

576.8:597.553.2
М 66



В.К. МИТЕНЕВ

**ПАРАЗИТЫ
СИГОВЫХ
РЫБ
КОЛЬСКОГО
СЕВЕРА
(фауна,
экология,
зоогеография)**



В.К. МИТЕНЕВ

ПАРАЗИТЫ
СИГОВЫХ
РЫБ
КОЛЬСКОГО
СЕВЕРА
(фауна,
экология,
зоогеография)

Государственный Комитет Российской Федерации по рыболовству
Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства
и океанографии им. Н.М. Книповича
(ПИНРО)

В.К.Митенев

**ПАРАЗИТЫ СИГОВЫХ РЫБ
КОЛЬСКОГО СЕВЕРА
(фауна, экология, зоогеография)**

Мурманск
Издательство ПИНРО
2003

УДК 597-169(28):597.553.2
М 66

Митенев В.К.

М 66 Паразиты сиговых рыб Кольского Севера (фауна, экология, зоогеография). – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. – 136 с.

ISBN 5-86349-124-8

Обобщены результаты исследований фауны паразитов *Coregonus lavaretus* и *C. albula*, проведенных в водоемах Кольского Севера. Дана эколого-фаунистическая характеристика паразитофауны сиговых рыб. Показано распределение паразитов по фаунистическим комплексам. Обсуждаются проблемы зоогеографии паразитофауны сиговых рыб и истории ее формирования.

Монография адресована паразитологам, биологам широкого профиля.

Редакционная коллегия:

*А.И.Болтнев, докт. биол. наук (ответственный редактор),
А.Б.Карасев, канд. биол. наук,
А.В.Зубченко, канд. биол. наук,
В.А.Неличик, канд. биол. наук*

UDC 597-169(28):597.553.2

Mitenev V.K.

Parasites in whitfishes of the Kola North (fauna, ecology, zoogeography). – Murmansk: PINRO Press, 2003. – 136 pp.

Summarized are the results from the research on the *Coregonus lavaretus* and *C. albula* parasite fauna conducted in the water reservoirs of the Kola North. Given is an ecological and faunistic characteristics of the parasite fauna of whitfishes. The parasite distribution by faunistic complex is shown. The problems of the *Coregonidae* parasite fauna zoogeography and the history of its forming are discussed.

The monograph is addressed to parasitologists, broad biologists.

Editorial Board:

*A.I.Boltnev, Dr. Sc. (Biology), Editor-in-chief,
A.B.Karasev, Ph. D. (Biology),
A.V.Zubchenko, Ph. D. (Biology),
V.A.Nelichik, Ph. D. (Biology)*

ISBN 5-86349-124-8

© Издательство ПИНРО, 2003.

ВВЕДЕНИЕ

Кольский Север (Кольский регион) включает в себя материковую и полуостровную составляющие северо-восточной части Балтийского кристаллического щита. Большая часть территории находится за Полярным кругом, примерно две трети ее относятся к субарктической зоне, и только юго-западная часть – к умеренной лесной зоне. Полуостровная и частично материковая части региона омываются Баренцевым и Белым морями. Западная материковая и центральная территории региона характеризуются сильно расчлененным рельефом: большие горные массивы и тундра чередуются с глубокими впадинами, занятыми озерами и болотами. Восточная полуостровная часть региона представляет собой относительно ровное, наклоненное к югу плато. В этом регионе располагаются озера, в большинстве связанные с речными системами. Хотя общая территория Кольского Севера невелика и составляет немногим более 140 тыс.км², она изобилует различными ландшафтными зонами – от тайги до тундры, от болотистых низин до горных образований, озерными и речными системами. Кольский Север является краем ареала для абсолютного большинства пресноводной фауны.

Несмотря на изобилие в водоемах Кольского Севера сиговых рыб, не во всех обитает ряпушка (*Coregonus albula* L.). Но в ряде озер и водохранилищ она является одним из наиболее распространенных и многочисленных видов. В таких озерах, как Имандра и Умбозеро, ряпушка в недалеком прошлом была одним из главнейших промысловых объектов (Галкин, Колушев, Покровский, 1966). Немаловажную роль играет эта рыба в питании таких ценных пресноводных лососей, как кумжа и голец (*Salvelinus*).

К другому виду сиговых, обитающему почти во всех водоемах Кольского региона и являющемуся важным объектом промысла, относится сиг (*Coregonus lavaretus* L.). Однако до настоящего времени остается много неясного в отношении систематического положения сегов. Многообразие природных факторов, значительное различие (в основном в крайних северных регионах) водных ландшафтов и гидрологического режима водоемов обусловили изменчивость морфологических признаков сиговых рыб, что привело к описанию множества внутривидовых категорий европейского сига (Берг, 1948; Правдин, 1954). Так, для водоемов Кольского Севера описаны, например, такие подвиды и формы, как *Coregonus lavaretus chibiniae* Krogius (Berg), 1933 – хибинский сиг; *Coregonus lavaretus imandrae* Krogius (Berg), 1933 – имандровский голоменный сиг; *Coregonus lavaretus imandrae isubsp. knipowitschi* Krogius (Berg), 1933 – кольский тихогубский сиг; *Coregonus lavaretus n.umbae* Krogius (Berg), 1933 – умбозерский сиг;

Coregonus lavaretus lovensis Pravdin, 1948 – ловозерский малотычинковый сиг; *Coregonus lavaretus pidschian n.lovensis* Pravdin, 1948 – ловозерский озерный малотычинковый сиг; *Coregonus lavaretus voroniensis* Pravdin, 1948 – ловозерский среднетычинковый озерно-речной сиг; *Coregonus lavaretus pidschian n.pidschianoides*, Pravdin, 1931 – беломорский морской проходной сиг, он же как малотычинковый сиг указан в оз. Умбозеро (Галкин, Колюшев, Покровский, 1966), и некоторые другие формы.

Каждое озеро и каждый водоем имеют свою популяцию сига, отличающую от всех других по ряду морфологических признаков, и если встать на путь выделения и описания новых экотипов, то сигов каждого водоема придется выделять в особую форму и давать им латинские наименования. Поэтому практическое применение такой системы в отношении сиговых рыб оказалось затруднительным. Более того, проведенные исследования показали, что основной признак (средние показатели наименьшей высоты тела и длины нижней челюсти), по которому различаются два подвида – *Coregonus lavaretus lavaretus* (L.) и *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) – далеко не всегда применим на практике (Решетников, 1980). В связи с этим в настоящей работе использованы исходные таксоны для сиговых рыб Европы – *Coregonus albula* и *Coregonus lavaretus*.

Морфобиологические особенности сиговых рыб Кольского региона отражены во многих ихтиологических работах начиная с первой половины XX в. (Крогиус, 1926, 1928; Берг, 1948; Берг, Правдин, 1948; Правдин, 1954, 1957; Галкин, Колюшев, Покровский, 1966; Ксензов, 1966а,б; Материалы по биологии..., 1985; Неличик, 1985; Шустер, 1985). Наиболее подробно, с применением математических методов, изучены морфология, таксономия, биология Ю.С.Решетниковым (1966, 1968, 1980). Что касается паразитологических исследований сиговых рыб, то первые сведения о находках некоторых паразитов в Кольском регионе стали появляться с 50-60-х годов (Маркевич, 1951, 1956, 1960; Юнчис, 1966; Казаков, 1968). Позже Б.Е.Казаковым (1973) в ряде водоемов у сиговых рыб было отмечено 18 видов гельминтов. В реках Варзуга, Пялица, Поной, Серебрянском водохранилище и оз. Имандра у сигов найдено около 50 видов паразитов (Митенев, Зубченко, 1975; Митенев, 1977; Митенев, Б.Шульман, Кузьмин, 1985; Митенев, Б.Шульман, 1988; Паразиты рыб Экостровской..., 1998). В ряде других публикаций также приводятся сведения по паразитам сиговых рыб (Митенев, 1974, 1979, 1984, 1987, 1993, 1994а,б, 1997; Митенев, Б.Шульман, 1976, 1991, 1999; Б.Шульман, Митенев, 1987). Вместе с тем к настоящему времени накоплен и идентифицирован большой материал по паразитам сиговых рыб Кольского региона. Обобщение его позволит раскрыть некоторые экологические и зоогеографические особенности этих рыб, обитающих в Заполярье.

Пользуясь возможностью, выражаю глубокую благодарность заведующему лабораторией паразитологии и физиологии рыб А.Б.Карасеву за поддержку издания данной монографии, инженеру С.В.Пономареву за большую помощь по сбору паразитологического материала в полевых условиях, а также технику 1 категории Н.Б.Митеневой за участие в многолетних паразитологических экспедициях и оформлении текстового и табличного материала рукописи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для настоящей работы послужили паразитологические сборы от сиговых рыб (ряпушка *Coregonus albula* и сиг *Coregonus lavaretus*) в водоемах Кольского региона (рис.1). В отличие от сига, распространенного почти во всех водоемах региона, ряпушка обитает только в озерах Ковдозеро, Имандра, Колвицкое, Умбозеро и Вялозеро (бассейн р.Умба), а также в небольшом оз. Лось-озеро, расположенном в верхнем течении р.Поной, относящихся к Беломорскому бассейну. В Баренцево-морском бассейне ряпушка обитает в бассейнах р.Тулома (Туломские водохранилища) и р.Воронья (Серебрянское водохранилище и оз.Ловозеро). Отлов рыбы проводили жаберными сетями и удочками. Методом полного паразитологического вскрытия обследовано 563 экз. рыб. Частичному вскрытию для обнаружения плероцеркоида *Triaenophorus crassus* подвергнуто 1139 экз. рыб (табл.1). Для мониторинга триэнофороза частичному обследованию подвергнуто 2077 экз. сига и 1294 экз. щуки. Сбор и обработка материала проводились по общепринятой методике (Догель, 1933; Быховская-Павловская, 1985) с учетом дополнений по микроспоридиям (Донец, Шульман, 1973) и метацеркариям трематод (Шигин, 1986). В анализе паразитофауны рыб приводятся экстенсивность инвазии (доля зараженных особей в процентах от общего числа обследованных рыб) и индекс обилия, или средняя численность паразитов в исследуемых выборках (Бревев, 1972).

Зоогеографический анализ паразитофауны сиговых рыб проведен отдельно по водоемам Кольского региона и в целом по водоемам Палеоарктики. Для уточнения некоторых данных по истории формирования паразитофауны сиговых рыб в водоемах Европейского Севера привлечены некоторые материалы по паразитам рыб других видов.

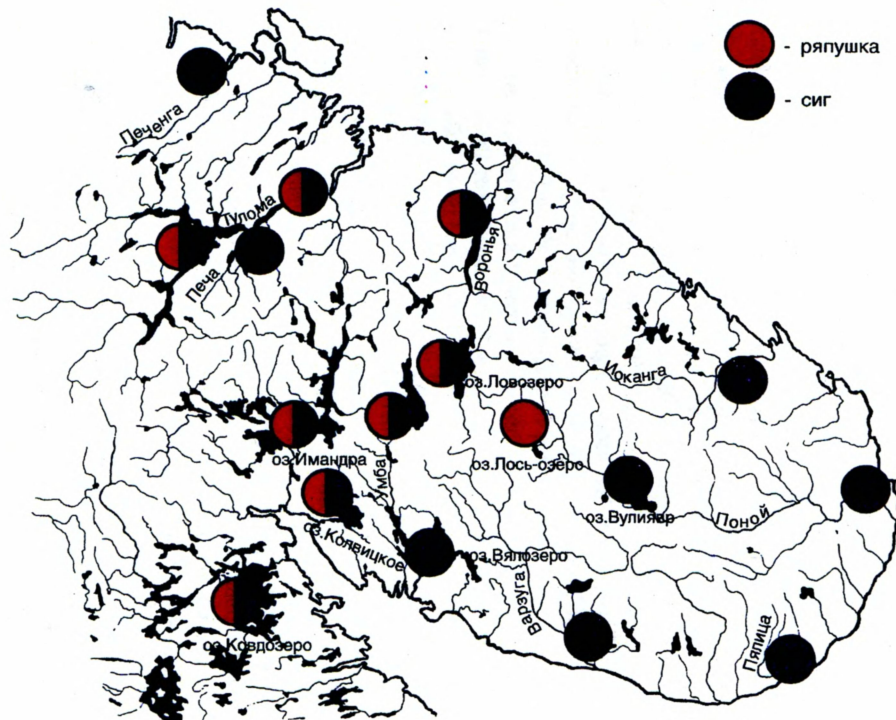


Рис.1. Распределение сиговых рыб в водоемах Кольского Севера

Таблица 1

Список и количество исследованных сиговых рыб в водоемах Кольского Севера*

| Название рыбы | Беломорский бассейн | | | | | | | | | | Баренцовоморский бассейн | | | | | | | | |
|----------------------------|---------------------|-------------|-----------------|--------------|--------------------------|----------------------------|------------|-----------|---------------------------|----------------------------|------------------------------|------------------|---------------------------|------------------------------|-----------------------------|-----------------------------|--------------|---------------|------------|
| | оз. Ковдозеро | оз. Имандра | оз. Колвицкое | оз. Умбозеро | р. Умба (нижний уч-к) | р. Умба (оз. Пончозеро) | р. Варзуга | р. Пялица | р. Поной (нижний уч-к) | р. Поной (верхний уч-к) | р. Поной (оз. Лось-озеро) | р. Печенга | р. Печа (оз. Печозеро) | Верхнетуломское водохр-ще | Нижнетуломское водохр-ще | Серебрянское во- дохр-ще | оз. Ловозеро | оз. Сейдозеро | р. Иоканга |
| <i>Coregonus albula</i> | $\frac{15}{20}$ | 30 | $\frac{15}{33}$ | 15 | | | | | | | 25 | | $\frac{45}{125}$ | $\frac{15}{12}$ | $\frac{15}{35}$ | 15 | | | |
| <i>Coregonus lavaretus</i> | $\frac{33}{10}$ | 30 | $\frac{15}{31}$ | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | $\frac{15}{17}$ | 15 | $\frac{16}{465}$ | $\frac{60}{329}$ | $\frac{9}{27}$ | $\frac{15}{35}$ | 45 | 15 | 15 | |

*Под чертой – дополнительное вскрытие на *Triepnophorus crassus pl.*

КРАТКИЙ СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ПАРАЗИТОВ СИГОВЫХ РЫБ КОЛЬСКОГО СЕВЕРА

В настоящем разделе показана таксономия всех рангов паразитов, обнаруженных у сиговых рыб в исследуемом регионе. По каждому виду указаны хозяин, локализация, экологический статус, специфичность, распространение по водоемам региона и за его пределами. Приведены примеры по паразитам, вызывающим заболевания сиговых рыб.

Тип *Muxozoa* Grasse, 1970

Класс *Muxosporea* Bütschli, 1881

Отряд *Bivalvulea* Schulman, 1959

Семейство *Muxidiidae* Thélohan, 1892

Род *Muxidium* Bütschli, 1882

***Muxidium truttae* Léger, 1930**

Обнаружены споры в желчном пузыре у сига в оз. Пончозеро в бассейне р. Умба. Впервые указывается для водоемов Европейского Севера (Митенев, 1986). Бореальный предгорный вид. Для водоемов Ледовитоморской провинции, очевидно, исключительно редкий вид. Пока известен у лососей в водоемах Франции, бассейне Каспийского моря, прудовых хозяйствах Ленинградской области и у амурского сига (Донец, Шульман, 1984).

***Muxidium* sp.**

Вегетативные стадии неизвестны. Споры обнаружены в мочевом пузыре у сига в р. Поной. Был также отмечен у кумжи в оз. Сейдозеро (Митенев, 1986). Споры миндалевидной формы с глубоко исчерченными створками и тонким, четко выраженным валиком. На грушевидных полярных капсулах хорошо заметны крышечки. Длина спор 11.4-13.6, ширина 4.3-5.5, толщина 4.0, длина полярных капсул 2.8-4.3, их диаметр 1.9-2.6 мкм. По морфологическим признакам данный вид имеет сходство с *M. noble* Kopyalov, 1966 (из мочевого пузыря камчатского хариуса), но отличается от него более глубокой исчерченностью створок, несколько большими размерами полярных капсул. Обнаружение *Muxidium* sp. в зоне Субарктики позволяет отнести его к арктическому пресноводному комплексу.

Под *Zschokkella* Auerbach, 1910

***Zschokkella nova* Klokacewa, 1914**

Широкоспецифичный бореальный равнинный слизистый споровик, паразитирующий преимущественно у карповых и реже у других рыб (Донец, Шульман, 1984), обнаружен в желчном пузыре у ряпушки в Нижнетуломском водохранилище. Вегетативные стадии – округлой формы плазмодии и споры *Zsch. nova* – были отмечены у плотвы, язя, леща, окуня в водо-

емах Беломорского и Баренцевоморского бассейнов (Митенев, 1986, 1997; Митенев, Б.Шульман, 1999; Б.Шульман, 1989). В Европейском округе Ледовитоморской провинции *Zsch.nova*, помимо карповых, нередко встречается у лососевых рыб в водоемах Южной и Северной Карелии (Аникиева, Малахова, Иешко, 1983; Иешко, Малахова, Голицина, 1982; Пермяков, Румянцев, 1982; Румянцев, Иешко, 1997). Несомненно, этот паразит относится к эврибионтному виду, встречающемуся у рыб различных семейств и отрядов в водоемах южных и северных широт Европы. Однако, несмотря на глубокие исследования паразитофауны рыб в бассейнах рек Северная Двина, Мезень и Печора, *Zsch.nova* пока здесь не обнаружен.

Семейство *Sphaerosporidae* Davis, 1917

Род *Chloromyxum* Mingazzini, 1890

***Chloromyxum coregoni* Bauer, 1948**

Арктический пресноводный, специфичный для сиговых рыб паразит, иногда отмечался у корюшки и некоторых лососей (Донец, Шульман, 1984). Обнаружены споры в желчном пузыре у ряпушки в озерах Ковдозеро, Ловозеро и Серебрянском водохранилище, а также у сига в озерах Имандра, Ловозеро, Сейдозеро. Однако чаще встречается в низкотермальных водоемах Баренцевоморского бассейна (Митенев, Б.Шульман, Кузьмин, 1985; Митенев, 1986). В Европейском зоогеографическом округе *Ch.coregoni* известен у сиговых рыб Карелии (Аникиева, Малахова, Иешко, 1983; Румянцев, Иешко, 1997).

***Chloromyxum wardi* Kudo, 1919**

Обнаружен в желчном пузыре у сига в оз. Ковдозеро. Споры сферические, их диаметр 8.8-11.7 мкм. Полярные капсулы разновеликие. Длина больших полярных капсул 4.2-5.7, их диаметр 2.7-4.5 мкм. Весьма редко встречающийся паразит. Для водоемов Европы указывается впервые. Ранее *Ch.wardi* был отмечен только у нерки в водоемах Камчатки и Аляски (Коновалов, 1971) и отнесен к тихоокеанскому предгорному комплексу (Шульман, Донец, Ковалева, 1997). Однако обнаружение этого паразита у сига в приполярных экологических условиях позволяет считать его арктическим пресноводным видом (Митенев, 1997).

Семейство *Myxobolidae* Thélohan, 1892

Род *Henneguya* Thélohan, 1892

***Henneguya zschokkei* (Gurley, 1894)**

Цисты со спорами найдены у ряпушки в озерах Имандра, Ковдозеро, Ловозеро и у сига в озерах Ковдозеро, Колвицкое, Ловозеро, Сейдозеро, р.Печенга (Митенев, 1986). Отмечен также в бассейне р.Тулома (Бауер, 1946; Б.Шульман, 1983). Ранее был обнаружен в оз. Ковдозеро (Юнчис, 1966). Паразитирует главным образом у сиговых рыб. У ряпушки и сига известен для многих водоемов Карелии и Финляндии (Аникиева, Малахо-

ва, Иешко, 1983; Румянцев, Иешко, 1997; Levander, 1914; Järvi, 1920). Холодолюбивый арктический пресноводный вид, получивший широкое циркулярное распространение. Также известен для водоемов Рейнского и Невского округов Балтийской провинции (Шульман, Донец, Ковалева, 1997). Недавно *H.zschokkei* был обнаружен у ряпушки в оз. Виштынецкое Калининградской области (Нацаренус, 2002). Этот паразит может вызывать бугорковую болезнь лососевидных рыб. Еще в начале прошлого века в некоторых водоемах Финляндии была отмечена опухоловая болезнь ряпушки, вызванная *H.zschokkei* (Levander, 1914). При разрыве цист у рыбы появляются кровоточащие язвы, служащие воротами для вторичной инфекции (Донец, Шульман, 1984). В описании паразитофауны Великобритании и Ирландии (Kennedy, 1974), по-видимому, ошибочно *H.zschokkei* указывается для ельца, вместе с тем для сига показан *H.tegidiensis*, который, очевидно, следует отнести к *H.zshokkei*, специфичному паразиту главным образом сиговых рыб.

Тип *Ciliophora* Doflein, 1901

Класс *Suctorina* Claparède et Lachmann, 1858

Отряд *Trichophryida* Jankowski, 1979

Семейство *Trichophryidae* Bütschli, 1889

Род *Capriniana* Mazzarelli, 1906

***Capriniana piscium* (Bütschli, 1889) Jankowski, 1973**

Широкоспецифичный, бореальный равнинный палеоарктический паразит, встречается у рыб различных семейств и отрядов. По всей вероятности, распространен повсеместно в Голарктике. При массовом заражении рыб может нарушать эпителии жабр у молоди (Банина, 1984). В водоемах Кольского Севера отмечен у 13 видов рыб (Митенев, Б.Шульман, 1991; Митенев, 1998). У ряпушки на жабрах найден в озерах Имандра, Ковдозеро, Серебрянском водохранилище. У сига на жабрах обнаружен в озерах Имандра, Умбозеро и в р.Печа (бассейн р.Тулома). У рыб, инвазированных *C.piscium*, патологических изменений не выявлено.

Для сиговых рыб *C.piscium* известен в водоемах от Рейнского до Сибирского округов (Евланов, 1982; Пугачев, 1984; Румянцев, Иешко, 1997).

Класс *Peritricha* Stein, 1859

Отряд *Peritrichida* Stein, 1859

Подотряд *Mobilina* Kahl, 1933

Семейство *Trichodinidae* Claus, 1874

Род *Trichodina* Ehrenberg, 1830

***Trichodina pediculus* Ehrenberg, 1838**

Бореальный равнинный палеоарктический, широкоспецифичный эврибионтный паразит. Хозяевами являются рыбы различных семейств и отрядов. Распространен в Голарктической, переходной Амурской и Синоин-

дийской зоогеографических областях (Штейн, 1984). В Кольском регионе чаще встречается у окуня, реже – у голяна. У сига на жабрах был найден однажды в Верхнетуломском водохранилище. Для ряпушки и сига известен в Онежском озере, для сига – в р. Оланга (Аникиева, Малахова, Иешко, 1983; Румянцев, Иешко, 1997).

Protozoa incertae sedis

Род *Dermocystidium* Pérez, 1907

***Dermocystidium salmonis* Davis, 1947**

Округлые цисты со спорами найдены на жабрах сига в озерах Имандра, Колвицкое, Ловозеро, р.Печенга. Арктический пресноводный паразит, специфичный для сиговых рыб. Известен в бассейнах рек Анадырь, а также реках Камчатки, водоемах тихоокеанского побережья Америки (Шульман, 1984). По-видимому, может паразитировать на других лососевидных рыбах. Нами, помимо сига, был обнаружен на жабрах семги в бассейне р.Тулома (Митенев, Б.Шульман, 1999).

Тип *Plathelminthes* Schneider, 1873

Класс *Monogenea* (Van Beneden, 1858) Bychowsky, 1937

Отряд *Mazocraeidea* Bychowsky, 1957

Семейство *Discocotylidae* Price, 1936

Род *Discocotyle* Diesing, 1850

***Discocotyle sagittata* (Leuckart, 1842)**

Из 42 видов моногеней, известных у рыб Кольского Севера (Митенев, Б.Шульман, 1988а; Mitenev, 1989), лишь *Discocotyle sagittata* паразитирует у сиговых рыб. На жабрах ряпушки обнаружен в озерах Имандра, Ковдозеро, Колвицкое, Умбозеро, ранее был отмечен в оз.Нюдозеро (Маркевич, 1960). У сига найден в озерах Имандра, Ковдозеро, Колвицкое, Ловозеро, Умбозеро, в реках Печа (бассейн р.Тулома), Поной, Умба, в Верхнетуломском водохранилище. А.П.Маркевичем (1960) отмечены находки *D.sagittata* у сига в озерах Гремяха, Мончезеро, Мурдозеро, Нюдозеро. Широкоспецифичный лососевый, арктический пресноводный вид, распространен у сиговых рыб в водоемах Циркумполярной подобласти (Бауер, 1948а,б; Петрушевский, Мосевич, Щупаков, 1948; Пугачев, 1984; Екимова, 1976; Доровских, 1997б; Румянцев, Иешко, 1997), а также в озерах Карелии (Аникиева, Малахова, Иешко, 1983; Румянцев, Иешко, 1997) и Великобритании (Kennedy, 1974).

Класс *Cestoda* Rudolphi, 1808

Отряд *Pseudophyllidea* Carus, 1863

Семейство *Triaenophoridae* Loennberg, 1889

Род *Triaenophorus* Rudolphi, 1793

***Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781)**

Бореальный равнинный вид, распространен в ареале обыкновенной щуки. Плероцеркоидные стадии паразитируют у рыб различных семейств и отрядов (Дубинина, 1987). Для сиговых рыб этот паразит является редким исключением. Только однажды была обнаружена циста с плероцеркоидом на стенке плавательного пузыря у ряпушки в оз.Имандра (Митенев, 1993). Б.Е.Казаковым (1973) плероцеркоидная стадия *T.nodulosus* была отмечена у сига в Верхнетуломском водохранилище. Ранее плероцеркоид *T.nodulosus* был обнаружен в мышцах у сига в Северной Норвегии (Zschokke, 1904) и в сибирских реках Енисей и Лена (Бауер, 1948а,б). В Финляндии (Ботнический залив) *T.nodulosus* pl. был зарегистрирован у ряпушки (Valtonen, Julkinen, 1995), в Карелии – у сига (Аникиева, Малахова, Иешко, 1983).

На фазе плероцеркоида *T.nodulosus* – патогенный паразит, вызывающий гибель молоди рыб, особенно окуня, а в прудовых хозяйствах и при садковом выращивании – форели (Румянцев, 1982; Дубинина, 1987).

***Triaenophorus crassus* Forel, 1868**

Бореальный равнинный вид, распространен повсеместно в пределах ареала обыкновенной щуки и сиговых рыб, преимущественно в северных районах и средней полосе, реже в южных районах (Дубинина, 1987).

Плероцеркоиды *T.crassus* обнаружены в мышцах у ряпушки в озерах Ковдозеро, Колвицкое, в Верхнетуломском, Нижнетуломском и Серебрянском водохранилищах (Митенев, 1993). Б.Е.Казаковым (1973) был указан у ряпушки в озерах Вялозеро и Имандра. Относительно чаще встречаются плероцеркоиды *T.crassus* у сига в озерах Ковдозеро, Колвицкое, Ловозеро, Сейдозеро, Умбозеро, реках Печа (бассейн р.Тулома), Печенга, Поной, Умба, а также в Верхнетуломском, Нижнетуломском и Серебрянском водохранилищах. Б.Е.Казаковым (1973) *T.crassus* был найден у сига в озерах Вялозеро и Максим. Находки плероцеркоидов *T.crassus* широко известны для водоемов Сибири (Бауер, 1948а,б; Петрушевский, Мосевич, Щупаков, 1948), Южной и Северной Карелии (Аникиева, Малахова, Иешко, 1983; Румянцев, Иешко, 1997). У ряпушки этот паразит был отмечен в оз.Белое в бассейне р.Волга (Петрушевский, 1957). Вместе с тем, несмотря на приуроченность этого паразита к северным регионам, в естественных водоемах Кольского Севера он встречается реже и в незначительных количествах (Митенев, 1974, 1977, 1979; Б.Шульман, 1979). Однако зарегулирование стоков и создание здесь водохранилищ приводят к определенной перестройке паразитарных систем, одним из результатов которой является значительное увеличение численности *T.crassus* (Б.Шульман, 1979; Митенев, Б.Шульман, 1980, 1991; Митенев, Б.Шульман, Кузьмин, 1985; Митенев, 1992). Интерпретация имеющихся и вновь полученных материалов по эко-

логии *T. crassus* в водоемах с зарегулированным стоком представляет несомненный интерес (см. раздел «Эколого-фаунистический обзор...»).

Семейство *Amphicotyliidae* Ariola, 1899

Род *Eubothrium* Nybelin, 1922

***Eubothrium salvelini* Schrank, 1790**

Единственный вид из этого семейства был дважды обнаружен в кишечнике сига в озерах Имандра и Ковдозеро. Арктический пресноводный широкоспецифичный лососевидный паразит. Основной ареал вида – водоемы Ледовитоморской провинции. Однако в Карелии у ряпушки и сига найден не только в северной ее части, но и в Онежском и Ладожском озерах (Аникиева, Малахова, Иешко, 1983; Румянцев, Иешко, 1997). Более того, *E. salvelini* в первой половине XX в. был отмечен у сига в бассейне юго-западной части Балтийского моря (Zschokke, 1933).

Семейство *Diphyllobothriidae* Lühe, 1910

Род *Diphyllobothrium* Cobbold, 1858

***Diphyllobothrium dendriticum* (Nitzsch, 1824)**

Плероцеркоиды в капсулах обычно локализуются в почках, печени, гонадах, на мезентериях, стенках пищеварительного тракта, плавательном пузыре у лососевых рыб. Среди сиговых в водоемах Кольского Севера встречается в основном у сига в озерах Имандра, Ловозеро, Сейдозеро, Умбозеро, а также в Верхнетуломском и Нижнетуломском водохранилищах (Митенев, 1993). Б.Е.Казаковым (1973) был обнаружен у ряпушки в Верхнетуломском водохранилище. Арктический пресноводный вид. Известен у сиговых рыб Карелии (Аникиева, Малахова, Иешко, 1983; Румянцев, Иешко, 1997), в р.Печора (Екимова, 1971), водоемах Сибири (Пугачев, 1984) и Великобритании (Kennedy, 1974). Окончательные хозяева – рыбацкие птицы (чайки, крачки, поморники и др.), млекопитающие (кошка, песец), а также человек (Дубинина, 1987). У местного населения, употребляющего в пищу слабо соленую или мороженую рыбу (из лососевых), приобретенный *D. dendriticum* ошибочно принимается за лентеца широкого.

***Diphyllobothrium ditremum* (Creplin, 1825)**

Плероцеркоиды в капсулах локализуются в почках, печени, на стенках пищевода, желудка, мезентериях. Паразит чаще встречается у сиговых рыб. Окончательные хозяева – рыбацкие птицы. Арктический пресноводный вид, распространен преимущественно в водоемах северных районов. На Кольском Севере обнаружен у ряпушки в озерах Имандра, Ковдозеро, Колвицкое, Ловозеро, Умбозеро, р.Поной (оз.Лось-озеро), а также в Верхнетуломском, Нижнетуломском и Серебрянском водохранилищах (Митенев, 1993). Б.Е.Казаков (1973) отмечал находки *D. ditremum* у сига в озерах Вялозеро, Имандра, Максим, Сейдозеро и Верхнетуломском водо-

хранилище. Данный вид известен главным образом для водоемов Ледовитоморской провинции (Дубинина, 1987), однако широко встречается в озерах Южной Карелии (Аникиева, Малахова, Иешко, 1983; Румянцев, Иешко, 1997), а также в Ботническом заливе (Valtonen, Julkinen, 1995). Обнаруженные К.М.Левандером (Levander, 1914) цисты с плероцеркоидами на полостных органах ряпушки и сига в озерах Ниасъярви и Пухосъярви (бассейн Ботнического залива), названные *D.latum*, вполне возможно, были или *D.dendriticum*, или *D.ditremum*. *D.ditremum* отмечен и у сига в водоемах Великобритании (Kennedy, 1974).

