между вариантами незначимы.

Полученные результаты свидетельствуют о необходимости продолжения экспериментальных исследований для изучения вопроса: взаимодействуют ли между собой уровень инвазионной нагрузки паразитической нематоды на растение и характер влияния различных концентраций тяжелых металлов на процесс образования самок картофельной нематоды.

Выводы

1. Почвенные нематоды являются организмами, чувствительными к загрязнению среды тяжелыми металлами.
2. Повышение содержания тяжелых металлов в почве приводит к снижению индексов разнообразия фауны, выровненности обилия животных, возрастанию значения индекса доминирования таксонов.
3. В условиях загрязнения почвы ТМ отмечены аномально высокие значения плотности популяций нематод, особенно для органогенного горизонта почвы.
4. В биотопах с повышенным содержанием поллютантов снижается степень зрелости сообществ нематод (ΣMI).
5. Изменяется структура сообществ нематод: доминирующей трофической группой



Рис. 2. Эколо-трофическая структура сообществ нематод луговых биоценозов с естественным повышенным содержанием тяжелых металлов в почве

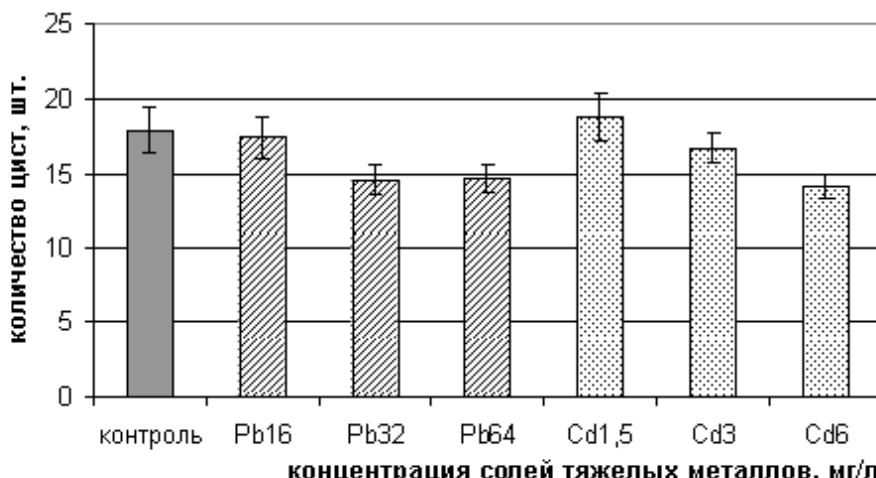


Рис. 3. Влияние солей свинца и кадмия на размножение паразитической нематоды *Globodera rostochiensis*

становятся облигатные паразиты растений, что связано с процессами деградации окружающей среды.

6. Результаты лабораторных экспериментов показывают возможность использования паразитических видов нематод в качестве модельных объектов для оценки уровня загрязнения почвы тяжелыми металлами.

