

На правах рукописи

Яковлева
Галина Анатольевна

ФАУНА ТРЕМАТОД ВОДНО-БОЛОТНЫХ ПТИЦ КАРЕЛИИ

03.02.04 – зоология
03.02.11 – паразитология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата
биологических наук

Петрозаводск – 2013

Работа выполнена в лаборатории паразитологии животных и растений
Федерального государственного бюджетного учреждения науки Инсти-
тута биологии Карельского научного центра Российской академии наук

Научный руководитель доктор биологических наук, профессор,
Иешко Евгений Павлович

Официальные оппоненты: **Пельгунов Андрей Николаевич**
доктор биологических наук,
Центр паразитологии Института про-
блем экологии и эволюции им. А.Н. Се-
верцова РАН, заведующий лабораторией
фауны и экологии паразитов

Сагитов Рустам Абдуллаевич
кандидат биологических наук, доцент,
Санкт-Петербургский государственный
университет, доцент кафедры зоологии
позвоночных

Ведущая организация Российский государственный
педагогический университет
им. А.И. Герцена

Защита диссертации состоится 25 декабря 2013 г. в 14.00 в ауд.117 на
заседании диссертационного совета Д 212.190.01 при Петрозаводском
государственном университете по адресу: 185910, Республика Карелия, г.
Петрозаводск, пр. Ленина, 33, эколого-биологический факультет,
тел.факс: 8(8142)763864.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Петрозаводского
государственного университета, с авторефератом – на сайте <http://vak.ed.gov.ru> и www.petrso.ru.

Автореферат разослан «__» ноября 2013 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Дзюбук И. М.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. Изучение фауны трематод, паразитирующих у водно-болотных птиц, их взаимоотношений с хозяевами, а также особенностей их циркуляции в экосистемах и является актуальной задачей на современном этапе развития трематодологии. Трематодофауна водоплавающих и околоводных птиц Северо-Запада России включает более 60 видов (Гинецинская, Наумов, 1958; Кулачкова, 1961 а, б, 1964 а, б, 1966, 1987; Белопольская, 1966; Юшков, 1994, 1996, 1998, 2008; Юшков, Ивашевский, 1999). Богатство и видовое разнообразие паразитов обусловлено чрезвычайно широкими топическими, трофическими связями этих птиц, особенностями их экологии и миграциями, способствующими широкому географическому распространению и расширению границ естественного ареала паразитов.

Трематодофауна водно-болотных птиц Карелии исследована крайне недостаточно. Имеются отрывочные данные о фауне гельминтов отдельных видов птиц (Кулачкова, 1961 а, б, 1964 а, б, 1966, 1987; Белопольская, 1966; Мозговой и др., 1966; Малахова, 1985; Шигин, 1993; Мартянов, 2001). Специальных исследований паразитов водно-болотных птиц не проводилось, в связи с чем нет объективных современных данных о видовом составе, встречаемости и роли различных хозяев в реализации жизненных циклов трематод.

Актуальность исследований связана так же с тем, что более половины (53 %) всей территории Республики Карелия занято озерами, реками, водохранилищами, а также болотами и заболоченными лесами. Своеобразие ландшафтов и прохождение через Карелию Беломоро-Балтийского миграционного пути обусловило формирование разнообразной и относительно многочисленной фауны водно-болотных птиц.

Трематоды являются одной из сложных в отношении биологии групп паразитов, так как они обладают комплексным жизненным циклом, включающим ряд стадий развития. Основа систематики трематод построена на морфологии марит. В этой связи является важной задачей получение современных данных по фауне и биологии трематод, что позволит определить распространение сосальщиков и их место в действующих трофических связях, и поможет решению вопросов, касающихся филогении и путей формирования фауны трематод. Также будет получена возможность дать эпизоотологическую и эпидемиологическую оценку.

Исходя из этого, сформированы цель и задачи диссертационной работы.

Цель работы: изучить видовой состав трематод и определить роль водно-болотных птиц Карелии, выступающих окончательными хозяевами этих паразитов, рассмотреть морфологические и экологические аспекты складывающихся паразито-хозяинных отношений, исследовать зако-

номерности формирования и динамики фауны трематод, выявить виды, определяющие эпизоотологический статус территории.

Задачи:

1. Изучить и дать морфологическое описание обнаруженным видам трематод водно-болотных птиц Карелии.

2. Оценить роль различных видов хозяев и особенностей их экологии в биологии отдельных видов и формировании разнообразия и богатства трематодофауны.

3. На примере массовых видов птиц исследовать тенденции в динамике фауны трематод за 50-летний период.

4. Рассмотреть особенности морфологической изменчивости трематод в зависимости от видового состава хозяев и локализации.

5. Уточнить видовой статус трематод рода *Diplostomum* с помощью современных молекулярно-генетических методов.

6. Определить видовой состав трематод, представляющих потенциальную опасность для возникновения эпизоотий на территории Карелии.

Научная новизна и теоретическая значимость работы. Получены новые данные о видовом составе трематод и зараженности ими водно-болотных птиц Карелии. Составлен систематический каталог трематод. Выявлено 26 новых для фауны Карелии вида трематод. При этом 16 видов (*Brachylaima fuscatus*, *Leucochloridiomorpha lutea*, *Neoeucotyle zakharovi*, *D. paracaudum*, *D. pseudospathaceum*, *Scolopacitrema cubrensis*, *Gigantobilharzia* sp., *Stephanoprora spinulosa*, *Ignavia aquilae*, *Notocotylus pacifer*, *Psilotrema spiculigerum*, *Stictodora sawakinensis*, *Orchipedum tracheicola*, *Plagiorchis fastuosus*, *Prostogonimus cuneatus*, *P. rarus*) впервые отмечены на европейском Севере России. Показано влияние спектра питания хозяина на формирование трематодофауны птиц. Выявлены изменения зараженности птиц трематодами за многолетний период (на примере массового вида – кряквы). Проведена попытка уточнения видового статуса трематод рода *Diplostomum* с помощью комплекса морфологических и молекулярно-генетических методов.

Практическая значимость. Исследование видового разнообразия трематод водно-болотных птиц на территории Республики Карелия и анализ собранного материала с учетом видового состава и экологии хозяев расширяют возможные пути решения общебиологических вопросов, касающихся закономерностей формирования фауны, встречаемости, морфологической изменчивости и географии гельминтов. Полученные результаты позволяют оценить потенциальную опасность отдельных видов трематод для рыб, птиц и человека. Материалы, изложенные в диссертационной работе, могут быть применены в лекционных курсах для сту-

дентов ВУЗов по специальностям «Зоология» и «Паразитология».

Некоторые результаты исследований включены в методическое пособие «Трематоды водно-болотных птиц Карелии».

Апробация результатов. Основные результаты диссертации были представлены на следующих конференциях и симпозиумах: Международный симпозиум «Паразиты Голарктики» (Петрозаводск, 4–8 октября 2010 г.); V Всероссийская конференция с международным участием по теоретической и морской паразитологии (Светлогорск, 23–27 апреля 2012 г.); Международная научная конференция «Современные проблемы общей паразитологии» (Москва, 30 октября – 1 ноября 2012 г.); Международный форум по проблемам науки, техники и образования «Региональные и национальные достижения ведущих и молодых ученых» (Москва, 4–7 декабря 2012 г.); 8th European Congress on Tropical Medicine & International Health (Copenhagen, Denmark, 10–13 September 2013); V Съезд Паразитологического общества при РАН: Всероссийская конференция с международным участием (Новосибирск, 24–27 сентября 2013 г.).

Личный вклад автора. Материалы, использованные в диссертации, получены в результате проведения научно-исследовательских работ: госбюджетная тема № 11 (№ г.р. 0120135838); ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 годы, соглашения № 14.132.21.1330 и 8601, Гранта Президента (МК-6374.2012.4).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 14 работ, в том числе 5 в изданиях, рекомендованных ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов и содержит 50 рисунков, 33 таблицы. Работа изложена на 185 страницах. Список литературы содержит 190 источников, 70 из них на иностранном языке.

