

На правах рукописи

Работа выполнена в лаборатории паразитологии животных и растений
Института биологии Карельского научного центра
Российской Академии Наук.

Лебедева
Дарья Ивановна

**ТРЕМАТОДЫ РЫБ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА
(фауна, экология, зоогеография)**

03.00.19 – паразитология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург – 2006

Научный руководитель:

доктор биологических наук,
профессор
Е.А. Румянцев

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
профессор
Ю.А. Стрелков

кандидат биологических наук,
Б.С. Шульман

Ведущая организация:

кафедра зоологии и экологии
естественно-географического факультета
Карельского государственного
педагогического университета

Защита состоится 26 декабря в 14.00 часов на заседании диссертационного
совета Д 002.223.01 при Зоологическом институте РАН по адресу: 199034, Санкт-
Петербург, Университетская наб., д.1.

Факс (812)328-29-41

E-mail: chironom@zin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН

Автореферат разослан “ ___ ” _____ 2006 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук

Н.А. Петрова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. Класс Trematoda включает в себя паразитических плоских червей, обладающих уникальными по сложности жизненными циклами, связанными со сменой хозяев. Каждая стадия развития трематод характеризуется своими особенностями морфологии, биологии и экологии, поэтому они являются объектами многочисленных исследований (Гинецинская, 1968; Добровольский, 1967; Добровольский и др., 1982; Судариков, 1984; Шигин, 1986; Иешко, 1988; Галактионов, 1993; Румянцев, Иешко, 1996; Доровских, 1997; Митенев, 1997; Галактионов, Добровольский, 1998; Пугачев, 2003; Жохов, 2005; Yamaguti, 1971; Niewiadomska et al., 1993; Gibson, 1996; Laskowski, 1996; Niewiadomska, 1996; Niewiadomska, Czubaj, 1996; Galaktionov et al., 2005; и др.).

Помимо теоретической значимости, изучение трематод рыб носит важный практический характер. Сведения о фауне и численности трематод могут быть интегрированным экологическим показателем, отражающим направление и динамику развития водных сообществ. Кроме того, трематоды, и особенно виды, паразитирующие в рыбе на личиночной стадии, способны стать причиной гибели молоди. Локализация метацеркарий трематод под кожными покровами и в мускулатуре снижает товарные качества разводимых и промысловых рыб. Ряд видов, например представители сем. Opisthorchidae, являются возбудителями опасных гельминтозов человека.

Несмотря на значительный объем накопленных к настоящему времени знаний о трематодах рыб, остается множество нерешенных вопросов. В первую очередь это связано с неравномерностью изучения отдельных таксономических групп этих паразитов и разных стадий их развития. Слабо изучен видовой состав фауны трематод рыб в разных географических точках. Также немногочисленны работы, отражающие закономерности формирования трематодофауны рыб различных водоемов.

Ладожское озеро – крупнейший пресноводный водоем Европы. Имеется значительное количество публикаций по паразитофауне рыб Ладожского озера (Jääskeläinen, 1921; Маркевич, 1933, 1934, 1937; Быховская, 1936; Барышева, 1949; Бауер, Никольская, 1952, 1957; Барышева, Бауер, 1948, 1957; Богдановой, 1990; Румянцев и др., 1993, 1996, 2001; Rumyantsev et al., 1999, 2001, 2002), однако сведения о трематодах немногочисленны и разрозненны.

Цель данной работы заключалась в исследовании видовой состава, структуры, особенностей формирования фауны и динамики численности трематод рыб Ладожского озера; уточнении систематического статуса слабо изученных видов, определении основных тенденций изменения видовой разнообразия и численности трематод, связанных с возросшей антропогенной нагрузкой на водоем.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

- Изучить видовой состав трематод рыб Ладожского озера.

- Дать характеристику фауны трематод рыб с учетом видовой разнообразия и особенностей биологии хозяев.
- Исследовать тенденции многолетних изменений фауны трематод рыб и определить особенности ее формирования.
- Изучить возрастные и сезонные изменения зараженности рыб маритами и метацеркариями трематод (на примере плотвы как массового вида рыб).
- Дать оценку эпизоотической ситуации исследованного района Ладожского озера.

Научная новизна. Получены новые данные о видовом составе трематод и зараженности ими рыб Ладожского озера – самого крупного внутреннего водоема Европы. Составлен систематический каталог метацеркарий и марит трематод. Выявлено четыре новых для фауны Ладожского озера вида – *Parasymphylodora markewitschi*, *P. parasquamosa*, *Allocreadium baueri*, *Diplostomum parviventosum*. Последние два вида впервые отмечены в водоемах Карелии. Впервые на основе современной систематики уточнен видовой состав метацеркарий рода *Diplostomum* рыб Ладожского озера. Показано влияние возраста хозяина и сезона года на формирование трематодофауны рыб. Проведено сравнение фауны трематод рыб Ладожского озера с другими олиготрофными водоемами северо-запада России. Выявлены изменения зараженности рыб трематодами за многолетний период.

Практическая значимость. Дана оценка эпизоотической роли отдельных видов трематод. Полученные результаты позволяют оценить потенциальную опасность отдельных видов трематод для рыб и человека и могут быть применены для разработки мероприятий по рациональному использованию рыбных запасов водоема и развитию аквакультуры на Ладожском озере. Материалы диссертации могут использоваться в лекционных курсах для студентов ВУЗов по специальностям «Зоология», «Паразитология» и «Рыбоводство».

Апробация работы. Основные результаты диссертации были представлены на следующих конференциях и симпозиумах: «Паразиты рыб: современные аспекты изучения», Борок, 2003; «Проблемы современной паразитологии», Петрозаводск, 2003; «Разнообразие беспозвоночных животных на Севере», Сыктывкар, 2003; V Всерос. научно-практ. конф. «Молодежь и наука XXI века», Красноярск, 2004; Всерос. конференция «Сибирская зоологическая конференция», Новосибирск, 2004; 20th Congress of the Polish Parasitological Society, Warsaw, 2004; 1st Symposium of the Scandinavian-Baltic Society for Parasitology, Vilnius, 2005; «Фауна, биология, морфология и систематика паразитов», Москва, 2006.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 13 работ, из них 3 статьи (одна в зарубежной печати).

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 171 странице, включая 23 таблицы, 21 рисунок. Работа состоит из введения, семи глав, заключения, выводов и списка литературы, содержащего 259 публикаций, из них 49 источников на иностранном языке.

Благодарности. Автор считает приятным долгом выразить признательность своему научному руководителю д.б.н., профессору Е.А. Румянцеву. Также я приношу благодарность д.б.н., профессору Е.П. Иешко, д.б.н Л.В. Аникиевой, к.б.н. Н.В. Евсеевой, к.б.н. Ю.Ю. Барской, м.н.с. О.В. Новохацкой и всем сотрудникам лаборатории паразитологии животных и растений ИБ КарНЦ РАН за помощь в работе. Автор также искренне благодарит сотрудникам СевНИИРХа к.б.н. И.Л. Щурову и В.А. Широкову за помощь в сборе и обработке ихтиологического материала. Отдельно хочется выразить признательность председателю Олонецкого общества охотников и рыболовов И.Ф. Плечову и бригадам рыбаков под руководством А.И. Плечова и В.С. Бобылева за содействие в организации полевых исследований и помощь в сборе материала.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Материал и методика

Паразитологические исследования рыб проведены в 2002–2005 гг. в восточной и северной частях Ладожского озера. Выбор места исследования обусловлен максимальным видовым разнообразием рыб в данном районе (Ладожское озеро..., 2002а).