Семейство *Cyathocephalidae* Nybelin, 1922

Род *Cyathocephalus* Kessler, 1868

***Cyathocephalus truncatus* (Pallas, 1781)**

Арктический пресноводный, специфичный для широкого круга лососевидных рыб. Локализуется в пилорических придатках, а также в кишечнике. Среди сиговых в водоемах Кольского Севера у ряпушки встречается редко, отмечены единичные находки в озерах Имандра, Ковдозеро, Колвицкое, Ловозеро. У сига, использующего в пищу амфипод, которые являются промежуточными хозяевами *C.truncatus*, этот паразит встречается гораздо чаще, был обнаружен в озерах Имандра, Ковдозеро, Колвицкое, Ловозеро, Умбозеро, в реках Печа, Печенга, Поной (Митенев, 1993). Б.Е.Казаковым (1973) был указан для сига в озерах Вялозеро и Максим. Вид распространен в пределах ареала лососевидных рыб от Кольского п-ова до Камчатки (Дубинина, 1987). Однако у сига *C.truncatus* указывается как для Северной, так и для Южной Карелии (Аникиева, Малахова, Иешко, 1983; Румянцев, Иешко, 1997).

Род *Diplocotyle* Krabbe, 1874

***Diplocotyle olrikii* Krabbe, 1874**

Морской паразит, в исследованном регионе отмечен у проходных лососей. Локализуется в кишечнике. У полупроходного сига обнаружен в приустьевой зоне рек Иоканга, Поной, Пялица, Умба (Митенев, 1993). У сиговых рыб *D.olrikii* был обнаружен в бассейне р.Лена (Бауер, 19486).

Отряд *Proteocephalidea* Mola, 1928

Семейство *Proteocephalidae* La Rue, 1911

Род *Proteocephalus* Weinland, 1858

***Proteocephalus exiguus* La Rue, 1911**

Арктический пресноводный вид, специфичный для широкого круга лососевидных рыб. У сиговых рыб Кольского Севера встречается почти повсеместно. Локализуется в пилорических придатках и кишечнике. У ряпушки обнаружен в озерах Имандра, Ковдозеро, Колвицкое, Ловозеро, Умбозеро, р.Понхой, а также в Туломских и Серебрянском водохранилищах. У сига найден в озерах Имандра, Ковдозеро, Колвицкое, Ловозеро,

Сейдозеро, Умбозеро, в реках Иоканга, Печа (бассейн р.Тулома), Печенга, Поной, Пялица, в Туломских и Серебрянском водохранилищах (Митенев, 1993). Известен у сига в озерах Вялозеро, Максим (Казаков, 1973), в оз.Мурдозеро (Маркевич, 1960). Широко распространен в Голарктической зоогеографической области; обнаружен у ряпушки в озерах Белое и Плещеево в бассейне р.Волга (Тирахов, 1998) и оз.Виштынецкое Калининградской области (Евланов, 1982), у сига и ряпушки известен во многих водоемах Карелии (Аникиева, Малахова, Иешко, 1983; Румянцев, Иешко, 1997) и Сибири (Бауер, 1948а,б; Петрушевский, Мосевич, Щупаков, 1948; Пугачев, 1984). Отмечены случаи заболевания молоди сига и пеляди в зарыбленных озерах юга Сибири (Альбетова, 1975).

Отряд *Tetraphyllidea* Beneden, 1849

Семейство *Phyllobothriidae* Braun, 1900

Scolex pleuronectis – сборная группа морских личиночных форм тетрафиллидей.

Личиночные формы *S.pleuronectis* – часто встречающиеся паразиты у проходных рыб в водоемах Кольского Севера. Локализация – кишечник. У полупроходного сига обнаружены личинки *S.pleuronectis* в устьях рек Иоканга, Поной, Умба. В паразитологической практике *S.pleuronectis* впервые был отмечен у сига в р.Поной (Митенев, Зубченко, 1975), позднее – у омуля в Печорском море (Карасев, Митенев, 1993).

Класс *Trematoda* Rudolphi, 1808

Отряд *Hemiurida* Skrjabin et Guschanskaja, 1956

Семейство *Hemiuridae* Lühe, 1901

Род *Hemiurus* Rudolphi, 1809

***Hemiurus levinseni* Odhner, 1905**

Морской паразит, исключительно редко встречается у проходных рыб в водоемах Кольского региона. Обнаружен в желудке у полупроходного сига в р.Пялица (Митенев, 1977). Широко распространен в Голарктике. В реки заносится проходными лососевидными рыбами. Зарегистрирован у щуки на Кольском п-ове в устье р.Поной (Митенев, 1979). В р.Печора *H.levinseni* отмечен у омуля (Екимова, 1971).

Семейство *Lecithochiriidae* Skrjabin et Guschanskaja, 1954

Род *Brachyphallus* Odhner, 1905

***Brachyphallus crenatus* (Rudolphi, 1802)**

Морской паразит, в реки заносится проходными лососями. Локализация – пищевод, желудок, кишечник. Обнаружен в желудке у полупроходного сига в р.Умба (Митенев, Б.Шульман, 19886). У проходных лососей широко распространен в водоемах Кольского Севера (Митенев, 1979).

Семейство *Halipegidae* Poche, 1925

Род *Derogenes* Lühe, 1900

***Derogenes varicus* (Müller, 1784)**

Морской паразит, известен у проходных лососей Кольского региона (Митенев, 1979). Обнаружен в желудке у полупроходного сига в реках Пялица и Умба (Митенев, 1977; Митенев, Б.Шульман, 1988б). В Белом море *D.varicus* был отмечен у сига в Кандалакшском и Онежском заливах (Шульман, Шульман-Альбова, 1953).

Семейство *Lecithasteridae* Skrjabin et Guschanskaja, 1954

Род *Lecithaster* Lühe, 1901

***Lecithaster gibbosus* (Rudolphi, 1802)**

Морской паразит, в реки заносится проходными лососями. В исследуемых реках Кольского Севера часто встречается у проходных лососей (Митенев, 1979). У сига в кишечнике однажды был отмечен в р.Пялица (Митенев, 1977). В Белом море отмечен у сига в Онежском заливе (Шульман, Шульман-Альбова, 1953), в Печоре – у ряпушки, нельмы и омуля (Екимова, 1971). В Сибирском округе *L.gibbosus* был обнаружен у ряпушки в р.Лена (Бауер, 1948б).

Отряд *Fasciolida* Skrjabin et Schulz, 1937

Семейство *Bunoderidae* Nicoll, 1914

Род *Crepidostomum* Braun, 1900

***Crepidostomum farionis* (Mueller, 1780)**

Арктический пресноводный паразит, специфичный для широкого круга лососевидных рыб. В водоемах Кольского Севера распространен повсеместно. Отмечены находки также у щуки и налима. Однако у ряпушки был обнаружен лишь однажды в оз.Имандра. У сига в пилорических придатках и кишечнике найден в озерах Имандра, Ковдозеро, Колвицкое, Ловозеро, Умбозеро, реках Иоканга, Печа (бассейн р.Туллома), Печенга, Поной, Умба, а также в Туломских и Серебрянском водохранилищах (Митенев, 1979). Б.Е.Казаковым (1973) *C.farionis* отмечен у сига в озерах Вялозеро, Максим, Сейдозеро. Широко распространенный паразит в водоемах Голарктики. У сиговых рыб встречается в водоемах Карелии, северо-восточной части Европейской России и Сибири (Бауер, 1948а,б; Екимова, 1971; Аникиева, Малахова, Иешко, 1983; Румянцев, Иешко, 1997; Доровских, 1997в).

***Crepidostomum metoecus* Braun, 1900**

Бореальный предгорный вид, чаще встречается в Кольском регионе у реофильных хозяев – форели, кумжи, хариуса, реже – у других лососеобразных рыб. Локализация – пилорические придатки, кишечник, желчный пузырь. У сига обнаружен в озерах Имандра, Ловозеро, в реках Иоканга, Печенга (Митенев, 1979). Однако распространен преимущественно у лососевых рыб в предгорных реках (Быховская-Павловская, Кулакова, 1987). У

сиговых рыб *S.metoeucus* известен в реках Печора (Екимова, 1971; Доровских, 1997в) и Анадырь (Пугачев, 1984).

Семейство *Gorgoderidae* Loos, 1899

Род *Phyllodistomum* Braun, 1899

***Phyllodistomum conostomum* (Olszen, 1876)**

Арктический пресноводный паразит, получил относительно широкое распространение в водоемах Кольского Севера. Основные хозяева – лососевидные рыбы. Локализация – почки, мочевого пузыря, мочеточники. У ряпушки обнаружен в озерах Имандра, Колвицкое, Ловозеро, Умбозеро (Митенев, 1979). Б.Е.Казаковым (1973) отмечен у ряпушки в Верхнетуломском водохранилище. У сига найден в озерах Имандра, Ковдозеро, Колвицкое, Ловозеро, Сейдозеро, Умбозеро, реках Иоканга, Печа (бассейн р.Тулома), Печенга, Поной, Умба, Верхнетуломском и Серебрянском водохранилищах (Митенев, 1979). Б.Е.Казаковым (1973) найден у сига в оз. Вялозеро, А.П.Маркевичем (1960) – у сига в оз.Мончеозеро. *Ph.conostomum* у сиговых рыб получил широкое распространение в водоемах Циркумполярной подобласти. Известен также в Невском округе (Аникиева, Малахова, Иешко, 1983; Румянцев, Иешко, 1997). Обнаружен у ряпушки в оз.Белое (Тирахов, 1998).

Семейство *Azygiidae* Odhner, 1911

Род *Azygia* Loos, 1899

***Azygia lucii* (Müller, 1776)**

Бореальный равнинный вид. Основным хозяином *A.lucii* служит щука, у других рыб он встречается реже (Быховская-Павловская, Кулакова, 1987). В водоемах Кольского Севера, помимо щуки, встречается у других рыб (Митенев, 1979). У сига в желудке однажды был найден в р.Понной (Митенев, Зубченко, 1975). Известен для сигов Карелии (Пермяков, Румянцев, 1982).

Семейство *Opoeoelidae* Ozaki, 1925

Род *Podocotyle* Dujardin, 1845

***Podocotyle atomon* (Rudolphi, 1802)**

Морской паразит, в пресные водоемы заносится проходными лососями. В Кольском регионе встречен только у горбуши. У сига в кишечнике обнаружен в реках Иоканга и Поной (Митенев, 1979). Ранее у сига был отмечен в Гридинской губе Белого моря (Шульман, Шульман-Альбова, 1953).

***Podocotyle reflexa* (Creplin, 1925)**

Исключительно редкий для Кольского Севера морской паразит. Лишь дважды был отмечен в кишечнике у сига в р.Пялица (Митенев, 1977).

Семейство *Diplostomidae* Poirier, 1886

Род *Diplostomum* Nordmann, 1832

***Diplostomum rutili* Razmaschkin, 1969**

Метацеркарии вида неопределенной экологической группы на Кольском Севере встречаются у всех пресноводных рыб. Локализация – хрусталик глаза. У ряпушки найден в озерах Имандра, Ловозеро, у сига – в озерах Имандра, Ковдозеро, Колвицкое, Ловозеро, Сейдозеро, Умбозеро, в реках Варзуга, Умба, а также в Серебрянском водохранилище (Митенев, 1994а). В водоемах Палеоарктики известен у рыб разных семейств и отрядов (Шигин, 1986).

***Diplostomum mergi* Dubois, 1932**

Вид неопределенной экологической группы, редко встречающийся в водоемах Кольского Севера. Метацеркарии *D.mergi* обнаружены у сига в реках Печа (бассейн р.Тулома), Умба и Верхнетуломском водохранилище (Митенев, 1994а). Метацеркарии *D.mergi* широко распространены в пресных водоемах всей Палеоарктики, хотя редко где входят в состав доминирующих видов рода *Diplostomum* (Шигин, 1986).

***Diplostomum helveticum* (Dubois, 1929)**

Вид неопределенной экологической группы, у рыб Кольского Севера встречается относительно редко. Метацеркарии паразита обнаружены в хрусталике глаза у ряпушки в оз.Умбозеро и у сига в озерах Ловозеро, Сейдозеро, реках Варзуга, Печенга, Поной (Митенев, 1994а). Распространен в Палеоарктике у рыб разных семейств и отрядов (Шигин, 1986). У сиговых рыб известен в водоемах Карелии (Румянцев, Иешко, 1997) и р.Северная Двина (Доровских, 1997в).

***Diplostomum paraspathaceum* Schigin, 1965**

Вид неопределенной экологической группы, очень редко встречается у рыб Заполярья. Метацеркарии *D.paraspathaceum* обнаружены в хрусталике глаза у сига в р.Пялица (Митенев, 1977). Вид широко распространен в водоемах СНГ у рыб разных семейств и отрядов (Шигин, 1986). У сиговых рыб в других регионах пока не отмечен.

***Diplostomum spathaceum* (Rudolphi, 1819)**

Вид неопределенной экологической группы, относительно редко встречается в водоемах Заполярья. У сига в хрусталике глаза отмечен только в р.Пялица (Митенев, 1997). Метацеркарии *D.spathaceum*, паразитирующие у рыб разных семейств и отрядов, широко распространены в водоемах СНГ (Шигин, 1986). У сиговых рыб широко распространен в водоемах Циркумполярной подобласти (Аникиева, Малахова, Иешко, 1983; Пугачев, 1984; Румянцев, Иешко, 1997; Доровских, 1997в). У ряпушки и сига отмечен в Волжском бассейне (Тирахов, 1998).

***Diplostomum pseudobaeri* Razmashkin, Andrejuk, 1978**

Вид неопределенной экологической группы. Широко распространен в водоемах Кольского региона, отмечен у большинства исследованных рыб (Митенев, 1994а). Локализация – стекловидное тело и пигментный эпителий глаза. У ряпушки обнаружен в озерах Имандра, Колвицкое, Ловозеро, Умбозеро, а также в Серебрянском водохранилище. У сига найден в озерах Имандра, Ковдозеро, Колвицкое, Ловозеро, Сейдозеро, Умбозеро, реках Печенга, Умба, Серебрянском водохранилище. Распространение *D.pseudobaeri* изучено пока недостаточно. Известен у сиговых рыб в водоемах Карелии (Румянцев, Иешко, 1997), Западной Сибири (Размашкин, Андреюк, 1978).

***Diplostomum volvens* Nordmann, 1832**

Вид неопределенной экологической группы. Локализация – стекловидное тело глаза. В водоемах Кольского Севера встречается относительно часто. Однако у ряпушки обнаружен только в оз.Ковдозеро. У сига найден в озерах Ковдозеро, Ловозеро, Умбозеро, реках Печа (бассейн р.Тулома), Умба, а также в Верхнетуломском и Нижнетуломском водохранилищах (Митенев, 1994а). Метациркулярии *D.volvens* распространены в водоемах Европы, Азии (в пределах Палеоарктики), Северной Америки у рыб различных семейств и отрядов (Шигин, 1986). У сиговых рыб известен также в Карелии (Румянцев, Иешко, 1997) и р.Печора (Доровских, 1997в).

Род *Tylodelphys* Diesing, 1850

***Tylodelphys clavata* (Nordmann, 1832)**

Бореальный равнинный вид. Локализуется в стекловидном теле и пигментном эпителии глаза. В исследуемом регионе встречается у рыб 11 видов (Митенев, 1994а). У ряпушки отмечен только в оз.Колвицкое, у сига – в оз.Имандра, реках Варзуга, Поной, Пялица. Метациркулярии *T.clavata* известны у многих видов рыб разных семейств и отрядов. Распространен повсеместно в Палеоарктике (Быховская-Павловская, Кулакова, 1987). У сиговых рыб известен также в Карелии (Румянцев, Иешко, 1997), реках Северная Двина, Печора (Доровских, 1997в) и Лена (Бауер, 1948б). *T.clavata* обнаружен у ряпушки в верховьях р.Волга (Тирахов, 1998).

Семейство *Strigeidae* Railliet, 1919

Род *Ichthyocotylurus* Szidat, 1925

***Ichthyocotylurus erraticus* (Rudolphi, 1809) Odening, 1969**

Арктический пресноводный паразит. В исследуемом регионе встречается повсеместно у лососевидных рыб (Митенев, 1994а). Метациркулярии *I.erraticus* локализуются в основном на сердце и почках, реже – на печени, плавательном пузыре и мезентериях. У ряпушки обнаружен в озерах Имандра, Ковдозеро, Колвицкое, Ловозеро, Умбозеро, р.Понной, Серебрян-

ском водохранилище. У сига найден в озерах Имандра, Ковдозеро, Колвицкое, Ловозеро, Сейдозеро, Умбозеро, реках Варзуга, Иоканга, Печа (бассейн р.Туллома), Печенга, Поной, Пялица, Умба, Туломских и Серебрянском водохранилище (Митенев, 1993). У сиговых рыб *I.erraticus* получил широкое распространение в Палеоарктике (Бауер, 1948а,б; Петрушевский, Мосевич, Щупаков, 1948; Екимова, 1976; Пугачев, 1984; Румянцев, Иешко, 1997; Доровских, 1997в; Kennedy, 1974; Valtonen, Julkunen, 1995). При высокой инвазии может вызывать гибель молоди сиговых рыб. Так, в августе 1999 г. была отмечена гибель молоди сига в оз.Кахозеро (бассейн р.Кола). Метациркуляриями *I.erraticus* были поражены сердце и почки рыбы. Интенсивность инвазии достигала 3000 экз.на рыбу. Гибель ряпушки от высокой инвазии *I.erraticus* известна в Польше (Orecka-Grabda, 1991).

Род *Apatemon* Szidat, 1928

***Apatemon annuligerum* (Nordmann, 1832) Odening, 1969**

Вид неопределенной экологической группы. В водоемах Кольского Севера отмечен у рыб разных видов (Митенев, 1994а). Метациркулярии *A.annuligerum* обнаружены в стекловидном теле и пигментном эпителии глаза у ряпушки в оз.Умбозеро и сига в озерах Ловозеро, Сейдозеро и р.Умба. У сиговых рыб *A.annuligerum* широкого распространения пока не получил, однако был отмечен у ряпушки в верховьях р.Волга (Тирахов, 1998) и у сига в р.Северная Двина (Доровских, 1997в).

Тип *Nemathelminthes* Schneider, 1866

Класс *Nematoda* Rudolphi, 1808

Отряд *Trichocephalida* Skrjabin et Schulz, 1928

Семейство *Capillariidae* Neveu-Lemaire, 1936

Род *Capillaria* Zeder, 1800

***Capillaria salvelini* Poljansky, 1952**

Бореальный предгорный вид, в исследованных водоемах Кольского региона встречается главным образом у лососевидных рыб (Митенев, 1997). Чаше локализуется в кишечнике, реже – в пищеводе и желудке. У ряпушки однажды был обнаружен в Серебрянском водохранилище. У сига найден в озерах Колвицкое, Ловозеро, реках Иоканга, Печа (бассейн р.Туллома), Поной, а также в Верхнетулломском водохранилище (Митенев, 1994б). У сиговых рыб *C.salvelini* широкого распространения не получил. Известен лишь у ряпушки и сига в Северной Карелии (Аникиева, Малахова, Иешко, 1983; Румянцев, Иешко, 1997) и Северо-Восточной Азии (Пугачев, 1984).

Отряд *Spirurida* Chitwood, 1933

Семейство *Rhabdochonidae* Skrjabin, 1946

Род *Rhabdochona* Railliet, 1916

***Rhabdochona denudata* (Dujardin, 1845)**

Бореальный равнинный вид, однако помимо щуки и окуня нередко встречается у лососевидных рыб в водоемах Кольского региона (Митенев, 1997). Локализация – кишечник. У сига обнаружен в озерах Колвицкое, Умбозеро, в реках Печа (бассейн р.Тулома), Поной и Верхнетуломском водохранилище. По-видимому, эврибионтный вид. По имеющимся сведениям, *Rh.denudata* широко распространен в Палеоарктике преимущественно у карповых рыб. У сиговых рыб известен в Карелии (Аникиева, Малахова, Иешко, 1983; Румянцев, Иешко, 1997), р.Мезень (Доровских, 1999) и р.Обь (Петрушевский, Мосевич, Щупаков, 1948).

Под *Cystidicola* Fischer, 1798

***Cystidicola farionis* Fischer, 1798**

Арктический пресноводный вид, отмечен у широкого круга лососевидных рыб в исследуемом регионе (Митенев, 1997). Локализуется исключительно в плавательном пузыре. У ряпушки найден в озерах Колвицкое, Ловозеро, р. Поной, Серебрянском водохранилище. У сига встречается значительно чаще и обнаружен в озерах Имандра, Ковдозеро, Колвицкое, Ловозеро, Умбозеро, реках Варзуга, Иоканга, Печа (бассейн р.Тулома), Печенга, Поной, Пялица, Умба, а также в Серебрянском водохранилище (Митенев, 1984). В Верхнетуломском водохранилище, о чем упоминалось выше (Б.Шульман, 1979), *C.farionis* однажды был отмечен только в устье р.Гирвас. В самом водохранилище в ходе многолетних наблюдений он ни разу не встречался, что свидетельствует об отсутствии здесь амфипод, которые служат промежуточными хозяевами данного паразита. Тем не менее в незарегулированных водоемах *C.farionis* встречается довольно часто. По-видимому, он широко распространен на Кольском Севере. У сига Б.Е.Казаковым (1973) *C.farionis* отмечался в озерах Вялозеро и Максим. У сиговых рыб паразит часто встречается в водоемах Карелии (Аникиева, Малахова, Иешко, 1983; Румянцев, Иешко, 1997), Сибири (Бауер, 1948а,б; Петрушевский, Мосевич, Щупаков, 1948), а также в реках Северная Двина и Печора (Екимова, 1971; Доровских, 1999).

Семейство *Ascarophididae* Trofimenko, 1967

Род *Cystidicoloides* Skinker, 1931

***Cystidicoloides tenuissima* (Zeder, 1800)**

Вид относится к бореальному предгорному фаунистическому комплексу. Локализуется в кишечнике у лососевидных рыб. В некоторых водоемах Кольского региона отмечены единичные находки *C.tenuissima* у плотвы и окуня (Митенев, 1997). Из корегонит обнаружен только у сига в р.Понхой (Митенев, Зубченко, 1975). Широко распространен в Голарктике. Однако для сиговых рыб, по-видимому, является редко встречающимся паразитом. Помимо Кольского п-ова, пока известен для сига р.Мезень (Доровских, 1999), озер Онежское и Пяозеро (Аникиева, Малахова, Иешко,

1983; Румянцев, Иешко, 1997) и некоторых водоемов Сибири (Пугачев, 1984).

Семейство *Desmidocercidae* Cram, 1926

Род *Desmidocercella* Yorke et Maplestone, 1926

***Desmidocercella numidica* Seurat, 1920 larva**

Вид неопределенной экологической группы, редко встречающийся в водоемах Заполярья. Личинки *D.numidica* однажды были обнаружены в стекловидном теле глаза у сига в оз.Ловозеро (Митенев, 1994б). Взрослые черви паразитируют у рыбоядных птиц, в условиях Кольского Севера, вероятно, ими являются чайки. Для сиговых рыб, очевидно, редкий вид. Помимо Кольского региона, был отмечен у ряпушки и сига в Карелии (Румянцев, Иешко, 1997).

Семейство *Camallanidae* Railliet et Henry, 1915

Род *Camallanus* Railliet et Henry, 1915

***Camallanus lacustris* (Zoega, 1776)**

Бореальный равнинный паразит, основными хозяевами которого в водоемах Кольского Севера служат главным образом окунь, щука, налим, реже другие рыбы (Митенев, 1997). Локализуется в пилорических придатках, кишечнике. У корегонит отмечен только у сига в оз.Ковдозеро (Митенев, 1994б). Б.Е.Казаковым (1973) также у сига был отмечен в оз.Вязозеро. В водоемах СНГ распространен повсеместно, кроме р.Амур (Определитель паразитов..., 1987). Среди сиговых рыб *C.lacustris* предпочитает главным образом сига, у которого отмечен в р.Северная Двина (Доровских, 1999), р.Обь (Петрушевский, Мосевич, Щупаков, 1948). Однако в Карелии, помимо сига, был обнаружен и у ряпушки (Аникиева, Малахова, Иешко, 1983; Румянцев, Иешко, 1997), а в верховьях р.Волга – только у ряпушки (Тирахов, 1998).

Семейство *Philometridae* Baylis et Daubney, 1926

Род *Philonema* Kuitunen – Ekbaum, 1933

***Philonema sibirica* (Bauer, 1946)**

Арктический пресноводный, специфичный сиговый паразит. Локализуется в полости тела рыб. Распространен в водоемах Сибири. Для водоемов Европейского Севера весьма редкий вид. До недавнего времени был известен только для Северной Карелии, где был обнаружен у ряпушки в оз.Куйто (Румянцев, 1965). Позднее Б.Е.Казаковым (1973) *Ph.sibirica* был отмечен у ряпушки и корюшки в оз.Имандра. У сиговых рыб *Ph.sibirica* в водоемах Сибири распространен от р.Обь до р.Колыма (Бауер, 1948а,б; Петрушевский, Мосевич, Щупаков, 1948; Трофименко, 1969).

Семейство *Cucullanidae* Cobbold, 1864

Род *Cucullanus* Müller, 1777

***Cucullanus truttiae* Fabricius, 1794**

Вид относится к арктическому пресноводному фаунистическому комплексу. Известен для широкого круга лососевидных рыб (Определитель паразитов..., 1987). Локализуется в кишечнике. В водоемах Кольского Севера встречается редко. У сига обнаружен в р.Поной и Нижнетуломском водохранилище (Митенев, 1994б). У сиговых рыб известен в Карелии (Румянцев, Иешко, 1997) и Северо-Восточной Азии (Пугачев, 1984). Однажды был обнаружен у сига в Онежском заливе Белого моря (Шульман, Шульман-Альбова, 1953).

Семейство *Haplonematidae* Sudaricov et Ryzhikov, 1952

Род *Haplonema* Ward et Magath, 1917

***Haplonema hamulatum* Moulton, 1931**

Арктический пресноводный паразит. В водоемах Кольского Севера чаще встречается у налима. Локализуется в пилорических придатках, кишечнике. У сига однажды был отмечен в р.Поной (Митенев, Зубченко, 1975). По-видимому, находка этого паразита у сига является случайной.

Отряд *Ascaridata* Skrjabin et Schulz, 1940

Семейство *Anisakidae* Skrjabin et Karokhin, 1945

Род *Pseudoterranova* Mozgovoy, 1950

***Pseudoterranova decipiens* (Krabbe, 1878) Gibson et Colin, 1982,**

larva

Морской паразит, очень редко встречается в водоемах Кольского Севера у проходных и полупроходных рыб. Однажды был обнаружен у сига в устье р.Поной (Митенев, 1994б). *P. decipiens* был обнаружен у полупроходного сига в Кандалакшском, Онежском и Двинском заливах Белого моря (Шульман, Шульман-Альбова, 1953).

Род *Raphidascaris* Railliet et Henry, 1915

***Raphidascaris acus* (Bloch, 1779)**

Бореальный равнинный паразит. Основной хозяин щука, однако кишечные формы паразита встречаются у рыб многих видов, ведущих хищный образ жизни. Нами неоднократно была отмечена кишечная форма *R. acus* у сига в оз.Ловозеро (Митенев, 1997; Митенев, Б.Шульман, 1999). Такой же характер локализации паразита был указан Б.Е.Казаковым (1973) у сига в оз.Ловозеро. Личиночные формы, локализирующиеся на полостных органах, являются характерными паразитами для всех рыб, обитающих в водоемах Кольского п-ова. У ряпушки найден в озерах Ковдозеро, Колвицкое, Ловозеро, а также в Верхнетуломском и Серебрянском водохранилищах. Личинки *R. acus* у сиговых рыб указаны Б.Е.Казаковым (1973) в озерах Вялозеро и Имандра. У сига личинки *R. acus* обнаружены в озерах Имандра, Ковдозеро, Колвицкое, Ловозеро, Сейдозеро, в реках Варзуга, Иоканга, Печа (бассейн р.Тулума), Печенга, Поной, Умба, Верхнетуломском и Серебрянском водохранилищах (Митенев, 1994б). У сиговых рыб

R. acus получил широкое распространение в Палеоарктике (Бауер, 1948а,б; Екимова, 1976; Аникиева, Малахова, Иешко, 1983; Пугачев, 1984; Румянцев, Иешко, 1997; Доровских, 1999).

Род *Hysterothylacium* Ward et Magath, 1917

***Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802)**

Морской паразит. У проходных рыб половозрелые черви встречаются в кишечнике, личинки – на полостных органах и мезентериях. Среди лососевидных рыб в водоемах Кольского региона обнаружены личинки *H. aduncum* у полупроходного сига в устьях рек Поной и Пялица (Митенев, 1977). В Белом море кишечные формы *H. aduncum* у полупроходного сига ранее были отмечены в Кандалакшском заливе, а личиночные формы – в Двинском заливе (Шульман, Шульман-Альбова, 1953).

Тип *Acanthocephales* (Rudolphi, 1808) Skrjabin et Schulz, 1931

Класс *Acanthocephala* Rudolphi, 1808

Отряд *Neoacanthocephala* Van Cleave, 1936

Семейство *Neoechinorhynchidae* Ward, 1918

Род *Neoechinorhynchus* Hamann, 1892

***Neoechinorhynchus rutili* (Müller, 1780)**

Бореальный равнинный вид. Локализуется в пилорических придатках, кишечнике. В Кольском регионе, помимо гольца, корюшки, ряпушки и колюшки трехиглой, встречается у рыб всех видов. Широкоспецифичный паразит. У сига обнаружен в оз.Ковдозеро, реках Печа (бассейн р.Тулома), Поной. Б.Е.Казаковым (1973) найден у сига в оз.Вялозеро. Помимо Кольского региона, в водоемах Европы *N. rutili* отмечен у сига пока лишь в р.Мезень (Доровских, 1999) и Ботническом заливе (Valtonen, 1979), однако наиболее широкое распространение получил у ряпушки и сига в водоемах Сибири (Бауер, 1948а,б; Петрушевский, Мосевич, Щупаков, 1948; Пугачев, 1984).

Скребень *N. rutili* известен для широкого круга пресноводных рыб в водоемах Голарктики. Потенциально опасный паразит. При массовом заражении рыб может вызвать повреждение слизистой кишечника (Определитель паразитов..., 1987).

Отряд *Palaecanthocephala* Meyer, 1931

Семейство *Echinorhynchidae* Cobbold, 1876

Род *Echinothynchus* Müller, 1776

***Echinothynchus gadi* Müller, 1776**

Морской паразит. Локализуется в кишечнике. В водоемы исследуемого региона заносится проходными лососевыми рыбами. Однако неоднократно был обнаружен у пресноводных рыб – кумжи, гольца (*Salvelinus*), корюшки, налима в оз.Имандра (Митенев, 1997; Паразиты рыб Экостровской..., 1998), у щуки и налима в р.Поной, у налима в р.Пялица (Митенев,

1977). Б.Е.Казаков (1973) отмечал *E.gadi* у сига и ряпушки в оз.Имандра. Следует полагать, что *E.gadi* адаптировался в пресных водоемах в результате заноса в них проходными лососями или сохранился как реликт от тресковых рыб при океанических трансгрессиях в послеледниковый период, используя при этом в своем жизненном цикле в качестве промежуточных хозяев пресноводных амфипод.

Обнаруженный нами *E.gadi* у полупроходного сига в устьях рек Поной, Пялица, Умба, по-видимому, относится к морской форме. В Белом море в Кандалакшском и Двинском заливах *E.gadi* отмечен у полупроходного сига (Шульман, Шульман-Альбова, 1953). В р.Печора *E.gadi* неоднократно был обнаружен у ряпушки (Екимова, 1976; Доровских, 1999), также у ряпушки известен в р.Енисей (Бауер, 1948а).