Благодарности.

Автор выражает огромную благодарность своему научному руководителю – заведующему лабораторией паразитологии животных и растений ИБ КарНЦ РАН, профессору, д.б.н. Иешко Евгению Павловичу, за постоянную методическую помощь, консультации, поддержку и ценные рекомендации при написании диссертации, и к.б.н. Д.И. Лебедевой за неоценимую помощь в сборе, обработке материала, его определении и анализе. Приношу искреннюю благодарность д.б.н. Л.В. Аникиевой и всем сотрудникам лаборатории паразитологии животных и растений ИБ КарНЦ РАН за дружескую поддержку и ценные советы в написании диссертации, а также зав. Музеем Центра паразитологии ИПЭЭ РАН с.н.с. Л.В. Филимоновой за доброжелательное отношение, помощь в определении трематод, советы и консультации. Особо хочется поблагодарить д.б.н. А.В. Артемье-

ва и д.б.н. Н.В. Лапшина за помощь в сборе орнитологического материала и определение видового состава птиц, а также сказать большое спасибо бригаде охотников под руководством В.Н. Игнатьева, М.И. Филиппову и В.В. Тарасову и другим за помощь в сборе материала.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. История изучения паразитов водно-болотных птиц

В данной главе приведены результаты анализа накопленных литературных материалов по биологии и экологии водно-болотных птиц и их гельминтов. Особое внимание уделено современным представлениям о трематодах птиц. Приводятся сведения по структуре сообществ трематод и их жизненным циклам.

Глава 2. Материал и методика

Материалом для данной работы послужили сборы водно-болотных птиц (трофеи охотников и птицы, погибшие в рыболовных орудиях – садки, ставные сети), добытых в районах Ладожского и Онежского озер, оз. Пертозеро и оз. Костомукшское в весенний и осенний периоды 2010–2012 гг. во время охоты, однако массовый материал собран в осенний сезон (рис. 1). Методом стандартного гельминтологического вскрытия (Скрябин 1929; Дубинина, 1971) был исследован 91 экз. водно-болотных птиц 13 видов 5 родов 4 семейств и 3 отрядов. Сбор, фиксация и камеральная обработка паразитологического материала выполнялись общепринятыми методами (Дубинина, 1971).

Кроме того, обработан материал по гельминтам 119 экз. 19 видов птиц 15 родов 5 семейств и 4 отрядов, который собран в ходе 319-й Союзной гельминтологической экспедиции 1958–1962 гг. (СГЭ) в летне-осенний период на территории Республики Карелия (рис. 1).

Окрашивание паразитов проводилось уксуснокислым кармином с заключением в канадский бальзам (Дубинина, 1971). Для просветления трематод применялся диметилфталат. Препараты просматривались с помощью микроскопов МСП-2 и Olympus CX 41. Измерение объектов, фотографии и рисунки были сделаны с помощью микроскопа Olympus CX 41, программы MicroCap V2.0, цифровой камеры Levenhuk C1400 NG, программы TourView и рисовального аппарата PA-4.

Идентификация трематод осуществлялась по следующим основным ключам: Судариков (1984), Определитель трематод ... (1985), Филимонова (1985), Определитель трематод ... (1986), Шигин (1993), Мовсесян и др. (2004). Подтверждение видовой идентификации материала выполнено в Центре паразитологии ИПЭЭ РАН под руководством зав. Музеем, с.н.с. Л.В. Филимоновой, а также проведена работа с хранившимися там коллекциями по гельминтам птиц. Систематика трематод приведена по трехтомнику «Keys to trematoda» под редакцией Д.Гибсона, А.Джонса и

Р.Брея (Gibson et al., 2002; Jones et al., 2005, Bray et al., 2008).

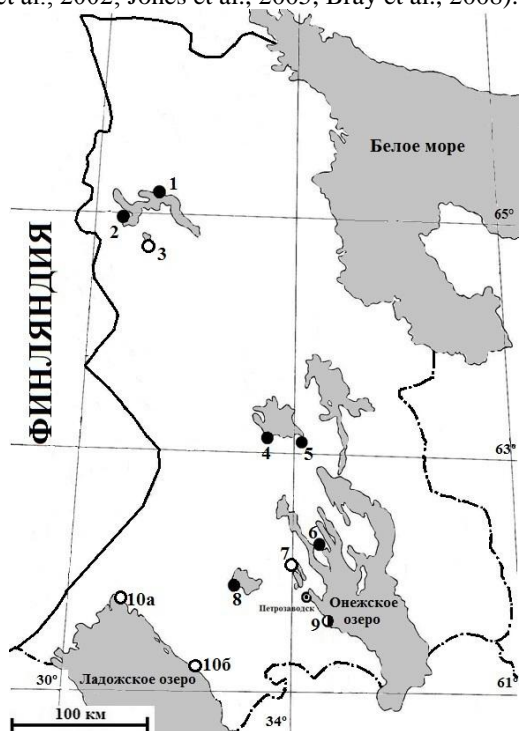


Рис. 1. Районы добычи птиц: черные точки – места добычи птиц в 1958–1962 гг., белые точки – места добычи птиц в 2010–2012 гг.

1 – оз. Среднее Куйто; 2 – оз. Верхнее Куйто; 3 – оз. Костомукшское; 4 – оз. Сегозеро; 5 – оз. Саезеро; 6 – оз. Остер; 7 – оз. Пертозеро; 8 – оз. Сямозеро; 9 – Онежское озеро; 10а – Ладожское озеро (остров Мякисала); 10б – Ладожское озеро (Олонецкий район).

Помимо морфологической идентификации для видов, систематический статус которых находится под вопросом, был использован молекулярно-генетический метод исследований. Для видовой идентификации гельминтов рода *Diplostomum* в качестве маркера была использована последовательность участка ITS1+5.8S+ITS2 рибосомальной ДНК (Galazzo et al., 2002; Moszczyńska et al., 2009). Методы молекулярно-генетической обработки изложены в публикациях ранее (Лебедева и др., 2012). При описании трематод сем. Diplostomidae в тексте использовались условные обозначения, предложенные А.А. Шигиным (1993).

Для количественной характеристики заражения птиц применены показатели: экстенсивность инвазии (%) или процент заражения и индекс

обилия (экз.) (Федоров, 1986).

Расчет значений экстенсивности инвазии проводился при объеме выборки не менее 10 экземпляров, в противном случае указывалось число зараженных особей среди общего числа изученных экземпляров. Статистическая обработка материалов проводилась с помощью пакетов программ STATISTICA 6.0, Microsoft Exel, Quantitative Parasitology и PAST (Лакин, 1990; Ивантер, Коросов, 2003; Rozsa et al., 2000; Hammer et al., 2001).

Глава 3. Характеристика района исследования

Карелия расположена на юго-востоке Фенноскандинавского щита, охватывающего Кольский полуостров, Финляндию, Швецию и Норвегию. Ландшафтная структура территории Республики определяется специфичными геоморфологическими условиями (рельефом, в том числе рельефообразующими породами), особенностями климата и коренной лесной растительностью. Рельеф Карелии представляет собой древний пенеплен – «почти равнину», сформировавшуюся в ходе длительного разрушения древних докембрийских складчатых горных систем ветром, водой и ледниками (Карелия: энциклопедия, 2007).

Карелия имеет хорошо развитую гидрографическую сеть, относящуюся к бассейнам Белого и Балтийского морей. На беломорскую часть приходится 57% территории Республики, на балтийскую – 43 (без учета акваторий Ладожского и Онежского озер). Около 30% поверхности Карелии занято болотами (Карелия: энциклопедия, 2007).