Исследован 791 экземпляр рыб 29 видов (табл. 1). Отлов рыб производился в разные сезоны, но преимущественно материал собран в мае-июне. Орудиями лова служили жаберные сети (ячея 30–60 мм), ставные орудия и удочки. Некоторые виды рыб (щиповка, голян и голец усатый) были выловлены с помощью электролова на р. Видлице.

Сбор и обработка материала проведены по общепринятой методике (Судариков, Шигин, 1965; Быховская-Павловская, 1985). Систематика трематод приведена по Гибсону (Gibson, 1996).

Помимо собственных данных, автором обработан фиксированный материал, собранный сотрудниками лаборатории паразитологии животных и растений ИБ КарНЦ РАН и студентами ПетрГУ под руководством д.б.н., профессора Е.А. Румянцева (в табл. 1 такие виды рыб помечены знаком *).

Полученные нами материалы по зараженности рыб восточной и северной частей Ладожского озера были сопоставлены с ранее опубликованными данными по паразитам южной, восточной и северной частей озера (Барышева, 1949; Барышева, Бауер, 1957; Румянцев, Иешко, 1997; Румянцев и др., 2001), что позволило обобщить все известные данные по трематодам рыб Ладожского озера и охарактеризовать трематодофауну всего водоема [См. рис. 1].

Исследование сезонной и возрастной динамики зараженности рыб проводилось на примере трематод плотвы (*Rutilus rutilus* L.). Для изучения зараженности рыб трематодами в зависимости от возраста хозяина вскрыто 143 особи возраста 2+ - 15+. Сезонная динамика исследована на 313 экз. рыб возраста 6+ - 15+ при ежемесячной выборке от 21 до 30 экземпляров.

Таблица 1. Объем исследованного материала

Семейство	Вид рыбы	Кол-во вскрытых рыб, экз.
Лососевые (Salmonidae)	Озерный лосось (<i>Salmo salar m. sebago</i> Girard)	7
	Форель озерная (<i>S. trutta</i> L.)	6
Сиговые (Coregonidae)	Ряпушка (<i>Coregonus albula</i> L.)	15
	Рипус (<i>C. albula ladogensis</i> Pravdin)	15
	Сиг (<i>C. lavaretus</i> L.)	15
	Ямный сиг (<i>C. lavaretus widergeni</i> Malmgren)	19
Корюшковые (Osmeridae)	Европейская корюшка (<i>Osmerus eperlanus</i> L.)	20
Щуковые (Esocidae)	Щука (<i>Esox lucius</i> L.)	23
Карповые (Cyprinidae)	Синец (<i>Abramis ballerus</i> L.)	4+11*
	Лещ (<i>A. brama</i> L.)	30
	Уклея (<i>Alburnus alburnus</i> L.)	16
	Густера (<i>Blicca bjorkna</i> L.)	23
	Пескарь (<i>Gobio gobio</i> L.)	14
	Голавль (<i>Leuciscus cephalus</i> L.)	10
	Язь (<i>L. idus</i> L.)	33
	Елец (<i>L. leuciscus</i> L.)	15
	Чехонь (<i>Pelecus cultratus</i> L.)	15
	Голян (<i>Phoxinus phoxinus</i> L.)	9+11*
	Плотва (<i>Rutilus rutilus</i> L.)	340
Красноперка (<i>Scardinius erythrophthalmus</i> L.)	1	
Рыбец (<i>Vimba vimba</i> L.)	20	
Балиториевые (Balitoridae)	Усатый голец (<i>Barbatula barbatula</i> L.)	27
Вьюновые (Cobitidae)	Щиповка (<i>Cobitis taenia</i> L.)	4+2*
Налимовые (Lotidae)	Налим (<i>Lota lota</i> L.)	15
Окуневые (Percidae)	Ерш (<i>Gymnocephalus cernua</i> L.)	25
	Окунь (<i>Perca fluviatilis</i> L.)	25
	Судак (<i>Stizostedion lucioperca</i> L.)	15
Керчаковые (Cottidae)	Подкаменщик обыкновенный (<i>Cottus gobio</i> L.)	15
	Четырехрогий бычок (<i>Trigloopsis quadricornis</i> L.)	15
Всего рыб, экз.	815 (791 + 24*)	

Примечание: * - материалы по данным видам рыб частично предоставлены Е.А. Румянцевым и др.

Исследование сезонной встречаемости метацеркарий *Diplostomum huronense* проведено на рыбах возраста 6+ - 7+.

При количественном учете метацеркарий просматривалась вся мышечная масса рыбы. Метацеркарии диплостомид помещались в уксуснокислый кармин живыми (Судариков, Шигин, 1965).

Препараты просматривались с помощью микроскопов МБИ-3, МБС-9. Рисунки выполнены с помощью рисовальных аппаратов РА-4 и РА-7.

Для характеристики зараженности рыб использовались следующие показатели: экстенсивность, интенсивность инвазии и индекс обилия. Для оценки разнообразия паразитов применялся коэффициент Жаккара, характеризующий степень различий (сходства) фауны (Мэггаран, 1992). При изучении динамики зараженности плотвы разных возрастов диплостомидами проведен анализ типа распределения паразитов (Бреев, 1972; Иешко, Голицына, 1984).

Статистическая обработка материалов проводилась с помощью программ QUANTITATIVE PARASITOLOGY 2.0 (Rozsa et al., 2000), STATISTICA v. 5.5., BIODIV 4.1.

Глава 2. Физико-географическая характеристика Ладожского озера

Ладожское озеро – крупнейший пресноводный водоем Европы, расположенный между 60°-62° с. ш. и 30°-32° в. д. Площадь озера 18400 км², длина с юга на север свыше 200 км, наибольшая ширина 130 км. Максимальная глубина составляет 230 м, средняя – 50.6 м. Бассейн Ладожского озера распространяется по территориям Республики Карелии, Ленинградской, Новгородской, Псковской, Вологодской, Тверской и Архангельской областей России, а также Финляндии и Белоруссии. Котловина озера расположена в районе соединения двух крупнейших геологических структур Евразии – Балтийского кристаллического щита и Русской платформы. Различия в геологическом строении бассейна отражаются на строении котловины и берегов Ладожского озера. В составе биоты Ладожского озера зарегистрировано около 400 видов животных и 600 видов растений (Алхименко, 2002). По видовому составу, закономерностям распределения основных популяций и сообществ Ладожское озеро соответствует крупным глубоководным озерам умеренных широт. Ихтиофауна Ладожского озера разнообразна и состоит из 45 таксонов круглоротых и рыб, из которых наиболее представительным является семейство карповых, включающее 18 видов (Кудерский, 2000).

За последние 30 лет экологическое состояние Ладожского озера претерпело большие изменения. До начала 1960-х гг. озеро было типично олиготрофным водоемом. В настоящее время различные участки в зависимости от их изоляции и степени загрязнения характеризуются всеми трофическими типами – от олиготрофного до высокоэвтрофного (Авинский, 2000; Андроникова и др., 2000).

Глава 3. Систематический обзор трематод рыб

Фауна трематод рыб Ладожского озера насчитывает 46 видов, относящихся к 18 родам, 11 семействам и 2 отрядам. Впервые у рыб Ладожского озера обнаружены четыре вида трематод – *Parasymphylodora markewitschi*, *P. parasquamosa*, *Allocreadium baueri*, *Diplostomum parviventosum*.