Литература

- Ветрова С. Н., 1982. Почвенные беспозвоночные и промышленное загрязнение / Ред. Л. Г. Максимова. Мн.: Наука и техника. С. 14, 190–191.
- Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Карелия в 1997 году, 1998 / Государственный комитет охраны окружающей среды по Республике Карелия. Петрозаводск. 220 с.
- Груздева Л. И., Матвеева Е. М., Коваленко Т. Е., 2003. Влияние солей тяжелых металлов на сообщество почвообитающих нематод // Почноведение. № 5. С. 596–606.
- Наплекова Н. Н., 1982. Влияние солей некоторых тяжелых металлов на физиологическую активность целлюлозоразрушающих микроорганизмов // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. наук. Вып. 2, № 10. С. 79–85.
- Одум Ю., 1986. Экология: В 2-х т. Т. 2 / Пер. с англ. М.: Мир. С. 133.
- Парамонов А. А., 1962, 1970. Основы фитогельминтологии. М.: Наука. Т. 1. 446 с.; Т. 3. 255 с.
- Федорец Н. Г., Медведева М. В., 2005. Эколо- микробиологическая оценка состояния почв го- рода Петрозаводска. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. 96 с.
- Фомин Г. С., Фомин А. Г., 2001. Почва. Контроль ка- чества и экологической безопасности по между- народным стандартам: Справочник. М.: «Протек- тор». 304 с.
- Boag B., Jefferies R. A., Vettraino L. M., 1997. Impact of diesel pollution on soil inhabiting nematodes // Abstr. II Intern. Nematol. Symp. of the Russ. Soc. of Nematol. P. 4.
- Bongers T., 1990. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition // Ecologia. Vol. 83. P. 14–19.
- Georgieva S. S., McGrath S. P., Hooper D. J., Chambers B. S., 2002. Nematode communities under stress: the long-term effects of heavy metals in soil treated with sewage sludge // Applied Soil Ecology. Vol. 20. P. 27–42.
- Haight M., Mudry T., Pasternak J., 1982. Toxicity of seven heavy metals on Panagrellus siluis: the efficacy of the free-living nematode as an in vivo toxicological bioassay // Nematologica. Vol. 28. P. 1–11.
- Jovicic D., 1990. Effects of industrial water population on soil nematodes // Nematologica. Vol. 36, N 4. P. 363.
- Kappers F. I., Manger R., 1990. Population dynamics of free-living nematodes in oil contaminated soil during the clean-up with a microbiological restoration technique // Nematologica. Vol. 36, N 4. P. 363.
- Wasilewska L., 1997. Soil invertebrates as bioindicators, with special reference to soil-inhabiting nematodes // Russian Journal of Nematology. Vol. 5, N 2. P. 113–126.
- Weiss B., Larink O., 1991. Influence of sewage sludge and heavy metals on nematodes in an arable soil // Biol. Fertil. Soils. Vol. 12. P. 5–9.
- Yeates G., Bamforth S. S., 1990. Recolonization by nematodes of methyl bromide sterilized soil in forest and pasture // Nematologica. Vol. 36, N 4. P. 402–403.
- Yeates G. W., Bongers T., de Goede R. G. M. et al., 1993. Feeding habits in soil nematode families and genera: An outline for soil ecologists // J. of Nematology. Vol. 25, N 3. P. 315–331.
- Yeates G. W., Orchard V. A., Speir T. W. et al., 1994. Impact of pasture contamination by copper, chromium, arsenic timber preservative on soil biological activity // Biol. Fertil. Soils. Vol. 18. P. 200–208.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ И НАУЧНЫЕ ПРОЕКТЫ ЛАБОРАТОРИИ ПАРАЗИТОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ И РАСТЕНИЙ ЗА 2005–2008 ГГ.

Статьи в рецензируемых российских и зарубежных научных журналах

2005 г.

Anikanova V. S., Ieshko E. P., Bugmyrin S. V. Nematode community structure of the common shrew (*Sorex araneus* L.) in Southern Karelia // Russian Journal of Nematology. 2005. Vol. 13, N 2. P. 142.

Bugmyrin S. V., Anikanova V. S., Ieshko E. P. The seasonal and long-term abundance dynamics of the nematode *Heligmosomum mixtum* (Schulz, 1952) of the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) parasite // Russian Journal of Nematology. 2005. Vol. 13, N 2. P. 143.

Аниanova В. С., Бойко Н. С., Иешко Е. П. Гельминтофауна борозубок Кандалакшского заповедника // Паразитология. 2005. Т. 39, вып. 6. С. 559–568.

Аникиева Л. В. Фенотипическая изменчивость паразита окуня – цестоды *Proteocephalus percae* (Muller, 1780) (Proteocephalidea) в разных частях видового ареала // Паразитология. 2005. Т. 39, вып. 5. С. 386–396.

Аникиева Л. В., Румянцев Е. А., Пронин Н. М., Пугачев О. Н. Популяционная структура *Proteocephalus thymalli* – паразита хариусов // Vestnik zoologii. Kiev, 2005. Р. 29–30.

Барская Ю. Ю., Иешко Е. П. Формирование паразитофауны лососеvidных рыб озерно-речной системы Паанаярви – Оланга // Паразитология. 2005. Т. 39, вып. 1. С. 14–22.

Бугмырин С. В., Иешко Е. П., Аниanova В. С., Беспятова Л. А. Особенности паразито-хозяйственных отношений нематоды *Heligmosomum mixtum* (Schulz, 1952) и европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) // Паразитология. 2005. Т. 39, вып. 5. С. 414–422.

Шульман Б. С., Щуров И. Л., Иешко Е. П. Сезонные изменения зараженности молоди пресноводного лосося (*Salmo salar* morpha sebago Girard) моногенеей *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 // Паразитология. 2005. Т. 39, вып. 4. С. 318–321.

2006 г.

Беспятова Л. А., Иешко Е. П., Ивантер Э. В., Бугмырин С. В. Межгодовая динамика численности иксодовых клещей и формирование очага клещевого энцефалита в условиях средней тайги // Экология. 2006. Т. 37, № 5. С. 360–364.

Besprutova L. A., Bugmyrin S. V. Species diversity of gamasid mites (Parasitifomes, Gamasina) on small mammals from the middle taiga of Karelia // Acarina. 2006. Vol. 14, N 2. P. 209–214.