В связи с географическим положением Республики, ее ландшафтными особенностями, значительной протяженностью с юга на север, многообразием различных типов местообитаний Карелия имеет богатое видовое разнообразие птиц. В составе орнитофауны насчитывается 297 видов птиц (Лапшин, 2011). В настоящее время на территории Республики гнездится 210 видов. Статус транзитных мигрантов имеют 53 вида, к категории случайно залетных относятся 34 вида (Государственный доклад, 2011).

Наиболее богата и разнообразна водно-болотная орнитофауна, что обусловлено наличием больших заболоченных площадей и различных водоемов. Всего на этой территории насчитывается около 100 видов птиц. Возникновение обширных сельскохозяйственных территорий также в немалой степени способствовало увеличению разнообразия орнитофауны Карелии (Карелия: энциклопедия, 2007, 2009).

Экология водно-болотных птиц связана с многочисленными водоемами Республики, это их преимущественные места отдыха, гнездования и питания. Специфика поведения большинства представителей этой группы птиц связана с тем, что наиболее активно ими используются мелко-

водные, заросшие высшей водной растительностью береговые и островные участки водоемов. Обитающие в этих условиях водные беспозвоночные (гастроподы, двустворчатые моллюски, личинки насекомых) являются объектами питания, среди которых многие виды играют роль промежуточных хозяев трематод, паразитирующих у водно-болотных птиц. В связи с этим, понимание закономерностей формирования видового разнообразия трематод и поддержания численности зависят от продуктивности и разнообразия литоральных сообществ водоемов.

Фауна двустворчатых моллюсков Карелии включает 29 видов 21 рода 5 семейств. Наибольшим количеством родов и видов представлено семейство *Euglesidae* Pirogov et Starobogatov, 1974 (8 родов, 10 видов). Сем. *Sphaeriidae* Deshayes, 1855 и *Unionidae* Fleming, 1828 включают по 9 видов, а семейство *Margaritiferidae* Hass, 1940 представлено всего 1 видом (Александров, 1965; Фролова, 1975).

Брюхоногие моллюски насчитывают 36 видов 19 родов 9 семейств. Наибольшим разнообразием характеризуется семейство *Planorbidae* Rafinesque, 1815 (7 родов и 13 видов). Большинство видов относится к роду *Anisus* Studer 1820 (5 видов), по 2 вида из рода *Choanomphalus* Gerstfeldt, 1859 и *Planorbis* Müller, 1744 и по 1 виду рода *Ancylus* Müller, 1774, *Armiger* Hartmann, 1840, *Hippeutis* Agassiz in Charpentier, 1837, *Segmentina* Fleming, 1818. Прудовики (*Lymnaeidae* Rafinesque, 1815) включают 10 видов, а *Valvatidae* Gray, 1840 – 4 вида. Все остальные семейства характеризовались низким видовым разнообразием (Соколова, 1965; Гвоздев, 1971, 1972; Разнообразие биоты Карелии ..., 2003).

По фауне наземных моллюсков Карелии имеются лишь отрывочные данные: В.Ф. Рыбак (1961) – южная часть Карелии (с. Кончезеро, Спасская Губа и д. Галлезеро) и А.А. Шилейко (Чесунов и др., 2008) – по северной части (Кандалакшский залив Белого моря). Видовой состав этой группы моллюсков представлен 17 и 24 вида, соответственно.

Личинки поденок и хирономид, веснянки, ручейники являются важным элементом фауны верхней и нижней литорали карельских озер. Они служат пищей для многих видов рыб и птиц. Ручейники в Карелии представлены наибольшим разнообразием среди водных насекомых и включают 66 родов, хирономиды – 46, личинки поденок – 15, веснянки – 12, личинки стрекоз – 13 родов (Фауна озер Карелии, 1965; Разнообразие биоты Карелии ..., 2003).

Для некоторых видов водно-болотных птиц Карелии характерно питание рыбой. В водоемах Карелии обитают 52 вида рыб (с разновидностями – 120) 17 семейств (Китаев, 1988).

Большинство ресурсных видов птиц Европейского Севера России дважды в год совершает более или менее дальние сезонные миграции.

Через территорию региона проходит давно известный Беломор-Балтийский миграционный путь. Анализ данных кольцевания показывает, что большинство птиц Европейского Севера России, как гнездящихся, так и мигрирующих через его территорию, зимует в странах Западной и Центральной Европы и северной Африки (Атлас миграций птиц...1995; Лапшин, 1999; Бианки, Бойко, 2002; Зимин и др., 2002).

Глава 4. Систематический обзор и морфологические особенности трематод водно-болотных птиц Карелии

4.1. Систематический обзор фауны трематод

Фауна трематод водно-болотных птиц Карелии включает 50 видов, относящихся к 30 родам, 17 семействам. Выявлено 26 новых для фауны Карелии вида трематод. При этом 16 видов впервые отмечены на европейском Севере России. В главе приводится список трематод с указанием круга хозяев, локализации, интенсивности и экстенсивности инвазии. Приведены сведения по жизненным циклам паразитов. Для малоизученных или впервые описанных для Карелии видов дано описание, морфометрия, сделаны оригинальные рисунки.

На основе комплексного использования морфологического и молекулярно-генетического методов проведено определение представителей рода *Diplostomum*. Выявлено 4 вида – *Diplostomum paracaudum*, *D. pseudospathaceum*, *D. baeri*, *D. mergi*.

4.2. Исследование морфологической изменчивости трематод на примере *Diplostomum paracaudum*

Внутривидовая изменчивость, как новое направление экологической паразитологии, в настоящее время сделала новые шаги в исследовании проблемы идентификации паразитических видов. Сложная внутрипопуляционная структура паразитов, обитающих в разных видах хозяев, и включение в неё новых видов хозяев делает важным изучение морфологических особенностей и их субпопуляционных группировок (Шульман – Альбова, 1952). Наряду с классическими методами исследования систематики различных организмов, в том числе и трематод, в последнее время применяются молекулярные (Galazzo et al., 2002; Moszczyńska, 2009; Locke et al., 2010a; b и др.).

Примером такого исследования могут служить данные по морфологии трематод *Diplostomum paracaudum*, паразитирующих у трех различных видов чаек Ладожского озера – сизой, озерной и клуши. Идентификация видов этого рода весьма затруднена на всех стадиях жизненного цикла вследствие их фенотипической пластичности, недостаточной изученности морфологических особенностей разных стадий под влиянием возрастного и гостального факторов, особенностей фиксации материала, а так-

же существующего сходства по многим признакам среди различных видов. Параллельно с использованием морфометрических ключей (Niewiadomska, 1984; Шигин, 1993) проведено исследование участка ITS1+5.8S+ITS2 рДНК паразитов (Moszczynska, 2010).

С целью дать интегрированную характеристику при сравнительном анализе морфологических признаков трематод *Diplostomum paracaudum* нами был использован метод главных компонент. При таком подходе в структуре многомерных данных вычленяются группы зависимых признаков и кластеры сходных гостальных морфотипов.

Представленная диаграмма показывает выраженную обособленность морфологического портрета трех форм паразита, обитающих в клуше, озерной и сизой чайках (рис. 2).

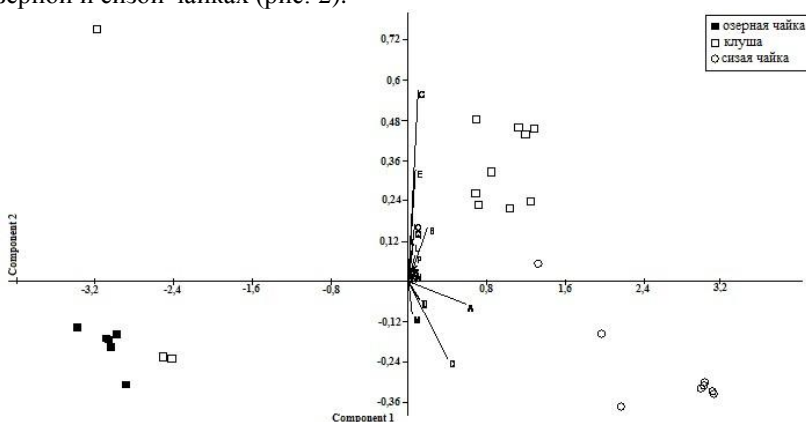


Рис. 2. Ординация морфологических признаков трематод в осях главных компонент из клуши, озерной и сизой чаек. Лучами показаны факторные нагрузки.