На основе современных представлений (Судариков и др., 2002) проведена ревизия метацеркарий рода *Diplostomum* и зарегистрировано 16 видов этого рода.

В главе приводится список трематод с указанием круга хозяев, локализации, интенсивности и экстенсивности инвазии, принадлежности к фаунистическим комплексам. Для малоизученных или впервые описанных для водоема видов дано описание, морфометрия, сделаны оригинальные рисунки.

Глава 4. Фауна трематод отдельных видов рыб

Глава содержит обзор фауны трематод каждого из исследованных видов рыб с указанием экстенсивности, интенсивности инвазии и индекса обилия для всех обнаруженных видов паразитов. Выявлены экологические особенности трематодофауны отдельных видов хозяев. Проведено сравнение трематодофауны разных видов рыб Ладожского озера с другими олиготрофными водоемами северо-запада.

Глава 5. Эколого-фаунистический анализ трематод

5.1. Общий обзор фауны трематод

Анализ паразитофауны рыб Ладожского озера показал, что она разнообразна в видовом отношении, сложна по таксономической структуре и гетерогенна по происхождению. Трематоды составляют 18 % от общего числа паразитов.

Двадцать шесть видов трематод (56%) паразитируют в рыбах на личиночной фазе, и завершают цикл развития в теплокровных хозяевах – рыбоядных птицах и млекопитающих. Двадцать видов (44%) заканчивают свое развитие в рыбе, проникая в хозяина при питании промежуточными хозяевами – бентосными и планктонными организмами.

Фауна трематод водоема характеризуется высоким разнообразием видов бореального равнинного фаунистического комплекса (34 вида или 74%), так как в условиях Ладожского озера с его богатством ихтиофауны и наличием разнообразных экологических ниш складываются благоприятные условия для существования этих паразитов (рис. 1). Максимальное распространение получают представители палеарктической группы (29 видов). Из них чаще встречаются широкоспецифичные виды *Sphaerostomum bramae*, *S. globiporum*, *Bunodera luciopercae*, *Rhipidocotyle campanula*, *Paracoenogonimus ovatus* и др. Понто-каспийская группа немногочисленна – 5 видов (*Sanguinicola volgensis*, *Parasymphylodora markewitschi*, *P. parasquamosa*, *Phyllostomum angulatum*, *Asymphylodora imitans*), которые встречаются единично.

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

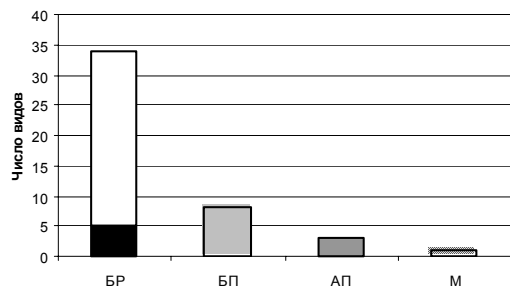


Рис. 1. Распределение трематод Ладожского озера по фаунистическим комплексам.
 БР – бореальный равнинный комплекс: белым цветом обозначены виды палеарктической группы, черным – понто-каспийской; БП – бореальный предгорный комплекс; АП – арктический пресноводный комплекс, М – морские виды.

Арктический пресноводный комплекс представлен всего тремя видами (7%), которые характеризуются низкой численностью. 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, Бауэр, 1957). В настоящем исследовании паразит не был отмечен.

Таксономический обзор трематод рыб

Трематоды рыб Ладожского озера относятся к 2 отрядам – Strigeida и Plagiorchiiida. Первый наиболее многочислен и включает 7 семейств, 10 родов и 28 видов. Отряд Plagiorchiiida представлен 4 семействами, состоящими из 8 родов и 18 видов.

По числу видов доминирует сем. Diplostomidae, включающее 3 рода. Среди трематод рода *Diplostomum* (16 видов) можно выделить 3 узкоспецифичных вида – *D. phoxini*, отмеченный только у гольяна, *D. gobiorum* – у подкаменщика обыкновенного и *D. pusillum* – у гольца усатого. Остальные представители этого рода приурочены к широкому кругу хозяев. Метацеркарии *D. gasterostei* паразитируют у сиговых и окуневых рыб. Карповые рыбы служат хозяевами для 10 видов диплостомид. К ним относятся широко распространенные виды *D. huronense*, *D. nordmanni* и редко встречающиеся виды *D. mergi*, *D. rutili*, *D. parviventosum* и *D. commutatum*. Основную роль в поддержании численности видов *D. chromatophorum* и *D. spathaceum* играют рыбы семейства карповых, но эти паразиты также отмечены у сиговых рыб и редко у лососевых и гольца усатого.

Род *Tylodelphys* представлен 2 видами. Широко распространенный вид *T. clavata* отмечен у рыб всех семейств, тогда как *T. podicipina* – у окуневых рыб, щуки и ряпушки. Вид *Posthodiplostomum brevicaudatum* является редким видом, выявленным только у щуки.

Сем. Strigeidae так же, как и сем. Diplostomidae, включает в себя паразитов, использующих рыбу в качестве дополнительных хозяев, однако отличается от него менее широким кругом последних. Каждый вид приурочен к рыбам определенного семейства. Лососевидные служат основными хозяевами для вида *Ichthyocotylurus erraticus*. Вид *I. platycephalus* в основном инвазирует карповых рыб. Метацеркарии *I. pileatus* и *I. variegatus* приурочены к окуневым рыбам. Специфичным хозяином для вида *Apatemon gracilis* является подкаменщик.

Сем. Azygiidae и Prohemistomatidae включают по одному виду. Представитель первого – *Azygia lucii* – специфичный паразит щуки, имеющий низкую численность. Вид сем. Prohemistomatidae – *Paracoenogonimus ovatus* характеризуется широким кругом дополнительных хозяев – рыб, в основном карповых. Последние играют наиболее важную роль в поддержании численности этого паразита.

Семейства Bucephalidae, Sanguinicolidae и Hemiuridae включают по одному виду. Наибольшее распространение получает вид *Rhipidocotyle campanula*. Вторыми промежуточными хозяевами для него являются различные виды карповых рыб, при этом *R. campanula* имеет высокие показатели инвазии. Хищники (окунь и щука) выступают в роли окончательных хозяев, но основное значение в жизненном цикле паразита имеет щука.

Вид *Sanguinicola volgensis* отмечен единично в кровеносной системе уклей (Румянцев, Иешко, 1997).

Представитель сем. Hemiurida – *Brachyphallus crenatus* – единственный вид морской группы. Он был отмечен в единичных количествах у проходных лососей, которые заносят его в пресные воды, мигрируя для нереста из Балтийского моря (Барышева, Бауэр, 1957).

Если значительную часть видов отряда Strigeida составляют трематоды, использующие рыбу в качестве промежуточного хозяина, то отряд Plagiorchiiida включает в себя виды, для которых рыба – окончательный хозяин.

Сем. Allocreadiidae представлено 3 родами, паразитирующими у рыб разных семейств. В род *Allocreadium* входят 3 вида, из которых доминирующим видом, инвазирующим широкий круг карповых рыб, является *A. isoporum*, относящийся к бореальному равнинному комплексу. Два других представителя этого рода – *A. transversale* и *A. baueri* относятся к бореальному предгорному комплексу. Они являются очень редкими и приурочены к нескольким видам карповых рыб.