Под *Pseudoechinorhynchus Petrotschenko, 1956*

***Pseudoechinorhynchus borealis* (Linstow, 1901)**

Арктический пресноводный вид. В водоемах Кольского региона чаще встречается у налима. Локализуется в пилорических придатках, кишечнике. У сига в кишечнике однажды был обнаружен в р.Понной. Широко распространен в водоемах Циркумполярной подобласти и Балтийской провинции, паразит рыб разных семейств и отрядов (Бауер, Скрыбина, 1987). У сига также известен в водоемах Карелии (Аникиева, Малахова, Иешко, 1983; Румянцев, Иешко, 1997), в реках Енисей и Лена (Бауер, 1948а,б). У ряпушки *P.borealis* был отмечен в р.Енисей (Бауер, 1948а).

Под *Metechinorhynchus Petrotschenko, 1956*

***Metechinorhynchus salmonis* Müller, 1780**

Арктический пресноводный вид, паразитирует в кишечнике многих пресноводных и проходных рыб, преимущественно у лососевидных. В водоемах Кольского Севера встречается относительно часто. У сига обнаружен в озерах Имандра, Ковдозеро, Колвицкое, Умбозеро, реках Пялица, Умба. Б.Е.Казаковым (1973) отмечен у ряпушки в оз.Имандра, А.Б.Маркевичем (1960) – у ряпушки и сига в озерах Нюдозеро, Мончеозеро, Кунозеро, Гремяха, Пулозеро, Колозеро, Мурдозеро. Часто встречается у сиговых рыб в озерах Карелии (Аникиева, Малахова, Иешко, 1983; Румянцев, Иешко, 1997). Скребень *M.salmonis* распространен во всех водоемах северного склона Евразии – от бассейна Балтийского моря до Камчатки, а также в горных водоемах, где имеется промежуточный хозяин *Pontoporeia affinis*. Причиняет вред лососевым и сиговым, повреждая слизистую кишечника. При массовом заражении снижает коэффициент упитанности рыбы (Бауер, Никольская, 1957).

***Metechinorhynchus truttae* (Schrank, 1788)**

Арктический пресноводный паразит, локализуется в кишечнике. Весьма редкий для водоемов исследуемого региона. Лишь дважды был об-

наружен у сига в озерах Вялозеро и Максим (Казаков, 1973). У сиговых рыб чаще встречается в водоемах Сибири (Бауер, 1948а,б).

Род *Acanthocephalus* Koelrouther, 1771

***Acanthocephalus anguillae* (Müller, 1780)**

Широко распространенный вид в водоемах Средиземноморской подобласти и Европейского округа Циркумпольярной подобласти, за исключением р.Печора. Паразитирует преимущественно у карповых рыб (Бауер, Скрябина, 1987). Этот бореальный равнинный паразит ранее был отмечен у сига в озерах Имандра и Ковдозеро (Юнчис, 1966). Однако дальнейшими исследованиями находка *A.anguillae* не подтверждена. Тем более вызывает сомнение обнаружение этого, преимущественно карпового, относительно теплолюбивого скребня у сига. Известно, что в оз.Имандра теплолюбивые карповые рыбы если и обитали, то в историческом прошлом. Однако из рыб этого семейства в оз.Ковдозеро обитают плотва, язь и лещ, у которых *A.anguillae* нами отмечен не был. По-видимому, О.Н.Юнчис (1966) встретил *A.lucii*, который в водоемах Кольского региона паразитирует не только у щуки, но и у налима, окуня, плотвы, язья, леща и сига (Митенев, 1987, 1997). Тем не менее *A.anguillae* указывается у сига в водоемах Великобритании (Kennedy, 1974).

***Acanthocephalus lucii* (Müller, 1776)**

Бореальный равнинный, широкоспецифичный скребень был обнаружен в кишечнике у сига в оз.Ковдозеро. Однако для лососевидных рыб Кольского Севера, очевидно, редкий вид, хотя у других рыб, особенно карповых, встречается здесь чаще и в значительном количестве (Митенев, 1997; Митенев, Б.Шульман, 1999). У сига *A.lucii* известен в бассейне р.Печора (Екимова, 1976; Доровских, 1999), в водоемах Великобритании (Kennedy, 1974) и юго-западной части Балтики (Zschokke, 1933).

Тип *Annelida*

Класс *Hirudinea* Lamarck, 1818

Отряд *Rhynchobdellida* Blanchard, 1894

Семейство *Piscicolidae* Johnston, 1865

Род *Piscicola* Blainville, 1818

***Piscicola geometra* (Linneus, 1761)**

Бореальный равнинный вид. Паразитирует на рыбах разных семейств и отрядов. В водоемах Евразии, за исключением водоемов Камчатки и оз.Байкал, распространен повсеместно (Эпштейн, 1987). В исследованных водоемах Кольского региона встречается у рыб многих видов. Паразитирует на поверхности тела, нередко в ротовой полости. У сига обнаружен в озерах Ковдозеро, Ловозеро, р.Поной, Верхнетуломском водохранилище (Митенев, Шульман, 1999). Помимо Кольского региона, на Европейском Севере *P.geometra* отмечен у сига в Северной Карелии (Румянцев, Иешко,

1997) и р.Печора (Екимова, 1976). У сига и ряпушки обнаружен в верховьях р.Волга (Тирахов, 1998), а также у ряпушки в оз.Виштынецкое Калининградской области (Евланов, 1982).

Тип *Arthropoda*

Класс *Crustacea* Lamarck, 1801

Подкласс *Copepoda* Edwards, 1840

Семейство *Lernaeopodidae* Edwards, 1840

Род *Salmincola* Wilson, 1915

***Salmincola coregonorum* (Kessler, 1868)**

Арктический пресноводный сиговый паразит, весьма редкий для водоемов Кольского региона. Обнаружен на жаберных дугах и жаберных крышках у сига в оз.Ковдозеро и р.Поной (Митенев, Зубченко, 1975; Митенев, Б.Шульман, 1999). В Карелии иногда встречается у ряпушки и значительно чаще у сига (Аникиева, Малахова, Иешко, 1983; Румянцев, Иешко, 1997). В сибирских реках *S.coregonorum* известен у ряпушки и сига (Бауер, 1948а,б; Петрушевский, Мосевич, Щупаков, 1948).

***Salmincola extumescens* (Gadd, 1901)**

Арктический пресноводный паразит, специфичный для сиговых рыб. Известен в водоемах Евразии. В исследуемом регионе обнаружен у сига в оз.Имандра, в реках Варзуга, Иоканга, Поной, Печенга (Митенев, Б.Шульман, 1999). Локализуется *S.extumescens* на жаберных дугах и жаберных лепестках. Ранее был отмечен у сига в озерах Мончеозеро, Мурдозеро, Нюдозеро (Маркевич, 1960). У сига известен в водоемах Карелии (Аникиева, Малахова, Иешко, 1983; Румянцев, Иешко, 1997) и Сибири (Бауер, 1948б; Петрушевский, Мосевич, Щупаков, 1948).

***Salmincola extensus* (Kessler, 1868)**

Арктический пресноводный рачок, специфичный для сиговых рыб. Широко распространен в Голарктике (Гусев, Поддубная, Авдеева, 1987). В водоемах Кольского Севера обнаружен в озерах Имандра, Ковдозеро, Колвицкое, Ловозеро, Сейдозеро, Умбозеро, Верхнетуломском водохранилище (Митенев, Б.Шульман, 1999). Локализуется преимущественно на основании спинного и грудных плавников. А.П.Маркевичем (1960) был отмечен у сига в озерах Мурдозеро, Сейдозеро, Медвежье, Нюдозеро, р.Куна. У сига *S.extensus* был обнаружен в Усть-Двинье Белого моря (Шульман, Шульман-Альбова, 1953), а также в Пудском заливе западной части Балтийского моря (Rokicki, 1993). Известен у сига в Карелии (Аникиева, Малахова, Иешко, 1983; Румянцев, Иешко, 1997).

Подкласс *Branchiura* Thorell, 1864

Семейство *Argulidae* Müller, 1785

Род *Argulus* Müller, 1785

***Argulus foliaceus* (Linneus, 1758)**

Бореальный равнинный, относительно теплолюбивый паразит. На рыбах Кольского региона встречается редко. У сига был однажды отмечен в оз.Ковдозеро. Локализуется на поверхности тела и жабрах.

Считается одним из наиболее опасных для рыб паразитов. Будучи теплолюбивой формой, особенно интенсивно размножается в хорошо прогреваемых, слабо аэрируемых водоемах (Бауер, Мусселиус, Стрелков, 1981). У сига отмечен в оз.Онежское (Румянцев, Иешко, 1997), у ряпушки был обнаружен в оз.Виштынецкое Калининградской области (Евланов, 1982) и верховьях р.Волга (Тирахов, 1998).

Argulus coregoni Thorell, 1864

Арктический пресноводный вид, паразитирует на коже и жабрах многих пресноводных рыб, но в основном на лососевидных, в частности на сигах (Гусев, 1987). Для рыб Кольского региона – редкий паразит. Ранее был отмечен у сига в озерах Гремяха, Медвежье, Ньюдозеро (Маркевич, 1960). Нами однажды был отмечен у сига в оз.Имандра (Паразиты рыб Экостровской..., 1998). У сиговых рыб отмечен в Карелии (Румянцев, Иешко, 1997) и р.Печора (Екимова, 1971, 1976).

Несмотря на редкую встречаемость этого паразита в Заполярье, в августе 1991 г. была отмечена гибель ряпушки, инвазированной *A. coregoni* в оз.Ревдозеро, входящем в систему оз.Ловозеро. На погибшей ряпушке рачок отмечен не был, однако у живой рыбы интенсивность заражения достигала 77 экз. Общая длина рачка достигала 12 мм.

ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ПАРАЗИТОВ СИГОВЫХ РЫБ КОЛЬСКОГО СЕВЕРА

Паразитофауна ряпушки. В исследованных нами водоемах у ряпушки обнаружено 23 вида паразитов, относящихся к 7 классам: *Myxosporea* – 3, *Suctorina* – 1, *Monogenea* – 1, *Cestoda* – 5, *Trematoda* – 9, *Nematoda* – 3, *Hirudinea* – 1 (табл.2). К указанному в табл.2 таксономическому составу паразитов следует добавить отмеченные Б.Е.Казаковым (1973) *Diphyllbothrium dendriticum*, *Diphyllbothrium* sp. (*Cestoda*) у ряпушки в Верхнетуломском водохранилище; *Philonema sibirica* (*Nematoda*), *Echinorhynchus gadi* и *Metechinorhynchus salmonis* (*Acanthocephala*) у ряпушки в оз.Имандра. Скребень *M. salmonis* ранее был указан для ряпушки в ряде водоемов, относящихся к системе оз.Имандра (Маркевич, 1960). Также следует дополнить этот список рачком *Argulus coregoni* (*Crustacea*), обнаруженным нами при обследовании эпизоотии ряпушки в оз.Ревдозеро, вхо-

дящем в систему оз.Ловозеро. Таким образом, к настоящему времени в водоемах Кольского региона у ряпушки известно 29 видов паразитов.

Таблица 2
Паразитофауна ряпушки *Coregonus albula* в водоемах Кольского Севера

| Паразит | Беломорский бассейн | | | | | Баренцевоморский бассейн | | | |
|----------------------------|---------------------|--------------------|---------------------|---------------------|---------------------------|---------------------------|--------------------------|------------------------|--------------------|
| | оз. Ковдозеро | оз. Имандра | оз. Колвицкое | оз. Умбозро | р. Поной (оз. Лось-озеро) | Верхнетуломское водохр-ще | Нижнетуломское водохр-ще | Серебрянское водохр-ще | оз. Ловозеро |
| Zschokkella nova | | | | | | | <u>6,6*</u> + | | |
| Chloromyxum coregoni | <u>6,6</u> + | | | | | | | <u>20,0</u> + | <u>26,6</u> + |
| Henneguya zschokkei | <u>6,6</u> + | <u>3,3</u> + | | | | <u>11,1</u> + | | | <u>6,6</u> + |
| Capriniana piscium | <u>13,3</u> + | <u>13,3</u> + | | | | | | <u>26,6</u> + | |
| Discocotyle sagittata | <u>13,3</u> 0,5 | <u>26,6</u> 0,4 | <u>13,3</u> 0,1 | <u>26,6</u> 2,1 | | | | | |
| Triaenophorus nodulosus l. | | <u>3,3</u> 0,03 | | | | | | | |
| T.crassus l. | <u>14,3</u> 0,1 | | <u>9,1</u> 0,2 | | | <u>15,9</u> 0,2 | <u>37,0</u> 0,3 | <u>20,0</u> 0,2 | |
| Diphyllobothrium ditremum | <u>13,3</u> 0,1 | <u>33,3</u> 0,5 | <u>73,3</u> 1,2 | <u>66,6</u> 2,1 | <u>80,0</u> 4,2 | <u>35,5</u> 0,6 | <u>33,3</u> 0,5 | <u>40,0</u> 1,6 | <u>13,3</u> 0,1 |
| D.dendriticum | | | | | | + | | | |
| Diphyllobothrium sp. | | | | | | + | | | |
| Cyathocephalus truncatus | <u>6,6</u> 0,1 | <u>16,6</u> 0,7 | <u>6,6</u> 0,1 | | | | | | <u>6,6</u> 0,2 |
| Proteocephalus exiguus | <u>46,6</u> 1,6 | <u>53,3</u> 2,3 | <u>73,3</u> 10,5 | <u>86,6</u> 52,4 | <u>8,0</u> 0,1 | <u>46,7</u> 5,9 | <u>73,3</u> 9,1 | <u>80,0</u> 6,3 | <u>86,6</u> 4,7 |
| Crepidostomum farionis | | <u>3,3</u> 0,1 | | | | | | | |
| Phyllodistomum conostomum | | <u>20,0</u> 0,4 | <u>26,6</u> 0,6 | <u>6,6</u> 0,1 | | | | | <u>60,0</u> 2,3 |
| Diplostomum rutili | | <u>40,0</u> 0,7 | | | | | | | <u>60,0</u> 4,1 |
| D.helveticum | | | | <u>20,0</u> 0,5 | | | | | |

| Паразит | Беломорский бассейн | | | | | Баренцевоморский бассейн | | | |
|-----------------------------------|---------------------|---------------------|--------------------|---------------------|---------------------------|-------------------------------|------------------------------|----------------------------|---------------------|
| | оз. Ковдозеро | оз. Имандра | оз. Колвицкое | оз. Умбозро | р. Поной (оз. Лось-озеро) | Верхнетуломское водохранилище | Нижнетуломское водохранилище | Серебрянское водохранилище | оз. Ловозеро |
| <i>D.pseudobaeri</i> | | <u>93,3</u> 41,4 | <u>73,3</u> 4,1 | <u>93,3</u> 10,0 | | | | <u>13,3</u> 0,5 | <u>93,3</u> 44,8 |
| <i>D.volvens</i> | <u>46,6</u> 1,5 | | | | | | | | |
| <i>Tylodelphys clavata</i> | | | <u>13,3</u> 0,1 | | | | | | |
| <i>Ichthyocotylurus erraticus</i> | <u>6,6</u> 0,1 | <u>90,0</u> 11,5 | <u>13,3</u> 0,1 | <u>60,0</u> 3,6 | <u>100</u> 138,2 | | | <u>13,3</u> 0,2 | <u>93,3</u> 17,5 |
| <i>Apatemon annuligerum</i> | | | | <u>6,6</u> 0,1 | | | | | |
| <i>Capillaria salvelini</i> | | | | | | | | <u>6,6</u> 0,1 | |
| <i>Cystidicola farionis</i> | | | <u>6,6</u> 0,1 | | <u>28,0</u> 0,6 | | | <u>26,6</u> 0,8 | <u>6,6</u> 0,1 |
| <i>Philonema sibirica</i> | | + | | | | | | | |
| <i>Raphidascaris acus</i> l. | <u>13,3</u> 0,1 | | <u>6,6</u> 0,1 | | | <u>22,0</u> 0,2 | | <u>33,3</u> 3,5 | <u>60,0</u> 1,5 |
| <i>Echinorhynchus gadi</i> | | + | | | | | | | |
| <i>Metechinorhynchus salmonis</i> | | + | | | | | | | |
| <i>Piscicola geometra</i> | | | | <u>6,6</u> 0,1 | | | | | |
| <i>Argulus coregoni</i> | | | | | | | | | <u>100</u> 11,0 |

Примечание. Здесь и в табл.3 над чертой – экстенсивность инвазии (%), под чертой – индекс обилия. Звездочкой указана находка паразита по данным Б.Е.Казакова (1973).

Небольшая группа (7 видов, т.е. 24,1 %) представлена паразитами с прямым циклом развития: *Zschokkella nova*, *Chloromyxum coregoni*, *Henneguya zschokkei*, *Capriniana piscium*, *Discocotyle sagittata*, *Piscicola geometra*, *Argulus coregoni*. Все они встречаются относительно редко и в незначительных количествах. Однако следует отметить, что некоторые из них являются потенциально опасными для рыбы. К ним относятся слизистые споровики: *Ch.coregoni*, паразитирующий в желчном пузыре, а также

H.zschokkei, паразитирующий в мышечной ткани рыб. При изменении экологических условий в водоеме слизистые споровики этих видов могут вызывать серьезные заболевания рыбы. Ярким примером служит также рачок *A.coregoni*, который иногда встречается только у сига, а у ряпушки ни разу отмечен не был. Однако в небольшом оз.Ревдозеро (система оз.Ловозеро) в результате нарушения экологического равновесия в биоценозе данного водоема произошла массовая гибель рыбы от высокой инвазии ее *A.coregoni*.

Повсеместно распространенный в регионе у лососевых рыб *D.sagittata* у ряпушки был обнаружен лишь в озерах, относящихся к Беломорскому бассейну. Он также может представлять опасность для лососевых рыб. Известны случаи заболевания и гибели форели, пораженной *D.sagittata*. При сильном заражении жабры у рыбы бледнеют, покрываются слизью, кровоточащими язвами и в результате разрушаются, в сердце наблюдается жировое перерождение (Ихтиопатология..., 1977).

Абсолютное большинство паразитов ряпушки (75,9 %) представлено видами со сложным циклом развития. К ним относятся цестоды – 5 видов, трематоды – 9, нематоды – 3 (см.табл.2). Этот список следует дополнить 2 видами цестод, 2 видами скребней и 1 видом нематоды, ранее отмеченными Б.Е.Казаковым (1973) и А.П.Маркевичем (1960). Цестоды *Triaenophorus nodulosus*, *T.crassus*, *Diphyllobothrium ditremum* (и другие виды рода *Diphyllobothrium*), *Proteocephalus exiguus*, промежуточными хозяевами которых служат веслоногие рачки *Copepoda*, указывают на то, что ряпушка питается преимущественно зоопланктоном. О пелагическом образе жизни этой рыбы свидетельствует и наличие миксоспоридий *Zsch.nova*, *Ch.coregoni*, *H.zschokkei* с медленно опускающимися спорами, которые заглатываются рыбой в толще воды. Там же ряпушка заглатывает и свободноплавающих церкарий трематоды *Phyllodistomum conostomum*. Однако иногда встречающиеся цестода *Cyathocephalus truncatus*, нематода *Cystidicola farionis* и упомянутые другими авторами *E.gadi* и *M.salmonis*, промежуточными хозяевами которых являются бокоплавцы, указывают на то что ряпушка нередко использует в пищу бентосные животные организмы. Среди бентосных, помимо бокоплавцов, рацион ряпушки составляют личинки поденок, ручейников и другие организмы, через которые ряпушка заражается трематодой *Crepidostomum farionis* и нематодой *Raphidascaris acus* l. Отмеченный один случай заражения ряпушки нематодой *Capillaria salvelini* свидетельствует об использовании рыбой в пищу олигохет, которые являются промежуточными хозяевами этого паразита. Не исключено, что ряпушка приобретает личинок *R.acus* при поедании не только бентосных насекомых, но и олигохет. Значительная часть трематод, обнаруженных у ряпушки, представлена метацеркариями рода *Diplostomum*, а также *Tylodelphys clavata*, *Ichthyocotylurus erraticus* и *Apatemon annuligerum*, про-

межуточными хозяевами которых служат брюхоногие моллюски. Заражение этими паразитами происходит путем активного проникновения церкарий в тело рыбы, где они локализуются в различных органах и тканях в зависимости от систематического положения таксона. Окончательными хозяевами этих паразитов являются рыбоядные птицы. Данная группа паразитов на стадии метацеркарий может представлять большую опасность для молоди рыб (Ихтиопатология..., 1977). В нашей практике был отмечен случай гибели сига, пораженного метацеркарией *I.erraticus*, что будет дополнительно отмечено при анализе паразитофауны рыбы этого вида.

В распределении паразитов ряпушки по водоемам исследуемого региона проявляется сильно выраженная гетерогенность. Абсолютное большинство видов не получило повсеместного распространения по региону. Лишь цестоды *P.exiguus* и *D.ditremum* встречаются во всех исследованных водоемах. Относительно часто встречается также метацеркария трематоды *I.erraticus* (см. табл.2). Более насыщена паразитофауна ряпушки в озерах Ковдозеро, Имандра, Колвицкое, Умбозеро, Ловозеро. В этих водоемах встречается большая часть паразитов с прямым циклом развития (*Ch.coregoni*, *H.zschokkei*, *C.piscium*, *D.sagittata*, *P.geometra*), паразитов, которыми ряпушка заражается, питаясь зоопланктоном (*T.nodulosus*, *T.crassus*, *P.exiguus*, *D.ditremum*), амфиподами (*C.truncatus*, *Cystidicola farionis*) и другими бентосными организмами (*Crepidostomum farionis*, *R.acus*), а также метацеркарии трематод (*D.rutili*, *D.helveticum*, *D.pseudobaeri*, *D.volvens*, *T.clavata*, *I.erraticus*), промежуточными хозяевами которых также являются бентосные организмы – брюхоногие моллюски. Совершенно иная картина наблюдается в водохранилищах. Например, в Туломских водохранилищах ряпушка заражена только 2 видами с прямым циклом развития (*Zsch.nova*, *H.zschokkei*) и 1 видом (*R.acus*), которым ряпушка заражается, питаясь личинками насекомых. Здесь, как и в Серебрянском водохранилище, основными представителями фауны паразитов являются *T.crassus*, *P.exiguus*, *D.ditremum*, которыми ряпушка заражается исключительно при питании копеподной группой зоопланктона. В Туломских водохранилищах вовсе не отмечены паразиты, развитие которых связано с амфиподной группой бентоса, и только в Серебрянском водохранилище обнаружены нематоды *C.farionis* и *R.acus*, приобретаемые ряпушкой при питании амфиподами и личинками насекомых соответственно. В р.Поной почти на всем ее протяжении ряпушка не встречается. Обитает она лишь на верхнем участке бассейна в небольшом оз.Лось-озеро, в котором обнаружено только 4 вида паразитов: *P.exiguus*, *I.erraticus*, *D.ditremum*, *Cystidicola farionis*. Наличие цестод *P.exiguus*, *D.ditremum* и нематоды *C.farionis* указывает на смешанный характер питания ряпушки, т.е. питание копеподной группой зоопланктона и амфиподной группой бентоса. Таким об-

разом, таксономический состав паразитов и зараженность ими ряпушки в большой степени обусловлены гидрологическим режимом водоемов (озеро, водохранилище, речная система) и наличием в их биоценозах связующих компонентов в системе «паразит-хозяин».

Паразитофауна сига. В исследованных нами водоемах Кольского региона у сига обнаружено 58 видов паразитов, относящихся к 10 классам и группе простейших неопределенного положения: *Myxosporea* – 5, *Suctorio* – 1, *Peritricha* – 1, *Protozoa incertae sedis* – 1, *Monogenea* – 1, *Cestoda* – 7, *Trematoda* – 20, *Nematoda* – 11, *Acanthocephala* – 5, *Hirudinea* – 1, *Crustacea* – 5 (табл.3). Указанный в табл.3 таксономический состав паразитов сига следует дополнить отмеченными Б.Е.Казаковым (1973) *Triaenophorus nodulosus* (*Cestoda*) в Верхнетуломском водохранилище; *Diphyllobothrium ditremum* (*Cestoda*) в озерах Вялозеро, Имандра, Максим, Сейдозеро и Верхнетуломском водохранилище, *Metechinothynchus truttae* (*Acanthocephala*) в озерах Вялозеро, Максим, а также отмеченным О.Н.Юнчисом (1966) *Acanthocephalus anguillae* (*Acanthocephala*) в озерах Ковдозеро и Имандра. Таким образом, к настоящему времени в водоемах Кольского региона у сига известно 62 вида паразитов, из них 15 (24,2 %) относятся к паразитам с прямым циклом развития: миксоспоридии – 5, инфузории – 2 и простейшие неопределенного положения – 1, моногенеи – 1, пиявки – 1, ракообразные – 5. Миксоспоридии и, по-видимому, простейшие неопределенного положения инвазируют рыб при пассивном заглатывании ими спор во время питания зоопланктоном или зообентосом. Однако, учитывая, что отмеченные у сига миксоспоридии имеют медленно опускающиеся споры, можно предположить, что рыба заглатывает их в толще воды. Все 5 видов слизистых споровиков и *Dermocystidium salmonis* относятся к холодолюбивым паразитам, специфичным для лососевых рыб. Остальные виды паразитов с прямым циклом развития относятся к «активным» формам, т.е. инвазируют рыбу при активном ее поиске. Среди них моногенея *Discocotyle sagittata* относится к широкоспецифичному лососевому паразиту, а ракообразные (*Salmincola coregonorum*, *S.extumescens*, *S.extensus*, *A.coregoni*) паразитируют у сиговых рыб. Такие, как инфузории *Capriniana piscium*, *Trichodina pediculus*, пиявка *Piscicola geometra* и рачок *Argulus foliaceus*, являются паразитами рыб различных семейств и отрядов.

Абсолютное большинство видов – 47 (75,8 %) относится к паразитам со сложным циклом развития, из них 2 вида (*Phyllodistomum conostomum*, *Azygia lucii*) инвазируют рыбу при заглатывании ею свободноплавающих церкарий, 10 видов (7 видов рода *Diplostomum*, а также метацеркарии *Tyloodelphys clavata*, *Ichthyocotylurus erraticus*, *Apatemon annuligerum*) инвазируют рыбу при активном проникновении церкарий в ее тело. Промежуточными хозяевами перечисленных видов являются брюхоногие моллюски.

Отмечены единичные находки нематод *Desmidocercella numidica* и *Cucullanus truttae*, заражение сига которыми могло произойти путем заглатывания свободноплавающих личинок. Хотя *C. truttae* сиг мог заразиться, питаясь личинками миноги, которая является облигатным промежуточным хозяином этого паразита.

Значительная часть паразитов относится к морским видам, которые были обнаружены у полупроходного сига, обитающего в низовьях рек и нагуливающегося в море. Часть этих паразитов сиг приобретает, питаясь морскими веслоногими и другими рачками, выполняющими роль промежуточных хозяев некоторых цестод (сборная личиночная группа *Scolex pleuronectis*), трематод (*Hemiurus levinseni*, *Brachyphallus crenatus*, *Dero-genes varicus*, *Lecithaster gibbosus*) и нематод (*Pseudoterranova decipiens*, *Hysterothylacium aduncum*). У полупроходного сига были отмечены и такие паразиты, как цестода *Diplocotyle olrikii*, трематоды *Podocotyle atomon*, *P. reflexa* и скребень *Echinorhynchus gadi*, промежуточными хозяевами которых служат главным образом морские бокоплавы.

Сиг, обитающий в водоемах Кольского региона, в отличие от ряпушки сильно тяготеет к бентофагии. Однако паразитологические данные нередко указывают на питание его зоопланктоном. Например, наличие таких паразитов, как цестоды *Triaenophorus crassus*, *T. nodulosus*, *Proteocephalus exiguus*, *Eubothrium salvelini*, *Diphyllobothrium dendriticum*, *D. ditremum* и нематода *Camallanus lacustris*, свидетельствует о питании сига преимущественно копеподной группой зоопланктона. Бентосный рацион сига весьма разнообразен. В него входят личинки и взрослые формы различных насекомых, олигохеты, мизиды, изоподы, амфиподы и другие бентосные организмы. Наличие таких паразитов, как цестода *Cyathocephalus truncatus*, нематода *Cystidicola farionis*, скребни *Metechinorhynchus salmonis*, *M. truttae*, *Pseudoechinorhynchus borealis*, свидетельствует о питании сига амфиподной группой бентоса. У трематод *Crepidostomum farionis* и *S. metoecus* промежуточными хозяевами являются амфиподы рода *Gamma-rus* и личинки *Ephemera*, которые также составляют рацион сига. Поедая олигохет, сиг заражается нематодами *Capillaria salvelini* и личиночными формами *Raphidascaris acus*. Отмеченный случай инвазии сига кишечной формой *R. acus* указывает на питание его личинками стрекоз, ручейников или рыбой, которые являются вторыми промежуточными хозяевами этого паразита. Поденки и другие личинки насекомых, входящие в рацион сига, способствуют приобретению им нематод *Cystidicoloides tenuissima* и *Rhabdochona denudata*. Даже водяной ослик не является исключением в питании сига, о чем свидетельствуют находки у него скребней рода *Acanthocephalus*. Цикл развития обнаруженной у сига нематоды *Haplonema hamulatum* пока не изучен. Возможно, как указывает В.Я. Трофименко (1974),

первыми промежуточными хозяевами служат личинки насекомых *Diptera*, *Ephemeroptera*, а вторыми – мирные рыбы.

В отличие от ряпушки, которая обитает в озерах и водохранилищах, сиг встречается во всех пресноводных бассейнах Кольского региона. При этом, помимо озер и водохранилищ, в которых обитает жилой сиг, в реках обитают пресноводная и полупроходная его формы. Большое разнообразие водоемов по гидрологическому режиму и климатическим условиям, эколого-трофические различия водных биоценозов, неоднородность связующих компонентов в системе «паразит-хозяин» и ряд других факторов обусловили значительную мозаичность в распределении паразитов сига в исследованном регионе. Среди паразитов с прямым циклом развития далеко не во всех водоемах встречаются паразитические простейшие. Как видно из табл.3, относительно большее их количество наблюдается в озерах и Туломских водохранилищах. Однако зараженность сига в них незначительна. Лишь *Henneguya zschokkei* и *Chloromyxum coregoni* несколько чаще встречаются в Верхнетуломском водохранилище и оз.Сейдозеро соответственно. Что касается простейших паразитов у полупроходного сига, обитающего в устьях рек Умба, Варзуга, Пялица, Поной и Иоканга, то они не обнаружены. Очевидно, стеногалинные пресноводные миксоспоридии, инфузории и *Dermocystidium salmonis* не могли адаптироваться к условиям приустьевой зоны рек. И только в верхнем участке р.Понной и в р.Печенга, где не встречается полупроходной сиг, обнаружены 2 вида миксоспоридий и *Dermocystidium salmonis*. Моногенея *Discocotyle sagittata* приурочена в основном к озерам Ковдозеро, Имандра, Колвицкое, Умбозеро, Вулиявр (верхний участок р.Понной), Печозеро (р.Печа), Ловозеро. Обнаружение у полупроходного сига *D.sagittata* в устьях рек Умба и Поной свидетельствует о его эвригалинности. К паразитам с прямым циклом развития относятся также пиявка *Piscicola geometra*, отмеченная единичными находками у сига в некоторых водоемах, и ракообразные, в большинстве своем не получившие широкого распространения. Лишь *Salmincola extensus* чаще встречается в ряде озер региона.