Лебедева Д. И. Встречаемость трематод рода *Parasymphylodora* Szidat, 1943 у карповых рыб Ладожского озера // Биология внутренних вод. 2006. № 3. С. 78–80.

Лебедева Д. И. Сезонная динамика структуры популяции марит *Sphaerostomum globiporum* Rudolphi, 1802 (Trematoda, Oprescoelidae) в условиях Ладожского озера // Паразитология. 2006. Т. 40, № 2. С. 185–191.

Лебедева Д. И., Новоахцкая О. В. Первый случай обнаружения метацеркарий трематоды *Apatemon annuligerum* (Nordmann, 1832) Odening, 1970 в водоемах Карелии // Зоол. журн. 2006. Т. 85, № 12. С. 1484–1485.

2007 г.

Anikanova V. S., Ieshko E. P., Bugmyrin S. V. Nematode fauna in shrews of the genus *Sorex* (Soricidae, Insectivora) from transformed forests of Karelia // Russian Journal of Nematology. 2007. Vol. 15, N 2. P. 162.

Anikieva L. V., Anikanova V. S. Nematode *Toxascaris leonina* – cestode *Diphyllobothrium latum* competition and coexistence // Russian Journal of Nematology. 2007. Vol. 15, N 2. P. 162.

Anikieva L. V., Anikanova V. S., Tyutyunnik N. N. Ecological adaptations of the nematode *Toxascaris leonina* (Linstow, 1902) Leiper, 1907 – parasite of predaceous mammals // Russian Journal of Nematology. 2007. Vol. 15, N 2. P. 162–163.

Gruzdeva L., Matveeva E., Kovalenko T. Changes in Soil Nematode Communities under the Impact of Fertilizers // Eurasian Soil Science. 2007. Vol. 6 (12 pp).

Gruzdeva L. I., Matveeva E. M., Kovalenko T. E. Assesment of sodium lignosulphonate influence on soil and grass production // Russian Journal of Nematology. 2007. Vol. 15, N 2. P. 166.

Hokkanen T. J., Gruzdeva L. I., Matveeva E. M., Virkajarvi P. Effects of grazing on nematode fauna in three biotopes at Tohmajärvi (Eastern Finland) // Russian Journal of Nematology. 2007. Vol. 15, N 2. P. 167.

Suschuk A. A. Soil nematodes fauna in industrial landscape // Russian Journal of Nematology. 2007. Vol. 15, N 2. P. 176.

Suschuk A. A., Gruzdeva L. I. Particularities of heavy metal salt effect on soil nematodes // Russian Journal of Nematology. 2007. Vol. 15, N 2. P. 176–177.

Аникиева Л. В., Иешко Е. П., Стерлигова О. П. Сукцессионные особенности динамики численности и структуры популяции цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Cestoda: Proteocephalidae) // Паразитология. 2007. Т. 41, вып. 6. С. 526–532.

Аникиева Л. В., Иешко Е. П. Морфологический полиморфизм цестоды *Proteocephalus longicollis* Zeder, 1800 (Cestoda: Proteocephalidae) в онтогенезе // Паразитология. 2007. Т. 41, вып. 2. С. 103–111.

Груздева Л. И., Матвеева Е. М., Коваленко Т. Е. Изменения в комплексах почвенных нематод под влиянием удобрений // Почвоведение. 2007. № 6. С. 756–768.

Медведев С. Г., Айбулатов С. В., Беспятова Л. А., Бродская Н. К., Панюкова Е. В., Халин А. В., Янковский А. В. Fauna кровососущих насекомых комплекса гнуса (Diptera) западного региона России. Общая характеристика фауны // Энтомол. обозрение. 2007. Т. 86, вып. 4. С. 827–844.

2008 г.

Sherudilo E. G., Sysoeva M. I., Matveeva E. M., Markovskaya E. F. Cold resistance formation in potato plants infected by cyst-forming nematode under low temperature // Physiologia Plantarum. 2008. Vol. 133, N 3. P. 05–049.