Еще 2 представителя этого семейства – трематоды родов *Bunodera* и *Crepidostomum*. Вид *Bunodera luciopercae* относится к бореальному равнинному комплексу и приурочен к окуневым рыбам, тогда как, *Crepidostomum farionis* –

арктический пресноводный вид, характерный для лососевых и сиговых рыб. В водоеме эти виды трематод характеризуются низкой численностью.

Еще одно семейство, включающее два рода, – Opascoelidae. Род *Plagioporus* представлен одним, специфичным для подкаменщика обыкновенного, видом *P. anguisticolle*. Однако он встречается единично. Трематоды другого рода *Sphaerostomum* (*S. bramae* и *S. globiporum*) – одни из доминирующих видов у рыб Ладожского озера. Оба вида являются широко распространенными паразитами карповых рыб, реже встречаются у других семейств. По отношению к окончательным хозяевам эти трематоды проявляют высокую избирательность: основную роль в жизненном цикле *Sphaerostomum bramae* играют лещ и густера, а *S. globiporum* – плотва.

Сем. Gorgoderidae – разнообразная группа по числу видов и встречаемости в рыбах различных семейств. В его состав входят паразиты выделительной системы рыб, выполняющих роль окончательных хозяев. Доминируют виды, приуроченные к карповым рыбам, *Phyllodistomum elongatum* и *Ph. folium* (последний вид встречается также у щуки). Наиболее редкими являются *Ph. umblae* и *Ph. angulatum*, характерные для лососевидных рыб и судака, соответственно.

Сем. Monorchidae представлено двумя родами *Asymphylogora* (*A. imitans*) и *Parasymphylogora* (*P. markewitschi* и *P. parasquamosa*), относящимися к понто-каспийской группе бореального равнинного комплекса. Их хозяевами являются карповые рыбы: язь, голавль и плотва. Однако паразиты этого семейства не получают в Ладожском озере широкого распространения и имеют низкую численность, поскольку здесь они достигают северной границы своего ареала.

Фауна трематод рыб разных семейств

Основу трематофауны рыб Ладожского озера составляют виды, приуроченные к представителям семейства карповых (28 видов или 61% от общего числа видов), которые являются доминирующими по числу видов в ихтиофауне. Для 12 видов паразитов рыбы семейства Cyprinidae являются окончательными хозяевами, для 16 – вторыми промежуточными. Специфичными для карповых являются 15 видов трематод. Пять видов метацеркарий встречались только у рыб данного семейства (*Diplostomum commutatum*, *D. helveticum*, *D. mergi*, *D. nordmanni*, *D. parviventosum*), хотя и являются широкоспецифичными паразитами.

Основу фауны трематод карповых рыб Ладожского озера составляют представители бореального равнинного фаунистического комплекса, которые включают не только виды палеарктической группы, но и понто-каспийской (*Sanguinicola volgensis*, *Parasymphylogora markewitschi* и *P. parasquamosa*). Кроме того, необходимо отметить, что в состав фауны трематод рыб этого семейства входят виды 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 несвойственных им хозяев семейства карповых.

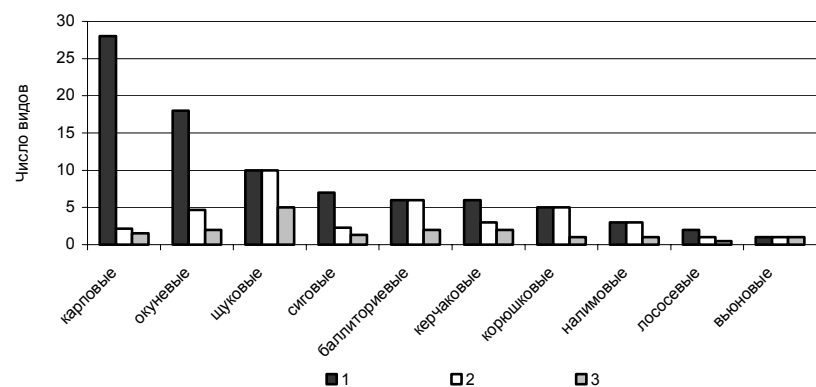


Рис. 2. Число видов трематод у разных семейств рыб.

1 – число видов, отмеченных у рыб семейства в целом;

2 – среднее число видов трематод на 1 представителя семейства рыб;

3 – среднее число специфичных видов трематод на 1 представителя семейства.

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*). Видовой состав трематод окуневых рыб очень близок к таковому щуки.

Фауна трематод сиговых рыб представлена 8 видами (17%). Для двух видов сиговые являются окончательными хозяевами, для шести – вторыми промежуточными. Характерными для них паразитами являются *Ichthyocotylurus erraticus* и *Phyllodistomum umblae*, относящиеся к арктическому пресноводному комплексу. Остальные трематоды сиговых – широкоспецифичные виды бореального равнинного комплекса.

Все другие семейства рыб представлены в ихтиофауне Ладожского озера одним видом. Тем не менее, каждый из них характеризуется набором специфичных паразитов. В частности, керчаковые рыбы инвазированы тремя характерными для них видами бореального предгорного комплекса (*Plagioporus anguisticolle*, *Apatemon gracilis*, *Diplostomum gobiorum*). В фауне трематод щуки можно выделить два приуроченных к ней вида – *Azygia lucii* и *Phyllodistomum*

folium. Фауна трематод корюшки включает в себя только одного паразита, специфичного для лососевидных рыб (*Ichthyocotylurus erraticus*).

Фауна трематод рыб в зависимости от питания хозяина

Зависимость фауны трематод рыб от характера питания хозяев выражена очень четко. Среди исследованных нами видов хозяев можно выделить хищников, планктофагов и бентофагов. Среди последних есть представители со смешанным питанием, употребляющие в пищу как бентос, так и планктон и растительность.

Бентофаги в Ладожском озере являются преобладающей группой (15 видов). Для них характерна наиболее разнообразная фауна трематод, в частности максимальное число видов метацеркарий (23) и значительная инвазия ими.

Самый многочисленный видовой состав (40 видов) характерен для рыб, в рационе которых бентос занимает основное место (лещ, язь, плотва, густера и др.). Хозяева, в меньшей степени потребляющие донные организмы (сырть, ерш, елец), слабее заражены трематодами. Следует также отметить, что, несмотря на питание бентосом, некоторые виды рыб (голец усатый, подкаменщик обыкновенный, сиг-лудога, сиг-валаамка, четырехрогий бычок) имеют однообразную фауну трематод. Одной из причин этого является их обитание на довольно больших глубинах, куда многие промежуточные хозяева трематод не проникают или на местах с быстрым течением, где складываются неблагоприятные условия для развития паразитов.

Хищники (щука, судак, налим, корюшка, окунь) характеризуются менее разнообразным видовым составом трематод (19), по сравнению с бентофагами. Характерной чертой этой группы является наличие у них видов трематод, для которых промежуточными хозяевами также служат рыбы (*Rhipidocotyle campanula*, *Sphaerostomum bramae*). Однако последний вид скорее всего, быстро гибнет в щуке, как неспецифичном хозяине.

У рыб, ведущих пелагический образ жизни и питающихся планктоном (ряпушка, рипус, синец, чехонь, уклея), регистрируется самое низкое видовое разнообразие трематод (18 видов). При этом сокращается инвазия планктофагов метацеркариями трематод, как в качественном, так и в количественном отношении.