Доминирующими у сига в водоемах Кольского Севера являются паразиты со сложным циклом развития. Среди них из 7 видов цестод относительно широкое распространение получили только *Triaenophorus crassus*, *Cyathocephalus truncatus* и *Proteocephalus exiguus*. Наиболее благоприятные условия для развития высокой численности цестоды *T.crassus* сложились в созданных водохранилищах. Достаточно высокая зараженность сига плероцеркоидами *T.crassus* наблюдается в Верхнетуломском водохранилище. Очаг триэнофороза, возникший здесь в 70-е годы XX в. в результате зарегулирования стока верхнего участка р.Тулома и приведший к глобальным экологическим изменениям водного биоценоза, сохраняется до на-

стоящего времени (см. ниже). Следует отметить, что этот паразит является малочисленным в водоемах исследуемого региона. Он не был отмечен у сига в оз.Имандра, хотя у щуки (окончательный хозяин) иногда здесь встречается (Митенев, 1998). Однако в реках Варзуга, Пялица, Поной, Иоканга *T.crassus* вовсе не был обнаружен. Редким исключением он оказался в озерах Ковдозеро, Колвицкое, Умбозеро, Ловозеро и реках Печенга и Печа (см. табл.3). Таким образом, при сохранении экологического равновесия в водных биоценозах сохраняется и равновесие в системе «паразит-хозяин». При нарушении этого равновесия, которое чаще носит антропогенный характер, возникают сукцессионные процессы, приводящие к различным паразитарным инвазиям.

Цестода *Cyathocephalus truncatus* приурочена к водоемам, в которых в достаточном количестве обитают амфиподы рода *Gammarus*. В водохранилищах этот паразит не встречается из-за полного отсутствия в них амфиподной группы бентоса. Несмотря на относительно высокую зараженность сига *C.truncatus*, патологических изменений в пищеварительной системе у рыб не отмечено. Почти повсеместно (за исключением р.Варзуга и нижнего участка р.Поней) обитает цестода *Proteocephalus exiguus*. Наиболее сильная зараженность сига этим паразитом отмечена в озерах и водохранилищах, в которых богаче представлена копеподная группа зооплankтона, служащая промежуточным хозяином этого паразита. Остальные виды цестод у сига встречаются весьма редко: лососевый *Eubothrium salvelini* был отмечен только в озерах Ковдозеро и Имандра, а *Diphyllobothrium dendriticum*, широко распространенный у лососевых рыб, у сига встречается относительно редко. Морские цестоды *Diplocotyle olrikii* и сборная группа личиночных форм *Scolex pleuronectis* были обнаружены у полупроходного сига в некоторых реках.

Из 20 видов трематод у сига повсеместно распространенными оказались метацеркарии *Ichthyocotylurus erraticus*, несколько уступают диплостомумы *Diplostomum rutili*, *D.pseudobaeri*, относительно реже встречаются *D.volvens* и *Tylodelphys clavata*. Остальные представители этой группы паразитов отмечены у сига лишь в отдельных водоемах. Особое внимание из всех метацеркарий заслуживает *I.erraticus*. Почти во всех исследованных водоемах отмечена высокая зараженность этим паразитом. Лишь в оз.Ковдозеро, Верхнетуломском и Серебрянском водохранилищах сиг был слабо заражен *I.erraticus*. В оз.Имандра, например, зараженность сига достигала 6000 паразитов на рыбу и более (Паразиты рыб Экостровской..., 1998). Средняя зараженность (индекс обилия) составляла 1824,7 паразита на исследованную рыбу (см. табл.3). В оз. Имандра, как в Восточной губе, так и в Уполокше (южная часть озера), несмотря на высокую интенсивность инвазии сига (сердце, почки, плавательный пузырь иногда были

усеяны цистами с личинками метацеркарий *I.erraticus*), гибели рыбы не наблюдалось. Однако высокая инвазия этим паразитом молоди сига может привести к летальному исходу. Например, в 1999 г. в оз.Кахозеро (бассейн р.Кола) от сильного поражения метацеркариями сердца и почек (до 3000 паразитов на рыбу) была зарегистрирована массовая гибель молоди сига. Среди трематод-марит только *Crepidostomum farionis* и *Phyllodistomum conostomum* (пресноводные паразиты) получили широкое распространение в регионе. К пресноводным маритам также относятся *C.metoecus* и *Azygia lucii*. Однако встречаемость их у сига является редким исключением. Эти пресноводные виды не были обнаружены у полупроходного сига на приустьевых участках рек. Напротив, в реках Умба, Пялица, Поной и Иоканга у полупроходного сига были обнаружены морские трематоды (*Hemiurus levinseni*, *Brachyphallus crenatus*, *Derogenes varicus*, *Lecithaster gibbosus*, *Podocotyle atomon*, *P.reflexa*).

Нематоды, представленные у сига 11 видами, в большинстве встречаются весьма редко. Некоторые из них отмечены единичными находками (*Desmidocercella numidica*, *Camallanus lacustris*, *Haplonema hamulatum*, *Pseudoterranova decipiens* и кишечная форма *Raphidascaris acus*) или же обнаружены в 2-3 водоемах (*Cystidicoloides tenuissima*, *Hysterothylacium aduncum*, *Cucullanus truttae*). В несколько большем количестве водоемов обнаружены *Capillaria salvelini* и *Rhabdochona denudata*. И только *Cystidicola farionis* и личиночные формы *R.acus* получили почти повсеместное распространение. Наиболее высокая интенсивность заражения сига этим паразитом отмечается в озерах. Как уже отмечалось, основными промежуточными хозяевами нематоды *C.farionis* являются амфиподы родов *Pontoporeia*, *Gammarus*, которые вымерли в Верхнетуломском водохранилище, поэтому *C.farionis* был обнаружен только в устье р. Гирвас, впадающей в это водохранилище (см. табл.3).

Весьма редко встречаются скребни. Почти все они, за исключением *Neoechinorhynchus rutili*, однажды обнаруженного в р.Печа, были отмечены в водоемах Беломорского бассейна. Из пяти видов скребней только *Metechinorhynchus salmonis* оказался доминирующим паразитом. Морской *Echinorhynchus gadi* встречен у полупроходного сига в устьях рек Умба, Пялица и Поной. Редко встречающийся у сига *N.rutili* и однажды обнаруженный *Acanthocephalus lucii* паразитируют в основном у бореальных равнинных рыб, а *Pseudoechinorhynchus borealis*, в водоемах Кольского региона приуроченный главным образом к налиму, для сига оказался весьма редким видом.

В результате проведенного эколого-фаунистического анализа паразитов сига в Кольском регионе установлено, что из 62 выявленных видов 47 (75,8 %) относятся к паразитам со сложным циклом развития и только

15 (24,2 %) – к паразитам с прямым циклом развития. Среди паразитов со сложным циклом развития выявлено 36 пресноводных и 11 морских видов (последние отмечены только у полупроходного сига). Из 36 представителей пресноводной фауны паразитов 14 (38,9 %) приобретаются сигом при заглатывании им свободноплавающих личинок или путем активного проникновения в тело рыбы церкарий трематод, 5 (13,9 %) – при питании копеподной группой зоопланктона и 17 (47,2 %) – при питании зообентосом (бокоплавы, олигохеты, личинки и имаго различных насекомых). Таким образом, жилой сиг относится преимущественно к бентофагам. Полупроходной сиг во время обитания в море, напротив, чаще использует в пищу веслоногих раков. Так, из 11 морских видов 7 (63,6 %) приобретаются при питании копеподной группой зоопланктона и только 4 (36,4 %) – при питании амфиподами.

Разнообразие водных ландшафтов и климатических условий, различия в гидрологическом режиме водоемов и другие природные факторы обусловили значительную гетерогенность распределения паразитофауны сига в исследуемом регионе. У сига в водоемах Беломорского бассейна выявлено 60 видов паразитов, в водоемах Баренцевоморского бассейна – только 37. Абсолютное большинство паразитов сига отмечено в озерах Ковдозеро, Имандра, Колвицкое, Умбозеро, Ловозеро, Сейдозеро, а также в оз.Вулиявр на верхнем участке р.Поной. Значительно обеднена пресноводная фауна паразитов у сига в большинстве рек. В р.Варзуга, например, обнаружено лишь 7 видов, в р.Пялица – 8 видов пресноводных и 7 морских, на нижнем приустьевом участке р.Поной отмечено 8 пресноводных и 5 морских видов, в р.Иоканга – 9 пресноводных и 3 морских вида. При этом следует отметить, что многие виды у сига в реках указаны как единичные находки (см. табл.3). В водохранилищах видовой состав паразитов также обеднен. Только в Верхнетулумском водохранилище он несколько расширен за счет паразитов с прямым циклом развития и паразитов, приобретаемых сигом путем заглатывания свободноплавающих личинок и активно проникающих в тело рыбы церкарий. Основные виды здесь – цестоды, главенствующим среди которых является *Triaenophorus crassus* – источник возбудителя очага триэннофороза сиговых.

Главным фактором, обуславливающим возникновение данного болезнетворного очага, следует считать деятельность человека, которая привела к изменению экологии паразитов.

Сейчас уже общеизвестно, что антропогенная сукцессия биосферы, которая столь негативно сказывается на большинстве видов свободноживущих форм, ведет к биологическому прогрессу известных видов паразитов. С ростом технологических разработок происходят расширение ареалов, увеличение численности и плотности популяций паразитов, освоение

ими новых экологических ниш, включающее аннексию новых видов промежуточных и окончательных хозяев, что интенсифицирует паразитарные очаги.

Один из примеров влияния антропогенных факторов на сукцессию водных биоценозов – зарегулирование стока верхнего участка р.Тулома и создание Верхнетуломского водохранилища. Резкая смена гидрологического режима, обусловленная в основном высоким подъемом уровня воды в данном водохранилище, привела к значительным биоценотическим изменениям, сильно проявившимся в качественных взаимоотношениях в системе «паразит-хозяин». В результате глубокой депрессии трофической цепи исчезло одно из основных пищевых звеньев – амфиподная бентосная группа, что привело к исчезновению ряда паразитов (скребни, некоторые цестоды и нематоды), характерных для естественных водоемов Кольского региона. Вместе с тем в результате проявившегося изменения пищевого баланса в водохранилище возникли другие эколого-трофические взаимоотношения между гидробионтами. У бентофагов пищевой спектр сузился до олигохет, личинок и взрослых форм насекомых. В питании рыб относительно большую роль стал играть зоопланктон. Планктофаги в свою очередь стали основными объектами питания хищников. Такая перестройка эколого-трофических отношений обусловила увеличение в паразитоценозе водохранилища группы ленточных червей. Вскоре после зарегулирования стока произошла сильная вспышка эпизоотии дифиллоботриоза ряпушки, приведшая к массовой гибели рыб. Патогенез дифиллоботриоза ряпушки проявился в проникновении паразитов в кровеносную систему вплоть до венозного синуса сердца и закупорки кровеносных сосудов (Кзаков, 1968). Из-за отсутствия амфиподной группы бентоса сиг, например, вынужден был перейти на питание в основном насекомыми и зоопланктоном. В результате места обитания сига приблизились к местам обитания основного хищника водоема – щуки. Таким образом, «сближение» основных компонентов (копеподная группа зоопланктона, сиговые рыбы, щука), участвующих в жизненном цикле лентеца *Triaenophorus crassus*, определило создание благоприятных условий для увеличения численности популяции данного паразита и возникновения очага триэнофороза. В первой половине 70-х годов зараженность мышечной ткани сига плероцеркоидами *T. crassus* достигала 87,5 %. Щука как окончательный хозяин была инвазирована этим паразитом до 100 %. Более того, в эти годы инфицированный процеркоидами зоопланктон, по-видимому, проник из Верхнетуломского в Нижнетуломское водохранилище. При паразитологическом исследовании атлантического лосося, совершающего анадромные миграции через Нижнетуломское водохранилище, было установлено заражение мышечной ткани

рыб плероцеркоидами *T.crassus* в 1974 г. – 28,0% (Митенев, Б.Шульман, 1980).

Спустя 20 лет после зарегулирования стока верхнего участка р.Тулома очаг тризнофороза в созданном водохранилище с незначительной тенденцией к понижению сохранился. В связи с этим для изучения динамики этого заболевания и установления экологических характеристик в системе «паразит-хозяин» в естественном и зарегулированном водоемах проведены многолетние наблюдения за инвазией *T.crassus* сига и щуки в оз.Печозеро (естественный водоем) и Верхнетуломском водохранилище, входящих в единую водную систему бассейна р.Тулома. Помимо лентеца *T.crassus*, проведен сбор материала по нематоду *Cystidicola farionis*, которая была использована как показатель эколого-трофических связей сига в незарегулированном водоеме и водохранилище.

В результате многолетних наблюдений установлено, что в водохранилище зараженность сига плероцеркоидами *T.crassus* хотя и снизилась по сравнению с 70-ми годами, но осталась на относительно высоком уровне (табл.4). Из табл.4 видно, что уровень инвазии постепенно снижался вплоть до 1993 г. Но в 1993 и 1998 гг. вновь наблюдался пик подъема экстенсивности (69,2-84,6 %) и интенсивности (индекс обилия 1,15-1,5) зараженности сига плероцеркоидами *T.crassus*. Между тем в оз.Печозеро зараженность сига этим паразитом на протяжении 19 лет наблюдений сохранялась на весьма низком уровне (см.табл.4). Более того, проведенные в 2002 г. паразитологические исследования сига в оз.Солозеро, входящем в систему Верхнетуломского водохранилища, показали полное отсутствие цестоды *T.crassus*.

Что касается зараженности дефинитивного хозяина – щуки – цестодой *T.crassus*, то в Верхнетуломском водохранилище она также сохранялась на высоком уровне. Только в 1992 и 1994 гг. отмечен низкий уровень ее инвазии. Однако из-за малой выборки исследованных особей такой уровень инвазии не коррелируется. В оз.Печозеро в тот же период зараженность щуки этим паразитом была значительно ниже и колебалась в пределах 2,0-28,0 % при интенсивности на несколько порядков ниже, чем в водохранилище (табл.5).

Таким образом, многолетние наблюдения за динамикой инвазии сига и щуки цестодой *T.crassus* в незарегулированном водоеме оз.Печозеро и созданном Верхнетуломском водохранилище, относящихся к единому бассейну р.Тулома, свидетельствуют о сохранении в водохранилище очага тризнофороза, появление которого обусловлено изменениями биоценологических связей. Эти изменения произошли, как уже упоминалось, главным образом из-за высокого подъема уровня воды в зарегулированной верхней озерно-речной части р.Тулома. В результате подверглись глубокой депрес-

сии оксифильные компоненты биоценоза. Установлено, что в водохранилище на больших глубинах содержание кислорода составляло лишь 1,1-3,3 мг/л (Уланенков, 1985). Из-за создавшегося резкого дефицита кислорода погибла амфиподная группа бентоса. Бокоплавы не были отмечены при проведении гидробиологических исследований в водохранилище (Мельянцева, 1985). На отсутствие здесь амфипод указывают и полученные паразитологические данные. Так, среди паразитов глубокой депрессии подверглись представители рода *Crepidostomum*, а также *Cyathocephalus truncatus* и *Cystidicola farionis*. Эти паразиты были представлены единичными экземплярами у рыб в водохранилище исключительно близ устьев рек. Все не были обнаружены скребни рода *Metechinorhynchus*. Что касается нематоды *C.farionis*, то она однажды была обнаружена Б.Шульманом (1979) у сига в водохранилище около устья р.Гирвас.

Однако, как показали многолетние наблюдения, *C.farionis* у сига в водохранилище не была отмечена ни разу (табл.6). Этот факт обращает на себя особое внимание, поскольку данный паразит в качестве промежуточных хозяев использует исключительно амфипод. В то же время у сига в оз.Печозеро нематода *C.farionis* встречается постоянно нередко в большом количестве, что указывает на значительную долю в его рационе амфиподной группы бентоса (см.табл.6).

Таким образом, проведенные исследования показали существенную разницу в зараженности сига и щуки цестодой *T.crassus* в разных водоемах бассейна р.Тулома. В оз.Печозеро, где сохраняются естественные условия, а следовательно, и экологическое равновесие в системе «паразит-хозяин», *T.crassus* малочислен, и зараженность им сига и щуки очень мала. Наоборот, в Верхнетуломском водохранилище тесная экологическая связь, образовавшаяся между копеподной группой зоопланктона, сигом и щукой вследствие выпадения амфиподной группы бентоса из биоценоза этого водоема, привела к увеличению численности *T.crassus* и, соответственно, интенсификации очага триэнтофороза, который сохраняется в данном бассейне на протяжении почти 40 лет.

Таблица 4

Зараженность сига плероцеркоидами *Triephorus crassus* в бассейне р.Тулома в 1984-2002 гг.

| Год | Верхнетуломское водохранилище | | | | | Оз.Печозеро (р.Печа) | | | | |
|------|-------------------------------|---------------------|---------------|-------|---------------|----------------------------|---------------------|---------------|-------|---------------|
| | Кол-во вскрытых рыб, экз.* | Экстенсивность, %** | Интенсивность | | Индекс обилия | Кол-во вскрытых рыб, экз.* | Экстенсивность, %** | Интенсивность | | Индекс обилия |
| | | | мин. | макс. | | | | мин. | макс. | |
| 1984 | 86(56) | 65,1 (55,3-75,7) | 1 | 15 | 1,5 | 121(1) | 0,8 (0,0-3,3) | 1 | 1 | 0,1 |
| 1985 | 56(32) | 57,1 (44,7-71,0) | 1 | 5 | 1,2 | 42(0) | 0 (0,0-6,9) | 0 | 0 | 0 |
| 1986 | | | | | | 53(0) | 0 (0,0-5,3) | 0 | 0 | 0 |
| 1987 | 69(40) | 58,0 (45,2-68,7) | 1 | 5 | 1,0 | 79(2) | 2,5 (0,2-7,1) | 1 | 1 | 0,02 |
| 1988 | 56(29) | 51,2 (39,3-65,9) | 1 | 5 | 0,9 | 64(1) | 1,6 (0,0-6,0) | 1 | 1 | 0,015 |
| 1989 | 62(36) | 58,1 (47,2-72,2) | 1 | 8 | 1,6 | 106(1) | 0,9 (0,0-2,7) | 1 | 1 | 0,01 |
| 1990 | 48(19) | 40,0 (26,1-53,9) | 1 | 4 | 0,4 | 77(0) | 0 (0,0-3,7) | 0 | 0 | 0 |
| 1991 | 61(29) | 47,5 (35,6-61,1) | 1 | 4 | 0,7 | 80(1) | 1,3 (0,0-4,9) | 1 | 1 | 0,1 |
| 1992 | 15(6) | 40,0 (17,1-65,5) | 1 | 2 | 0,53 | 63(2) | 3,1 (0,3-8,8) | 1 | 1 | 0,03 |
| 1993 | 26(18) | 69,2 (50,1-85,4) | 1 | 4 | 1,15 | 97(2) | 2,06 (0,3-6,0) | 1 | 1 | 0,02 |
| 1994 | 18(8) | 44,4 (22,5-67,6) | 1 | 3 | 0,8 | 67(2) | 3,0 (0,3-8,8) | 1 | 1 | 0,03 |
| 1995 | 26(14) | 53,8 (34,5-72,6) | 1 | 4 | 0,8 | 99(2) | 2,02 (0,2-5,7) | 1 | 1 | 0,02 |
| 1996 | 28(12) | 42,8 (25,1-61,6) | 1 | 4 | 1,03 | 87(2) | 2,3 (0,2-6,7) | 1 | 1 | 0,02 |
| 1997 | | | | | | 72(1) | 1,4 (0,0-5,6) | 1 | 1 | 0,02 |
| 1998 | 26(22) | 84,6 (68,2-95,8) | 1 | 4 | 1,5 | 66(1) | 1,5 (0,0-6,0) | 1 | 1 | 0,015 |
| 1999 | 17(8) | 47,0 (24,1-70,7) | 1 | 3 | 0,8 | 88(2) | 2,2 (0,2-6,4) | 1 | 1 | 0,02 |
| 2000 | 43(16) | 37,2 (23,3-52,3) | 1 | 4 | 0,62 | 42(1) | 2,4 (0,0-9,3) | 1 | 1 | 0,02 |
| 2001 | 50(29) | 58 (43,9-71,5) | 1 | 3 | 0,88 | 87(1) | 1,2 (0,0-4,6) | 1 | 1 | 0,01 |
| 2002 | 45(20) | 44,4 (30,1-59,3) | 1 | 3 | 0,69 | 60(0) | 0 (0,0-4,9) | 0 | 0 | 0 |

*В скобках – количество зараженных рыб.

**В скобках – доверительный интервал встречаемости для уровня значимости 0,05.

Таблица 5

Зараженность щуки *Trisopterus latus* в бассейне р.Тулома в 1984-2002 гг.

| Год | Верхнетуломское водохранилище | | | | | Оз.Печозеро (р.Печа) | | | | |
|------|----------------------------------|------------------------|---------------|-------|------------------|----------------------------------|------------------------|---------------|-------|------------------|
| | Кол-во вскрытых рыб, экз.* | Экстенсивность, %** | Интенсивность | | Индекс обилия | Кол-во вскрытых рыб, экз.* | Экстенсивность, %** | Интенсивность | | Индекс обилия |
| | | | мин. | макс. | | | | мин. | макс. | |
| 1984 | 48(46) | 95,8 (88,2-99,6) | 2 | 122 | 21,4 | 68(7) | 10,3 (4,0-18,2) | 1 | 2 | 0,12 |
| 1985 | 80(72) | 90,0 (82,4-95,7) | 1 | 63 | 13,5 | 23(1) | 4,3 (0,0-16,5) | 1 | 1 | 0,04 |
| 1986 | 18(13) | 72,2 (49,5-90,1) | 1 | 30 | 8,1 | 47(5) | 10,6 (3,4-21,2) | 1 | 1 | 0,1 |
| 1987 | 50(36) | 72,0 (58,6-83,7) | 1 | 35 | 10,5 | 47(10) | 21,2 (10,7-34,3) | 1 | 4 | 0,3 |
| 1988 | 51(50) | 98,0 (92,2-100,0) | 1 | 150 | 26,2 | 49(8) | 16,3 (7,3-28,1) | 1 | 3 | 0,2 |
| 1989 | 51(51) | 100 (94,2-100,0) | 1 | 125 | 29,6 | 40(11) | 27,5 (14,7-42,5) | 1 | 7 | 0,6 |
| 1990 | 50(41) | 82,0 (70,0-91,5) | 1 | 20 | 4,1 | 39(4) | 10,3 (2,7-21,8) | 1 | 2 | 0,13 |
| 1991 | 53(47) | 88,8 (85,0-98,0) | 1 | 31 | 3,5 | 41(9) | 21,9 (10,6-36,0) | 1 | 1 | 0,2 |
| 1992 | 20(5) | 25,0 (8,7-46,2) | 1 | 3 | 0,55 | 32 (2) | 6,25 (0,6-17,3) | 1 | 2 | 0,1 |
| 1993 | 73(47) | 64,4 (51,3-73,4) | 1 | 24 | 4,23 | 43 (8) | 18,6 (8,4-31,7) | 1 | 4 | 0,3 |
| 1994 | 10(3) | 30,0 (6,8-61,0) | 1 | 4 | 0,6 | 50 (14) | 28,0 (16,3-41,4) | 1 | 7 | 0,52 |
| 1995 | 31(17) | 55,0 (37,0-72,0) | 1 | 14 | 2,5 | 47 (5) | 10,6 (3,4-21,2) | 1 | 1 | 0,16 |
| 1996 | | | | | | 26 (3) | 11,5 (2,2-26,7) | 1 | 1 | 0,11 |
| 1997 | 7(6) | 85,0 (29,1-87,0) | 1 | 4 | 1,5 | 27 (1) | 3,7 (0,0-14,2) | 1 | 1 | 0,03 |
| 1998 | 20(15) | 75,0 (53,8-91,3) | 1 | 10 | 2,9 | 47 (2) | 4,2 (0,4-12,0) | 1 | 1 | 0,04 |
| 1999 | 10(8) | 80,0 (50,6-97,8) | 1 | 12 | 3,7 | 46 (4) | 8,7 (2,3-18,7) | 1 | 4 | 0,08 |
| 2000 | 13(7) | 53,8 (27,0-79,5) | 1 | 4 | 1,2 | 18 (1) | 5,5 (0,0-20,8) | 1 | 1 | 0,05 |
| 2001 | 25(20) | 80,0 (62,1-93,2) | 1 | 6 | 2,08 | 50(1) | 2,0 (0,0-7,8) | 1 | 1 | 0,02 |
| 2002 | 16(11) | 75,0 (44,2-88,7) | 1 | 15 | 3,18 | 24(0) | 0,0 (0,0-11,7) | 0 | 0 | 0 |

*В скобках – количество зараженных рыб.

**В скобках – доверительный интервал встречаемости для уровня значимости 0,05.

Таблица 6

Зараженность сига *Cystidicola farionis* в бассейне р.Тулома в 1984-2001 гг.

| Год | Верхнетуломское водохранилище | | | | | Оз.Печозеро (р.Печа) | | | | |
|------|----------------------------------|------------------------|---------------|-------|------------------|----------------------------------|------------------------|---------------|-------|------------------|
| | Кол-во вскрытых рыб, экз.* | Экстенсивность, %** | Интенсивность | | Индекс обилия | Кол-во вскрытых рыб, экз.* | Экстенсивность, %** | Интенсивность | | Индекс обилия |
| | | | мин. | макс. | | | | мин. | макс. | |
| 1984 | 86(0) | 0 | 0 | 0 | 0 | 121(52) | 43,0 (34,4-52,4) | 1 | 74 | 3,3 |
| 1985 | 56(0) | 0 | 0 | 0 | 0 | 42(27) | 64,3 (49,1-78,2) | 1 | 13 | 2,6 |
| 1986 | - | - | - | - | - | 53(31) | 58,5 (42,9-69,3) | 1 | 36 | 4,5 |
| 1987 | 69(0) | 0 | 0 | 0 | 0 | 79(55) | 69,5 (58,0-78,6) | 1 | 84 | 5,4 |
| 1988 | 56(0) | 0 | 0 | 0 | 0 | 64(46) | 71,9 (59,0-81,3) | 1 | 110 | 6,5 |
| 1989 | 62(0) | 0 | 0 | 0 | 0 | 106(48) | 45,3 (34,4-53,2) | 1 | 23 | 1,8 |
| 1990 | 98(0) | 0 | 0 | 0 | 0 | 77(21) | 27,2 (18,3-38,9) | 1 | 46 | 1,3 |
| 1991 | 61(0) | 0 | 0 | 0 | 0 | 80(29) | 36,2 (25,9-47,3) | 1 | 33 | 1,9 |
| 1992 | 15(0) | 0 | 0 | 0 | 0 | 63(21) | 33,3 (21,4-44,3) | 1 | 32 | 1,2 |
| 1993 | 26(0) | 0 | 0 | 0 | 0 | 97(20) | 20,6 (12,7-28,5) | 1 | 24 | 0,84 |
| 199 | 18(0) | 0 | 0 | 0 | 0 | 67(14) | 21 (12,3-32,0) | 1 | 11 | 0,8 |
| 1995 | 26(0) | 0 | 0 | 0 | 0 | 99(19) | 19,2 (11,8-27,4) | 1 | 7 | 0,5 |
| 1996 | 28(0) | 0 | 0 | 0 | 0 | 87(19) | 22,0 (14,0-32,0) | 1 | 8 | 0,5 |
| 1997 | | | | | | 72(19) | 26,4 (17,3-38,3) | 1 | 12 | 0,82 |
| 1998 | 26(0) | 0 | 0 | 0 | 0 | 66(19) | 28,8 (18,7-41,0) | 1 | 12 | 0,57 |
| 1999 | 17(0) | 0 | 0 | 0 | 0 | 88(30) | 34,0 (23,8-43,6) | 1 | 9 | 0,98 |
| 2000 | 43(0) | 0 | 0 | 0 | 0 | 42(13) | 30,0 (17,8-45,9) | 1 | 6 | 0,8 |
| 2001 | 50(0) | 0 | 0 | 0 | 0 | 87(23) | 26,4 (18,0-37,2) | 1 | 8 | 0,6 |
| 2002 | 45(0) | 0 | 0 | 0 | 0 | 60(17) | 28,3 (17,5-40/6) | 1 | 8 | 0,72 |

*В скобках – количество зараженных рыб.

**В скабках – доверительный интервал встречаемости для уровня значимости 0,05.

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПАЗАРИТОВ СИГОВЫХ РЫБ

Концепция эколого-географического анализа фауны, разработанная рядом ученых (Штегман, 1938; Никольский, 1947, 1953; Шульман, 1958; Яковлев, 1964 и др.), получила особое развитие в ихтиологии и паразитологии. В качестве единицы зоогеографического анализа фауны большинством биологов признан фаунистический комплекс (по Никольскому) с внесенными экологическими поправками (Яковлев, 1964; Донец, 1979; Шульман, Донец, Ковалева, 1997). У паразитов пресноводных рыб Европейского округа Ледовитоморской провинции установлено три фаунистических комплекса: бореальный равнинный, бореальный предгорный, арктический пресноводный. Качественный и количественный состав фаунистических комплексов паразитов рыб зависит главным образом от экологических особенностей отдельных видов, адаптации их к элементарным водным ландшафтам, степени выраженной специфичности видов к определенному хозяину или кругу хозяев и других абиотических и биотических факторов.

В результате проведенного анализа фауны паразитов сиговых рыб в водоемах Кольского региона установлено 65 видов паразитов, относящихся к 10 классам и одной группе простейших неопределенного положения – *Protozoa incertae sedis* (табл.7). Немногочисленная группа из 16 видов (24,6 %) представлена паразитами с прямым циклом развития (*Suctorina*, *Peritricha*, *Protozoa incertae sedis*, *Monogenea*, *Hirudinea*, *Crustacea*). К этой группе также отнесены 6 видов миксоспоридий (*Myxidium* sp., *M.truttae*, *Zschokkella nova*, *Chloromyxum coregoni*, *Ch.wardi*, *Henneguya zschokkei*), у которых пока не установлен усложненный цикл развития. Как видно из табл.7, среди таксонов с прямым циклом развития лишь миксоспоридий и раков в некоторых водоемах отмечено по 2-3 вида. Остальные группы представлены единичными видами, встречающимися у сиговых в водоемах региона весьма редко. Абсолютное большинство – 49 видов (75,4 %) – относится к паразитам со сложным циклом развития. Среди паразитов, развитие которых связано с участием промежуточных хозяев, 12 видов (18,5 %) инвазируют рыб при активном проникновении их в ткани церкарий трематод (роды *Diplostomum*, *Tylodelhyps*, *Ichthyocotylurus*, *Apatemon*) или при заглатывании личинок трематод на стадии церкарий (роды *Phyllodistomum*, *Azygia*). Значительно большее количество – 37 видов (56,9 %) – приобретает сиговыми рыбами через пищевые связи (*Cestoda*, *Trematoda* – марита, *Nematoda*, *Acanthocephala*). Наибольшее количество видов данной группы паразитов отмечено в водоемах Беломорского бассейна (см.табл.7). На приустьевых участках рек у сига нередко встречаются

ся морские паразиты. В оз.Имандра обнаруженный у ряпушки и сига скребень *Echinorhynchus gadi* отнесен к морскому реликту.

Паразитофауна ряпушки значительно обеднена (табл.8). В целом по региону у нее выявлено лишь 29 видов паразитов. Относительно большое количество видов отмечено в озерах Ковдозеро, Имандра, Колвицкое, Ловозеро и Серебрянском водохранилище. В Верхнетуломском и Нижнетуломском водохранилищах встречено лишь 7 и 4 вида соответственно (см.табл.8), в основном они относятся к цестодам, которые приобретаются ряпушкой при питании колеподной группой зоопланктона. В ихтиоценозе бассейна р.Поной ряпушка встречается исключительно редко. Нами она была отмечена только в верховьях бассейна в небольшом оз.Лось-озеро, где у нее было обнаружено всего 4 вида паразитов.