Аникиева Л. В. Популяционная изменчивость *Proteocephalus longicollis* (Cestoda: Proteocephalidae) из европейской ряпушки

- Coregonus albula* L. озер Карелии // Паразитология. 2008. Т. 42, вып. 1. С. 3–12.
- Барская Ю. Ю. Формирование фауны паразитов сига обыкновенного *Coregonus lavaretus* L. в озерно-речных системах Фенноскандии // Известия Национальной академии наук Беларусь. Биологические науки. Минск, 2008. С.
- Бугмырин С. В., Иешко Е. П., Беспятова Л. А., Аникиева В. С. Анализ факторов, определяющих разнообразие паразитов мышевидных грызунов Карелии // Вестник национальной академии наук Белоруссии. Приложение. Ч. 1. Серия биологических наук; серия медицинских наук. Минск: Белорусская наука, 2008. С. 34–37.
- Иешко Е. П., Новохацкая О. В. Закономерности сукцессии паразитофагии рыб эвтрофируемых водоемов // Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48, № 5. С. 696–701 (Journal of Ichthyology. 2008. Vol. 48, N 8. P. 665–670.)
- Катаев Г. Д., Кузовлева М. Н., Беспятова Л. А. Об участии мышевидных грызунов в циркуляции возбудителей туляремии и геморрагической лихорадки на Кольском полуострове // Микробиология, эпидемиология и иммунология. 2008. С. 93–95.
- Лебедева Д. И. Трематоды рода *Diplostomum Nordmann*, 1832 рыб Ладожского озера // Паразитология. 2008. Т. 42, вып. 4. С. 292–299.
- Лебедева Д. И. Трематоды сиговых рыб Ладожского озера // Известия Национальной Академии наук Беларусь. Приложение. Ч. 1. Минск: Белорусская наука, 2008. С. 150–153.
- Новохацкая О. В. К вопросу о встречаемости нематоды *Oswaldocruzia filiformis* (Strongylida: Molineidae) в Карелии // Паразитология. 2008. Т. 42, вып. 3. С. 204–209.
- Новохацкая О. В., Иешко Е. П., Стерлигова О. П. Характер многолетних изменений паразитофагии леща *Abramis brama* L. в эвтрофируемом водоеме // Паразитология. 2008. Т. 42, вып. 4. С. 308–317.
- Статьи в других отечественных и зарубежных научных журналах и сборниках, в том числе статьи, опубликованные в материалах международных совещаний**
- 2005 г.**
- Аниканова В. С. Видовое разнообразие гельминтов бурозубок трансформированных лесов Карелии // Структурно-функциональные особенности биосистем Севера (особи, популяции, сообщества): Материалы конф. 28–30 сент. 2005 г. Ч. 1. Петрозаводск, 2005. С. 15–18.
- Аниканова В. С., Бойко Н. С., Иешко Е. П. Гельминты бурозубок р. *Sorex* (Soricidae, Insectivora) островов Северного Архипелага Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря. Петрозаводск, 2005. С. 35–38.
- Аниканова В. С., Иешко Е. П., Бугмырин С. В. Гельминтофагия бурозубок разновозрастных вырублок Карелии // Материалы междунар. конф. «Фауна, биология, морфология и систематика паразитов». М., 2006. С. 8–10.
- Аникиева Л. В., Аниканова В. С. Роль температурного фактора в распространении паразитарных заболеваний пушных зверей в условиях Карелии // Физиологические основы повышения продуктивности млекопитающих, введенных в зоокультуру: Материалы III Междунар. симпоз. Петрозаводск, 2005. С. 9–11.
- Аникиева Л. В. Годовой биологический цикл ряпушки *Coregonus albula* L. и изменчивость ее паразита *Proteocephalus longicollis* Zeder, 1800 // IV (XXVII) Междунар. конф. «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». 5–10 дек. 2005 г. Вологда, 2005. С. 17–19.
- Аникиева Л. В. Изучение качественного разнообразия субпопуляционных группировок цестоды *Proteocephalus longicollis* Zeder, 1800 (Cestoda: Proteocephalidae) из европейской ряпушки *Coregonus albula* L. оз. Вендюрского // Структурно-функциональные особенности биосистем Севера (особи, популяции, сообщества): Материалы конф. 28–30 сент. 2005 г. Петрозаводск, 2005. С. 18–20.
- Аникиева Л. В., Румянцев Е. А. Цестоды рыб озер Карелии // Проблемы цестодологии: Сб. науч. тр. Вып. III. СПб., 2005. С. 40–62.
- Аникиева Л. В., Пронин Н. М. Популяционная изменчивость цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) из омуля *Coregonus autumnalis migratorius* оз. Байкал // Проблемы цестодологии: Сб. науч. тр. Вып. III. СПб., 2005. С. 19–32.
- Беспятова Л. А. Бугмырин С. В., Иешко Е. П., Давыдова С. Н. Фауна блох (Siphonaptera) бурозубок (р. *Sorex*) // Тр. Карельского НЦ РАН, сер. «Б», Биогеография Карелии. Вып. 7. Петрозаводск, 2005. С. 17–20.
- Лебедева Д. И. Трематоды рыб Ладожского озера // Тр. Карельского НЦ РАН, сер. «Б», Биогеография Карелии. Вып. 7. Петрозаводск, 2005. С. 151–156.
- Новохацкая О. В., Иешко Е. П., Лебедева Д. И. Многолетние изменения паразитофагии сиговых (Coregonidae) рыб Сямозера (Южная Карелия) // Лососевые рыбы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 2005. С. 97–102.