5. 2. Возрастные и сезонные изменения фауны трематод на примере массовых паразитов плотвы

5.2.1. Изменения фауны трематод в зависимости от возраста хозяина

С возрастом видовое разнообразие трематод плотвы увеличивается от 5 видов у двухлеток до 11 у самых старших возрастных групп с максимумом разнообразия (13 видов) в возрасте 11+ - 13+.

Виды, паразитирующие на стадии метацеркарии, появляются в паразитофауне плотвы первыми. Их число постепенно возрастает, достигая максимума у рыб 11+ - 13+. Интенсивность инвазии и индекс обилия увеличиваются до 5+ - 7+ лет, затем наблюдается снижение, что можно пронаблюдать на примере видов,

встречающихся у рыб всех возрастов – *Rhipidocotyle campanula*, *Paracoenogonimus ovatus* и *Diplostomum huronense* (рис. 3).

Показатели встречаемости и индекса обилия у *Diplostomum huronense* сначала увеличиваются до возраста 5+ - 7+ ($P < 0.05$), затем начинается их постепенное снижение (рис. 3а). Наблюдаемое явление можно рассматривать как освобождение рыб от паразитов в силу ограниченности их срока жизни и физиологической перестройки покровов хозяев (Шигин, 1986).

Число рыб, зараженных метацеркариями *Paracoenogonimus ovatus* и *Rhipidocotyle campanula*, также увеличивается с возрастом (рис. 3б, в), хотя индекс обилия уменьшается.

Количество видов мариит, паразитирующих у рыб, увеличивается с возрастом хозяев. Однако для большинства из них, за исключением *Sphaerostomum globiporum*, не отмечено повышение показателя индекса обилия с возрастом хозяина.

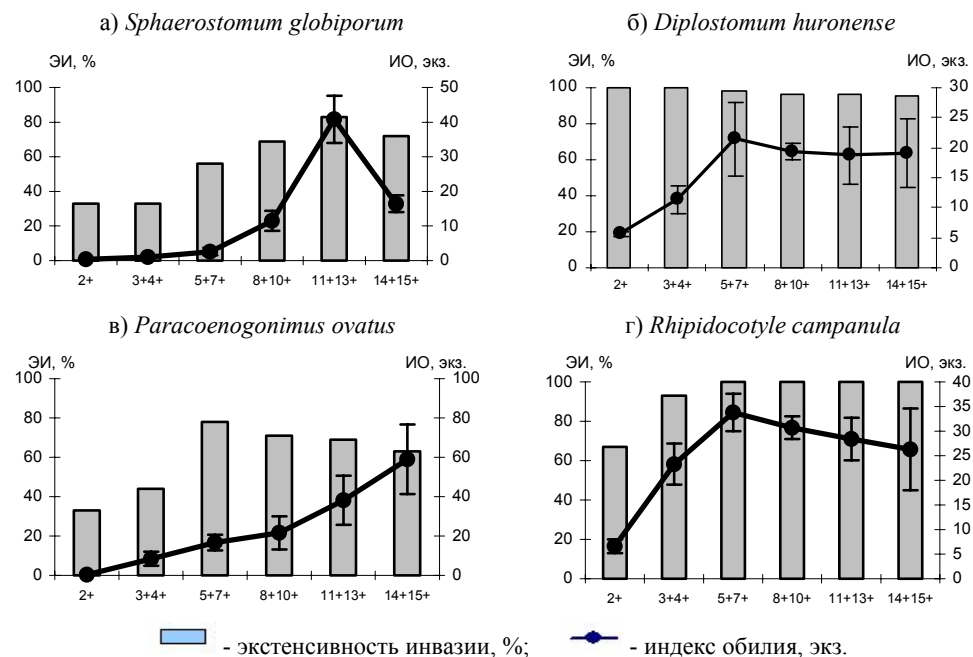


Рис. 3. Динамика зараженности плотвы трематодами в зависимости от возраста.

Различия по встречаемости *S. globiporum* (рис. 3а) у двух первых возрастных групп незначительны ($P > 0.05$), тогда как показатели индекса обилия значительно отличаются ($P < 0.01$). У рыб от возраста 5+ - 7+ до 11+ - 13+ эти показатели достоверно не отличаются. У плотвы старше 13 лет наблюдается уменьшение как

доли инвазированных рыб, так и показателя индекса обилия ($P < 0.01$) в связи с переходом на более узкий спектр питания (Федорова, Тихомирова, 1980). Поэтому мы можем сделать вывод, что основную нагрузку по поддержанию численности *S. globiporum* несут рыбы возраста 5+ - 13+.

5.2.2. Сезонные изменения зараженности плотвы

Максимальное число видов трематод у плотвы отмечено в мае и июне (12 и 10 видов), минимальное – в августе (4 вида) и сентябре (5 видов). В остальные месяцы фауна трематод включает от 6 до 9 видов.

Наибольшее число видов марит отмечено в мае и июне, так как в весенне-летний период рыбы ведут наиболее активный образ жизни и имеют широкий спектр питания. В августе и сентябре паразиты этой группы не встречались. Большинство видов марит было зафиксировано в фауне плотвы лишь в отдельные сезоны с невысокими показателями инвазии.

Наиболее разнообразная фауна метацеркарий отмечена в мае и июне (7 видов). В осенний и зимний периоды число их видов и зараженность ими рыб уменьшаются.

Сезонная динамика численности и структуры популяции марит *Sphaerostomum globiporum* (Rudolphi, 1802)

Изучены особенности сезонной динамики численности и возрастной структуры популяции вида *S. globiporum* на северной границе ареала, в условиях крупного олиготрофного водоема – Ладожского озера.

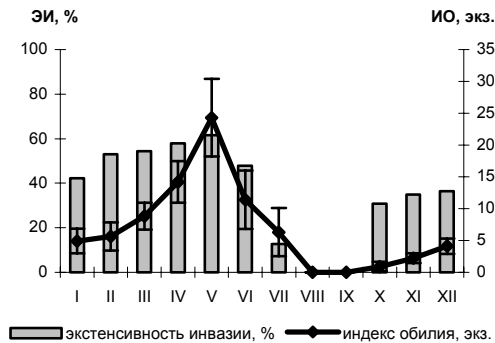


Рис. 4. Сезонная динамика численности *S. globiporum* у плотвы Ладожского озера.

неравномерное созревание формируют сложную динамику возрастной структуры популяции. Первые случаи нахождения молодых трематод наблюдаются в октябре, когда популяция представлена I и II стадиями (рис. 5).

Начиная с ноября на фоне роста численности, происходит созревание паразитов, благодаря чему в декабре возрастная структура популяции представлена в равных долях уже тремя стадиями I, II, III. В зимний период трематоды увеличиваются в размерах, начинается развитие их половой системы.

Оплодотворение, по всей видимости, может осуществляться уже в декабре, поскольку в конце января нами обнаружены единичные особи, имеющие яйца в матке. Этот факт демонстрирует индивидуальный характер темпа созревания трематод, показывающий потенциальные возможности вида. Все 6 стадий развития регистрируется в апреле – мае, когда мариты достигают пика абсолютной плодовитости. Наибольший удельный вес в это время имеют трематоды III и V стадий. При этом увеличивается темп роста и развития паразитов, «что, вероятно, можно объяснить повышением температуры воды и связанным с ним интенсивным питанием и продолжительным пребыванием молодых форм паразита во втором промежуточном хозяине» (Малахова, 1963).