Анализ главных компонент показывает, что основная роль в данной кластеризации принадлежит таким признакам – длина тела, длина и ширина переднего сегмента, длина и ширина заднего сегмента, показанные лучами на рис. 2. На рисунке видно, что морфологически обособленной группой представлены трематоды из озерной чайки, тогда как у клуши и сизой чайки встречаются особи, имеющие отличия от основного кластера обнаруженных у них червей.

Значимая роль таких признаков как длина и ширина тела общеизвестна, при этом большинство признаков, включая и размеры органов половой системы трематод, имеют высокую коррелятивную зависимость от этих параметров.

Своеобразным этапом в развитии морфологического подхода в систематике трематод является использование индексов, которые как бы сни-

мают высокую роль пластических признаков (Шигин, 1993). Считалось, что применение индексов дает более уточненные характеристики видового описания трематод.

Анализ основных индексов (Шигин, 1993) трематод, паразитирующих у тех же видов чаек, методом главных компонент позволил получить несколько иные данные, чем при оценке морфометрических параметров (рис. 3). При использовании индексов сохраняется обособленность паразитов из озерной чайки, однако морфотипы гельминтов, обитающих в клуше и сизой чайке, демонстрируют полное совпадение. Основными нагрузками в формировании главных компонент в данном случае выступают индексы (АВ переднего и заднего сегментов).

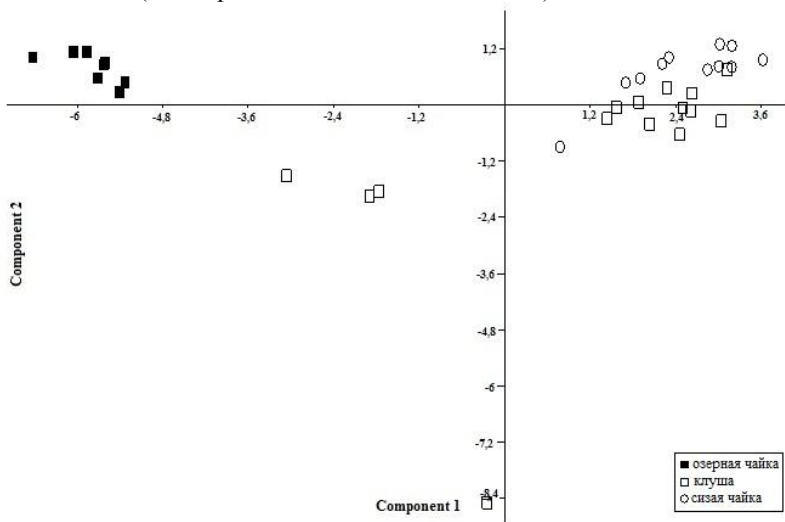


Рис. 3. Ординация значений индексов трематод в осях главных компонент из клуши, озерной и сизой чаек.

Глава 5. Эколого-фаунистический анализ трематод

5.1. Таксономическое разнообразие обнаруженных трематод

Анализ фауны трематод птиц на территории Карелии выявил ее высокое видовое разнообразие и гетерогенность происхождения.

Из 17 семейств наиболее представительным и широко распространенным является сем. Diplostomatidae (рис. 4). Гельминты этого семейства инвазируют Чайковых, Гагаровых, Поганковых и некоторых Утиных птиц (большой крохаль).

Менее разнообразное по видовому составу сем. Echinostomatidae от-

мечено у 14 видов водно-болотных птиц самых разных семейств – Гагаровых, Поганковых, Утиных, Пастушковых, Бекасовых и Чайковых.

Трематоды из сем. Notocotyliidae паразитируют у 13 видов птиц. К ним относятся все представители Утиных, лысуха, перевозчик и вальдшнеп.

Аналогично сем. Strigeidae представлено в фауне трематод водно-болотных птиц всего 3 видами, которые, однако, имеют широкий круг хозяев. Это Гагаровые, Поганковые, большинство Утиных (кряква, чирок-свистунок, свиязь, широконоска, обыкновенный гоголь и большой крохаль), два вида Бекасовых (первозчик и вальдшнеп) и сизая чайка.

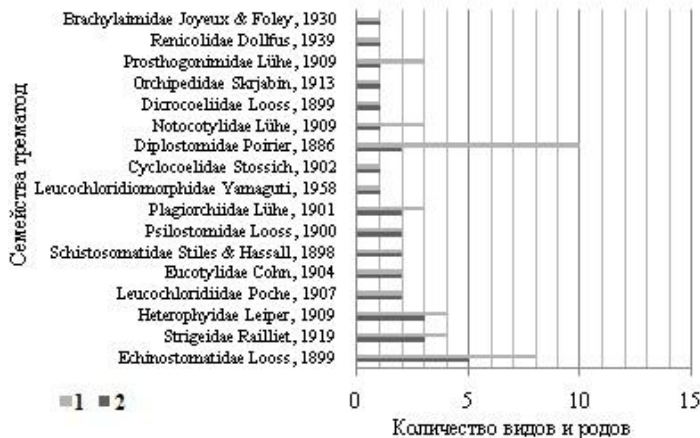


Рис. 4. Таксономическое богатство трематод водно-болотных птиц Карелии.

Трематоды сем. Plagiorchidae и Prosthogonimidae, также представленные 3 видами каждое, отмечаются у Утиных, Пастушковых, Бекасовых и Чайковых.

Одиночные представители остальных 11 семейств характеризуются узкой гостальной специфичностью (рис. 4).

Наиболее широко распространенными и массовыми среди обнаруженных видов являются трематоды *Apatemon gracilis* и *Plagiorchis elegans*, отмеченные у 9 хозяев из 25 исследованных видов птиц. Первый вид встречается у представителей четырех семейств птиц из шести (Гагаровые, Поганковые, Утиные, Бекасовые), а *Plagiorchis elegans* – у трех (Утиные, Бекасовые и Чайковые). У 4–6 видов хозяев (Поганковые, Утиные, Пастушковые, Бекасовые и Чайковые) паразитируют шесть видов трематод. Для 17 видов трематод характерна относительная специфичность – каждый из них встречается у нескольких хозяев. Восемь видов (*Leucochloridiomorpha lutea*, *Cyclocoelum* sp., *Echinoparyphium recurvatum*, *Bilharziella polonica*, *Hypoderaeum conoideum*, *Echinostoma revolutum*, *Notocotylus imbricatus*, *Prosthogonimus rarus*) регистрировались только у Утиных.

Все семейства водно-болотных птиц характеризуются своим определенным набором видов трематод, формирующих специфичную фауну (рис. 5). Наибольшим разнообразием трематодофауны характеризуются семейства Утиных и Чайковых. Количество видов, приуроченных к остальным семействам, гораздо меньше. Наиболее узкоспецифичную фауну трематод имеют Пастушковые и Чайковые, что связано с особенностями их рациона питания.