2006 г.

- Аниканова В. С. Факторы, определяющие видовое разнообразие гельминтов бурозубок (Soricidae: Insectivora) Карелии // Материалы междунар. конф., посвящ. 60-летию Карельского НЦ РАН «Северная Европа в XXI веке: Природа, культура, экономика». Петрозаводск, 2006. С. 39–42.
- Аниканова В. С., Бойко Н. В., Беспятова Л. А., Бугмырин С. В. Паразиты мелких млекопитающих материковой части Кандалакшского государственного природного заповедника // Современные экологические проблемы Севера. Ч. 2. Апатиты, 2006. С. 126–128.
- Аникиева Л. В. Структура внутрипопуляционных группировок *Proteocephalus torulosus* (Cestoda: Proteocephalidae) – паразита карповых рыб // Проблемы популяционной экологии животных. Томск, 2006. С. 100–103.
- Аникиева Л. В., Аниканова В. С. Использование морфобиологических показателей лентеца широкого для оценки паразито-хозяинских отношений при дифиллотриозе // Достижения и перспективы развития современной паразитологии: Материалы V междунар. науч.-практ. конф. Витебск, 2006. С. 280–283.
- Аникиева Л. В., Румянцев Е. А., Иешко Е. П. Систематический и таксономический анализ цестод рыб озер Карелии // Фауна, биология, морфология и систематика паразитов: Материалы междунар. конф. М., 2006. С. 10–12.