В июне были обнаружены все возрастные стадии, за исключением IV. Среди них доминировали представители V и VI стадии. Единично отмечены трематоды I стадии. Однако молодые трематоды не приживаются в летний период, и в середине июля уже не встречаются. Вероятней всего, что при высокой летней температуре воды возрастает резистентность плотвы, и незрелые гельминты элиминируются хозяином. В июле популяция трематод представлена только половозрелыми паразитами с максимальной численностью VI стадии. Трематоды достигают наибольших размеров тела, многие особи характеризовались признаками дегенерации полового аппарата.

Таким образом, время созревания *S. globiporum* в организме плотвы на северной границе ареала составляет 10 месяцев (октябрь – июль), между генерациями трематод существует четкий временной разрыв. Развитие *S. globiporum* в плотве делится на 2 периода. Пререпродуктивный период продолжается 5 месяцев, начиная с момента инвазии плотвы в октябре, и завершается в феврале, когда трематоды начинают продуцировать яйца. Репродуктивный период также составляет 5 месяцев: продукция яиц начинается в феврале, элиминация червей происходит в июле.

Сходные данные по развитию *S. globiporum* получены при исследовании зараженности плотвы, обитающей в Кончезере, Южная Карелия (Малахова, 1963,

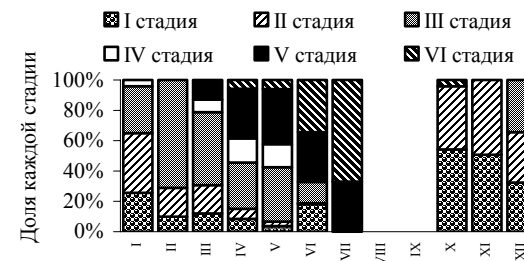


Рис. 5. Сезонные изменения возрастной структуры популяции трематоды *S. globiporum*.

1964) и оз. Куйвасярви, Финляндия (Valtonen et al., 1984). В водоемах, расположенных южнее, наоборот, имеет место перекрытие двух поколений трематод *S. globiporum* (Жохов, 2004; Pojmanska, 1985). В Ладожском озере обнаружение особей обеих генераций в летний период, вероятно, можно наблюдать в годы с низкими летними температурами.

Сезонная динамика численности и структуры популяции метацеркарий *Diplostomum huronense* (La Rue, 1927) Hughes, 1929

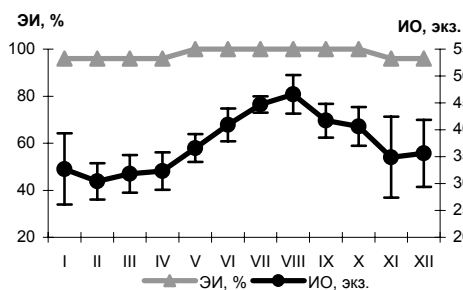


Рис. 6. Сезонная динамика *D. huronense*.

Сезонная динамика численности метацеркарий *D. huronense* в отличие от марит, менее выражена, так как время их паразитирования удлиняется за счет способности длительного существования в промежуточном хозяине. Однако для метацеркарий характерна возрастная динамика популяции, выражающаяся в изменении ее размерной структуры. Паразит отмечен в хрусталике плотвы в

течение всего года с высокими показателями экстенсивности и интенсивности заражения (рис. 6). Для вида характерны две волны пополнения гемипопуляции метацеркарий – в мае-июне и августе-сентябре. Размеры тела паразитов, начиная с июня, снижаются, что может свидетельствовать о пополнении популяции метацеркарий плотвы молодыми особями (рис. 7).

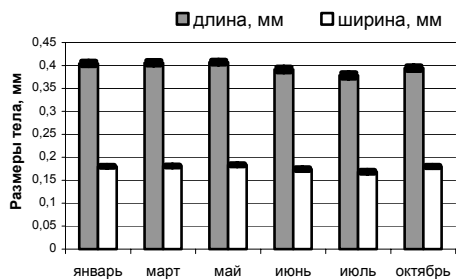


Рис. 7. Динамика размеров *D. huronense*.

Глава 6. Особенности формирования фауны трематод рыб Ладожского озера

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, паляя, озерный лосось, озерная и ручьевая форель, ряпушка, многочисленные формы сига, хариус, налим, корюшка, ладожская рогатка, окунь, плотва (Кудерский, 1998). 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 выше видами хозяев (рыб и моллюсков) в водоем проникли и приуроченные к ним паразиты, относящиеся к арктическому пресноводному и бореальному 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 бореального равнинного комплекса (*Sphaerostomum bramae*, *S. globiporum*, *Bunodera luciopercae*, *Phyllodistomum elongatum*, *Paracoenogonimus ovatus* и др.).

Предполагается (Кудерский, 1990), что теплолюбивые южные виды рыб (краснопёрка, верховка, жерех, белоглазка, синец, карась и др.) расселились по водоемам Балтийского бассейна позднее, в эпоху температурного оптимума. Вместе с данными видами хозяев в водоем проникли более теплолюбивые южные паразиты, приуроченные к рыбам понто-каспийского комплекса. Большинство представителей малакофауны появились в озеро в это же время. Одними из первых в водоем вселились двустворки-униониды и *Ancyclus fluviatilis*. Немного позже происходило вселение гастропод, которые были приурочены к мелководным акваториям южной части озера, зарастающим 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 по коэффициенту Жаккара ($C_j=0.55$), которое обеспечивается за счет представителей бореального равнинного комплекса (рис. 8 и 9). В своем развитии многие из них связаны с рыбами-хозяевами, 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 паразиты 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 (Доровских, 1988; Квасов, 1990; Румянцев, 2002; и др.). Виды *Ph. angulatum* и *P. parasquamata* встречаются также в Онежском озере, что ещё раз подтверждает факт связи бассейна Волги с водоемами Южной Карелии.

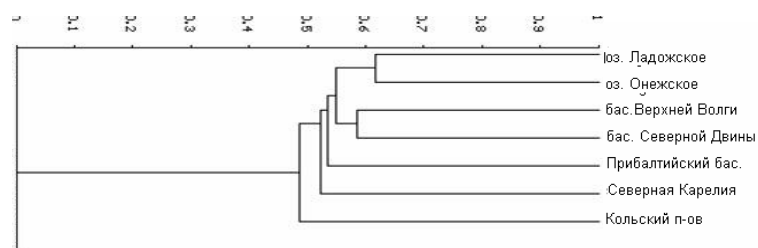


Рис. 8. Дендрограмма сходства видового состава трематод рыб разных водоемов. Для составления дендрограммы использованы следующие данные:

1. Оз. Ладожское – наши данные; Барышева, Бауер, 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.

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 выражается в уменьшении числа бореальных равнинных видов и отсутствии представителей Черноморского и Каспийского округов, встречающихся в Прибалтике (*Palaeorchis incognitus*, *P. unicus*, *Asymphylogora kubanicum*, *Nicolla skrjabini* и др.).

Наибольшим сходством ($C_j=0.62$) характеризуется видовой состав трематод Ладожского и Онежского озер (рис. 8). 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).

Однако, несмотря на значительную степень сходства трематод Ладожского и Онежского озер, у этих водоемов существуют отличительные черты. В частности,

наблюдается отчетливое влияние Балтийского моря на паразитофауну рыб Ладожского озера, которое выражается в наличии в фауне трематод морского вида *Brachyphallus crenatus*, связанного с проходной формой лосося.