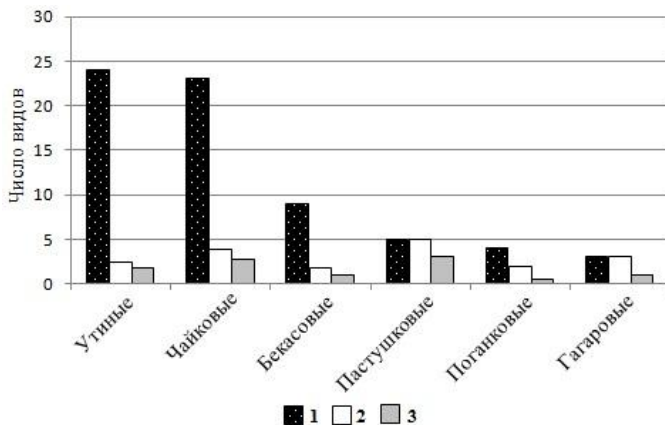


Рис. 5. Число видов трематод у разных семейств птиц:

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

5.2. Жизненные циклы трематод и особенности питания птиц

Особенности топической приуроченности и пищевого поведения птиц играют важную роль в реализации жизненных циклов трематод, которые, как это уже отмечалось, имеют широкий набор промежуточных хозяев. Участие в рационе птиц моллюсков, различных водных беспозвоночных и рыб определяет видовое разнообразие фауны гельминтов.

Из числа обнаруженных паразитов заражение 21 видом (42 %) связано с питанием окончательного хозяина рыбой (рис. 6). Они найдены, в основном, у специализированных ихтиофагов – чернозобая гагара, серошекая и большая поганки, большой крохаль и большинства чаек. Отмечена единичная встречаемость отдельных видов у некоторых уток.

Заражение птиц 21 видом трематод (42 %) связано с питанием хозяев водными и наземными беспозвоночными: моллюски, насекомые, ракообразные, олигохеты, пиявки. Причем, эту условную группу можно еще подразделить на две: гельминты, развитие которых связано с наземными

моллюсками, и те, чей жизненный цикл включает водных беспозвоночных в качестве второго промежуточного хозяина.

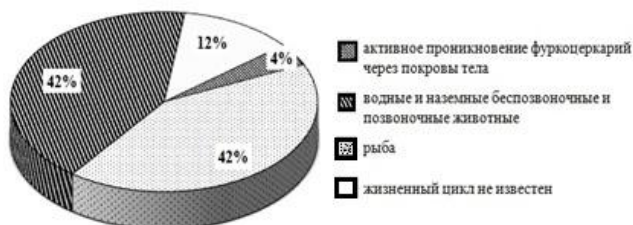


Рис. 6. Пути реализации жизненных циклов трематод водно-болотных птиц Карелии.

Два вида трематод (*Bilharziella polonica*, *Gigantobilharzia* sp.) составляют отдельную группу (4 % от всей фауны), чей жизненный цикл связан с активным проникновением церкарий через кожные покровы непосредственно в окончательного хозяина (рис. 6). Они отмечены у кряквы, чирка-трескунка и малой чайки.

Для 6 (12 %) видов трематод жизненный цикл не известен: *Neoeucotyle zakharowi*, *Tanaisia fedtschenkoi*, *Scolopacitrema cubrensis*, *Ignavia aquilae*, *Lyperosomum* sp., *Orchipedum tracheicola*.

5.3. Фауна трематод птиц различных семейств *Трематоды Утиных – Anatidae Leach, 1820*

Представители трематод, отмеченные у Утиных птиц, составляют основу трематодофауны птиц Карелии. Нами было исследовано 10 видов Утиных, у которых зарегистрировано 24 вида трематод.

Обработанный нами материал по фауне трематод Утиных, добытых в ходе 319-й Союзной гельминтологической экспедиции в период 1958–1962 гг., представлен 16 видами, относящимися к 14 родам и 11 семействам, а трематодофауна птиц, добытых в 2010–2012 гг., включала 18 видов, относящихся к 14 родам и 10 семействам.

Все паразиты являются широко распространенными на территории России и бывшего СССР (Быховская–Павловская, 1962; Юшков, Ивашевский, 1999; Некрасов, 2000; Кириллов и др., 2012 и др.). Большая часть обнаруженных видов относятся к северным формам (согласно классификации Догеля, 1962). Все исследованные виды птиц, за исключением чирка-трескунка, были заражены трематодами сем. *Notocotylidae* Lühe, 1909. Эхиностоматиды (*Echinostomatidae* Looss, 1899) найдены у 6 видов хозяев. Широкое распространение и относительно высокая зараженность большинства исследованных уток трематодами этих 2 семейств

связаны с особенностями жизненных циклов паразитов и участием в их развитии массовых видов беспозвоночных, выступающих в качестве первых и вторых промежуточных хозяев (моллюски родов *Lymnaea*, *Planorbis*, *Sphaerum*, *Anisus*, *Physa*, *Bithynia*). Благодаря широкой встречаемости и обилию основных промежуточных хозяев в водных сообществах северных озер эти виды трематод занимают лидирующее место в формировании видового богатства утиных птиц Карелии. Стригеиды (*Strigeidae* Railliet, 1919) отмечены у половины обследованных птиц (кряква, чирок–свистунок, широконоск, обыкновенный гоголь и большой крохаль), а простогонимиды (*Prosthogonimidae* Lühe, 1909) – у кряквы, свиязи, чирка–трескунка, обыкновенного гоголя, большого крохала. Остальные виды трематод встречались единично. Например, только у большого крохала отмечены виды *Urogenimus macrostomus* и *Diplostomum mergi*; у кряквы – *Neoeucotyle zakharovi* и *Plagiorchis fastuosus*; у обыкновенного гоголя – *Strigea* sp. и *Sphaeridiotrema globulus*. Два вида – *Echinostoma robustum* и *Psilotrema spiculigerum* найдены только у свиязи, а *Orchepedum tracheicola* – у обыкновенного турпана.

Важным условием, определяющим видовой состав трематод, являются особенности пищевого рациона Утиных, которые, согласно литературным данным, имеют выраженные видовые различия (Дементьев, Гладков, 1952). Кряква имеет смешанный тип питания, потребляя корма как растительного, так и животного (моллюски, рачки, жуки, личинки двукрылых, хирономид, стрекоз и ручейников) происхождения. Это подтверждается набором паразитов, отмеченным у нее. Например, *Ichthyocotylurus pileatus*, в развитии которого участвуют моллюски и рыбы – окуневые, сиговые и лососевые (Судариков, 1984). А первыми промежуточными хозяевами для *Plagiorchis fastuosus* служат моллюски *Lymnaea ovata* Lamarck, 1799, вторыми – ракообразные *Gammarus lacustris* Sars, 1863 (Краснолобова, 1987). В жизненном цикле трематоды *Prosthogonimus rarus* участвуют брюхоногий моллюск *Bithynia tentaculata* Linstow, 1758 и стрекозы родов *Lestes* и *Enallagma* (Borgsteede et al., 1969). По всей видимости, именно полифагия и высокая численность кряквы в Карелии определяют разнообразие и богатство ее трематодофауны, которая включает более половины видов паразитов, обнаруженных у всех утиных птиц Карелии.

Чирок–свистунок специализируется на животных кормах, и поэтому его паразитофауна беднее таковой кряквы. Он инвазирован 2 видами паразитов (*Ichthyocotylurus pileatus* и *Apatemon gracilis*), цикл развития которых проходит с участием молоди рыб (Судариков, 1984; Судариков и др., 2002), и трематодой *Echinostoma* sp., заражение которой происходит при поедании моллюсков, реже – личинок стрекоз и земноводных, молоди рыб (Невоструева, 1954; Fried, Toledo, 2009).