Из 29 видов, выявленных у ряпушки, 22 (75,9 %) относятся к паразитам, развитие которых проходит со сменой хозяев. Из них 8 видов (27,6 %) инвазируют рыбу при активном проникновении в ее ткани церкарий трематод (роды *Diplostomum*, *Tylodelphys*, *Ichthyocotylurus*, *Apatemon*) или при заглатывании личинок трематод на стадии церкарий (*Phyllodistomum*), а 14 видов (48,3 %) приобретаются рыбой через пищевые связи (*Cestoda* – 7 видов, *Trematoda* – 1 вид, *Nematoda* – 4 вида, *Acanthocephala* – 2 вида). Значительная часть паразитов с усложненным циклом развития (19 видов) отмечена у ряпушки в водоемах Беломорского бассейна, в Баренцевоморском бассейне аналогичных паразитов у этой рыбы выявлено 13 видов (см.табл.8).

Паразитов, развитие которых не связано со сменой хозяев, у ряпушки в исследуемом регионе установлено только 7 видов (24,1 %). К ним относятся *Myxosporea* – 3 вида, *Suctorina* – 1 вид, *Monogenea* – 1, *Hirudinea* – 1 вид, *Crustacea* – 1 вид. Они встречаются в водоемах Кольского Севера весьма редко. Например, пиявка *Piscicola geometra* однажды была отмечена у ряпушки в оз.Умбозеро, а рачок *Argulus coregoni*, обнаруженный у ряпушки в оз.Ревдозеро (бассейн Ловозера), ранее был однажды отмечен у сига в оз. Имандра (Паразиты рыб Экостровской..., 1998). Инфузория *Capriniana piscium* иногда встречается в озерах Ковдозеро, Имандра и Серебрянском водохранилище. И только миксоспоридии отмечены у ряпушки во всех водоемах Баренцевоморского бассейна, а моногенея *Discocotyle sagittata*, напротив, – только в водоемах Беломорского бассейна.

Сиг по качественному и количественному составу паразитофауны значительно отличается от ряпушки. В целом по региону у него выявлено 62 вида паразитов, в том числе 11 видов морских (табл.9). Наиболее широко таксономический состав паразитов сига представлен в водоемах Беломорского бассейна, за исключением р.Варзуга, в которой было обнаружено лишь 7 видов паразитов.

Таблица 7

Распределение таксонов различных рангов паразитов сиговых рыб в водоемах Кольского Севера

| Класс, группа | Беломорский бассейн | | | | | | | | | | Баренцевоморский бассейн | | | | | | | Всего по региону | | | |
|-------------------------|---------------------|--------------|---------------|--------------|--------------------------|----------------------------|------------|-------------|---------------------------|----------------------------|--------------------------|------------|---------------------------|------------------------------|-----------------------------|---------------------------|--------------|------------------|---------------|--------------|-------------------|
| | оз. Ковдозеро | оз. Имандра | оз. Колвицкое | оз. Умбозеро | р. Умба (нижний уч-к) | р. Умба (оз. Пончозеро) | р. Варзуга | р. Пялица | р. Поной (нижний уч-к) | р. Поной (верхний уч-к) | всего по бассейну | р. Печенга | р. Печа (оз. Печозеро) | Верхнетуломское водохр-ще | Нижнетуломское водохр-ще | Серебрянское водохр-ще | оз. Ловозеро | | оз. Сейдозеро | р. Иоканга | всего по бассейну |
| Myxosporea | 3 | 2 | 1 | | | 1 | | | | 1 | 5 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 2 | 3 | | 4 | 6 |
| Suctorina | 1 | 1 | | 1 | | | | | | | 1 | | 1 | | 1 | | | | | 1 | 1 |
| Peritricha | | | | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | 1 | 1 |
| Protozoa incertae sedis | | 1 | 1 | | | | | | | 1 | 1 | | | | | 1 | | | | 1 | 1 |
| Monogenea | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | | | | 1 | 1 | | 1 | 1 | | | 1 | | | | 1 | 1 |
| Cestoda | 5 | 6 | 4 | 5 | 2(2) | 1 | | 1(1) | 1(2) | 4 | 7(2) | 3 | 3 | 6 | 4 | 3 | 5 | 4 | 1(2) | 7(2) | 8(2) |
| Trematoda | 6 | 7 | 6 | 8 | 7(2) | 5 | 4 | 4(4) | 2(1) | 6 | 14(6) | 6 | 5 | 5 | 3 | 5 | 10 | 6 | 4(1) | 10(1) | 14(6) |
| Nematoda | 3 | 3 | 4 | 2 | 2(1) | 2 | 2 | 2(1) | 4(1) | 5 | 9(2) | 2 | 4 | 4 | 1 | 3 | 4 | 1 | 3 | 6 | 10(2) |
| Acanthocephala | 4 | 1(1) | 1 | 1 | 2(1) | 1 | | 1(1) | (1) | 2 | 6(1) | | 1 | | 1 | | | | | 2 | 6(1) |
| Hirudinea | 1 | | | 1 | | | | | | 1 | 1 | | 1 | | | 1 | | | | 1 | 1 |
| Crustacea | 3 | 3 | 1 | 1 | | | 1 | | | 2 | 5 | 1 | | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 3 | 5 |
| Всего | 27 | 25(1) | 19 | 20 | 14(6) | 10 | 7 | 8(7) | 8(5) | 22 | 50(11) | 14 | 16 | 20 | 11 | 14 | 25 | 15 | 9(3) | 37(3) | 54(11) |

Примечание. Здесь и в табл. 8, 9, 14, 15, 16 перед скобками – количество пресноводных видов, в скобках – количество морских видов.

Распределение таксонов различных рангов паразитов ряпушки
в водоемах Кольского Севера

| Класс, группа | Беломорский бассейн | | | | | | Баренцевоморский бассейн | | | | | Всего по региону |
|----------------|---------------------|--------------|-------------|-------------|-------------------------|-------------------|-------------------------------|------------------------------|----------------------------|-------------|-------------------|------------------|
| | оз.Ковдозеро | оз.Имандра | оз.Кольцкое | оз.Умбозеро | р.Поной (оз.Лось-озеро) | всего по бассейну | Верхнетуломское водохранилище | Нижнетуломское водохранилище | Серебрянское водохранилище | оз.Ловозеро | всего по бассейну | |
| Myxosporaea | 2 | 1 | | | | 2 | 1 | 1 | 1 | 2 | 3 | 3 |
| Suctorina | 1 | 1 | | | | 1 | | | 1 | | 1 | 1 |
| Monogenea | 1 | 1 | 1 | 1 | | 1 | | | | | | 1 |
| Cestoda | 4 | 4 | 4 | 2 | 2 | 5 | 5 | 3 | 3 | 3 | 6 | 7 |
| Trematoda | 2 | 5 | 4 | 5 | 1 | 9 | | | 2 | 4 | 4 | 9 |
| Nematoda | 1 | 1 | 2 | | 1 | 3 | 1 | | 3 | 2 | 3 | 4 |
| Acanthocephala | | 1(1) | | | | 1(1) | | | | | | 1(1) |
| Hirudinea | | | | 1 | | 1 | | | | | | 1 |
| Crustacea | | | | | | | | | | 1 | 1 | 1 |
| Всего | 11 | 14(1) | 11 | 9 | 4 | 23(1) | 7 | 4 | 10 | 12 | 18 | 28(1) |

Из 62 видов, выявленных у сига, 47 (75,8 %) относятся к паразитам, развитие которых проходит со сменой хозяев, из них 12 видов (19,4 %) инвазируют рыбу при активном проникновении в ее ткани церкарий трематод (роды *Diplostomum*, *Tylodelphys*, *Ichthyocotylurus*, *Apatemon*) или при заглатывании личинок трематод на стадии церкарий (роды *Phyllodistomum*, *Azygia*). 35 видов (74,5 %) приобретаются сигом через пищевые связи (*Cestoda* – 9 видов, *Trematoda* – 8 видов, *Nematoda* – 11 видов, *Acanthocephala* – 7 видов). Из паразитов с усложненным циклом развития 45 видов отмечены у сига в водоемах Беломорского бассейна, а 27 видов – в водоемах Баренцевоморского бассейна.

Паразиты сига, развитие которых не связано со сменой хозяев, в исследованном регионе представлены 15 видами (24,2 %), из них *Myxosporaea* и *Crustacea* отмечено по 5 видов, а *Suctorina*, *Peritricha*, *Protozoa incertae sedis*, *Monogenea* и *Hirudinea* – лишь по одному. Следует отметить, что паразиты с прямым циклом развития у сига оказались весьма редкими для водоемов Кольского региона. Например, в реках Варзуга и Иоканга встречены только по одному виду с прямым циклом развития, а в р.Пялица не выявлены вовсе (см.табл.9).

Таким образом, у сиговых рыб в водоемах Кольского региона соотношение доли видов паразитов с прямым и усложненным циклами разви-

тия составляют 24,0 и 76,0 % соответственно. В то же время у лососевых рыб (горбуша, семга, кумжа, форель, голец), исследованных в данном регионе, доля паразитов с прямым циклом развития составляет 17,1-25,0 %, а с участием промежуточных хозяев – 82,9-75,0 % (Митенев, 1997). Относительное сходство соотношения таксономических групп паразитов с прямым и усложненным циклами развития у сиговых и лососевых рыб указывает на тесную экологическую близость этих семейств. У рыб других семейств, особенно у карповых, паразитов с прямым циклом развития существенно больше. Доля паразитов с прямым циклом развития у них достигает 74,2 % (Митенев, 2000).

Количество таксономических групп паразитов зависит от многих факторов, в том числе от поведения и питания рыбы, особенностей ландшафтных зон и гидрологического режима водоемов, климатических условий и других, о чем более подробно говорится при рассмотрении экологических характеристик фаунистических комплексов паразитов сиговых рыб.

Вся фауна паразитов сиговых рыб Кольского региона складывается в основном из двух фаунистических комплексов: арктического пресноводного и бореального равнинного. Специфичные для лососевых рыб четыре вида бореального предгорного комплекса – *Myxidium truttae*, *Crepidostomum metoecus*, *Cystidicoloides tenuissima* (у сига) и *Capillaria salvelini* (у ряпушки и сига) – у сигов в исследованных водоемах встречаются очень редко. Морская экологическая группа представлена 11 видами. Метацеркарий трематод (9 видов) и нематоду *Desmidocercella* не удалось отнести к какому-либо комплексу или экологической группе (табл.10).

Несмотря на принадлежность сиговых рыб к типично арктической пресноводной фауне, среди их паразитов в водоемах Кольского Севера значительную часть (15 видов) составляют палеоарктические виды бореального равнинного комплекса (см.табл.10). Все они являются эврибионтными широкоспецифичными представителями. Однако качественный состав фауны паразитов данного комплекса в большинстве водоемов исследованного региона чрезвычайно обеднен. Абсолютное большинство таксонов встречается лишь в отдельных водоемах. Такие виды, как *Zschokkella nova* (слизистый споровик, специфичный для широкого круга карповых рыб), плероцеркоид *Triaenophorus nodulosus* (щучий паразит, плероцеркоидные стадии которого встречаются у рыб различных семейств), метацеркария *Tylodelphys clavata* и пиявка *Piscicola geometra*, характерные для рыб разных родов и семейств, у ряпушки были обнаружены лишь в Нижнетуломском водохранилище, озерах Имандра, Колвицкое и Умбозеро соответственно (см.табл.10). У сига также только в отдельных водоемах были отмечены перитриха *Trichodina pediculus* и цестода *T.nodulosus* (Верхнетуломское водохранилище), трематода *Azygia lucii* (верхний участок

р.Поной), нематода *Camallanus lacustris*, скребни *Acanthocephalus anguillae*, *A.lucii* и рачок *Argulus foliaceus* (оз.Ковдозеро). Лишь 2 вида – цестода *Triaenophorus crassus* и нематода *Raphidascaris acus* – встречаются в большинстве водоемов. Относительно богаче представлен бореальный равнинный комплекс в оз.Ковдозеро и бассейне р.Тулома (оз.Печозеро, Туломские водохранилища). В остальных озерах встречается по 3-4 вида, а в реках – преимущественно по одному.

За исключением некоторых видов, адаптация паразитов бореального равнинного комплекса к сиговым рыбам выражена слабо. Примером служат случайные или очень редкие находки паразитов с прямым циклом развития *Zsch.nova*, *C.piscium*, *T.pediculus*, *P.geometra*, *A.foliaceus*, а также паразитов с усложненным циклом, но не связанных с питанием рыбы, таких, как *A.lucii* и *T.clavata*. Относительно высокая приспособляемость к паразитированию проявляется у видов, инвазирующих рыб через пищевые связи. Из бореальной равнинной фауны к доминирующим видам относятся цестода *Triaenophorus crassus*, приобретаемая сиговыми рыбами через питание копеподной группой зоопланктона и нематода *Raphidascaris acus*, приобретаемая при питании личинками и взрослыми формами ручейников, которые служат промежуточными хозяевами этих паразитов. Ряд других таксонов бореальной равнинной фауны паразитов, которые инвазируют сигов через пищевые компоненты, в водоемах исследуемого региона встречаются значительно реже. К ним относятся *T.nodosus* и *Camallanus lacustris* (промежуточные хозяева копеподные рачки), *Rhabdochona denudata* (промежуточные хозяева поденки, личинки ручейников), *Neoechinorhynchus rutili* (промежуточные хозяева остракоды), *Acanthocephalus anguillae*, *A.lucii* (промежуточный хозяин равноногий рачок *Asellius*).

В целом бореальный равнинный комплекс паразитов у сиговых рыб не только качественно обеднен, но и не получил широкого распространения в водоемах Кольского региона. Лишь некоторые виды, а именно *T.crassus*, *R.acus*, встречаются значительно чаще в озерах и водохранилищах. Из них цестода *T.crassus* при проявлении антропогенных сукцессий в биоценозах водоемов вызывает очаговое заболевание – триэнофороз лососевых и сиговых рыб (Митенев, Б.Шульман, 1980, 1991; Митенев, Б.Шульман, Кузьмин, 1985; Митенев, 1992).

Бореальный равнинный и бореальный предгорный комплексы, сформировавшиеся в пределах одной ландшафтной зоны, считались единым бореальным комплексом (Яковлев, 1964). Однако виды, приспособленные к реофильным условиям, низким температурам, водоемам, более насыщенным кислородом, свойственны бореальному предгорному комплексу. Более того, его представители экологически ближе к арктическому пресноводному комплексу (Никольский, 1947, 1980).

Таблица 9

Распределение таксонов различных рангов паразитов сига в водоемах Кольского Севера

| Класс, группа | Беломорский бассейн | | | | | | | | | | Баренцевоморский бассейн | | | | | | | Всего по региону | | | |
|-------------------------|---------------------|--------------|--------------|-------------|----------------------|-----------------------|-----------|-------------|-----------------------|------------------------|--------------------------|-----------|----------------------|-------------------------------|------------------------------|----------------------------|-------------|------------------|--------------|--------------|-------------------|
| | оз.Ковдозеро | оз.Имандра | оз.Колвицкое | оз.Умбозеро | р.Умба (нижний уч-к) | р.Умба (оз.Пончозеро) | р.Варзуга | р.Пялица | р.Поной (нижний уч-к) | р.Поной (верхний уч-к) | всего по бассейну | р.Печенга | р.Печа (оз.Печозеро) | Верхнетуломское водохранилище | Нижнетуломское водохранилище | Серебрянское водохранилище | оз.Ловозеро | | оз.Сейдозеро | р.Иоканга | всего по бассейну |
| Мухоспорея | 2 | 1 | 1 | | | 1 | | | | 1 | 5 | 1 | 1 | 1 | | 2 | 3 | | | 3 | 5 |
| Suctoria | | 1 | | 1 | | | | | | | 1 | 1 | | | | | | | | 1 | 1 |
| Peritricha | | | | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | 1 | 1 |
| Protozoa incertae sedis | | 1 | 1 | | | | | | | | 1 | 1 | | | | 1 | | | | 1 | 1 |
| Monogenea | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | | | | 1 | 1 | 1 | | 1 | 1 | | 1 | | | | 1 | 1 |
| Cestoda | 4 | 5 | 3 | 4 | 2(2) | 1 | | 1(1) | 1(2) | 3 | 6(2) | 3 | 3 | 4 | 3 | 2 | 4 | 4 | 1(2) | 6(2) | 7(2) |
| Trematoda | 6 | 7 | 5 | 6 | 7(2) | 5 | 4 | 4(4) | 2(1) | 6 | 14(6) | 6 | 5 | 5 | 3 | 5 | 10 | 6 | 4(1) | 10(1) | 14(6) |
| Nematoda | 3 | 2 | 4 | 2 | 2(1) | 2 | 2 | 2(1) | 4(1) | 5 | 8(2) | 2 | 4 | 4 | 1 | 2 | 3 | 1 | 3 | 6 | 9(2) |
| Acanthocephala | 4 | 1(1) | 1 | 1 | 2(1) | 1 | | 1(1) | (1) | 2 | 6(1) | | 1 | | 1 | | | | | 2 | 6(1) |
| Hirudinea | 1 | | | | | | | | | 1 | 1 | | | 1 | | 1 | | | | 1 | 1 |
| Crustacea | 3 | 3 | 1 | 1 | | | 1 | | | 2 | 5 | 1 | | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 3 | 5 |
| Всего | 24 | 22(1) | 17 | 16 | 14(6) | 10 | 7 | 8(7) | 8(5) | 21 | 48(11) | 14 | 16 | 18 | 9 | 10 | 23 | 15 | 9(3) | 35(3) | 51(11) |

Продолжение табл.10

| Паразит | Хозяин | Беломорский бассейн | | | | | | | | | | Баренцевоморский бассейн | | | | | | | |
|--|---------|---------------------|------------|--------------|-------------|-------------------------|--------------------------|-----------|-----------|--------------------------|---------------------------|--------------------------|-------------------------|------------------------------|-----------------------------|---------------------------|-------------|--------------|-----------|
| | | оз.Ковдозеро | оз.Имандра | оз.Колвицкое | оз.Умбозеро | р.Умба (нижний уч-к) | р.Умба (оз.Пончозеро) | р.Варзуга | р.Пиллица | р.Поной (нижний уч-к) | р.Поной (верхний уч-к) | р.Печенга | р.Печа (оз.Печозеро) | Верхнетуломское водохр-ще | Нижнетуломское водохр-ще | Серебрянское водохр-ще | оз.Ловозеро | оз.Сейдозеро | р.Июканга |
| <i>Argulus foliaceus</i> | Сиг | + | | | | | | | | | + | | | | | | | | |
| | Сиг | + | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Бореальный предгорный комплекс | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Myxidium truttae</i> | Сиг | | | | | + | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Crepidostomum metoecus</i> | Сиг | | + | | | | | | | | | + | | | | | | + | + |
| <i>Capillaria salvelini</i> | Ряпушка | | | | | | | | | | | | | | | | | + | |
| | Сиг | | | | + | | | | | | + | | + | + | | | | + | + |
| <i>Cystidicoloides tenuissima</i> | Сиг | | | | | | | | + | + | | | | | | | | | |
| Арктический пресноводный комплекс | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Myxidium sp.</i> | Сиг | | | | | | | | | | + | | | | | | | | + |
| <i>Chloromyxum coregoni</i> | Ряпушка | + | | | | | | | | | | | | | | | | + | + |
| | Сиг | | + | | | | | | | | | | | | | | | + | + |
| <i>Ch. wardi</i> | Сиг | + | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Henneguya zschokkei</i> | Ряпушка | + | + | | | | | | | | | | | | | | | + | + |
| | Сиг | + | | + | | | | | | | | + | + | + | | | | + | + |
| <i>Dermocystidium salmonis</i> | Сиг | | + | + | | | | | | | | + | | | | | | + | |
| <i>Discocotyle sagittata</i> | Ряпушка | + | + | + | + | | | | | | | | | | | | | | |
| | Сиг | + | + | + | + | + | | | | + | + | | + | + | | | | + | |
| <i>Eubothrium salvelini</i> | Сиг | + | + | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Diphyllbothrium dendriticum</i> | Ряпушка | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | Сиг | | + | | + | | | | | | | | | + | + | | | + | + |

| Паразит | Хозяин | Беломорский бассейн | | | | | | | | | | Баренцевоморский бассейн | | | | | | | |
|----------------------------------|---------|---------------------|------------|--------------|-------------|-------------------------|--------------------------|-----------|----------|--------------------------|---------------------------|--------------------------|-------------------------|------------------------------|-----------------------------|---------------------------|-------------|--------------|-----------|
| | | оз.Ковдозеро | оз.Имандра | оз.Колвицкое | оз.Умбозеро | р.Умба (нижний уч-к) | р.Умба (оз.Пончозеро) | р.Варзуга | р.Пялица | р.Поной (нижний уч-к) | р.Поной (верхний уч-к) | р.Печенга | р.Печа (оз.Печозеро) | Верхнетуломское водохр-ще | Нижнетуломское водохр-ще | Серебрянское водохр-ще | оз.Ловозеро | оз.Сейдозеро | р.Иоканга |
| <i>S.extumescens</i> | Сиг | | + | | | | + | | | + | + | | | | | | | | + |
| <i>S.extensus</i> | Сиг | + | + | + | + | | | | | | | | + | | | | | + | + |
| <i>Argulus coregoni</i> | Ряпушка | | | | | | | | | | | | | | | | | + | |
| | Сиг | | + | | | | | | | | | | | + | | | | | |
| Морская группа | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Diplocotyle olrikii</i> | Сиг | | | | | + | | | + | + | | | | | | | | | + |
| <i>Scolex pleuronectis</i> | Сиг | | | | | + | | | | + | | | | | | | | | + |
| <i>Hemiurus levinseni</i> | Сиг | | | | | | | | + | | | | | | | | | | |
| <i>Brachyphallus crenatus</i> | Сиг | | | | | + | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Derogenes varicus</i> | Сиг | | | | | + | | | | + | | | | | | | | | |
| <i>Lecithaster gibbosus</i> | Сиг | | | | | | | | | + | | | | | | | | | |
| <i>Podocotyle atomon</i> | Сиг | | | | | | | | | | + | | | | | | | | |
| <i>P.reflexa</i> | Сиг | | | | | | | | | + | | | | | | | | | + |
| <i>Pseudoterranova decipiens</i> | Сиг | | | | | | | | | | + | | | | | | | | |
| <i>Hysterothylacium aduncum</i> | Сиг | | | | | + | | | | + | | | | | | | | | |
| <i>Echinorhynchus gadi</i> | Ряпушка | | + | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | Сиг | | + | | | + | | | | + | + | | | | | | | | |
| Неопределенные | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Diphyllobothrium</i> sp. | Ряпушка | | | | | | | | | | | | + | | | | | | |
| <i>Diplostomum rutili</i> | Ряпушка | | + | | | | | | | | | | | | | | | + | |
| | Сиг | + | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | + | + | + |

Окончание табл.10

| Паразит | Хозяин | Беломорский бассейн | | | | | | | | | | Баренцевоморский бассейн | | | | | | | |
|---------------------------------|---------|---------------------|------------|--------------|-------------|-------------------------|--------------------------|-----------|----------|--------------------------|---------------------------|--------------------------|-------------------------|------------------------------|-----------------------------|---------------------------|-------------|--------------|-----------|
| | | оз.Ковдозеро | оз.Имандра | оз.Ковлицкое | оз.Умбозеро | р.Умба (нижний уч-к) | р.Умба (оз.Пончозеро) | р.Варзуга | р.Пялица | р.Поной (нижний уч-к) | р.Поной (верхний уч-к) | р.Печенга | р.Печа (оз.Печозеро) | Верхнетуломское водохр-ще | Нижнетуломское водохр-ще | Серебрянское водохр-ще | оз.Ловозеро | оз.Сейдозеро | р.Июканга |
| <i>D.mergi</i> | Сиг | | | | | + | | | | | | + | + | | | | | | |
| <i>D.helveticum</i> | Ряпушка | | | | + | | | | | | | | | | | | | | |
| | Сиг | | | | | | | | | + | | | | | | | | + | + |
| <i>D.paraspathaceum</i> | Сиг | | | | | | | | + | | | | | | | | | | |
| <i>D.spathaceum</i> | Сиг | | | | | | | | + | | | | | | | | | | |
| <i>D.pseudobaeri</i> | Ряпушка | | + | + | + | | | | | | | | | | | | + | + | |
| | Сиг | + | + | + | + | + | + | | | | | + | | | | + | + | + | |
| <i>D.volvens</i> | Ряпушка | + | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | Сиг | + | | | + | + | | | | | | + | + | + | | + | | | |
| <i>Apatemon annuligerum</i> | Ряпушка | | | | + | | | | | | | | | | | | | | |
| | Сиг | | | | | + | | | | | | | | | | | + | + | |
| <i>Desmidocorcella numidica</i> | Сиг | | | | | | | | | | | | | | | | + | | |

Среди паразитов бореального предгорного комплекса сиговых рыб, относящихся к арктической фауне, в условиях Кольского Севера установлено лишь 4 вида (см. табл.10). К ним относятся специфичные для широкого круга лососевидных рыб слизистый споровик *Myxidium truttae*, трематода *Crepidostomum metoecus* и 2 вида нематод *Capillaria salvelini*, *Cystidicoloides tenuissima*. Из них у ряпушки лишь в Серебрянском водохранилище (бассейн р.Воронья) был отмечен *C.salvelini*. Этот и остальные 3 вида были обнаружены и у сига. Все 4 вида в водоемах региона встречаются очень редко и только в холодноводных озерах и реках. Основными пищевыми компонентами, через которые сиги заражаются бореальными предгорными паразитами, являются бентосные организмы – олигохеты (промежуточные хозяева нематоды *Capillaria salvelini*), личинки поденок (промежуточные хозяева нематоды *Cystidicoloides tenuissima*), а также поденки и амфиподы (промежуточные хозяева трематоды *Crepidostomum metoecus*).

Доминирующими у сиговых рыб Кольского региона являются паразиты арктического пресноводного комплекса. В него входят 25 видов паразитов (см. табл.10). Среди них 5 видов – простейшие, 1 – моногенея, 4 – ракообразные, развитие которых проходит без участия промежуточных хозяев. Остальные таксоны (цестоды, трематоды, нематоды, скребни) приобретаются сиговыми рыбами через пищевые связи. Исключение составляют трематоды *Phyllodistomum conostomum* и *Ichthyocotylurus erraticus*. Первый паразит попадает в рыбу при заглатывании церкарий, второй на стадии церкарии активно проникает в ткани рыбы.

Как и следовало ожидать, абсолютное большинство таксонов арктического пресноводного комплекса относятся к широкоспецифичным лососевым паразитам. Тем не менее они в равной степени встречаются как у лососей, так и у сигов. Небольшая группа (*Chloromyxum coregoni*, 2 вида рода *Diphyllobothrium*, *Philonema sibirica*, 3 вида рода *Salmincola*, а также *Argulus coregoni*) специфична для сиговых рыб (см.табл.10). Цестода *Proteocephalus exiguus*, несмотря на то, что встречается у многих лососевидных рыб, более тяготеет к сиговым (Аникиева, Малахова, Иешко, 1983). *Haplonema hamulatum* и *Pseudoechinorhynchus borealis*, однажды обнаруженные у сига в р.Поной, являются в основном налимьими паразитами.

В распределении арктической пресноводной фауны по водоемам Кольского региона наблюдается сильно выраженная гетерогенность. Особенно она проявляется у паразитов с прямым циклом развития. Слизистые споровики *Myxidium* sp., *Chloromyxum coregoni*, *Ch.wardi* встречаются у сига и ряпушки лишь в некоторых водоемах (в основном озерного типа). Лишь *Henneguya zschokkei* относительно чаще был отмечен в водоемах Баренцево-морского бассейна. Редко и только у сига в некоторых водоемах

встречается *Dermocystidium salmonis*. Мозаичный характер в распределении по водоемам региона получили и специфичные для сига ракообразные паразиты. И только *Discocotyle sagittata* среди паразитов с прямым циклом развития распространен в большинстве водоемов Кольского региона.

Среди паразитов с усложненным циклом развития, инвазирующих рыб через пищевые связи, доминирующими являются виды, развитие которых проходит через промежуточных хозяев – амфипод и копепод. Однако среди отмеченных у сиговых рыб Кольского региона паразитов, промежуточными хозяевами которых служат веслоногие рачки, лишь *Proteocephalus exiguus* получил распространение почти во всех водоемах региона. Такие виды, как *Eubothrium salvelini*, *Philonema sibirica*, оказались исключительно редкими для сиговых, из них *E.salvelini* был обнаружен только у сига в озерах Ковдозеро и Имандра, а *Ph.sibirica* был отмечен Б.Е.Казаковым (1973) у ряпушки в оз.Имандра. Другие 2 вида (*Diphyllobothrium dendriticum*, *D.ditremum*), приобретаемые ряпушкой и сигом при питании веслоногими рачками, были встречены лишь в некоторых озерах и водохранилищах региона (см.табл.10).

Паразиты, приобретаемые сиговыми рыбами при питании амфиподами, как и следовало ожидать, преимущественно встречаются у сига, и в редких случаях – у ряпушки. Наличие таких видов, как цестода *Cyathocephalus truncatus*, нематода *Cystidicola farionis* и скребень *Metechinorhynchus salmonis*, указывает на то, что к излюбленной пище сига относятся промежуточные хозяева этих паразитов *Gammarus* и *Pontoporeia*. Часто встречающаяся у сига трематода *Crepidostomum farionis* также указывает на питание его амфиподами. Однако не исключено, что этого паразита сиг приобретает, питаясь личинками *Ephemera*, которые также являются промежуточными хозяевами трематоды *C.farionis*. Скребень *Metechinorhynchus truttae*, промежуточным хозяином которого служит главным образом *Pontoporeia affinis*, по-видимому, весьма редкий паразит для водоемов Кольского региона. У сига был отмечен Б.Е.Казаковым (1973) только в озерах Вялозеро и Максим.

У сига, исследованного в устьях рек Умба, Пялица, Поной и Иоканга, обнаружено 11 видов морских паразитов: *Cestoda* – 2, *Trematoda* – 6, *Nematoda* – 2, *Acanthocephala* – 1 (см. табл.10). Паразитофауна сига в устьях этих рек носила смешанный характер (см.табл.3). Сиг, нагуливаясь в морской воде, многих паразитов (*Scolex pleuronectis*, *Hemiurus levinseni*, *Brachyphallus crenatus*, *Derogenes varicus*, *Lecithaster gibbosus*) приобретает, употребляя в пищу морских веслоногих раков, которые являются промежуточными хозяевами этих паразитов. При питании веслоногими рачками, а также мизидами, изоподами, олигохетами сиг инвазируется нема-

тодами *Pseudoterranova decipiens* и *Hysterothylacium aduncum*. И только наличие цестоды *Diplocotyle olrikii* и скребня *Echinorhynchus gadi* указывает на использование сига в пищу морских амфипод. Через амфипод, мизид и изопод сиг заражается также трематодами *Podocotyle atomon* и *P.reflexa*. В устьях указанных рек у сига были отмечены не только перечисленные морские паразиты, но и в большом количестве пресноводные: *Discocotyle sagittata*, *Triaenophorus crassus*, *Proteocephalus exiguus*, *Crepidostomum farionis*, *C.metoeucus*, *Phyllodistomum conostomum*, *Capillaria salvelini*, *Cystidicola farionis*, *Raphidascaris acus*, *Metechinorhynchus salmonis*, метацеркарии *Ichthyocotylurus erraticus* и ряд видов рода *Diplostomum* неопределенной экологической группы (см.табл.10).