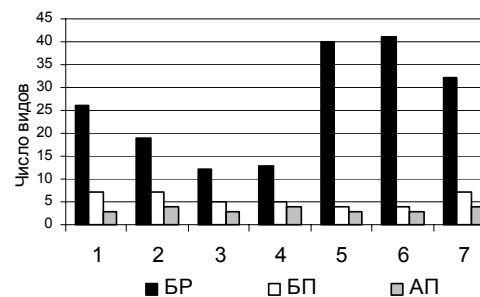


Рис. 9. Распределение трематод рыб разных водоемов по фаунистическим комплексам. (БР – бореальный равнинный комплекс; БП – бореальный предгорный комплекс; АП – арктический пресноводный комплекс). Обозначения 1-7 те же, что на рис. 4.

Кроме того, в исследуемом водоеме отмечены представители понто-каспийского комплекса (*Asymphylogora tincae*, *Parasymphylogora 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 подвергающемся антропогенному воздействию (Румянцев, 2002), отмечено более широкое распространение видов бореального предгорного и арктического пресноводного комплексов (*Diplostomum phoxini*, *Crepidostomum metoecus*, *C. farionis*, *Phyllodistomum megalorchis*, *Ph. umblae*).

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

В водоемах Средней Карелии, являющихся переходными по видовому составу паразитофауны к типичным северным водным сообществам (Иешко и др., 1982), наблюдается значительное обеднение фауны трематод по сравнению с Ладожским озером (рис. 8 и 9). Оно происходит, главным образом, за счет сокращения числа представителей бореального равнинного фаунистического комплекса. Например, здесь отсутствуют виды *Sphaerostomum bramae*, *S. globiporum*, реже встречаются паразиты рода *Phyllodistomum*. Единично отмечены метацеркарии *Rhipidocotyle campanula* и *Ichthyocotylurus pileatus*, тогда как другие виды последнего рода не выявлены совсем. Из теплолюбивых стенотермных представителей понто-каспийской группы только *Sanguinicola sp.* проник сюда и обитает на северной границе своего ареала.

В крупных олиготрофных озерах (Пяозеро и Паанаярви), расположенных на Севере Карелии (Румянцев, Пермяков, 1994; Барская, 2005), разнообразие трематод по сравнению с Ладожским озером значительно ниже. Здесь отсутствуют трематоды 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*). Кроме того, распространение получают широкоспецифичные виды, такие как метацеркарии родов *Tylodelphys* и *Diplostomum*.

Еще севернее, на Кольском полуострове (Митенев, 1997, 2000), фауна трематод максимально отличается от таковой Ладожского озера ($C_j=0.45$), что связано со снижением численности рыб бореального равнинного и понто-каспийского комплексов (рис. 8). Здесь большую роль играют виды арктического пресноводного и бореального предгорного комплексов (*Crepidostomum metoecus*, *C. farionis*, *Phyllodistomum umblae*, *Ph. megalorchis*), к которым прибавляются некоторые морские представители (*Lecithaster gibbosus*, *Hemiurus levinseni* и др.). Широкое распространение получают бореальные предгорные виды, приуроченные к голяну, 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 экстенсивности инвазии и индекса обилия. Из бореальных равнинных видов трематод отмечены только *Bunodera luciopercae*, *Allocreadium isoporum*, *Phyllodistomum folium*. При этом для них характерны сравнительно невысокие показатели инвазии. Причиной является слабое распространение 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 в оз. Ковдозере.

Глава 7. Прикладные аспекты изучения трематод

Исследование трематод рыб является важным в практическом отношении по нескольким причинам. Некоторые трематоды могут вызывать заболевания и гибель рыб, снижение товарных качеств, что необходимо учитывать при развитии аквакультуры. Отдельные виды трематод представляют опасность для здоровья людей. Также сведения о видовом составе и численности трематод, особенно метацеркарий, могут служить показателем состояния экосистемы водоема.

В период сбора материала эпизоотическая ситуация (по трематодам) в исследованном районе Ладожского озера не вызвала опасений. В водоеме отмечено 16 видов метацеркарий рода *Diplostomum*, которые, являясь патогенными паразитами, представляют наиболее высокую опасность для рыб. Проведенный анализ на примере возрастной динамики инвазии плотвы *Diplostomum huronense* показал, что диплостомиды являются важным фактором, контролирующим численность молоди рыб в водоеме. Однако массовых заболеваний промысловых рыб, вызванных трематодами (рода *Diplostomum*, *Paracoenogonimus*, *Rhipidocotyle*) не обнаружено. Но при этом необходимо иметь

ввиду, что в определенных условиях при создании рыбоводных хозяйств имеется вероятность возникновения диплостомозов и других заболеваний, вызванных метацеркариями трематод, особенно в условиях эвтрофирования водоема.

Изучение многолетней динамики метацеркарий рода *Diplostomum* показало, что их численность значительно возросла по сравнению с 1950-ми гг. в результате процессов эвтрофикации литоральной зоны Ладожского озера (рис. 10). Поступление биогенов, в первую очередь фосфора, приводит к ее зарастанию и увеличению численности моллюсков. Количество рыбадных птиц в последнее время также находится на высокой отметке (Зимин и др., 1993). Особенно это касается чайковых, множественные колонии которых по берегам озера и на его островах создают благоприятные условия для существования и распространения паразитов.

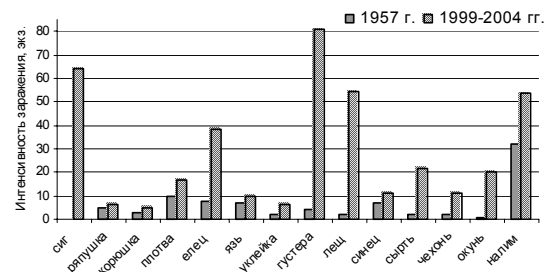


Рис. 10. Изменение численности метацеркарий рода *Diplostomum* за многолетний период (1957 г. – по данным Барышевой, Бауэра (1957); 1999-2004 гг. – по нашим данным и данным Румянцева с соавторами (2001)).

Проведенные нами исследования не выявили заражения рыб Ладожского озера *O. felineus*, который является возбудителем заболевания человека и домашних животных, служащих для него окончательными хозяевами, хотя в литературе имеются данные, что *O. felineus* обитает в водоемах Карелии (Быховская-Павловская, Кулакова, 1987).

Также из паразитов, представляющих опасность для здоровья человека (Судариков и др., 2006), необходимо отметить усиление инвазии рыб метацеркариями видом *Paracoenogonimus ovatus* по сравнению с 1960-ми годами (Барышева, Бауэр, 1957). Этот паразит значительно расширил круг хозяев и площадь распространения по акватории водоема за почти 50-летний период.

Таким образом, для профилактики заболеваний рыб и человека необходим постоянный контроль видового состава и количественных показателей зараженности рыб метацеркариями трематод.

Заключение

Фауна трематод рыб Ладожского озера характеризуется высоким видовым разнообразием и переходным характером, присущим всей Балтийской провинции, поскольку она включает в себя элементы различного происхождения. Ее основу составляют три ведущих фаунистических комплекса – бореальный равнинный арктический пресноводный и бореальный предгорный. Гетерогенность фауны усиливает присутствие морской группы. Разнообразие и соотношение видов

трематод этого водоема, определяется его типологией и отражает историю формирования, а распределение трематод по хозяевам и фаунистическим комплексам соответствует общей схеме распределения паразитофауны рыб в крупных олиготрофных водоемах (Румянцев, 1996). Наиболее разнообразная и многочисленная фауна трематод характерна для представителей семейства карповых.