Основу питания обыкновенного гоголя, чирка–трескунка, хохлатой чернети, турпана, морянки и широконоски составляют мелкие моллюски и планктонные рачки, личинки и имаго водных насекомых и в незначительном количестве растительная пища. Такой рацион характеризует их как животнойядных уток (Дементьев, Гладков, 1952). В этой группе птиц наибольшее количество видов трематод обнаружено у гоголя (11 видов). Его наиболее многочисленными паразитами были *Apatemon gracilis* и *Echinostoma revolutum*. Цикл развития *A. gracilis* и *E. revolutum*, как отмечалось ранее, проходит с участием молоди рыб, при этом у последнего вторыми промежуточными хозяевами еще могут быть личинки стрекоз *Aeschna viridis* Eversmann, 1836 и земноводные (Судариков, 1984; Судариков и др., 2002). Можно сказать, что обыкновенный гоголь в условиях водоемов Карелии проявляет большую специализацию, как ихтиофаг, что, по–видимому, и определяет обеднение его фауны трематод по сравнению с краквой.

Среди утиных птиц исключительно рыбаодным видом (от 70 до 100 % рациона) является большой крохаль (Дементьев, Гладков, 1952). Его трематодофауна специфична и включает 7 видов. Чаще всего встречались *Diplostomum mergi*, *Apatemon gracilis*, заражение которыми связано с ихтиофагией. Вместе с тем находка у крохали *Plagiorchis elegans* и *Prosthogonimus ovatus* свидетельствует о том, что и водные беспозвоночные входят в его рацион.

Связь является преимущественно растительнойядной птицей (Дементьев, Гладков, 1952). Ее трематодофауна представлена 7 видами. Среди которых показатели заражения были относительно высокими для трех видов – *Psilotrema spiculigerum*, *Notocotylus attenuatus* и *N. imbricatus*, цикл развития которых связан с наличием стадии адолескаррии (Филимонова, 1985). Однако, обнаружение гельминтов *Echinostoma robustum* и *Echinoparyphium* sp. свидетельствует о питании связи моллюсками, первый вид встречен один раз и только у этого хозяина.

Трематодофауна Чайковых – Laridae Rafinesque, 1815

У птиц семейства Чайковые обнаружено 23 вида трематод. Большая часть из них является широко распространенными видами на территории России и бывшего СССР (Быховская–Павловская, 1962; Юшков, Ивашевский, 1999; Кириллов и др., 2012 и др.). Часть обнаруженных видов гельминтов (все представители рода *Diplostomum*, *Ichthyocotylurus platycephalus*, *Plagiorchis elegans* *P. maculosus*, *Prosthogonimus ovatus*, *Stephanoprora pseudoechinata*) относится к северным формам, заражение которыми происходит в местах гнездования. Также зарегистрировано 6 видов (*Cryptocotyle concava*, *C. lingua*, *Apophallus muehlingi*, *Renicola* sp., *Stictodora sawakinensis*, *Tanaisia fedtschenkoi*), которых можно охаракте-

ризовать, как южные формы. Их развитие на территории Карелии не возможно из-за отсутствия промежуточных хозяев.

В связи с тем, что чайковые птицы – преимущественные ихтиофаги преобладающей группой в их трематодофауне являются трематоды рода *Diplostomum*. Эти гельминты были отмечены у всех птиц семейства, кроме малой чайки. Широкое распространение и относительно высокая зараженность большинства исследованных чаек трематодами сем. *Diplostomatidae* связано с участием в жизненном цикле последних массовых видов беспозвоночных и рыб в качестве промежуточных хозяев (Шигин, 1993).

Так, на примере Ладожского озера было показано, что наиболее широкий круг окончательных хозяев имеет вид *Diplostomum paracaudum*, который заканчивает свое развитие в кишечнике озерной, сизой и серебристой чаек, а также клуши. Встречаемость метацеркарий паразита в глазах леща и плотвы свидетельствует о питании вышеуказанных видов птиц данными рыбами. Первым промежуточным хозяином для *D. paracaudum* служит овальный прудовик (*Radix ovata*).

Мариты *Diplostomum baeri* отмечены только в кишечнике клуши, что указывает на присутствие в ее рационе окуня, щуки, корюшки, сига и ряпушки, в глазах которых были найдены метацеркарии гельминта. Первым промежуточным хозяином для *D. baeri*, как и для *D. paracaudum* служит овальный прудовик (*Radix ovata*).

В качестве окончательных хозяев для трематод *Diplostomum pseudospathaceum* выступают озерная чайка и скопа. Метацеркарии этих паразитов отмечены в хрусталике леща и искусственно разводимой форели. Церкарии развиваются с участием болотного прудовика (*Lymanaea palustris*).

Метацеркарии *Diplostomum mergi* паразитируют в глазах специфического вида хозяина – уклеи, заканчивая свое развитие в кишечнике рыбацких уток – крохали и большой поганки.

Эхиностоматиды (*Echinostomatidae* Looss, 1899) и гетерофииды (*Heterophyidae* Leiper, 1909) обнаружены у трех из изученных видов птиц (озерной и сизой чаек и клуши). Остальные виды трематод встречались единично. Наиболее специфичная фауна трематод отмечена для трех видов. Так, только у клуши отмечены *Diplostomum baeri*, *D. nordmanni*, *D. rutili*, *Stictodora sawakinensis*, у сизой чайки – *Diplostomum chromatophorum*, *D. paracaudum*, *Ichthyocotylurus platycephalus*, *Apophallus mühlingi*, а у малой чайки – *Tanaisia fedtschenkoi*, *Gigantobilharzia* sp., *Renicola* sp.

Трематодофауна птиц, добытых в 2010–2012 гг., включала 14 видов, относящихся к 10 родам и 7 семействам.

Обработанный материал по фауне трематод Чайковых, собранный в ходе 319–й СГЭ, представлен 16 видами, относящимися к 7 родам и 6 семействам.

В целом, показатели экстенсивности инвазии и индекса обилия для трематод чаек незначительны. Только вид *D. paracaudum* характеризуется высокими показателями заражения и широким распространением по территории Карелии (оз. Среднее Куйто, оз. Костомукшское, оз. Пертозеро, оз. Ладожское).

У чаек зарегистрированы трематоды, жизненные циклы которых связаны с морскими экосистемами – *C. concava*, *C. lingua*, *S. sawakinensis*, *Renicola* sp. В связи с тем, что Чайковые гнездятся по всей территории Карелии и могут откочевывать на большие расстояния, они могут приносить с собой новые виды трематод. Так, возможно, представители рода *Cryptocotyle* и *Renicola* sp. были занесены птицами с Белого моря. А трематода *S. sawakinensis* была обнаружена в весенних сборах, поэтому можно предположить, что чайка заразилась ей еще на местах зимовок.

Отмеченные нами качественные и количественные особенности фауны трематод Чайковых Карелии отражают различия в характере их питания. Типичными рыбоядами являются речная крачка и клуша, остальные виды чаек являются полифагами.

Трематодофауна Бекасовых, Пастушковых, Поганковых и Гагаровых

Представители данных семейств были исследованы по большей части (все Бекасовые и Гагаровые, часть Поганковых) по сборам 319-й СГЭ.

Основу питания Бекасовых составляют мелкие беспозвоночные, это способствует уменьшению разнообразию фауны трематод, которая представлена у них лишь 9 видами. Для большей части фауны трематод Бекасовых (представители сем. *Brachylaimidae*, *Leucochloridiidae*, *Plagiorchiidae*, *Prosthogonimidae*) вторым промежуточным хозяином служат беспозвоночные (моллюски и личинки насекомых). Доминирующей группой червей являются плагиорхиды (*Plagiorchis*), которые встречались у большого улита, перевозчика и кроншнепа. Трематода *Lyperosomum* sp., вероятно, занесена с мест зимовки хозяина. Вид *Scolopacitrema cubrensis* специфичен для вальдшнепа. Интересной находкой является обнаружение трематоды *Brachylaima fuscatus* у двух экземпляров большого кроншнепа.

Пастушковые характеризуются невысоким видовым разнообразием трематод – 5 видов, что, возможно, связано с малым числом исследованных птиц. Основу фауны трематод формируют представители сем. *Prosthogonimidae*, другие виды встречались единично.