Смешанный характер паразитофауны (морская и пресноводная) был отмечен и у сига, исследованного в губах и заливах Белого моря (Шульман, Шульман-Альбова, 1953). Помимо морских паразитов, у этой рыбы были обнаружены такие пресноводные виды, как *Proteocephalus exiguus* (Кандалакшский, Онежский и Двинский заливы) и *Capillaria salvelini* (Кандалакшский залив), *Cucullanus truttae* (Онежский залив). Следует отметить, что все эти пресноводные паразиты, обнаруженные у сига в Белом море, локализуются в кишечнике рыбы и длительное время под влиянием морской воды выживать не могут. Более того, у сига в Двинском заливе был обнаружен пресноводный эктопаразит *Salmincola extensus*, что указывает на недавнюю миграцию рыбы из пресной среды в морскую. Таким образом, факт обнаружения сохранившихся пресноводных паразитов у сига в морской среде, а морских паразитов в пресноводной свидетельствует о кратковременности нагульных миграций сига в море. Проведенный анализ паразитофауны сига, исследованного в устьях рек и море, позволяет считать, что характер его нагульных миграций обусловлен морскими приливо-отливными фазами. Аналогичная картина была отмечена и у сига, исследованного в низовьях р.Умба. Однако сиг, исследованный в этой же реке, но несколько выше по течению (оз.Пончозеро), вовсе не имел морских паразитов (Митенев, Б.Шульман, 1988б). Поэтому хотя и считается, что в водоемах Кольского региона, помимо жилого, обитает так называемый полупроходной сиг (Сурков, 1966; Решетников, 1980), но судя по характеру выявленной паразитофауны, он выше приустьевой зоны рек не обитает. По-видимому, это «особая» экологическая группа сига, обитающего в устьях рек. Возможно, он и нерестится в реках вблизи приустьевой зоны, но этот вопрос пока не изучен.

Подобным примером смешанного характера паразитофауны может служить и так называемая полупроходная кумжа, обитающая в устьях рек Пялица и Поной. Как показали паразитологические исследования, у этой кумжи одновременно были отмечены морские и пресноводные паразиты.

Совершенно иная картина наблюдается у проходной кумжи: у исследованных в среднем течении р.Поной анадромных особей были обнаружены исключительно морские паразиты (Митенев, 1977).

Что касается морского скребня *Echinorhynchus gadi*, обнаруженного у ряпушки и сига в оз.Имандра, куда нет доступа проходным рыбам, то его следует считать морским реликтом. Ранее *E.gadi* обнаруживался у пресноводных кумжи, сига, ряпушки, щуки, налима, корюшки и в других водоемах Кольского региона (Казаков, 1973; Митенев, 1973, 1977, 1994б), когда он также был отнесен к морскому реликту.

Значительную часть паразитов сиговых рыб не удалось отнести к какому-либо фаунистическому комплексу или экологической группе. К ним относятся метацеркарии трематод, цестода *Diphyllbothrium* sp. и нематода *Desmidocercella numidica* (см.табл.10).

Распределение количественного состава фаунистических комплексов и групп по водоемам региона обусловлено водными ландшафтами (озеро, река, водохранилище), их гидрологическим режимом, кормностью водоемов и другими биотическими и абиотическими факторами. Так, палеоарктическая группа бореального равнинного комплекса относительно большее количество таксонов имеет в озерах Беломорского бассейна и Верхнетуломском водохранилище. Наибольшее количество таксонов этого комплекса отмечено в южной части региона, а именно в оз.Ковдозеро (табл.11). В реках фауна паразитов этого комплекса сильно обеднена. Исключение составляют озерно-плесовый верхний участок р.Поной и проточное мелководное и хорошо прогреваемое оз.Печозеро бассейна р.Печа. По количеству видов бореальный равнинный комплекс в Беломорском бассейне (13 видов) несколько богаче, чем в Баренцевоморском (9 видов).

Малочисленный бореальный предгорный комплекс (4 вида) лишь единичными видами представлен главным образом у сига большей частью в реках, а также в некоторых озерах и водохранилищах. Строгой закономерности в распределении таксонов бореального предгорного комплекса не проявляется. Вместе с тем, хотя и отмечено только 2 вида паразитов этого комплекса в водоемах Баренцевоморского бассейна, они приурочены в основном к водоемам (оз.Ловозеро, р.Иоканга), расположенным в более суровых климатических условиях (см.табл.11).

Относительное превосходство у паразитов сиговых рыб в водоемах Кольского региона получил арктический пресноводный комплекс. Однако распределение количественного состава его таксонов по водоемам региона неоднородно. Наиболее широко фауна этого комплекса в озерах и водохранилищах представлена миксопоридиями с медленно опускающимися спорами и паразитическими раками, специфичными для сиговых рыб. Более того, биоценозы озер и водохранилищ богаче представлены веслоно-

гими рачками и амфиподами, являющимися промежуточными хозяевами паразитов, специфичных для лососевидных рыб. В водоемах озерного типа и водохранилищах Кольского региона фауна паразитов арктического пресноводного комплекса составляет более 55 %. Например, в оз.Имандра из 26 видов паразитов 18 (69,2 %), а в Нижнетуломском водохранилище из 11 видов паразитов 8 (72,7 %) относятся к арктической пресноводной фауне. Исключение составляет Верхнетуломское водохранилище, в биоценозе которого из-за исчезновения амфиподной группы бентоса существенно сократилось количество паразитов арктической фауны (см.табл.11). Из табл.11 видно, что в реках арктическая пресноводная фауна паразитов значительно беднее. Исключение составляет р.Печенга, где из 14 видов 9 (64,3 %) относятся к арктической фауне. Здесь, по-видимому, более благоприятные условия сложились для существования бентосных организмов, служащих промежуточными хозяевами паразитов данной группы.

Морская экологическая группа составляет достаточно большую долю от общей фауны паразитов, обнаруженных у сига в реках Умба, Пялица и Иоканга (см.табл.11). У 10 видов паразитов в исследованном регионе установить экологическую принадлежность не удалось. В целом распределение фауны паразитов сиговых рыб (ряпушка и сиг) по водоемам в Кольском регионе имеет сильно выраженную гетерогенность. Наибольшее количество видов паразитов, о чем упоминалось выше, отмечено в озерах и водохранилищах (исключение составляет Нижнетуломское водохранилище, где обнаружено только 11 видов). В реках таксономический состав паразитов значительно меньше, в р.Варзуга, например, обнаружено всего 7 видов.

Эколого-фаунистический анализ паразитофауны сиговых рыб в исследованном регионе выявил различие экологических характеристик ряпушки и сига. Ряпушка, являясь преимущественно планктофагом, обитает на Кольском Севере лишь в некоторых озерах и водохранилищах. Сиг, напротив, распространен повсеместно, и, как показали паразитологические данные, спектр его питания более широк и включает зоопланктон, бентосные организмы и насекомых. Такое различие отразилось на количественном составе фаунистических комплексов и групп у ряпушки и сига.

Таблица 11

Распределение фаунистических комплексов и групп паразитов сиговых рыб по водоемам Кольского Севера

| Фаунистический комплекс, группа | Беломорский бассейн | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---------------------|------------|-----------------|------------|-----------------|------------|-----------------|------------|-------------------------|------------|--------------------------|------------|-----------------|------------|-----------------|------------|--------------------------|------------|---------------------------|------------|------------------------|------------|
| | оз.Ковдозеро | | оз.Имандра | | оз.Колвицкое | | оз.Умбозеро | | р.Умба (нижний уч-к) | | р.Умба (оз.Пончозеро) | | р.Варзуга | | р.Пялица | | р.Поной (нижний уч-к) | | р.Поной (верхний уч-к) | | всего по бас- сейну | |
| | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % |
| Бореальный равнинный (палеоарктическая группа) | 9 | 33,3 | 4 | 15,4 | 4 | 21,1 | 4 | 20,0 | 2 | 10,0 | 1 | 10,0 | 2 | 28,6 | 1 | 6,7 | 2 | 15,4 | 6 | 27,3 | 13 | 21,3 |
| Бореальный предгорный | | | 1 | 3,8 | 1 | 5,3 | | | | | 1 | 10,0 | | | 1 | 6,7 | 1 | 7,7 | 1 | 4,5 | 4 | 6,6 |
| Арктический пресноводный | 15 | 55,6 | 18 | 69,2 | 12 | 63,2 | 11 | 55,0 | 7 | 35,0 | 6 | 60,0 | 3 | 42,8 | 4 | 26,7 | 5 | 38,5 | 14 | 63,6 | 25 | 41,0 |
| Морская группа | | | 1 | 3,8 | | | | | 6 | 30,0 | | | | | 7 | 46,6 | 5 | 38,5 | | | 11 | 18,0 |
| Неопределенные | 3 | 11,1 | 2 | 7,7 | 2 | 10,5 | 5 | 25,0 | 5 | 25,0 | 2 | 20,0 | 2 | 28,6 | 2 | 13,3 | | | 1 | 4,5 | 8 | 13,1 |
| Всего | 27 | 100 | 26 | 100 | 19 | 100 | 20 | 100 | 20 | 100 | 10 | 100 | 7 | 100 | 15 | 100 | 13 | 100 | 22 | 100 | 61 | 100 |

Окончание табл. 11

| Фаунистический комплекс, группа | Баренцевоморский бассейн | | | | | | | | | | | | | | | | | | Всего по региону | |
|---|--------------------------|------------|-------------------------|------------|--------------------------------|------------|-------------------------------|------------|-----------------------------|------------|-----------------|------------|-----------------|------------|-----------------|------------|-------------------|------------|------------------|------------|
| | р.Печенга | | р.Печа (оз.Печозеро) | | Верхнетуломское водохранище | | Нижнетуломское водохранище | | Серебрянское во- дохр-ще | | оз.Ловозеро | | оз.Сейдозеро | | р.Июканга | | всего по бассейну | | | |
| | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % |
| Бореальный равнинный (палеоарктическая группа) | 2 | 14,3 | 5 | 31,2 | 6 | 30,0 | 2 | 18,2 | 3 | 21,4 | 3 | 12,0 | 2 | 13,3 | 1 | 8,3 | 9 | 22,5 | 15 | 23,1 |
| Бореальный предгорный | 1 | 7,1 | 1 | 6,3 | 1 | 5,0 | | | 1 | 7,1 | 2 | 8,0 | | | 2 | 16,7 | 2 | 5,0 | 4 | 6,1 |
| Арктический пресноводный | 9 | 64,3 | 8 | 50,0 | 10 | 50,0 | 8 | 72,7 | 8 | 57,1 | 14 | 56,0 | 9 | 60,0 | 6 | 50,0 | 18 | 45,0 | 25 | 38,5 |
| Морская группа | | | | | | | | | | | | | | | 3 | 25,0 | 3 | 7,5 | 11 | 16,9 |
| Неопределенные | 2 | 14,3 | 2 | 12,5 | 3 | 15,0 | 1 | 9,1 | 2 | 14,3 | 6 | 24,0 | 4 | 26,7 | | | 8 | 20,0 | 10 | 15,4 |
| Всего | 14 | 100 | 16 | 100 | 20 | 100 | 11 | 100 | 14 | 100 | 25 | 100 | 15 | 100 | 12 | 100 | 40 | 100 | 65 | 100 |

У ряпушки значительно обеднена палеоарктическая группа бореального равнинного комплекса: установлено всего 7 видов паразитов (табл.12). В ряде водоемов отмечено лишь по 1-2 вида, а в оз.Лось-озеро представители этого комплекса вовсе не обнаружены, и только в озерах Ковдозеро, Колвицкое и Серебрянском водохранилище встречено по 3 вида. Вообще несвойственным для ряпушки является бореальный предгорный комплекс. Единственную находку представителя бореального предгорного комплекса *Capillaria salvelini* в Серебрянском водохранилище можно считать случайной. Также случайной может быть и находка морского реликта *Echinorhynchus gadi* в оз.Имандра. Доминирующим у ряпушки во всех водоемах является арктический пресноводный комплекс. Из 29 обнаруженных у нее видов паразитов 14 относятся к этому комплексу. В большинстве водоемов он превышает 50 %-ный рубеж. Однако по количественному составу распределение таксонов имеет выраженный гетерогенный характер. Наиболее благоприятными условия для развития арктической фауны оказались в озерах Имандра и Ловозеро, в которых у ряпушки установлено 10 и 9 криофильных видов соответственно. Несколько уступают им озера Ковдозеро и Колвицкое. Наименьшее количество холодолюбивых видов отмечено у ряпушки в Туломских водохранилищах (от 2 до 4 видов). Особый интерес представляет паразитофауна ряпушки из оз.Лось-озеро, расположенного на верхнем участке бассейна р.Поной. В этом небольшом озере у ряпушки обнаружено всего 4 вида паразитов, отнесенных к арктическому пресноводному комплексу (см. табл.12).

Иная картина в распределении паразитов по фаунистическим комплексам наблюдается у сига. В отличие от ряпушки фауна паразитов сига значительно богаче (62 вида). Вся она распределена между тремя фаунистическими комплексами и морской экологической группой. Экологическая принадлежность 9 видов не установлена (табл.13). Гетерогенность распределения количественного состава таксонов по водоемам прослеживается у всех комплексов и групп. Из 14 видов палеоарктической группы бореального равнинного комплекса 12 встречены в водоемах Беломорского бассейна и только 8 – в водоемах Баренцевоморского бассейна. У сига в оз.Ковдозеро, на верхнем озерно-песовом участке р.Поной, в оз.Печозеро и Верхнетуломском водохранилище отмечено наибольшее количество (от 8 до 5 видов) представителей эврибионтной бореальной равнинной фауны паразитов. В остальных водоемах региона этот комплекс представлен 1, 2, реже 3 видами (см.табл.13). Малочисленный бореальный предгорный комплекс встречается у сига далеко не во всех водоемах. Его представители приурочены в основном к рекам, однако в условиях Крайнего Севера они как холодолюбивые виды обитают также в водоемах озерного типа. Абсолютное превосходство у сига получил арктический пресноводный ком-

плекс (24 вида). Наиболее высокая численность криофильных арктических видов паразитов отмечена в озерах Имандра, Ковдозеро, Колвицкое, Умбозеро, Ловозеро (от 16 до 10 видов). По количеству видов арктического пресноводного комплекса значительно уступают реки (см.табл.13), в которых, очевидно, обеднена та фауна, представители которой служат промежуточными хозяевами паразитов данного комплекса. Морская экологическая группа, представленная 11 видами, отмечена у сига в устьях рек Умба, Пялица, Поной, Иоканга (см. табл.13). Обнаруженный у сига *Echinorhynchus gadi* в оз.Имандра, как указывалось выше, относится к морскому реликту.

Формирование фауны паразитов как сиговых, так и других таксонов ихтиофауны, ее распределение по зоогеографическим регионам, различным водным ландшафтам изначально обусловлены особенностями расселения рыб в историческом прошлом. Исторические корни формирования и расселения пресноводных, в том числе лососевидных рыб, уходят в поздний палеоген и ранний неогеновый период (Яковлев, 1961, 1964; Сычевская, 1976, 1988). Основные события в расселении сиговых рыб некоторые авторы связывают с отдельными этапами плейстоценового времени (Правдин, 1954; Решетников, 1975, 1980, 1983, 1995; Шапошникова, 1976, 1977). Современные сиговые рыбы широко распространены в водоемах Голарктики. Среди них есть относительно стабильные виды с ограниченным ареалом (*Coregonus tugun*, *C.peled*, *C.muksun*) и полиморфный вид с циркумполярным распространением (*C.lavaretus*). Различные экологические ниши в водоемах Европы занимают только 2 вида – *C.albula* и *C.lavaretus*, которые образуют внутривидовые формы (Шапошникова, 1977; Решетников, 1980, 1995).

Несомненно, формирование и расселение современной пресноводной фауны проходило под влиянием многократных, различных по продолжительности геоклиматических перемен – неоднократных трансгрессий и регрессий океана, образования ледниковых покровов и их дегляциации, изменения гидрографии пресных водоемов. В настоящее время европейские и отечественные геологи выделяют 5 основных покровных оледенений, разделяемых четырьмя межледниковыми периодами (Зубаков, 1968). В доледниковое время основными направлениями стока европейских рек были северное и западное. В Восточной Европе главный водораздел проходил в районе 48 параллели, опускаясь к югу до Железных Ворот на р.Дунай и поднимаясь на востоке несколько севернее устья р.Белая (Квасов, 1963). Во время оледенений стоки северного и западного направлений преграждались ледяным щитом. При деградации льда конечные морены подпруживали сток в южном направлении, вследствие чего между конечными моренами и краем ледника возникали приледниковые озера и реки.

Таблица 12

Распределение фаунистических комплексов и групп паразитов ряпушки по водоемам Кольского Севера

| Фаунистический комплекс, группа | Беломорский бассейн | | | | | | | | | | | Баренцевоморский бассейн | | | | | | | | | | | Всего по региону | | |
|---|---------------------|------------|--------------|------------|---------------|------------|--------------|------------|------------------------------|------------|--------------|--------------------------|--------------|-------------------------------|--------------|------------------------------|--------------|----------------------------|--------------|--------------|--------------|-------------------|------------------|------------|--------------|
| | оз. Ковдозеро | | оз. Имандра | | оз. Колвицкое | | оз. Умбозеро | | р. Поной (оз. Лось-озеро) | | | всего по бассейну | | Верхнетуломское водохранилище | | Нижнетуломское водохранилище | | Серебрянское водохранилище | | оз. Ловозеро | | всего по бассейну | | | |
| | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов |
| Бореальный равнинный (палеоарктическая группа) | 3 | 27,3 | 2 | 13,3 | 3 | 27,3 | 1 | 11,1 | | | | 6 | 25,0 | 2 | 28,6 | 2 | 50,0 | 3 | 30,0 | 1 | 8,3 | 4 | 22,2 | 7 | 24,1 |
| Бореальный предгорный | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | 10,0 | | | 1 | 5,6 | 1 | 3,4 |
| Арктический пресноводный | 7 | 63,6 | 10 | 66,7 | 7 | 63,6 | 5 | 55,6 | 4 | 100 | 12 | 50,0 | 4 | 57,1 | 2 | 50,0 | 5 | 50,0 | 9 | 75,0 | 10 | 55,6 | 14 | 48,3 | |
| Морская группа | | | 1 | 6,7 | | | | | | | 1 | 4,2 | | | | | | | | | | | | 1 | 3,4 |
| Неопределенные | 1 | 9,1 | 2 | 13,3 | 1 | 13,3 | 3 | 33,3 | | | 5 | 20,8 | 1 | 14,3 | | | 1 | 10,0 | 2 | 16,7 | 3 | 16,6 | 6 | 20,7 | |
| Всего | 11 | 100 | 15 | 100 | 11 | 100 | 9 | 100 | 4 | 100 | 24 | 100 | 7 | 100 | 4 | 100 | 10 | 100 | 12 | 100 | 18 | 100 | 29 | 100 | |

Таблица 13

Распределение фаунистических комплексов и групп паразитов сига по водоемам Кольского Севера

| Фаунистический комплекс, группа | Беломорский бассейн | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--|---------------------|------------|--------------|------------|---------------|------------|--------------|------------|-----------------------|------------|-------------------------|------------|--------------|------------|--------------|------------|------------------------|------------|-------------------------|------------|-------------------|------------|
| | оз. Ковдозеро | | оз. Имандра | | оз. Колвицкое | | оз. Умбозеро | | р. Умба (нижний уч-к) | | р. Умба (оз. Пюччозеро) | | р. Варзуга | | р. Пялица | | р. Поной (нижний уч-к) | | р. Поной (верхний уч-к) | | всего по бассейну | |
| | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % |
| Бореальный равнинный (палеоарктическая группа) | 8 | 33,3 | 3 | 13,0 | 3 | 17,6 | 3 | 18,75 | 2 | 10,0 | 1 | 10,0 | 2 | 28,6 | 1 | 6,7 | 2 | 15,4 | 6 | 28,6 | 12 | 20,3 |
| Бореальный предгорный | | | 1 | 4,3 | 1 | 5,9 | | | | | 1 | 10,0 | | | 1 | 6,7 | 1 | 7,7 | 1 | 4,7 | 4 | 6,8 |
| Арктический пресноводный | 13 | 54,2 | 16 | 69,6 | 11 | 64,7 | 10 | 62,5 | 7 | 35,0 | 6 | 60,0 | 3 | 42,8 | 4 | 26,7 | 5 | 38,5 | 13 | 61,9 | 24 | 40,7 |
| Морская группа | | | 1 | 4,3 | | | | | 6 | 30,0 | | | | | 7 | 66,6 | 5 | 38,5 | | | 11 | 18,6 |
| Неопределенные | 3 | 12,5 | 2 | 8,7 | 2 | 11,8 | 3 | 18,75 | 5 | 25,0 | 2 | 20,0 | 2 | 28,6 | 2 | 13,3 | | | 1 | 4,7 | 8 | 13,6 |
| Всего | 24 | 100 | 23 | 100 | 17 | 100 | 16 | 100 | 20 | 100 | 10 | 100 | 7 | 100 | 15 | 100 | 13 | 100 | 21 | 100 | 59 | 100 |

| Фаунистический комплекс, группа | Баренцевоморский бассейн | | | | | | | | | | | | | | | | | | Всего по региону | |
|---|--------------------------|------------|--------------------------|------------|---------------------------------|------------|--------------------------------|------------|--------------------------------|------------|-----------------|------------|-----------------|------------|-----------------|------------|-------------------|------------|------------------|------------|
| | р. Печенга | | р. Печа (оз.Печозеро) | | Верхнетуломское водохрани-ще | | Нижнетуломское водохрани-ще | | Серебрянское во- дохрани-ще | | оз. Ловозеро | | оз.Сейдозеро | | р. Иоканга | | всего по бассейну | | | |
| | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | | |
| Бореальный равнинный (палеоарктическая группа) | 2 | 14,3 | 5 | 31,25 | 6 | 33,3 | 1 | 11,1 | 2 | 20,0 | 3 | 13,0 | 2 | 13,3 | 1 | 8,3 | 8 | 21,0 | 14 | 22,6 |
| Бореальный предгорный | 1 | 7,1 | 1 | 6,25 | 1 | 5,55 | | | | | 2 | 8,7 | | | 2 | 16,7 | 2 | 5,3 | 4 | 6,5 |
| Арктический пресноводный | 9 | 64,3 | 8 | 50,0 | 9 | 50,0 | 7 | 77,8 | 6 | 60,0 | 12 | 52,2 | 9 | 60,0 | 6 | 50,0 | 18 | 47,4 | 24 | 38,7 |
| Морская группа | | | | | | | | | | | | | | | 3 | 25,0 | 3 | 7,9 | 11 | 17,7 |
| Неопределенные | 2 | 14,3 | 2 | 12,5 | 2 | 11,1 | 1 | 11,1 | 2 | 20,0 | 6 | 26,1 | 4 | 26,7 | | | 7 | 18,4 | 9 | 14,5 |
| Всего | 14 | 100 | 16 | 100 | 18 | 100 | 9 | 100 | 10 | 100 | 23 | 100 | 15 | 100 | 12 | 100 | 38 | 100 | 62 | 100 |

На огромной территории в тот или иной период оледенения они соединялись и попеременно принадлежали различным бассейнам.

При наступлении и деградации последнего Евразийского ледника гидрографическая сеть Евразии неоднократно менялась под влиянием геоклиматических условий. Образовавшиеся приледниковые озера и реки на огромной территории Европы от Белого до Северного морей в тот или иной ледниковый период, соединяясь между собой, принадлежали бассейнам то Каспийского и Черного, то Балтийского и Белого морей (Квасов, 1975; Лавров, 1977; Гросвальд, 1983, 1999, 2001).

В период деградации ледника происходила неоднократная смена циклических климатических фаз продолжительностью от 500 до 2000 лет (Шнитников, 1973; Евзеров, 2001). Одно из первых, наиболее сильных потеплений в Европейском регионе наблюдалось в аллередскую климатическую фазу. В этот период, так называемый аллередский межстадиал (11400-11800 лет назад), наблюдалось значительное сокращение ледника, который еще сохранялся на Скандинавском и Кольском п-овах. Однако, как установлено, лесная растительность продвигалась далеко к северу, а область тундр и редколесий занимала лишь ограниченные периферические части континента на северо-западе, северо-востоке и вдоль края ледникового покрова. На юго-востоке граница лесной области была слишком близка к современной. Господствующими являлись формации березовых, сосновых и еловых лесов (Гричук, 1965; Формирование водных отложений..., 1976). Судя по географическим материалам, к этому времени северный сток был ограничен от южного. В аллередский межстадиальный климатический оптимум из образовавшегося Балтийского ледникового озера избыток пресных вод сбрасывался в Белое море (Блажчишин, 1984). При быстром отступлении ледника уровень Балтийского моря то сильно снижался (Июльдиевое море), то значительно повышался (Ациловое озеро), становясь выше уровня океана, и сброс избытка пресных вод происходил в Северное море (Блажчишин, 1984). По последним данным, гидрографическая связь Белого моря с Балтийским в раннем голоцене осуществлялась в результате коллапса Карского ледника, образующего серджи, сопровождающиеся мощным потоком пресной воды, которая поступала во впадину Балтийского моря (Гросвальд, 1999; Гросвальд, Лаптева, 2001). Таким образом, в аллередский межстадиал и ранний голоцен в условиях циклических климатических изменений различного ранга происходил обмен пресными водами между Белым, Балтийским и Северным морями.

Гидрографическая сеть Кольского региона формировалась в позднем ледниковье и голоцене (Лаврова, 1969; Арманд А., Арманд Н., 1969; Береговые образования..., 1973; Формирование водных отложений..., 1976; Никонов, 1977; Евзеров, Кошечкин, 1980; Колька, Каган, Евзеров, 1998). В

период с 11,5 тыс. лет до 9 тыс. лет назад в различные климатические фазы Белое море было пресным водоемом. И только после распадения ледникового покрова в Горле Белого моря (около 9 тыс. лет назад) установилась полная корреляция фаз развития Баренцева и Белого морей. Кольский п-ов в голоценовую эпоху вплоть до субатлантической климатической фазы многократно подвергался морским трансгрессиям. Ледниковый покров на полуострове сохранялся до наступления атлантической климатической фазы (8-7,5 тыс. лет назад).

Несомненно, ледниковые эпохи четвертичного периода с его климатическими переменами, изменением гидрографической сети обусловили расселение и формирование пресноводной фауны (Берг, 1949, 1962; Берг, Правдин, 1948; Никольский, 1947; Кудерский, 1969, 1971; Старобогатов, 1970; Решетников, 1980; Жаков, 1984 и др.). В периоды максимальных оледенений гибла теплолюбивая гидрофауна, выживала и формировалась холодолюбивая (арктическая) и предгорная. Слияние предледниковых водных систем способствовало широкому распространению и обмену пресноводной фауны. При отступлении ледников вслед за ними расселялась в первую очередь криофильная и холодоустойчивая, затем реофильная предгорная фауна. При установлении умеренного климата шло расселение в северные широты эврибионтной бореальной равнинной и более резистентной теплолюбивой фауны. По всей видимости, неоднократная смена климатических фаз в плейстоцене в результате многократного перемещения и обмена гидрофауны наложила глубокий отпечаток на формирование фаунистических комплексов.

В ледниковый период гидрографическая сеть ныне разъединенных бассейнов Европейского Севера была единой, поэтому ихтиофауна не имела четко выраженной приуроченности к определенным рекам, однако определялась климатическими условиями. В приледниковых озерах должны были всегда сохраняться реофильные холодноводные и эвритермные формы, спустившиеся по рекам. Помимо вытесненных ледником Прибалтики лососей, сигов, корюшки, колюшек, в них обитали хариус, елец, голяян, налим и в небольшом количестве окунь. Кроме широтной термической зональности, в приледниковых озерах наблюдалось распределение рыб по биотопам. Корюшка и ряпушка занимали нишу планктофагов. Лососи и налим представляли звено хищников. Фитофильные и пелофильные виды могли существовать в поймах рек или заливах самых южных окраин озер. Здесь концентрировались окунь, плотва, щука, пескарь, подкаменщик, голавль, язь. Остальные виды занимали водоемы, оставшиеся от предыдущего оледенения, и при создавшихся «подходящей» климатической ситуации и экологических условиях осуществляли реэмиграционные процессы. При этом в процессе преобразования ихтиофауны происходило не только дви-

жение средиземноморских форм на запад и север, но и отход гляциальных видов на северо-восток в направлении Северной Карелии. Эти миграции осуществлялись на основе принципа перемещения видов из многокомпонентных сообществ в упрощенные, бедные видами, т.е. происходило внедрение представителей низкоширотных фаунистических комплексов в высокоширотные (Жаков, 1984).

Следует отметить, что дифференциация комплексов прослеживается как в широтном, так и в долготном направлении, на что указывают паразитологические данные (Митенев, 1997). От теплолюбивой (с единичными арктическими формами) фауны паразитов рыб в Рейнском округе проявляется прогрессирующее увеличение эврибионтных и холодоустойчивых видов в Невском и Европейском округах. Также следует полагать, что представители теплолюбивой и гляциальной фаун мигрировали на запад и север Европы по опресненной гидрографической сети Норвегии.

Наиболее вероятным началом в расселении фауны на Европейском Севере послужило время аллередского межстадиала. К этому времени, судя по географическим материалам, сток северного склона Европы был ограничен от стока южного склона Европы. Таким образом, иммигрировавшая в водоемы северного склона Европы пресноводная фауна находилась в области влияния Скандинавского ледника, и распределение ее по регионам обуславливалось климатическими фазами в голоценовом периоде.

По-видимому, в аллередский межстадиальный климатический оптимум по стокам деградирующего Скандинавского ледника, образующим пресноводные озера и опресненные прибрежные воды открытой части Скандинавского материка вплоть до Баренцевоморского бассейна, раннее расселение пресноводной фауны проходило как с востока на запад, так и с запада на восток. Вслед за отступающим ледником шли криофильные, холодоустойчивые и эврибионтные виды. И только при оптимальных температурных режимах пресных водоемов осуществлялось распределение бореальных равнинных и теплолюбивых фаун. Балтийский бассейн по отношению к другим водоемам северного склона Европы оказался наиболее обогащенным фауной пресноводных рыб. Ему немногим уступает бассейн Северного моря за счет пресноводных мигрантов из рек Рейн и Сена и бассейн р.Северная Двина, получивший фауну пресноводных рыб из Балтики и бассейна р.Волга (Берг, Правдин, 1948; Берг, 1962). Очевидно, они явились основными источниками пресноводной фауны, формировавшейся в водоемах Европейского округа.

Заселение пресных водоемов Норвегии рыбами в позднее ледниковое время проходило отдельными группами, что обусловлено временными климатическими фазами (Huitfeldt-Kaas, 1923; Jensen, 1968). Первыми иммигрантами были проникшие морским путем голец *Salvelinus alpinus*, ко-

люшка трехиглая, лосось и форель. Ко второй группе относятся так называемые сконе-финмаркенские виды: сиг, хариус, окунь, налим, щука, гольян, пресноводный бычок, колюшка девятииглая и речная минога, которые проникли вплоть до Финмаркена через пресные и солоноватые водоемы как с юга, так и с востока Балтийского бассейна. Несколько позднее южную часть и отдельные местности Восточной Норвегии заселили плотва, ряпушка, корюшка, лещ, елец, язь, укля и ерш. Последняя волна мигрантов, так называемых эйерен-смоленских рыб, объединяющих густеру, судака, жереха, голавля и красноперку, вселилась в южную часть страны. Формирование фауны рыб в водоемах Норвегии, по-видимому, проходило в различные климатические фазы, начиная с Балтийского ледникового озера вплоть до Литоринового моря.

Таким образом, вполне вероятно, что хариус, щука, гольян, окунь и налим проникли в бассейны рек северного побережья Кольского п-ова по опресненным стокам деградирующего Скандинавского ледника. В это время (около 10 тыс. лет назад) еще не установилась корреляция между Баренцевым и Белым морями (Формирование водных отложений ..., 1976).