- Барская Ю. Ю., Иешко Е. П. Паразитофауна молоди лосося *Salmo salar* L. и кумжи *Salmo trutta* L. системы реки Торнио (Балтийский бассейн) // Материалы междунар. конф., посвящ. 60-летию Карельского НЦ РАН «Северная Европа в XXI веке: Природа, культура, экономика». Петрозаводск, 2006. С. 43–47.
- Беспятова Л. А., Иешко Е. П., Бугмырин С. В. Межгодовая динамика численности иксодовых клещей и формирование очага клещевого энцефалита в условиях средней тайги // Фауна, биология, морфология и систематика паразитов: Материалы междунар. конф. М., 2006. С. 28–30.
- Беспятова Л. А. Видовое разнообразие гамазовых клещей на темной полевке, ее гнезде и лесной подстилке в средней тайге Карелии // Достижения и перспективы развития современной паразитологии: Материалы V междунар. науч.-практ. конф. Витебск, 2006. С. 360–364.
- Беспятова Л. А., Бугмырин С. В., Медведев С. Эколо-го-фаунистический состав блох (*Siphonaptera*) мелких млекопитающих Карелии // Материалы I Всерос. совещ. по кровососущим насекомым. СПб., 2006. С. 26–28.
- Бугмырин С. В., Коросов А. В., Иешко Е. П., Аниканова В. С., Беспятова Л. А., Матросова Ю. М., Телегин И. В. Опыт изучения пространственного распределения паразитов мелких млекопитающих // Материалы междунар. конф., посвящ. 60-летию Карельского НЦ РАН «Северная Европа в XXI веке: Природа, культура, экономика». Петрозаводск, 2006. С. 55–58.
- Бугмырин С. В., Коросов А. В., Иешко Е. П., Аниканова В. С., Беспятова Л. А., Матросова Ю. М., Телегин И. В. Анализ пространственного распределения гельминтов рыбьей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) // Фауна, биология, морфология и систематика паразитов: Материалы междунар. конф. М., 2006. С. 49–51.
- Иешко Е. П., Лебедева Д. И. Особенности размерной динамики метацеркарий *Diplostomum hirudinense* (La Rue, 1927) Hughes, 1929 в плотве Ладожского озера // Материалы междунар. конф., посвящ. 60-летию Карельского НЦ РАН «Северная Европа в XXI веке: природа, культура, экономика». Петрозаводск, 2006. С. 110–112.
- Коротков Ю. С., Буренкова Л. А., Беспятова Л. А., Бугмырин С. В., Воробьева М. С., Козловская Л. И., Ляпustin В. Н., Пиванова Г. П., Рогова Ю. В., Романова Л. Ю., Семенкова Л. О., Шевцова А. С., Иешко Е. П., Поутонен А. В., Карганова Г. Г. Вирусофорность голодных взрослых клещей *Ixodes persulcatus* в среднетаежных лесах Карелии (северо-запад Прионежья) // Медицинская вирусология. Труды Института полиомиелита и вирусных энцефалитов им. М. П. Чумакова. Т. XXII. М., 2006. С. 90–94.
- Коротков Ю. С., Поутонен А. В., Иешко Е. П., Беспятова Л. А. Изменение эпидемиологической и эпизоотологической обстановки в очагах клещевого энцефалита Республики Карелия на рубеже XX и XXI веков // Медицинская вирусология. Труды Института полиомиелита и вирусных энцефалитов им. М. П. Чумакова. Т. XXII. М., 2006. С. 95–102.
- Новохацкая О. В. Фауна паразитов судака *Stizostedion lucioperca* (L.) и ее многолетние изменения // Биоразнообразие экосистем внутренней Азии. Т. 2. Всерос. симпоз. с междунар. участием «Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции». Улан-Удэ, 2006. С. 165–167.
- 2007 г.**
- Аниканова В. С., Белкин В. В., Беспятова Л. А., Данилов П. И., Иешко Е. П. Роль зайца-беляка в формировании и динамике ареала природноочаговых заболеваний Карелии // Материалы IV междунар. симпоз. «Динамика популяций охотничих животных Северной Европы». Петрозаводск, 2007. С. 24–28.
- Груздева Л. И., Матвеева Е. М., Коваленко Т. Е. Использование отходов лесной промышленности для защиты растений от вредителей // Материалы IV Междунар. конф. «Сотрудничество для решения проблемы отходов». Харьков, 2007. С. 140–142.
- Груздева Л. И., Матвеева Е. М., Коваленко Т. Е. Оценка воздействия лигносульфоната натрия на фауну почвенных нематод и продуктивность луговых трав // Нематоды естественных и трансформированных экосистем. Петрозаводск, 2007. С. 33–35.
- Иешко Е. П., Новохацкая О. В. Экологические аспекты динамики фауны паразитов рыб озерных сообществ // Труды ГосНИИОРХ. 2007. Вып. 337. С. 295–306.
- Коросов А. В., Матросова Ю. М., Бугмырин С. В., Аниканова В. С., Беспятова Л. А. ГИС-анализ факторов территориального размещения рыбьей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в мозаичном ландшафте южной Карелии // Тр. Карельского НЦ РАН. Вып. 11. Петрозаводск, 2007. С. 70–84.
- Матвеева Е. М., Иешко Е. П., Сысоева М. И., Шерудило Е. Г. Температурообусловленные реакции паразито-хозяинских отношений в системе «картофель – картофельная цистообразующая нематода» // Нематоды естественных и трансформированных экосистем. Петрозаводск, 2007. С. 62–65.
- Сущук А. А. Фауна почвенных нематод техногенного ландшафта // Нематоды естественных и трансформированных экосистем. Петрозаводск, 2007. С. 98–100.
- Сущук А. А., Груздева Л. И. Особенности действия солей тяжелых металлов на почвенных нематод // Нематоды естественных и трансформированных экосистем. Петрозаводск, 2007. С. 100–103.
- Сущук А. А., Груздева Л. И. Структура сообществ почвенных нематод различных агроценозов острова Кижи // Материалы II науч.-практ. конф. «Роль молодых ученых в развитии науки». Великие Луки, 2007. С. 113–118.
- 2008 г.**
- Аниканова В. С., Аникиева Л. В., Осташкова В. В. Динамика некоторых показателей сыворотки крови при экспериментальном кокцидиозе пescзов // Тр. VI Междунар. науч.-практ. конф. «Паразитарные болезни человека, животных и растений». Витебск, 2008. С. 192–195.
- Аниканова В. С., Бугмырин С. В., Иешко Е. П. Зависимость гельмintoфауны мелких млекопитающих Карелии от их пищевой специализации // Материалы IV Всерос. съезда Паразитол. об-ва при РАН «Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения». СПб., 2008. С. 19–23.