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 благоприятные условия для существования трематод с разными жизненными циклами. 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.

Изучение многолетней динамики фауны трематод рыб Ладожского озера показало, что водоем испытывает существенные изменения, вызванные эвтрофикацией литоральной зоны. Одним из показателей этого процесса является тенденция снижения разнообразия и зараженности рыб представителями бореального предгорного и арктического пресноводного комплексов, а также усиление зараженности рыб метацеркариями трематод.

Полученные данные по трематодам рыб Ладожского озера (как по их фауне в целом, так и биологии и популяционной структуре массовых видов трематод) позволили дополнить характеристику исследованного водоема в отношении его трофического статуса и эпизоотического состояния.

Выводы

1. Фауна трематод рыб Ладожского озера насчитывает 46 видов трематод, относящихся к 18 родам, 11 семействам и 2 отрядам.
2. Четыре вида трематод (*Parasymphylodora markewitschi*, *P. parasquamosa*, *Allocreadium baueri*, *Diplostomum parviventosum*) зафиксированы в фауне водоема впервые. Четыре вида (*Parasymphylodora markewitschi*, *P. parasquamosa*, *Allocreadium baueri*, *Diplostomum parviventosum*) зафиксированы в фауне водоема впервые. Проведена ревизия фауны метацеркарий рода *Diplostomum* и выявлено 16 видов паразитов, для каждого из которых определен круг специфичных хозяев.

3. Фауна трематод водоема отличается высоким разнообразием видов бореального равнинного фаунистического комплекса (74%). Представители бореального предгорного и арктического пресноводного комплексов менее распространены (17% и 7%).
4. Установлено, что видовой состав трематод отдельных систематических групп рыб Ладожского озера имеет свои отличительные особенности. Наиболее разнообразную фауну трематод имеют карповые рыбы (28 видов), самую бедную – лососевые (2 вида).
5. Показано влияние ряда экологических факторов на формирование фауны трематод:
 - а) Изучение зависимости фауны трематод от образа жизни хозяина показало, что наибольшее число видов отмечено у рыб-бентофагов. Видовой состав трематод хищников менее богат. Планктофаги характеризуются самым низким разнообразием фауны трематод.
 - б) Исследование возрастной динамики трематодофауны на примере плотвы выявило, что ранее всего происходит заражение рыбы активно инвазирующими видами. Показатели инвазии рыб метацеркариями увеличиваются с возрастом, достигая максимума у особей возраста 5+-7+, затем - снижаются. Зараженность паразитами, заканчивающими свое развитие в рыбе, с возрастом плотвы увеличивается, но максимума достигает в возрастной группе 11+ - 13+.
 - в) Для трематоды *Sphaerostomum globiporum* на северной границе ареала в условиях Ладожского озера характерно четко выраженное изменение численности и возрастной структуры популяции в течение года без перекрытия двух генераций. Для метацеркарий *Diplostomum huronense* в течение года характерна четко выраженная динамика размерной структуры популяции без значительных изменений численности.
6. Фауна трематод Ладожского озера носит переходный характер, уступая водоемам бассейнов Прибалтики и Верхней Волги по общему количеству бореальных равнинных видов трематод, и в частности по числу видов понто-каспийской группы, а водоемам Северной Карелии и Кольского п-ва – по разнообразию представителей бореального предгорного и арктического пресноводного комплексов.
7. Выявлено влияние бассейна Верхней Волги на формирование фауны трематод Ладожского озера, о чем свидетельствует наличие в последнем видов *Sanguinicola volgensis*, *Phyllodistomum angulatum* и *Parasymphylodora parasquamosa*.
8. Отмечена тенденция к снижению разнообразия представителей бореального предгорного и арктического пресноводного комплексов и уровня зараженности ими рыб и одновременному усилению инвазии рыб

метацеркариями видов бореального равнинного комплекса в результате процессов эвтрофикации литоральной зоны водоема.

9. Эпизоотическая ситуация по трематодам рыб в исследованном районе Ладожского озера не вызывает опасений. Трематоды, представляющие опасность для человека, в частности *Opisthorchis felineus*, не обнаружены.

Список работ, опубликованных по материалам диссертации:

1. Лебедева Д.И., Румянцев Е.А. К изучению трематод леща Ладожского озера // Матер. междунар. конф. «Проблемы современной паразитологии». – С.-Пб., 2003. – С. 236 - 237.
2. Лебедева Д.И., Румянцев Е.А. К изучению трематодофауны плотвы Ладожского озера // Матер. II междунар. конф. «Разнообразие беспозвоночных животных на Севере». – Сыктывкар, 2003. – С. 60 - 61.
3. Лебедева Д.И., Румянцев Е.А. Трематоды язя Ладожского озера // Матер. конф. «Паразиты рыб: современные аспекты изучения». – Борок, 2003. – С. 34.
4. Lebedeva D.I. The digenean fauna of some fish species in the Lake Ladoga // Wiadomości Parazytologiczne. – 2004. – Vol. 50 (3). – P. 603 - 607.
5. Лебедева Д. И. К вопросу о встречаемости *Opisthorchis felineus* у рыб Ладожского озера // Тез. докл. V Всерос. науч. – практ. конф. «Молодежь и наука XXI века». – Красноярск, 2004. – С. 84.
6. Лебедева Д.И. Метацеркарии трематод рыб Ладожского озера // Тез. докл. Всерос. конф. «Сибирская зоологическая конференция». – Новосибирск, 2004. – С.388 - 389.
7. Lebedeva D. The seasonal dynamics of fish trematoda fauna in Ladoga Lake // Proceedings of the 1st Symposium of the Scandinavian-Baltic society for parasitology. – 2005. – Vol.14. – P. 93 - 94.
8. Лебедева Д.И. Трематоды рыб Ладожского озера // Труды КарНЦ РАН. Серия «Б». – Петрозаводск: КарНЦ РАН. – 2005. – Вып.7. – С. 151 - 156.
9. 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.
10. Лебедева Д.И. Обзор фауны трематод рыб Ладожского озера // Матер. междунар. конф. «Фауна, биология, морфология, систематика паразитов». – Москва, 2006. – С.165 - 166.
11. Лебедева Д.И. Встречаемость трематод рода *Parasymphylodora* Szidat, 1943 у карповых рыб Ладожского озера // Биология Внутренних Вод. – 2006. – № 3. – С. 78 - 80.
12. Лебедева Д.И. Гостальная приуроченность трематод рода *Sphaerostomum* Stiles et Nassal, 1898 на северной границе ареала // Биоразнообразие экосистем внутренней Азии. Т.2. Матер. V Всерос. симп. «Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции». – Улан-Удэ, 2006. – С. 159 - 160.
13. Иешко Е.П., Лебедева Д.И. Особенности размерной динамики метацеркарий *Diplostomum huronense* (La Rue, 1927) Hughes, 1929 в плотве Ладожского озера // Северная Европа в XXI веке: природа, культура, экономика. Матер. междунар. конф., посвящ. 60-летию КарНЦ РАН. – Петрозаводск, 2006. – С.110 - 112.
14. Лебедева Д.И., Новохацкая О.В. Первый случай обнаружения метацеркарий трематоды *Apatemon annuligerum* (Nordmann, 1832) Odening, 1970 в водоемах Карелии // Зоологический журнал (в печати).