К настоящему времени не вызывает сомнения утверждение большинства биологов об иммиграции пресноводной фауны в водоемы Карелии, Беломорского и Баренцевоморского бассейнов по образовавшимся поздним приледниковым водоемам, соединенным между собой анастомозами. Однако следует полагать, что миграционный процесс и расселение пресноводной фауны в северо-восточном направлении Европы вплоть до Баренцевоморского бассейна проходили в течение нескольких тысячелетий. Вряд ли этот процесс носил последовательный поступательный характер. По-видимому, приледниковая фауна, как и бореальная равнинная и более теплолюбивая, какое-то время, в зависимости от геоклиматических условий, находилась в приледниковых озерах, поймах рек и заливах, формируя различные группы и комплексы (Никольский, 1947; Кудерский, 1969, 1971; Жаков, 1984). По анастомозам водоемов (на водоразделах) шли обмен и перемешивание фаун. Так, в более высоких северных широтах их расселение по водоемам происходило не просто с запада и юга, а, вероятнее всего, в разнополюсных направлениях. Например, *Coregonus albula* и *Coregonus lavaretus*, обитающие в водоемах Кольского п-ова, относятся к балтийской фауне, а *Coregonus sardinella*, которая свойственна Белому морю, относится к ледовитоморской фауне; в Белом море обитает также дальневосточная корюшка (Берг, Правдин, 1948; Берг, 1949). На восточный вариант иммиграции пресноводной фауны в бассейн Белого моря указывают известные здесь нельма *Stenodus leucichthys nelma*, беломорская ряпушка *Coregonus sardinella marisalbi*, пелядь *C. peled*, беломорская корюшка *Osmerus eperlanus dentex*, а также эти же виды рыб и известные для

р.Печора сибирский осетр *Acipenser baeri*, таймень *Hucho taimen*, омуль *C.autumnalis*, чир *C.nasus*, сиг-пыжьян *C.lavaretus pidshian*, муксун *C.muksun*, сибирский хариус *Thymallus arcticus*, проникшие сюда по открывшимся проходам ледникового стока. Вполне вероятно, что типично сибирские арктические пресноводные паразиты *Philonema sibirica*, известные у ряпушки в Северной Карелии в оз.Куйто (Румянцев, 1980), у ряпушки и корюшки в оз.Имандра на Кольском п-ове (Казаков, 1973), *Ph.oncorhynchi* у гольца в озерах Имандра и Колвицкое (Митенев, 1994), *Neoechinorhynchus crassus* у нельмы, омуля и других рыб, *Azygia robusta*, *Basanistes enodis* и *Salmincola nordmanni* у нельмы в р.Печора (Екимова, 1976), могли проникнуть из Сибири в водоемы Восточной Европы по пресноводным ледниковым стокам, по-видимому, в теплый аллередский межстадиал при отступлении Евроазиатского ледника. Однако эти холодолюбивые паразиты, как и их хозяева – рыбы, не получили широкого распространения в водоемах северо-западного направления Европы.

Что касается р.Северная Двина, относящейся к Беломорскому бассейну, то она, по-видимому, пополнилась пресноводной, главным образом бореальной равнинной фауной в основном через водораздел с р.Волга. На это указывает большое количество паразитов палеоарктической группы (*Myxobolus muelleriformis*, *M.permagnus*, *Dactylogyrus dulkeiti*, *Khawia rossitensis*, *Bucephalus polymorphus*, *Sphaerostomum bramae*, *Philometroides sanguinea*, *Lerneae esocina*), а также понто-каспийской (*Myxobolus pfeifferi*, *Dactylogyrus cryptomerus f.typica*, *D.difformoides*, *Gyrodactylus gobii*, *G.scardinensis*, *Caryophyllaeus fimbriceps*, *Asymphyllodora demeli*, *Parasymphyllodora markewitschi*) и амфибореальной (*Gyrodactylus markakulensis*, *Acrolichanus auriculatum*) групп, которые не были отмечены у рыб ни в водоемах Карелии, куда, очевидно, значительная часть фауны поступала через Балтийский бассейн, ни на Кольском Севере. Обнаруженные палеоарктические паразиты в р.Печора (*Myxobolus albovae*, *Dactylogyrus alatus*, *D.micracantus*, *Gyrodactylus jiroveci*, *G.vimbi*, *Paradiplozoon Megan*, *Salmincola intermedia*, *Capillaria tomentosa*, *Caligus lacustris*), а также понто-каспийские виды (*Gyrodactylus gracilihamatus*, *G.elegans*) указывают на эмиграцию их из бассейна р.Волга. Через водораздел с р.Волга в р.Печора, по-видимому, проникла и значительная часть предгорной фауны, на что указывают *Dactylogyrus borealis*, *Gyrodactylus magnificus*, *G.laevis*, *G.parvus*, *Proteocephalus thymalli*, *Salmincola thymalli*. Однако можно предположить, что р.Северная Двина в значительной степени служила промежуточным звеном при переселении пресноводной фауны из бассейна р.Волга в р.Печора.

Пути формирования паразитофауны Кольского Севера, по всей вероятности, имели два основных направления. Пути первого направления

проходили через приледниковые озера Балтийского бассейна, Карелии, речные анастомозы на водоразделе с Черным и Каспийским морями и пресноводное Белое море. Пути второго направления проходили через опресненные прибрежные зоны Северного и Норвежского морей вплоть до Баренцевоморского бассейна (Митенев, 1986, 1995, 1997). Началом проникновения пресноводной фауны в Карело-Кольский регион можно считать фазы позднеледникового потепления климата беллинга и аллереда (12,3-10,8 тыс. лет назад), а его завершением – конец пребореала, начало бореального периода, после полного распада ледникового покрова в Горле Белого моря и установления полной корреляции фаз развития Баренцева и Белого морей (9,3-8,8 тыс. лет назад). Становление современной пресноводной паразитофауны в водоемах Кольского Севера происходило, по-видимому, вплоть до субатлантического периода.

Некоторые ихтиологи отмечали, что в водоемы Кольского п-ова с юго-запада рыбы проникали по водным анастомозам Карелии (Берг, Правдин, 1948; Берг, 1949; Кудерский, 1969, 1971; Решетников, 1980). На это указывает обитание в водоемах Кольского Севера балтийских *Coregonus albula* и *Coregonus lavaretus*. Вполне вероятно, что они проникли сюда в то время, когда Белое море представляло собой опресненный водоем. Горло Белого моря тогда еще находилось под ледовым покровом. Что касается обитания этих рыб в водоемах Баренцевоморского бассейна, то нам представляется, что они могли проникнуть сюда из Балтийского бассейна по норвежской прибрежной опресненной зоне. Примерно в этот временной период (11,5-9,5 тыс. лет назад) вследствие отступления скандинавского ледникового покрова в направлении ледораздела, т.е. с северо-востока на юго-запад, с востока на запад и с юго-востока на северо-запад, проявившаяся ингрессия послеледникового бассейна как на севере, так и на юге западной части Кольского п-ова была достаточно глубоко распространена по долинам рек (Евзеров, Кошечкин, 1980). Следует полагать, что в оптимальные климатические фазы этого времени в опресненные приледниковые бассейны Кольского Севера иммигрировали пресноводные рыбы. Сюда с юга по водным анастомозам Карелии в водоемы Беломорского бассейна проникли хариус, щука, голянь, плотва, язь, лещ, елец, налим, окунь, ерш, а в водоемы Баренцевоморского бассейна по норвежской опресненной прибрежной зоне – хариус, щука, голянь, налим, окунь.

Не исключены и другие пути расселения пресноводной фауны в водоемы Баренцевоморского бассейна. Возможно, во время аллереда или в первой половине позднего дриаса происходили кратковременное проникновение слегка осолоненных вод Кандалакшской губы по долине р.Нива в оз.Имандра и соединение их через р.Кола с Кольским заливом (Лаврова, 1969). По-видимому, по этому кратковременному пресноводному проливу

иммигрировала современная ихтиофауна в бассейны рек Кола и Тулома. Вероятно, этот путь был избран и балтийской ряпушкой, которая обитает в бассейнах этих рек (в Норвегии ряпушка обитает лишь в южных бассейнах рек, впадающих в пролив Скагеррак). В эту климатическую эпоху центральная часть Кольского п-ова и Горло Белого моря, как указывалось выше, находились под ледниковым покровом. Пресноводная фауна в этот период была сосредоточена в водоемах южной оконечности Кольского п-ова, и только после полного завершения дегляциации на полуострове, т.е. около 7,5-8 тыс. лет назад (Арманд А., Арманд Н., 1969; Никонов, 1977) стало возможным проникновение рыб в водоемы Баренцевоморского бассейна и верховья р.Поной по водным анастомозам между более крупными гидрологическими системами рек Умба, Воронья и Варзуга. Например, как указывает В.В.Богданов (1958), во время паводков и сейчас происходит обмен между реками Поной и Варзуга (рис.2). Предположение о заселении пресноводной фауны р.Поной с верховьев бассейна подтверждается и тем, что такие бореальные равнинные рыбы, как плотва и язь, не смогли преодолеть крупные пороги и быстрое течение на нижнем участке реки и распространиться по всему водоему (Митенев, 1974). Вполне вероятно, что ряпушка и ерш, обитающие лишь в некоторых водоемах Баренцевоморского бассейна, могли иммигрировать в оз.Ловозеро (бассейн р.Воронья) из оз.Умбозеро (бассейн р.Умба) по водному анастомозу между притоками рек Кица и Цага (рис.3). По-видимому, это основной путь проникновения ерша в систему р.Воронья – единственный водоем в Баренцевоморском бассейне, где обитает рыба этого вида. Пока остается неясным путь проникновения ряпушки в верховья р.Поной, где она обитает в небольшом оз. Лось-озеро. В бассейнах рек Терского берега ряпушка не встречается, не обитает она и в озерах среднего участка бассейна р.Поной. Но, как упоминалось, ряпушка расселилась в оз.Ловозеро и Серебрянском водохранилище. Можно предположить, что она иммигрировала в бассейн р.Поной по водному анастомозу между верховьями р.Афанасия и притоком р.Поной р.Пессарьок (рис.4).

Таким образом, ледниковые эпохи четвертичного периода с его климатическими переменами, тектоническими явлениями, изменением гидрографической сети обусловили расселение пресноводной фауны и формирование ихтиопаразитологических фаунистических комплексов. Проявление гетерогенности в распределении пресноводных рыб в Кольском регионе, образование разновидных форм и «случайные» находки представителей ихтиофауны в крайних северных широтах указывают на становление молодого, с явными чертами изменчивости морфологических признаков видового состава пресноводной фауны, сформировавшейся здесь в поздние послеледниковый периоды. Геоисторические условия формирования

пресноводной фауны на Европейском Севере и в сопредельных регионах Палеоарктики определенным образом отразились и на формировании паразитофауны рыб.

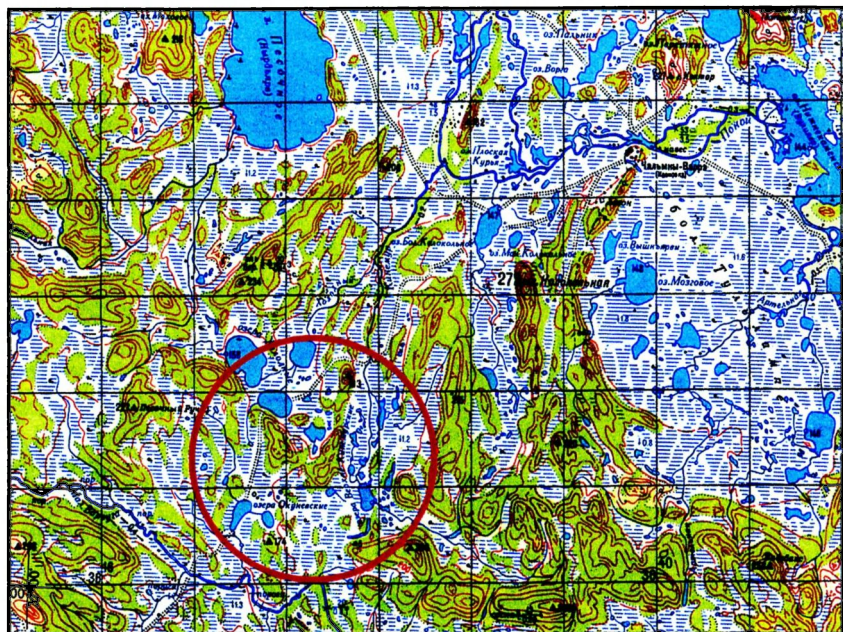


Рис.2. Схема водного анастомоза между реками Варзуга и Поной

Для сравнения качественных и количественных показателей паразитофауны сиговых рыб Кольского и сопредельных регионов использованы имеющиеся сведения по паразитам европейской ряпушки *Coregonus albula*, сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* и сига *Coregonus lavaretus* (Бауер, 1948а,б; Петрушевский, Мосевич, Шупаков, 1948; Шульман, Шульман-Альбова, 1953; Казаков, 1973; Митенев, Зубченко, 1975; Екимова, 1976; Евланов, 1982; Аникиева, Малахова, Иешко, 1983; Пугачев, 1984; Румянцев, Иешко, 1997; Митенев, 1997; Тирахов, 1998; Доровских, 1997а,б,в; 1999; Митенев, Б.Шульман, 1999; Определитель паразитов пресноводных рыб, 1984, 1985, 1987; Levander, 1914; Zschokke, 1933; Kennedy, 1974; Rokicki, 1993; El-Matbouli, Hoffmann, Kern, 1994; Valtonen, Julkunen, 1995). Проведенная выборка по паразитофауне ряпушек и сига Палеоарктики из

перечисленных источников позволила установить 129 видов паразитов, относящихся к 14 классам и группе *Protozoa incertae sedis* (табл.14). Как видно из табл.14, малочисленными оказались таксоны с прямым циклом развития. Исключение составили *Myxosporea*, *Peritricha* и *Crustacea*, которые представлены 12, 9 и 12 видами соответственно. Значительная часть простейших отмечена 1-2 видами, среди *Monogenea* – 4 вида, *Hirudinea* и *Unionida* – по 2 вида, и только паразиты с усложненным циклом развития (*Cestoda*, *Trematoda*, *Nematoda*, *Acanthocephala*) насчитывают абсолютное большинство видов. Доминирующими среди них оказались трематоды, у которых установлено 34 вида пресноводных и 6 морских.

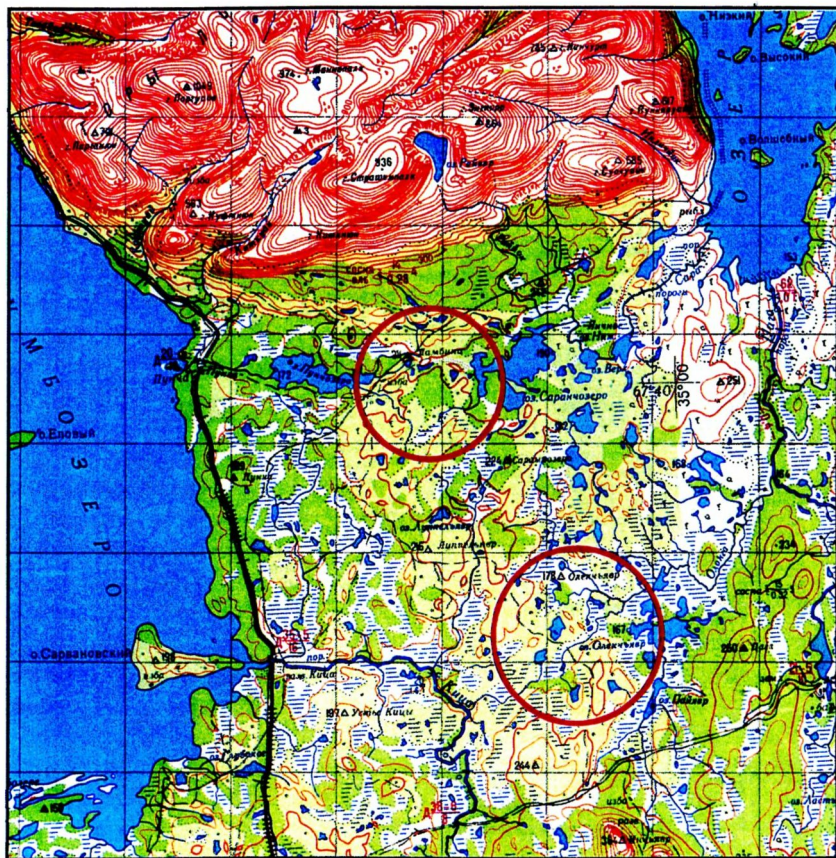


Рис.3. Схема водного анастомоза между озерами Умбозеро и Ловозеро

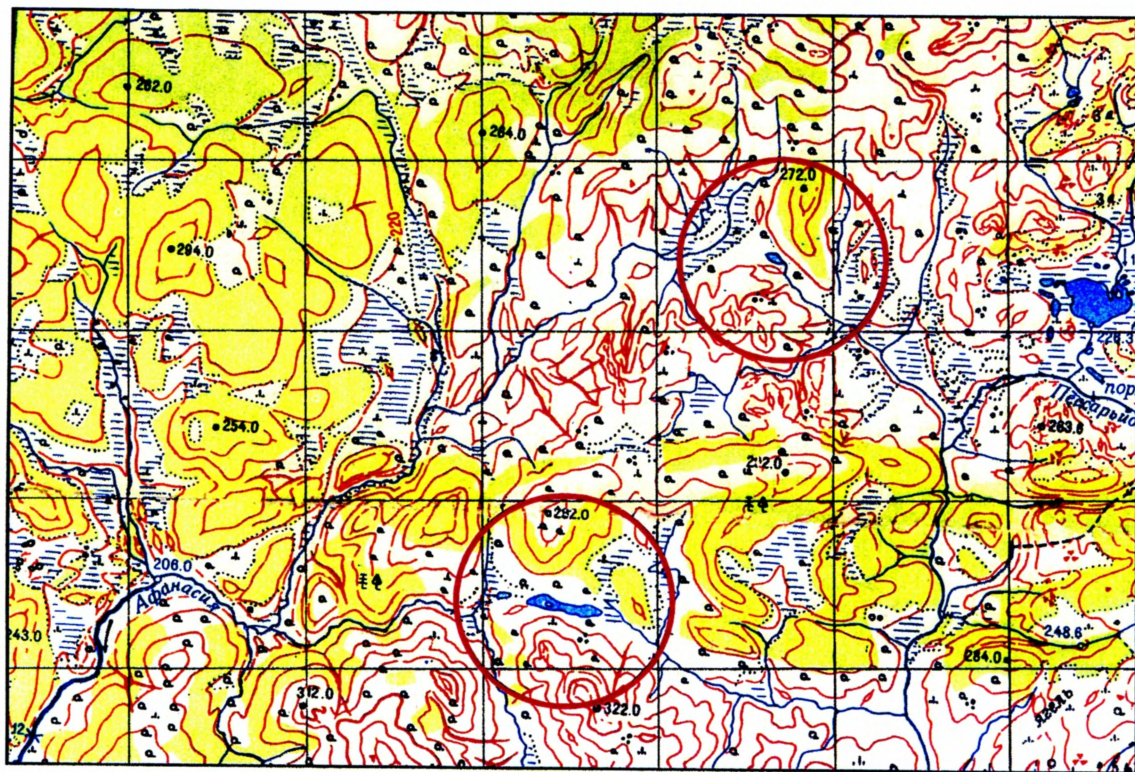


Рис.4. Схема водного анастомоза между реками Афанасия (впадает в оз. Ловозеро) и Пессарьюк (бассейн р. Поной)

Наиболее богата фауна паразитов сиговых рыб в Европейском зоогеографическом округе (93 вида), за ним следуют Невский (54 вида) и Сибирский (50 видов) округа. Значительно обеднена паразитофауна сиговых в Рейнском и Каспийском округах. Здесь исключительно редко встречаются криофильные арктические паразиты и вовсе не отмечены реофильные представители. Аналогичная картина отмечена в р.Северная Двина. Мало-численность фауны паразитов сиговых рыб в р.Мезень можно объяснить тем, что пока их паразитофауна в этом водоеме изучена недостаточно.

Паразитофауна ряпушки в пределах Палеоарктики включает 74 вида, относящихся к 13 классам и группе *Protozoa incertae sedis* (табл.15). Из паразитов с прямым циклом развития относительно часто встречаются *Mycosporaea* (6 видов), *Peritricha* (7 видов) и *Crustacea* (9 видов). Остальные крупные таксоны отмечены единичными видами. Относительно богато выражена паразитофауна ряпушки с усложненным циклом развития (*Cestoda*, *Trematoda*, *Nematoda*, *Acanthocephala*), но в целом видовое разнообразие невелико (см.табл.15). По зоогеографическим округам в распределении паразитофауны ряпушки наблюдается гетерогенность. Наибольшее количество видов отмечено в Карело-Кольском регионе Европейского округа (44 вида), а в реках Северная Двина и Мезень вовсе не выявлены пресноводные паразиты, и лишь по одному виду указаны морские. В р.Печора фауна паразитов также сильно обеднена. Большое разнообразие паразитов Каспийском округе достигается за счет эврибионтных бореальных равнинных видов, а в Невском округе, напротив, – за счет арктических пресноводных видов (что будет показано в анализе формирования фаунистических комплексов паразитов сиговых рыб в пределах Палеоарктики).

Паразитофауна сига значительно богаче таковой ряпушки и в целом по округам Палеоарктики насчитывает 114 видов, относящихся к 13 классам и группе *Protozoa incertae sedis* (табл.16). Относительно большее количество видов паразитов у сига отмечено в Европейском округе в основном за счет водоемов Карело-Кольского региона. Паразитофауна сига в р.Мезень, как и в Каспийском и Рейнском округах, по-видимому, изучена недостаточно. В Невском округе в отличие от Рейнского паразитофауна сига представлена 48 видами, хотя оба округа входят в Балтийскую провинцию. Такое видовое обогащение паразитофауны произошло в основном за счет паразитов сига озер Онежское и Ладожское, входящих в Невский округ. В целом, как и следовало ожидать, основной состав паразитов сига представлен видами с усложненным циклом развития (цестоды, трематоды, нематоды, скребни). Среди паразитов с прямым циклом развития относительно чаще встречаются слизистые споровики и ракообразные (см.табл.16).

Таблица 14

Распределение таксонов различных рангов паразитов сиговых рыб по округам Палеоарктики

| Класс, группа | Каспийский | Рейнский | Невский | Европейский | | | | | | Сибирский | Всего | |
|-------------------------|------------|-----------|--------------|-----------------------|----------------|-------------------|---------------------|----------|--------------|---------------|--------------|----------------|
| | | | | Карелия Се- верная | Кольский Север | | р.Северная Двина | р.Мезень | р.Печора | | | итого |
| | | | | | Белое море | Баренцево море | | | | | | |
| Parasitomonada | | | 1 | 1 | | | | | | 1 | 1 | 1 |
| Microsporea | | | 1 | 1 | | | 1 | | | 2 | | 2 |
| Мухоспорея | 1 | 4 | 6 | 5 | 5 | 4 | | | | 8 | 2 | 12 |
| Hymenostomata | 1 | | | | | | | | | | | 1 |
| Suctorina | | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | | | | 1 | 1 | 1 |
| Peritricha | 3 | 1 | 6 | 5 | | 1 | | | | 5 | | 9 |
| Protozoa incertae sedis | 1 | | | | 1 | 1 | | | | 1 | 1 | 2 |
| Monogenea | | 1 | 2 | 2 | 1 | 1 | | 2 | 2 | 4 | 1 | 4 |
| Cestoda | 5 | 5 | 6 | 6 | 7(2) | 7(2) | | | 3 | 8(2) | 6(2) | 12(3) |
| Trematoda | 8 | 2 | 14 | 5 | 14(6) | 10(1) | 17(2) | | 9(2) | 25(6) | 11(1) | 34(6) |
| Nematoda | 3 | | 6 | 6 | 9(2) | 6 | 4(1) | 3 | 2 | 11(2) | 9 | 13(2) |
| Acanthocephala | | 3 | 3(1) | 2 | 6(1) | 2 | 1 | 1 | 3(1) | 7(1) | 4(3) | 8(3) |
| Hirudinea | 1 | 1 | | 1 | 1 | 1 | | | 1 | 1 | 2 | 2 |
| Unionidae | 1 | 1 | | | | | | | | | | 2 |
| Crustacea | 3 | 3 | 7 | 5 | 5 | 3 | | | 4 | 8 | 6 | 12 |
| Всего | 27 | 22 | 53(1) | 40 | 50(11) | 37(3) | 23(3) | 6 | 24(3) | 82(11) | 44(6) | 115(14) |

Таблица 15

Распределение таксонов различных рангов паразитов ряпушки по округам Палеоарктики

| Класс, группа | Каспийский | Рейнский | Невский | Европейский | | | | | | Сибирский | Всего | |
|-------------------------|------------|----------|-----------|------------------|----------------|----------------|------------------|------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| | | | | Карелия Северная | Кольский Север | | р.Северная Двина | р.Мезень | р.Печора | | | итого |
| | | | | | Белое море | Баренцево море | | | | | | |
| Microsporea | | | | 1 | | | | | | 1 | | 1 |
| Myxosporae | 1 | 2 | 5 | 3 | 2 | 3 | | | | 4 | 2 | 6 |
| Hymenostomata | 1 | | | | | | | | | | | 1 |
| Suctoria | | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | | | | 1 | | 1 |
| Peritricha | 3 | 1 | 4 | 4 | | | | | | 4 | | 7 |
| Protozoa incertae sedis | 1 | | | | | | | | | | | 1 |
| Monogenea | | | 1 | 1 | 1 | | | | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Cestoda | 5 | 1 | 4 | 5 | 5 | 6 | | | 3 | 7 | 6(2) | 11(2) |
| Trematoda | 7 | | 10 | 5 | 9 | 4 | (1) | (1) | 5 | 11(1) | 4 | 17(1) |
| Nematoda | 3 | | 3 | 5 | 3 | 3 | | | | 5 | 4 | 7 |
| Acanthocephala | | | 1 | 1 | 1(1) | | | | (1) | 2(1) | 4(2) | 4(2) |
| Hirudinea | 1 | 1 | | | 1 | | | | | 1 | | 1 |
| Unionidae | 1 | 1 | | | | | | | | | | 2 |
| Crustacea | 2 | 2 | 2 | 2 | | 1 | | | 2 | 5 | 3 | 9 |
| Всего | 25 | 9 | 31 | 28 | 23(1) | 18 | (1) | (1) | 11(1) | 42(2) | 24(4) | 69(5) |

Таблица 16

Распределение таксонов различных рангов паразитов сига по округам Палеоарктики

| Класс, группа | Каспийский | Рейнский | Невский | Европейский | | | | | | Сибирский | Всего | |
|-------------------------|------------|-----------|--------------|------------------|----------------|----------------|------------------|----------|--------------|---------------|--------------|----------------|
| | | | | Карелия Северная | Кольский Север | | р.Северная Двина | р.Мезень | р.Печора | | | итого |
| | | | | | Белое море | Баренцево море | | | | | | |
| Parasitomonada | | | 1 | 1 | | | | | | 1 | 1 | 1 |
| Microsporea | | | 1 | | | | 1 | | | 1 | | 2 |
| Мухоспора | | 2 | 5 | 5 | 5 | 3 | | | | 8 | 2 | 11 |
| Suctoria | | | 1 | 1 | 1 | 1 | | | | 1 | 1 | 1 |
| Peritricha | | | 3 | 4 | | 1 | | | | 4 | | 6 |
| Protozoa incertae sedis | | | | | 1 | 1 | | | | 1 | 1 | 1 |
| Monogenea | | 1 | 2 | 2 | 1 | 1 | | 2 | 2 | 4 | 1 | 4 |
| Cestoda | | 4 | 6 | 5 | 6(2) | 6(2) | | | 3 | 7(2) | 6(2) | 8(3) |
| Trematoda | 3 | 2 | 10 | 5 | 14(6) | 10(1) | 17(1) | | 8(2) | 26(6) | 11(1) | 32(6) |
| Nematoda | | | 8 | 9 | 8(2) | 6 | 4(1) | 3 | 2 | 11(2) | 9 | 13(2) |
| Acanthocephala | | 3 | 3(1) | 2 | 6(1) | 2 | 1 | 1 | 3 | 7(1) | 4(1) | 8(2) |
| Hirudinea | | | | 1 | 1 | 1 | | | 1 | 1 | 2 | 2 |
| Unionidae | 1 | | | | | | | | | | | 1 |
| Crustacea | 1 | 2 | 7 | 5 | 5 | 3 | | | 4 | 8 | 5 | 11 |
| Всего | 5 | 14 | 47(1) | 40 | 48(11) | 35(3) | 23(2) | 6 | 23(2) | 80(11) | 43(4) | 101(13) |

Количественный и качественный состав таксономических групп паразитофауны находится в зависимости от таких факторов, как питание и поведение хозяина-рыбы, особенности ландшафтных зон и гидрологического режима водоемов, климатических условий и др. Только метод фаунистических комплексов, о чем упоминалось выше, позволяет устанавливать гетерогенность или гомогенность распределения экологических группировок паразитов рыб, существующих в тех или иных условиях.

Вся фауна паразитов сиговых рыб в 5 округах Палеоарктики, как и в Кольском регионе, складывается из 2 основных фаунистических комплексов: бореального равнинного (47 видов) и арктического пресноводного (38 видов). Малочисленный бореальный предгорный комплекс представлен 8 видами. Солоноватоводная и морская экологические группы составляют 1 и 14 видов соответственно. 5 видов простейших, 13 видов метацеркарий трематод (паразитирующих у рыб различных родов и семейств), а также нематоду *Desmidocercella numidica* и 2 представителей не определенных до вида глохий не удалось отнести к какому-либо комплексу или экологической группе (табл.17, 18).