- Аниканова В. С., Бугмырин С. В., Иешко Е. П. Структура гельминтофауны мелких млекопитающих Карелии // Междунар. науч. конф. «Биоразнообразие и экология паразитов наземных и водных ценозов». М., 2008. С. 15–19.
- Аникиева Л. В. Особенности морфологии паразита лососевидных рыб цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Cestoda: Proteocephalidae) при садковом содержании хозяев // Садковое рыбоводство. Технология выращивания, кормление рыб и сохранение их здоровья. Петрозаводск, 2008. С. 55–57.
- Аникиева Л. В. Популяционная изменчивость паразита лососевидных рыб цестоды *Proteocephalus longicollis* (Cestoda: Proteocephalidae) из локальных популяций европейской корюшки *Osmerus eperlanus* L. // Междунар. науч. конф. «Биоразнообразие и экология паразитов наземных и водных ценозов». М., 2008. С. 19–22.
- Аникиева Л. В. Структура и динамика популяции паразита лососевидных рыб цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) в изменяющихся условиях среды // Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований. Вологда, 2008. С. 17–20.
- Аникиева Л. В., Доровских Г. Н., Валтонен Т. Е. Морфологическая изменчивость специфичного паразита корюшек цестоды *Proteocephalus tetrastomus* (Rudolphi, 1810) (Cestoda: Proteocephalidae) // Материалы IV Всерос. съезда Паразитол. об-ва при РАН «Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения». Т. 1. СПб., 2008. С. 23–27.
- Аникиева Л. В., Новохацкая О. В. Фенотипическая пластичность – основа устойчивого существования популяции паразитов в условиях флюктуирующей среды // Материалы междунар. конф. «Биология: Теория, практика, эксперимент». Саранск, 2008. С. 130–132.
- Беспятова Л. А., Бугмырин С. В., Иешко Е. П. Иксодовый клещ *Ixodes trianguliceps*, Bir и его прокормители в условиях лесовозобновления таежной зоны Карелии // Междунар. науч. конф. «Биоразнообразие и экология паразитов наземных и водных ценозов». М., 2008. С. 31–34.
- Беспятова Л. А., Бугмырин С. В., Коротков Ю. С., Иешко Е. П. Многолетняя динамика природных очагов клещевого энцефалита на территории среднетаежной подзоны Карелии // Материалы IV Всерос. съезда Паразитол. об-ва при РАН «Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения». Т. 1. СПб., 2008. С. 74–78.
- Беспятова Л. А. Гамазовые клещи (Parasitiformes, Gamasoidea) мелких млекопитающих и их гнезд Карелии // Тр. VI Междунар. науч.-практ. конф. «Паразитарные болезни человека, животных и растений». Витебск, 2008. С. 290–293.
- Новохацкая О. В. Изучение динамики эпизоотического процесса на примере паразита корюшки *Glugea hertwigi* (Microsporidia) // Материалы IV Всерос. съезда Паразитол. об-ва при РАН «Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения». Т. 3. СПб., 2008. С. 13–16.
- Сущук А. А. Сообщества почвенных нематод на начальных этапах восстановления техногенного ландшафта // Материалы докладов I Всерос. молодежной науч. конф. «Молодежь и наука на Севере». Сыктывкар, Респ. Коми, Россия. 14–18 апр. 2008 г. Т. III. Сыктывкар, 2008. С. 289–290.
- Сущук А. А., Груздева Л. И. Почвенные нематоды как индикаторы восстановления техногенного ландшафта // Тез. докл. Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием «Фундаментальные достижения в почловедении, экологии, сельском хозяйстве на пути к инновациям». Москва, МГУ им. М. В. Ломоносова, фак-т почловедения. 23–25 апр. 2008 г. М., 2008. С. 272–273.
- Тютюнник Н. Н., Аникиева Л. В., Аниканова В. С. Неспецифические факторы иммунитета при дифиллоботриозе песцов (*Alopex lagopus*) // Материалы IV Всерос. съезда Паразитол. об-ва при РАН «Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения». Т. 3. СПб., 2008. С. 176–179.
- ### Учебные пособия
- Аниканова В. С., Бугмырин С. В., Иешко Е. П. Методы сбора и изучения гельминтов мелких млекопитающих. Учебное пособие. Петрозаводск, 2007. 145 с.
- Барская Ю. Ю., Иешко Е. П., Лебедева Д. И. Паразиты лососевидных рыб Фенноскандии (учебное пособие). Петрозаводск, 2008. 168 с.
- ### Исследования лаборатории в 2002–2009 гг. по международным и российским грантам и участие в программах Президиума, отделений РАН, федеральных и республиканских программах; в реализации соглашений и договоров
- ФЦП «Интеграция»
«Историко-культурное и природное наследие островов и побережья Белого моря» № Р0046 (2003–2005 гг.)
«Биогеография Карелии: научно-образовательная биолого-географическая информационная система» № Ф0074 (2003–2005 гг.)
- РФФИ
«Оценка изменений видового разнообразия кровососущих насекомых и создание информационно-аналитической системы для их мониторинга на Северо-Западе России» № 05-04 48719 (2005–2007 гг.), исполнители
«Изменение показателей частоты нападения, встречаемости и обилия кровососущих насекомых» 08-04-00216-а (2008–2010 г.г.), исполнители
Гранты РФФИ на участие в работе I симпозиума Скандинаво-Балтийского Общества Паразитологов (Вильнюс, Литва), май 2005 г. (№ 05-04-58506-з и № 05-04-58517-з)
«Изучение островных зооценозов Севера и роли трофического фактора в их организации» № 05-04-97506-р_север_a, исполнители
Академия Финляндии 08-04-91771-АФ_a «Моделирование эволюции системы хозяин – паразит (лосось – *Gyrodactylus*) на основе использования междисциплинарных подходов: молекулярной биоинформатики, эволюционной генетики, палеогеографии и традиционных паразитологических методов», исполнители
Королевское общество Англия 08-04-91864-КО_a «Эволюция паразитофауны лососевых рыб и условия, определяющие патогенность отдельных видов паразитов»
РФФИ 08-04-90720-моб_ст «Стажировка Бугмырина С. В. в ГУ Институт полиомиелита и вирусных энцефалитов им. М. П. Чумакова РАМН»