У исследованных представителей Поганковых обнаружено 4 вида трематод. Бедность состава паразитов, возможно, объясняется узкой специализацией питания птиц. Массовым видом является *Stephanoprora spinulosa*. Вид *Cryptocotyle concava*, вероятно, является заносным, так как его развитие происходит с участием морских промежуточных хозяев.

У Гагаровых отмечено всего 3 вида трематод. Массовым паразитом

птиц этого семейства является *Apatemon gracilis* (1245 экз.). Бедность трематодофауны, скорее всего, связана с узкой пищевой специализацией птиц, основу рациона которых составляет рыба.

Таким образом, фауна трематод различных групп водно-болотных птиц формируется, в основном, на гнездовьях, и большинство паразитов заражает своих окончательных хозяев в местах их летнего пребывания. Основной путь инвазии – поедание зараженных промежуточных хозяев. Лишь единичные виды приносятся с зимовок и исчезают к концу лета.

Глава 6. Многолетние изменения в фауне трематод на примере массового вида кряквы

Для оценки произошедших изменений в фауне трематод за 50-летний период нами были проанализированы данные по зараженности кряквы, добытой в обоих случаях в южной Карелии и в сходный сезон (август–сентябрь). В сборах 1958–1962 гг. фауна трематод была представлена 7 видами, тогда как в период 2010–2012 гг. – найдено 13 видов.

За прошедшие 50 лет кряква сохранила практически весь первоначальный состав паразитов, и обогатилась 7 видами – *Leucochloridiomorpha lutea*, *Cyclocoelum* sp., *Neoeucotyle zakharovi*, *Notocotylus imbricatus*, *Prosthogonimus cuneatus*, *P. ovatus*, *P. rarus*. Появление данных видов паразитов можно связать с изменениями, которые произошли за этот период в структуре водных сообществ и связаны с динамикой видового разнообразия и численности гидробионтов (моллюски, личинки и имаго водных беспозвоночных), основных промежуточных хозяев трематод. Аналогично увеличение зараженности кряквы *Apatemon gracilis*, паразита, который ранее был отмечен только у двух птиц, может быть связано с распространением второго промежуточного хозяина – бычка-подкаменщика в водоемах северной Европы (Атлас..., 2002).

С другой стороны, появление новых видов трематод у кряквы может быть связано с особенностями миграций утиных птиц. Для большинства обследованных видов уток характерны довольно подвижные территориальные связи и «перемешивание» особей на обширном пространстве ареала. Это происходит во время миграций расселения, линных миграций, при смене мест гнездования и зимовки. Молодые птицы могут удаляться на гнездование на сотни и даже тысячи километров от мест рождения, не менее масштабные случаи смены мест гнездования отмечены и для взрослых особей, известны и факты смены птицами мест зимовки (Виксне, 1989, Бианки, Добрынина, 1997). Широкий обмен особями в популяциях и обширные территориальные связи птиц могут иметь решающее значение для формирования современного облика фауны трематод кряквы.

Данные сравнительного анализа и изменений фауны трематод кряквы, произошедшие за длительный промежуток времени, были подтверждены результатами изучения закономерностей формирования видового богатства компонентных сообществ. Для анализа были использованы данные по видовому богатству инфрасообществ кряквы, по которой имелись репрезентативные выборки (нами исследовано 25 экз.; и по материалам 319-й СГЭ – 34 экз.).

Наибольшее видовое богатство трематод обнаружено у кряквы в наших исследованиях (15 видов), несколько беднее была фауна (8) в выборке прежних сборов. Богатство трематод инфрасообщества (количество видов на одной особи хозяина) в наших данных варьирует от 1 до 8, а в материалах СГЭ – от 1 до 3 видов. Среднее богатство инфрасообществ имеет тот же порядок отличий (4.4 против 1.53 видов). Зависимость роста видового богатства компонентного сообщества от числа изученных особей аппроксимировали с помощью логарифмических уравнений регрессии (рис. 7).

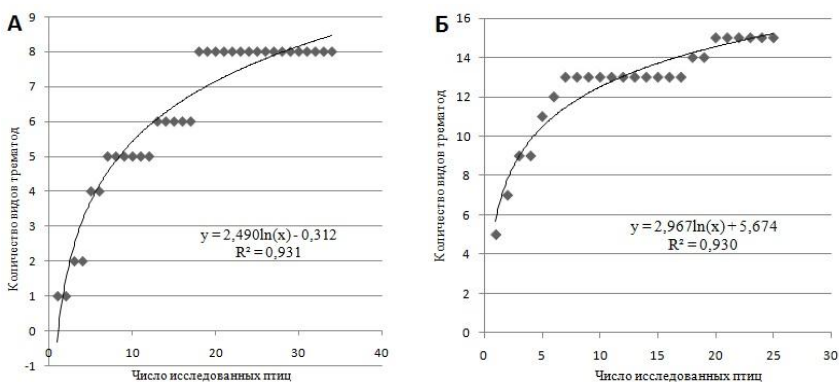


Рис. 7. Средняя динамика пополнения видового богатства компонентных сообществ трематод кряквы в сборах 319-й СГЭ (А), и наших сборах (Б), сплошной линией показаны логарифмические тренды.

При сопоставлении свободных членов b уравнений (рис. 7) видно, что у кряквы в настоящее время эта величина значительно выше – 5,67, в отличие от кряквы, исследованной ранее (0,31). Однако коэффициенты пропорциональности a отличались незначительно, указывая на то, что темпы нарастания видового богатства компонентного сообщества для обеих групп исследованных уток были сходными.

Более наглядную картину дает гистограмма распределения видового богатства инфрасообществ исследованных выборок птиц (рис. 8). Так инфрасообщества кряквы в 1960 гг. отличались выраженной бедностью, и в популяции хозяев доминировали особи, у которых встречалось по

одному виду трематод (рис. 8А), тогда как современные данные указывают на иной характер видового богатства. Модальной группой была встречаемость птиц с 4 видами и максимальное богатство 8 видов (рис. 8Б).

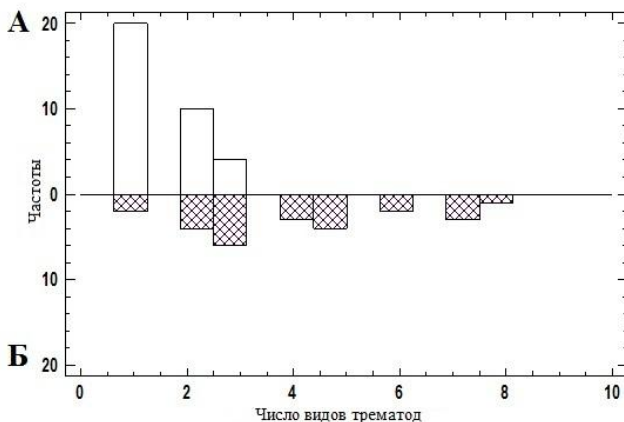


Рис. 8. Распределение значений видового богатства инфрасообществ паразитов кряквы в сборах 319-й СГЭ (А) и наших сборах (Б).

Глава 7. Эпизоотологическое значение трематод водно-болотных птиц Карелии

Среди обнаруженных трематод 24 вида могут иметь эпизоотологическое значение. Это представители сем. Schistosomatidae, Diplostomatidae, Echinostomatidae и Prosthogonimidae, которые могут вызывать опасные гельминтозы у диких и домашних птиц, рыб, млекопитающих и человека.

Особое место в этом списке трематод занимают виды сем. Schistosomatidae – *Bilharziella polonica* и *Gigantobilharzia* sp, церкарии которых могут вызывать заболевание человека – церкариоз, церкариальный (церкариозный) или шистозоматидный дерматит (Беэр и др., 2002). Распространителями *Bilharziella polonica* в условиях Карелии являются утиные птицы, в основном, крякva, а *Gigantobilharzia* sp. развивается в организме малой чайки.