РФФИ 08-04-98822-р_север_а «Биоценотические механизмы функционирования паразитарной системы клещевого энцефалита на северной периферии ее распространения в Республике Карелия»

Гранты Президента РФ для государственной поддержки молодых российских ученых – кандидатов наук и их руководителей

Ю. Ю. Барская «Изучение состояния популяций и фауны паразитов лососевидных рыб Северной Европы № г.р. 01.2.006 10728» (2006–2007 гг.)

С. В. Бугмырин «Закономерности формирования и динамики пространственной структуры популяции паразитов мелких млекопитающих № г.р. 01.2.006 10727» (2006–2007 гг.)

ФЦНТП «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития науки и техники» на 2002–2006 гг. «Влияние акклиматизанта горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) на воспроизводство атлантического лосося (*Salmo salar*) в реках Белого моря» № г.р. 01.200.2 07410 (2002–2005 гг.)

Программа ОБН РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» 2003–2005 гг. «Влияние паразитов на состояние естественной фауны внутренних водоемов в условиях антропогенного влияния на природные комплексы» № г.р. 01.2.00 316222 (2003–2005 гг.)

Программа ОБН РАН «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального природопользования» 2006–2008 гг.

Оценка состояния и охрана популяций лососевидных рыб Северо-Запада России в связи с распространением опасных паразитов. № 01.2.006. 08824 (2006–2008 гг.)

Нематоды как индикаторы состояния и степени изменения почвенной экосистемы при утилизации промышленных отходов, использовании биоудобрений в условиях Северо-Запада России. № 01.2.006 08823 (2006–2008 гг.)

ФЦП «Биологические особенности циркуляции природно-очаговых заболеваний человека и животных Восточной Фенноскандии; проблемы и пути защиты населения» «2007-2-1.2-00-02» (2007–2008 гг.)

Грант Президента РФ МК-2470.2008.4 Разнообразие и экология трематод (*Plathelminthes, Trematoda*) в водных экосистемах Фенноскандии (Д. И. Лебедева) (2008–2009 гг.)

Международный проект «ГЭП-анализ особо охраняемых природных территорий на Северо-Западе России» (Республика Карелия, 2007–2008 гг.)

Грант Совета министров северных стран «Современное состояние и охрана популяций атлантического лосося в реках Фенноскандии», совместные экспедиции (2003–2006 гг.)

Международный проект «Систематика и филогения гельминтов рыб Европы» (2005–2007)

Международный проект «Нематологические и паразитологические исследования бореальных лесов вдоль границы Карелии и Финляндии» (2007–2008 гг.)

Договор «Мониторинговые исследования природной среды Кижского шхерного района»

Договор «Видовой состав и численность паразитов мелких млекопитающих Государственного заповедника „Костомушский“»

Договор «Оценка паразитологической и бактериологической ситуации на рыбоводном форелевом хозяйстве и ее влиянии на аборигенные виды рыб»

Стипендия Республики Карелия для учащихся, студентов и аспирантов дневной формы обучения образовательных учреждений профессионального образования и научных учреждений. Стипендии на 2003/2004 и 2004/2005 учебные годы (Лебедева Д. И., Новохацкая О. В.)

Научное издание

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ПАРАЗИТОЛОГИИ

ТРУДЫ КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РАН. БИОГЕОГРАФИЯ

Выпуск 13

*Печатается по решению Президиума
Карельского научного центра РАН*

Редактор Л. В. Кабанова
Оригинал-макет Т. Н. Люрина

Подписано в печать 29.12.2008. Формат 60x84¹/₈.
Гарнитура Pragmatica. Печать офсетная. Уч.-изд. л. 8,8. Усл. печ. л. 10,8.
Тираж 300 экз. Изд. № 7. Заказ 784

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
185003, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50