Эпизоотическая ситуация по трематодам птиц в исследованном районе не вызывает опасений из-за низких показателей зараженности. Однако необходим контроль зараженности как промежуточных хозяев разных уровней, а также мониторинг динамики гельминтофауны водно-болотных птиц, особенно в местах массового отдыха людей.

Заключение

Фауна трематод водно-болотных птиц Карелии характеризуется высоким видовым разнообразием и переходным характером, присущим всей Балтийской провинции, поскольку она включает в себя элементы различного происхождения. В ее составе отмечены виды северного и южного происхождения (по Догелю). Гетерогенность фауны усиливает присутствие паразитов, чье развитие происходит с участием морских организмов. Решающими факторами, определяющими видовой состав трематодофауны и количественные показатели заражения водно-болотных птиц Карелии, являются характер кормовых приоритетов, а также специфические особенности экологии и географического распространения потенциальных промежуточных хозяев гельминтов, специфичных для водно-болотных птиц.

Наиболее разнообразная и многочисленная фауна трематод характерна для птиц-полифагов. Растительноядные птицы характеризуются самым низким видовым богатством, а ихтиофаги – специфичной трематодофауной.

Прохождение через территорию республики Беломоро-Балтийского миграционного пути обусловило формирование разнообразной и относительно многочисленной фауны водно-болотных птиц и обмен компонентами паразитофауны. Появление новых видов трематод может быть связано с особенностями миграций птиц. Для большинства обследованных видов птиц характерны довольно подвижные территориальные связи и «перемешивание» особей на обширном пространстве ареала. Это происходит во время миграций расселения, линных миграций, при смене мест гнездования и зимовки. Широкий межпопуляционный обмен и обширные территориальные связи птиц могут иметь решающее значение для формирования современного облика фауны трематод.

Полученные данные по трематодам птиц Республики позволили дополнить характеристику исследованной территории и в отношении ее эпизоотического статуса.

Выводы

1. Фауна трематод водоплавающих птиц Карелии насчитывает 50 видов, относящихся к 30 родам и 17 семействам.
2. Двадцать шесть видов трематод зафиксированы в фауне водно-болотных птиц Республики впервые, из них 16 – на европейском Севере России.
3. Установлено, что видовой состав трематод отдельных семейств водно-болотных птиц Карелии имеет свои отличительные особенности. Наиболее богатую фауну трематод имеют утиные птицы (24 вида), самую

бедную – гагаровые (3 вида).

4. Разнообразие фауны трематод отдельных видов птиц зависит от особенностей характера их питания. Наибольшее число видов трематод характерно для птиц-полифагов, наименьшее – для растительноядных птиц. Ихтиофаги имеют специфичную фауну трематод.

5. Проведен сравнительный анализ видового состава утиных птиц (крякva, чирок-свистунок, обыкновенный гоголь) за 50-летний период.

- а) В современной фауне трематод отмечены новые виды (9): *Leucochloridiomorpha constantiae*, *Cyclocoelum* sp., *Strigea* sp., *N. imbricatus*, *Plagiorchis elegans*, *P. obtusus*, *Prostogonimus cuneatus*, *P. ovatus*, *P. rarus*.
- б) Исчезли виды *Echinoparyphium recurvatum*, *Sphaeridiotrema globulus*, которые встречались ранее, но в настоящее время не были зарегистрированы.

6. Исследована гостальная изменчивость трематод *Diplostomum para-caudum*, и отмечена важность использования современных генетических методов в видовой диагностике паразитов.

7. Выявлены виды трематод, представляющие потенциальную опасность для возникновения эпизоотий.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

В изданиях рекомендованных ВАК:

1. Яковлева Г.А., Лебедева Д.И., Иешко Е.П. Эхиностоматиды птиц Карелии // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Серия: Естественные и технические науки. 2011. № 8. С. 24-28.

2. Яковлева Г.А., Лебедева Д.И., Иешко Е.П. Фауна трематод водоплавающих птиц Карелии // Паразитология. 2012. Т. 46 (2). С. 98-110.

3. Яковлева Г.А., Лебедева Д.И., Иешко Е.П. Эколого-фаунистические особенности видового состава трематод водно-болотных птиц Карелии // Труды КарНЦ РАН. Серия «Биогеография». 2013. № 2. С. 108-110.

4. Лебедева Д.И., Яковлева Г.А., Артемьев А.В. К изучению паразитов скопы (*Pandion haliaetus*) Северо-запада России // Паразитология. Т. 47 (2). С. 130-135.

5. D. Lebedeva, G. Yakovleva and E. Ieshko Molecular prospecting for *Diplostomum* spp. in the Russian North-West // Tropical Medicine and International Health. September 2013. Volume 18, suppl 1, p. 231.

В прочих изданиях:

6. Андреева Г.А., Лебедева Д.И. Фауна трематод кряквы (*Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1758) Карелии // Сборник научных статей Международного симпозиума «Паразиты Голарктики» (Петрозаводск, 4-8 октября 2010 г.). Петрозаводск: ПИН, 2010. С.13-19.

7. Lebedeva D.I., Yakovleva G.A. (Andreeva), Artemyev A.V. Some nematode species of gees in South Karelia // IX International Symposium of Russian Society of

Nematologists «Nematodes of Natural and Transformed Ecosystems» (27 June – 1 July 2011). Petrozavodsk: Karelian Research Centre RAS. 2011. С. 19.

8. Яковлева Г.А., Лебедева Д.И., Иешко Е.П. Трематоды водоплавающих птиц Карелии: фаунистический обзор // Материалы 5 Всероссийской конференции с международным участием по теоретической и морской паразитологии (г. Светлогорск, Калининградская область, 23-27 апреля 2012 г.). Калининград, 2012. С. 233-236.

9. Лебедева Д.И., Яковлева Г.А., Иешко Е.П. Исследование видового разнообразия трематод рода *Diplostomum*: морфологический и молекулярный подходы // Материалы 5 Всероссийской конференции с международным участием по теоретической и морской паразитологии (г. Светлогорск, Калининградская область, 23-27 апреля 2012 г.). Калининград, 2012. С. 119-121.

10. Яковлева Г.А., Лебедева Д.И., Иешко Е.П. Трематодофауна некоторых утиных (Anatidae) Карелии // Материалы Международной научной конференции «Современные проблемы общей паразитологии» (Москва, 30 октября – 1 ноября 2012 г.). Москва, 2012. С. 404-408.

11. Яковлева Г.А., Лебедева Д.И., Иешко Е.П. Водно-болотные птицы как транзитные переносчики трематод на территории Карелии // Труды Международного форума по проблемам науки, техники и образования «Региональные и национальные достижения ведущих и молодых ученых» (Москва, 4–7 декабря 2012 г.), Москва. 2012. С. 112.

12. Яковлева Г.А., Лебедева Д.И. Трематоды водно-болотных птиц Карелии (учебно-методическое пособие). Петрозаводск: Карельский научный центр, 2012. 37 с.

13. Яковлева Г.А., Лебедева Д.И., Иешко Е.П. Трематоды некоторых чайковых (Laridae) Карелии // Материалы V Съезда Паразитологического общества при РАН: Всероссийская конференция с международным участием (24-27 сентября 2013 г., Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск). Новосибирск: Гарамонд, 2013. С. 228.

14. Лебедева Д.И., Яковлева Г.А. Трематоды рода *Diplostomum* птиц Карелии // Материалы V Съезда Паразитологического общества при РАН: Всероссийская конференция с международным участием (24-27 сентября 2013 г., Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск). Новосибирск: Гарамонд, 2013. С. 104.

Формат 60×84 ¹/₁₆. Бумага офсетная. Гарнитура «Times».
Уч.-изд. л. 1,0. Усл. печ. л. 1,6. Подписано в печать 10.10.13.
Тираж 120 экз. Изд. № 000. Заказ № 000.

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