Таблица 17

Распределение паразитов сиговых рыб
Палеоарктики по фаунистическим комплексам и группам

| Паразит | Хозяин | Округ | | | | | | | |
|------------|-----------------|-------------|----------|-------------|-------------|----------------|--|-------------------|-----------|
| | | Каспийский | Рейнский | Иловский | Европейский | | | | Сибирский |
| | | | | | Карелия | Кольский Север | | р. Северная Двина | |
| Белое море | Лаптевское море | Центральное | Северное | Арктический | | | | | |

Бореальный равнинный комплекс (палеоарктическая группа)

| | | | | | | | | | |
|------------------------------|---------|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Zscockella nova | Ряпушка | | | + | | | | | + |
| | Сиг | | | + | + | | | | |
| Ichthyophthirius multifiliis | Ряпушка | - | | | | | | | |
| Capriniana piscium | Ряпушка | | + | + | - | - | - | - | |
| | Сиг | | | - | - | - | - | - | - |
| Epistylis lwoffii | Ряпушка | - | | | | | | | |
| Apiosoma piscicolum | Ряпушка | | | + | + | | | | |
| | Сиг | | | + | + | | | | |
| Trichodina mutabilis | Сиг | | | - | | | | | |
| T. nigra | Ряпушка | | | + | + | | | | |
| | Сиг | | | | - | | | | |
| T. pediculus | Ряпушка | | | + | | | | | |

| Паразит | Хозяин | Округ | | | | | | | | |
|---------------------------------------|----------------|------------|----------|---------|------------------|----------------|---|------------------|-----------|----------|
| | | Каспийский | Рейтский | Невский | Европейский | | | | Сибирский | |
| | | | | | Карелия Северная | Кольский Север | | р.Северная Двина | | р.Мезень |
| Белос море | Баренцево море | | | | | | | | | |
| | Сиг | | | | + | | + | | | |
| <i>Trichodinella epizootoca</i> | Ряпушка | + | | + | | | | | | |
| | Сиг | | | + | | | | | | |
| <i>Paratrichodina incisa</i> | Ряпушка | | | | + | | | | | |
| <i>Tripartiella copiosa</i> | Ряпушка | + | | + | + | | | | | |
| | Сиг | | | | + | | | | | |
| <i>Dermocystidium percae</i> | Ряпушка | + | | | | | | | | |
| <i>Triaenophorus nodulosus</i> | Ряпушка | | | | | + | | | | - |
| | Сиг | | | | | | | + | | + |
| <i>T. crassus</i> | Ряпушка | + | | + | + | + | + | + | | + |
| | Сиг | | | + | + | + | + | + | | + |
| <i>Proteocephalus torulosus</i> | Ряпушка | + | | | | | | | | |
| <i>P. percae</i> | Сиг | | + | | | | | | | |
| <i>Rhipidocotyle campanula</i> | Ряпушка | | | + | | | | | | |
| | Сиг | | | + | | | | + | | |
| <i>Bunodera luriopercae</i> | Сиг | | | | | | | + | | |
| <i>Phyllodistomum elongatum</i> | Сиг | | | | | | | | | - |
| <i>Ph. angulatum</i> | Ряпушка | + | | | | | | | | |
| <i>Azygia lucii</i> | Сиг | | | | | + | | | | |
| <i>A. mirabilis</i> | Сиг | | | | | | | + | | |
| <i>Allocreadium isoporum</i> | Сиг | | | | | | | | | - |
| <i>Tylodelphys clavata</i> | Ряпушка | + | | + | + | + | | | | |
| | Сиг | | | + | + | + | | + | | + |
| <i>T. podicipina</i> | Ряпушка | | | + | | | | | | |
| | Сиг | | | | | | | + | | |
| <i>Postodiplostomum brevicaudatum</i> | Ряпушка | | | - | | | | | | |
| <i>Ichthyocotylurus platicephalus</i> | Ряпушка | - | | | | | | | | |
| | Сиг | + | | | | | | + | | |
| <i>I. variegatus</i> | Сиг | + | | | | | | + | | |
| <i>I. pileatus</i> | Ряпушка | | | | | | | | | - |
| | Сиг | | | | | | | + | | - |
| <i>Paracoenogonimus ovatus</i> | Сиг | | | | | | | + | | |
| <i>Metorchis xanthosomus</i> | Сиг | | | | | | | + | | |

| Паразит | Хозяин | Округ | | | | | | | | | |
|---------------------------------------|----------------|------------|----------|---------|------------------|----------------|---|-------------------|-----------|-----------|-----------|
| | | Каспийский | Рейнский | Невский | Европейский | | | | | | |
| | | | | | Карелия Северная | Кольский Север | | р. Северная Двина | р. Мезень | р. Печора | Сибирский |
| Белое море | Баренцево море | | | | | | | | | | |
| <i>Capillaria tomentoza</i> | Сиг | | | | | | | | | | + |
| <i>Hepaticola petruschewskii</i> | Сиг | | | | | | | | | | + |
| <i>Rhabdochona denudata</i> | Сиг | | | + | + | + | + | | | + | - |
| <i>Camallanus lacustris</i> | Ряпушка | + | | + | + | | | | | | |
| | Сиг | | | + | + | + | | | | + | - |
| <i>C. truncatus</i> | Ряпушка | + | | | | | | | | | |
| | Сиг | | | + | | | | | | | |
| <i>Raphidascaris acus</i> | Ряпушка | + | | + | + | + | + | | | | - |
| | Сиг | | | + | + | + | + | + | + | + | - |
| <i>Neoechinorhynchus rutili</i> | Сиг | | | + | | + | + | + | + | | - |
| <i>Acanthocephalus anguillae</i> | Сиг | | + | | | + | | | | | |
| <i>A. lucii</i> | Сиг | | + | | | + | | | | | |
| <i>A. clavula</i> | Сиг | | + | | | | | | | | |
| <i>Piscicola geometra</i> | Ряпушка | + | + | | | + | | | | | |
| | Сиг | | | | | + | + | + | | | - |
| <i>Ergasilus sieboldi</i> | Ряпушка | - | | + | + | | | | | | |
| | Сиг | | | + | + | | | | | | - |
| <i>E. briani</i> | Ряпушка | | - | | | | | | | | |
| | Сиг | | + | | | | | | | | |
| <i>Paraergasilus ryvoli</i> | Сиг | - | | | | | | | | | |
| <i>Caligus lacustris</i> | Ряпушка | | | | | | | | | | - |
| | Сиг | | | + | | | | | | | - |
| <i>Argulus foliaceus</i> | Ряпушка | + | + | | | | | | | | |
| | Сиг | | | + | | + | | | | | |
| Бореальный предгорный комплекс | | | | | | | | | | | |
| <i>Myxidium truttae</i> | Сиг | | | | | + | | | | | |
| <i>M. salmonis</i> | Сиг | | | - | + | | | | | | |
| <i>Chloromyxum truttae</i> | Ряпушка | | | - | - | | | | | | |
| | Сиг | | | | - | | | | | | |
| <i>Tetraonchus borealis</i> | Сиг | | | | | | | | | + | |
| <i>Crepidostomum metoecus</i> | Ряпушка | | | | | | | | | | + |
| | Сиг | | | | | + | + | | | | - |
| <i>Phyllodistomum simile</i> | Сиг | | | | | | | | | | - |
| <i>Capillaria salvelini</i> | Ряпушка | | | | + | | + | | | | |
| | Сиг | | | | + | + | + | | | | |

| Паразит | Хозяин | Округ | | | | | | | | |
|--|----------------|------------|----------|---------|------------------|----------------|---|-------------------|-----------|-----------|
| | | Каспийский | Рейнский | Невский | Европейский | | | | | Сибирский |
| | | | | | Карелия Северная | Кольский Север | | р. Северная Двина | р. Мезень | |
| Белое море | Баренцево море | | | | | | | | | |
| <i>Cystidicoloides tenuissima</i> | Сиг | | | + | + | + | | | + | - |
| Арктический пресноводный комплекс | | | | | | | | | | |
| <i>Hexamita truttae</i> | Сиг | | | + | + | | | | | - |
| <i>Myxidium</i> sp. | Сиг | | | | | + | + | | | |
| <i>M. salvelini</i> | Ряпушка | | | + | | | | | | |
| | Сиг | | | + | | | | | | |
| <i>Chloromyxum coregoni</i> | Ряпушка | + | | + | + | + | + | | | + |
| | Сиг | | | + | + | + | + | | | + |
| <i>Ch. Wardi</i> | Сиг | | | | | + | | | | |
| <i>Henneuya zschokkei</i> | Ряпушка | | + | + | + | + | + | | | + |
| | Сиг | | | + | + | + | + | | | + |
| <i>Dermocystidium salmonis</i> | Сиг | | | | | + | - | | | + |
| <i>Tetraonchus alaskensis</i> | Сиг | | | | | | | | | + |
| <i>Gyrodactylus lavareti</i> | Сиг | | | + | + | | | | | |
| <i>Discocotyle sagittata</i> | Ряпушка | | | + | + | + | | | | + |
| | Сиг | | + | + | + | + | | + | + | + |
| <i>Eubothrium salvelini</i> | Ряпушка | | | + | | | | | | |
| | Сиг | | + | + | + | + | | | | |
| <i>Diphyllobothrium dendriticum</i> | Ряпушка | | | | + | | - | | | + |
| | Сиг | | + | + | + | + | - | | | + |
| <i>D. ditremum</i> | Ряпушка | | | + | + | + | + | | | + |
| | Сиг | | + | + | + | + | + | | | + |
| <i>Cyathocephalus truncatus</i> | Ряпушка | | | | + | + | - | | | + |
| | Сиг | | | + | + | + | - | | | + |
| <i>Proteocephalus exiguus</i> | Ряпушка | + | + | + | + | + | + | | | + |
| | Сиг | | | + | + | + | + | | | + |
| <i>P. longicollis</i> | Ряпушка | + | | | | | | | | |
| <i>P. albulae</i> | Ряпушка | + | | | | | | | | |
| <i>Crepidostomum farionis</i> | Ряпушка | | | + | + | + | | | | + |
| | Сиг | | | + | + | + | - | + | | + |
| <i>Phyllostomum conostomum</i> | Ряпушка | + | | + | + | + | - | | | + |
| | Сиг | | | + | + | - | - | + | | - |
| <i>Ph. megalorchis</i> | Сиг | | | | | | | | | + |

| Паразит | Хозяин | Округ | | | | | | | | | |
|--------------------------------------|----------------|------------|----------|---------|------------------|----------------|---|-------------------|-----------|-----------|-----------|
| | | Каспийский | Рейнский | Невский | Европейский | | | | | Сибирский | |
| | | | | | Карелия Северная | Кольский Север | | р. Северная Двина | р. Мезень | | р. Печора |
| Белое море | Баренцево море | | | | | | | | | | |
| <i>Azygia robusta</i> | Сиг | | | | | | | | | | + |
| <i>Ichthyocotylurus erraticus</i> | Ряпушка | + | + | + | + | + | + | | | + | |
| | Сиг | + | | + | + | + | + | + | | + | + |
| <i>Cystidicola farionis</i> | Ряпушка | | | + | + | + | + | | | | + |
| | Сиг | | | + | + | + | + | + | | + | + |
| <i>Philonema sibirica</i> | Ряпушка | | | | + | + | | | | | + |
| | Сиг | | | | + | | | | | | + |
| <i>Cucullanus truttae</i> | Ряпушка | | | | | | | | | | + |
| | Сиг | | | + | + | + | + | | | | + |
| <i>Haplonema hamulatum</i> | Сиг | | | | | + | | | | | |
| <i>Neoechinorhynchus crassus</i> | Ряпушка | | | | | | | | | | + |
| | Сиг | | | | | | | | | + | + |
| <i>Pseudoechinorhynchus borealis</i> | Ряпушка | | | | | | | | | | + |
| | Сиг | | | + | + | + | | | | | + |
| <i>Metechinorhynchus salmonis</i> | Ряпушка | | | + | + | + | | | | | + |
| | Сиг | | | + | + | + | | | | + | + |
| <i>M. truttae</i> | Ряпушка | | | | | | + | + | | | + |
| | Сиг | | | | | | + | + | | + | + |
| <i>Acanthobdella peledina</i> | Сиг | | | | | | | | | | + |
| <i>Salminicola coregonorum</i> | Ряпушка | | | | + | | | | | | + |
| | Сиг | | | + | + | + | | | | | + |
| <i>S. extumescens</i> | Сиг | | | + | + | + | + | | | | + |
| <i>S. extensus</i> | Ряпушка | | | | | | | | | + | + |
| | Сиг | | + | + | + | + | + | | | + | + |
| <i>S. nordmanni</i> | Сиг | | | | | | | | | + | |
| <i>Coregonicola producta</i> | Ряпушка | | | | | | | | | | + |
| <i>C. orientalis</i> | Сиг | | | | | | | | | | + |
| <i>Argulus coregoni</i> | Ряпушка | | | + | | | | + | | | |
| | Сиг | | | + | + | + | + | + | | + | |
| Солоноватоводная группа | | | | | | | | | | | |
| <i>Glugea hertwigi</i> | Ряпушка | | | | + | | | | | | |
| | Сиг | | | + | | | | | | | |

| Паразит | Хозяин | Округ | | | | | | | | |
|----------------------------------|---------|------------|------------|----------------|------------------|----------------|---|-------------------|-----------|-----------|
| | | Каспийский | Рейнский | Невский | Европейский | | | | Сибирский | |
| | | | | | Карелия Северная | Кольский Север | | р. Северная Двина | | р. Мезень |
| | | | Белое море | Баренцево море | | | | | | |
| Морская группа | | | | | | | | | | |
| <i>Eubothrium crassus</i> | Ряпушка | | | | | | | | | + |
| | Сиг | | | | | | | | | + |
| <i>Diplocotyle olrikii</i> | Ряпушка | | | | | | | | | + |
| | Сиг | | | | + | + | | | | + |
| <i>Scolex pleuronectis</i> | Сиг | | | | + | + | | | | |
| <i>Hemiurus levinseni</i> | Сиг | | | | + | | | | | + |
| <i>Brachyphallus crenatus</i> | Сиг | | | | + | | | | | |
| <i>Derogenes varicus</i> | Сиг | | | | + | | | + | | + |
| <i>Lecithaster gibbosus</i> | Ряпушка | | | | | | | + | + | |
| | Сиг | | | | + | | | | | + |
| <i>Podocotyle atomon</i> | Сиг | | | | + | + | | | | |
| <i>P. reflexa</i> | Сиг | | | | + | | | | | |
| <i>Pseudoterranova decipiens</i> | Сиг | | | | + | | | | | |
| <i>Hysterothylacium aduncum</i> | Сиг | | | | + | | | + | | |
| <i>Echinorhynchus gadi</i> | Ряпушка | | | | + | | | | | + |
| | Сиг | | | + | + | | | | | + |
| <i>Corinosoma semerme</i> | Сиг | | | | | | | | | + |
| <i>C. strumosum</i> | Ряпушка | | | | | | | | | + |
| Неопределенные | | | | | | | | | | |
| <i>Thelohania baueri</i> | Сиг | | | | | | | + | | |
| <i>Sphaerospora coregoni</i> | Сиг | | + | | | | | | | |
| <i>Мухоболus evdokimovae</i> | Ряпушка | | + | | | | | | | |
| <i>Мухоболus sp.</i> | Сиг | | + | | | | | | | |
| <i>Trichodina sp.</i> | Ряпушка | | + | | | | | | | |
| <i>Diphyllobothrium sp.</i> | Ряпушка | | | | | | | + | | |
| <i>Diplostomum rutili</i> | ряпушка | | | | | | + | + | | |
| | Сиг | | | | | | + | + | | |
| <i>D. mergi</i> | Сиг | | | | | | + | + | | |
| <i>D. caudatum</i> | Сиг | | | + | | | | | | |
| <i>D. flexicaudum</i> | Сиг | | | + | | | | | | |
| <i>D. helveticum</i> | Ряпушка | | | + | | | + | | | |
| | Сиг | | | | | | + | + | + | |

| Паразит | Хозяин | Округ | | | | | | | | | | |
|---------------------------------|----------------|------------|----------|---------|------------------|----------------|---|-------------------|-----------|-----------|-----------|---|
| | | Каспийский | Рейнский | Невский | Европейский | | | | | Сибирский | | |
| | | | | | Карелия Северная | Кольский Север | | р. Северная Двина | р. Мезень | | р. Печора | |
| Белое море | Баренцево море | | | | | | | | | | | |
| <i>D. commutatum</i> | Сиг | | | | | | | | | + | | |
| <i>D. paraspathaceum</i> | Сиг | | | | | | | | | + | | |
| <i>D. spathaceum</i> | Ряпушка | + | | + | + | + | | | | | + | + |
| | Сиг | | | | + | + | | | | + | | + |
| <i>D. pseudobaeri</i> | Ряпушка | | | + | | + | + | | | | | |
| | Сиг | | | | + | + | + | | | | | |
| <i>D. volvens</i> | Ряпушка | | | | | + | | | | | | |
| | Сиг | | | + | | + | + | | | | + | |
| <i>Diplostomum</i> sp. | Сиг | | + | | | | | | | | | |
| <i>Apatemon annuligerum</i> | Ряпушка | + | | | | + | | | | | | |
| | Сиг | | | | | + | + | + | | | | |
| <i>Desmidocercella numidica</i> | Сиг | | | + | + | | | + | | | | |
| <i>Pseudanodonta</i> sp. | Ряпушка | + | | | | | | | | | | |
| | Сиг | + | | | | | | | | | | |
| <i>Unionidae</i> gen.sp. | Ряпушка | | + | | | | | | | | | |

Установленные паразиты у сиговых рыб Палеоарктики обладают весьма широким диапазоном специфичности. Абсолютное большинство видов бореального равнинного комплекса паразитирует у рыб различных семейств и отрядов. И только такие, как *Zschokkella nova*, *Capillaria tomentosa*, *Rhabdochona denudata*, *Ergasilus briani*, специфичны для широкого круга карповых рыб. К щучьим паразитам относятся *Azygia lucii* и *Raphidascaris acus* и к окуневым – *Camallanus truncatus*.

Среди паразитов, не отнесенных к какой-либо экологической группе, *Thelohania baueri*, по-видимому, специфичен для колюшек. Микроспоридии *Sphaerospora coregoni*, *Myxobolus evdokimovae*, впервые обнаруженные в Рейнском округе и описанные как новые виды (Евланов, 1982; El-Matbouli, Hofmann, Kern, 1994), а также *Myxobolus* sp. пока не отмечены за пределами данного региона. Поэтому относить их к узкому кругу хозяев – сиговых рыб – также преждевременно. Остальные таксоны неопределенной экологической группы паразитируют у многих рыб, относящихся к различным семействам и отрядам. Морские паразиты приурочены к проходным и полупроходным лососевидным рыбам.

Таблица 18

Количественный состав фаунистических комплексов и групп паразитов сиговых рыб в округах Палеоарктики

| Фаунистический комплекс, группа | Каспийский | | Рейнский | | Невский | | Европейский | | | | | | | | | | | | | | Сибирский | | Всего | |
|--|--------------|------------|----------------|------------|--------------|------------|------------------|------------|----------------|------------|--------------|------------|-------------------|------------|--------------|------------|--------------|------------|--------------|------------|--------------|------------|--------------|------------|
| | | | | | | | Карелия Северная | | Кольский Север | | | | р. Северная Двина | | р. Мезень | | р. Печора | | итого | | | | | |
| | Белое море | | Баренцево море | | кол-во видов | % | | | кол-во видов | % | кол-во видов | % | | | | | | | | | кол-во видов | % | кол-во видов | % |
| | кол-во видов | % | кол-во видов | % | | | кол-во видов | % | | | | | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | | | | |
| Бореальный равнинный (палеоарктич. группа) | 18 | 66,7 | 8 | 38,1 | 21 | 38,2 | 14 | 33,3 | 13 | 21,3 | 9 | 22,5 | 14 | 53,8 | 3 | 50,0 | 6 | 22,2 | 32 | 34,4 | 12 | 24,0 | 47 | 36,4 |
| Бореальный предгорный | | | | | 3 | 5,5 | 3 | 7,1 | 4 | 6,6 | 2 | 5,0 | | | 2 | 33,3 | 1 | 3,7 | 7 | 7,5 | 4 | 8,0 | 8 | 6,2 |
| Арктический пресноводный | 6 | 22,2 | 8 | 38,1 | 22 | 40,0 | 22 | 52,4 | 25 | 41,0 | 18 | 45,0 | 4 | 15,4 | 1 | 16,7 | 15 | 55,6 | 30 | 32,2 | 27 | 54,0 | 38 | 29,4 |
| Солоноватоводная группа | | | | | 1 | 1,8 | 1 | 2,4 | | | | | | | | | | | 1 | 1,1 | | | 1 | 0,8 |
| Морская группа | | | | | 1 | 1,8 | | | 11 | 18,0 | 3 | 5,0 | 3 | 11,5 | | | 3 | 11,1 | 11 | 11,8 | 6 | 12,0 | 14 | 10,9 |
| Неопределенные | 3 | 11,1 | 5 | 23,8 | 7 | 12,7 | 2 | 4,8 | 8 | 13,1 | 8 | 20,0 | 5 | 19,2 | | | 2 | 7,4 | 12 | 12,9 | 1 | 2,0 | 21 | 16,3 |
| Всего | 27 | 100 | 21 | 100 | 55 | 100 | 42 | 100 | 61 | 100 | 40 | 100 | 26 | 100 | 6 | 100 | 27 | 100 | 93 | 100 | 50 | 100 | 129 | 100 |

Иная картина наблюдается в распределении паразитов по специфичности бореального предгорного и арктического пресноводного комплексов. Здесь абсолютное большинство видов специфично для широкого круга лососевидных рыб. Небольшая часть оказалась специфичной для сигов (*Chloromyxum coregoni*, *Dermocystidium salmonis*, *Gyrodactylus lavareti*, *Proteocephalus albulae*, *P. exiguus*, *Philonema sibirica*, *Salmincola coregonorum*, *S. extumescens*, *S. extensus*, *S. nordmanni*, *Coregonicola producta*, *C. orientalis*, *Argulus coregoni*). Исключение составляют нематода *Haplonema hamulatum*, специфичная для налима, и скребень *Pseudoechinorhynchus borealis*, встречающийся у рыб многих видов, но чаще паразитирующий у налима (Митенев, Б.Шульман, 1999).

Большое эколого-фаунистическое разнообразие паразитов, выявленное у сиговых рыб, определило сильно выраженную гетерогенность распределения их в пределах Палеоарктики. Прежде всего, следует отметить обедненность фауны паразитов сиговых рыб в Каспийском и Рейнском округах, а также в северо-восточной части (реки Северная Двина, Мезень, Печора) Европейского округа. Как видно из табл.17, 18 в Каспийском округе (верховье бассейна р.Волга) и в р.Северная Двина значительно обеднен арктический пресноводный комплекс и, напротив, отмечено относительное превосходство фауны паразитов бореального равнинного комплекса. По-видимому, такое явление обусловлено более благоприятными климатическими условиями для эврибионтной равнинной фауны и менее благоприятными для холодолюбивой арктической фауны. Казалось бы, в Рейнском округе в оптимальных климатических условиях должно быть превосходство бореальной равнинной фауны над арктической. Однако эти комплексы оказались равноценными. Такое равновесие произошло из-за увеличения арктических видов паразитов у сиговых рыб Англии, которая входит в Рейнский зоогеографический округ. Вместе с тем следует отметить, что ни в Каспийском, ни в Рейнском округах, а также в р.Северная Двина вовсе не встречаются представители бореального предгорного комплекса, что указывает на сходство равнинных ландшафтных зон и свойственных им экологических условий. В Невском округе, входящем в Балтийскую провинцию, также отмечается относительное равновесие по численности видов 2 основных фаунистических комплексов с незначительным превосходством арктической фауны. Однако здесь уже формируется бореальный предгорный комплекс. В Карело-Кольском регионе и р.Печора, входящих в Европейский зоогеографический округ, а также в водоемах Сибири значительно возрастает роль арктического пресноводного комплекса. В водоемах Кольского региона (главным образом в Беломорском бассейне), в реках Северная Двина, Печора и реках Сибири у сиговых рыб выявлена морская группа паразитов (см. табл.17, 18). Что касается фауни-

стических комплексов в р.Мезень, то из-за малочисленности паразитофауны сиговых рыб в эколого-географическом анализе они не использованы.

Значительное различие наблюдается в формировании фаунистических комплексов у рыб отдельно взятых видов – ряпушки и сига. Паразитофауна ряпушки в ряде регионов сильно обеднена. Так, в Рейнском округе известно всего 9 видов. В р.Печора (Европейский округ) отмечено 12 видов, в реках Северная Двина и Мезень (тот же округ) у ряпушки установлен лишь 1 морской паразит *Lecithaster gibbosus* (см. табл. 17, табл.19). Не исключено, что в реках Северная Двина и Мезень паразитофауна ряпушки была недостаточно изучена. Структура фаунистических комплексов мало отличается от таковой в целом по сиговым рыбам. Исключение составляют реки Северная Двина и Мезень, где фаунистические комплексы у ряпушки отсутствуют. В р.Печора у ряпушки отмечены значительное снижение относительной величины бореального равнинного комплекса и, напротив, увеличение арктического пресноводного. Аналогичная картина прослеживается и в Сибирском округе. Здесь бореальный равнинный комплекс составляет чуть выше 14 %, тогда как арктический пресноводный – почти 68 % (см. табл.19). Вместе с тем проведенный анализ фауны паразитов ряпушки показал ее большое экологическое различие по регионам Палеоарктики. Доминирующий бореальный равнинный комплекс в Каспийском округе слагается из паразитов с прямым циклом развития (5 видов простейших, 1 вид пиявки и 2 вида ракообразных) и паразитов с усложненным циклом развития (8 видов) (см. табл. 17). Среди паразитов с усложненным циклом ряпушка инвазируется или при активном проникновении в тело рыбы церкарий трематод (*Tylodelphys clavata*, *Ichthyocotylurus erraticus*), или при заглатывании свободноплавающих личинок трематоды *Phyllodistomum angulatum*. Присутствие 2 видов цестод (*Triaenophorus crassus*, *Proteocephalus torulosus*), 2 видов нематод (*Camallanus lacustris*, *C.truncatus*) указывает на питание ряпушки копеподной группой зоопланктона, и только нематода *Raphidascaris acus* заражает ряпушку через использование ею в пищу личинок ручейников и стрекоз. Из немногочисленной группы паразитов арктического пресноводного комплекса у ряпушки данного округа главными являются 3 вида рода *Proteocephalus*, также свидетельствующие о том, что основной пищей ряпушки здесь служит копеподная группа зоопланктона. На пелагический образ жизни ряпушки указывает обнаруженный у нее слизистый споровик *Chloromyxum coregoni* с медленно опускающимися спорами. Из малочисленной группы паразитов ряпушки в Рейнском округе только *Proteocephalus exiguus* приобретает ее через пищевые компоненты, которыми служат копеподы. А на обитание ее в пелагиали указывает присутствие *Hennequya zschokkei* с медленно опускающимися спорами.

Таблица 19

Количественный состав фаунистических комплексов и групп паразитов ряпушки в округах Палеоарктики

| Фаунистический комплекс, группа | Каспийский | | Рейнский | | Невский | | Европейский | | | | | | | | | | | | | | Сибирский | | Всего | |
|--|--------------|------------|----------------|------------|--------------|------------|------------------|------------|----------------|------------|--------------|------------|-------------------|------------|--------------|------------|--------------|------------|--------------|------------|-----------|------------|-----------|------------|
| | | | | | | | Карелия Северная | | Кольский Север | | | | р. Северная Двина | | р. Мезень | | р. Печора | | итого | | | | | |
| | Белое море | | Баренцево море | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | | | | |
| Бореальный равнинный (палеоарктич. группа) | 16 | 64,0 | 4 | 44,4 | 14 | 45,2 | 10 | 35,7 | 6 | 24,0 | 4 | 22,2 | | | | | 1 | 8,3 | 28 | 43,1 | 4 | 14,3 | 29 | 39,2 |
| Бореальный предгорный | | | | | 1 | 3,2 | 2 | 7,1 | | | 1 | 5,6 | | | | | 1 | 8,3 | 3 | 4,6 | | | 3 | 4,1 |
| Арктический пресноводный | 6 | 24,0 | 2 | 22,2 | 13 | 41,9 | 14 | 50,0 | 12 | 48,0 | 10 | 55,6 | | | | | 8 | 66,7 | 20 | 30,8 | 19 | 67,8 | 25 | 33,8 |
| Солоноватоводная группа | | | | | | | 1 | 3,6 | | | | | | | | | | | 1 | 1,5 | | | 1 | 1,3 |
| Морская группа | | | | | | | | | 1 | 4,0 | | | 1 | 100 | 1 | 100 | 1 | 8,3 | 2 | 3,1 | 4 | 14,3 | 5 | 6,8 |
| Неопределенные | 3 | 12,0 | 3 | 33,3 | 3 | 9,7 | 1 | 3,6 | 6 | 24,0 | 3 | 16,6 | | | | | 1 | 8,3 | 11 | 16,9 | 1 | 3,6 | 11 | 14,8 |
| Всего | 25 | 100 | 9 | 100 | 31 | 100 | 28 | 100 | 25 | 100 | 18 | 100 | 1 | 100 | 1 | 100 | 12 | 100 | 65 | 100 | 28 | 100 | 74 | 100 |

Богатая паразитофауна ряпушки установлена в Невском округе (см. табл.17). Наличие большинства паразитарных таксонов разных экологических групп и комплексов в той или иной мере характеризует поведение и питание ряпушки как более разнообразное, чем в Каспийском и Рейнском округах. Бореальные равнинные *Zschokkella nova* с парящими спорами, *Trienophorus crassus* и *Camallanus lacustris*, арктические пресноводные *Chloromyxum coregoni* и *Henneguya zschokkei* с медленно опускающимися спорами, а также *Eubothrium salvelini* и *Diphyllbothrium ditremum*, *Proteocephalus exiguus* указывают на обитание ряпушки в пелагиали и питание ее зоопланктоном. В то же время встречаемость у нее *Raphidascaris acus*, *Cyathocephalus truncatus*, *Crepidostomum farionis* и *Cystidicola farionis*, *Metechinorhynchus salmonis* явно свидетельствует и о придонном образе жизни ряпушки и питании ее здесь личинками различных насекомых и амфиподами. Обитание ряпушки у дна подтверждается обнаруженными у нее метацеркариями трематод 8 видов. По-видимому, в придонной части эта рыба заглатывает быстро опускающиеся споры слизистых споровиков *Chloromyxum truttae* и *Myxidium salvelini*.

В водоемах Европейского округа, как и в Невском округе, ряпушка занимает две основные экологические ниши – пелагиаль и бенталь. Главными паразитарными таксонами, подтверждающими питание рыбы копеподной группой зоопланктона и обитание ее в пелагиали, являются *Trienophorus nodulosus*, *T. crassus*, *Camallanus lacustris* (бореальные равнинные виды), *Diphyllbothrium dendriticum*, *D. ditremum*, *Proteocephalus exiguus*, *Philonema sibirica* (арктические пресноводные виды), *Lecithaster gibbosus* (морской вид). Очевидно, в толще воды ряпушка захватывает и такие парящие споры слизистых споровиков, как *Zschokkella nova*, *Chloromyxum coregoni* и *Henneguya zschokkei*. Вместе с тем наличие других паразитов указывает на придонное обитание ряпушки и ее питание бентосными организмами. К ним относятся *Raphidascaris acus* (бореальный равнинный вид), *Crepidostomum metoecus*, *Capillaria salvelini* (бореальные предгорные виды), *Cyathocephalus truncatus*, *Crepidostomum farionis*, *Cystidicola farionis*, *Metechinorhynchus salmonis* (арктические пресноводные виды), *Echinorhynchus gadi* (морской вид), свидетельствующие о том, что в рацион ряпушки входят личинки различных насекомых, олигохеты и амфиподы. 9 видов метацеркарий трематод, отмеченных у ряпушки в данном зоогеографическом округе, также указывают на придонный образ жизни. Не исключено, что у дна эта рыба захватывает быстро опускающиеся споры *Chloromyxum truttae* (см. табл.17).

Как показали паразитологические данные, у сибирской ряпушки на фоне смешанного питания (зоопланктон и бентосные организмы) прослеживается четкая тенденция к бентофагии. Как и следовало ожидать, к до-

минирующим таксонам относятся арктические пресноводные виды. Среди бореальных равнинных паразитов у сибирской ряпушки известны лишь 2 вида цестод (*Triaenophorus nodulosus*, *T. crassus*), приобретаемых ею через питание копеподной группой зоопланктона, нематода *Raphidascaris acus*, приобретаемая через питание личинками и имаго насекомых, и метациркария *Ichthyocotylurus pileatus*, активно проникающая в тело рыб. Предгорные паразиты вовсе не отмечены. Среди арктических пресноводных представителей доминирующими являются *Cyathocephalus truncatus*, *Crepidostomum farionis*, *Cystidicola farionis*, *Neoechinorhynchus crassus*, *Pseudoechinorhynchus borealis*, *Metechinorhynchus salmonis*, *M. truttae*, которыми ряпушка заражается, питаясь бентосными, главным образом амфиподными организмами. Среди холодолюбивых паразитов относительно меньшую роль играют виды, которые приобретаются рыбой через питание копеподной группой зоопланктона. К ним относятся цестоды *Diphyllobothrium dendriticum*, *D. ditremum*, *Proteocephalus exiguus* и нематода *Philonema sibirica*. Немалую роль в питании сибирской ряпушки играют морские организмы: амфиподы, через которых она приобретает *Diplocotyle olrikii*, *Echinorhynchus gadi* и *Corinosoma strumosum* и копеподы, через питание которыми она заражается *Eubothrium crassus* (см. табл. 17).

Паразитофауна сига в ряде округов и в целом по Палеоарктике представлена значительно большим числом видов, чем у ряпушки. Однако в ряде округов и водоемов паразитофауна этой рыбы сильно обеднена. В Каспийском округе отмечены лишь 5 видов, в р.Мезень Европейского округа – 6 видов. Также относительно других регионов в Рейнском округе фауна паразитов бедна и насчитывает только 14 видов. Более обогащена паразитофауна сига в Невском, Сибирском округах и ряде бассейнов Европейского округа. Структура фаунистических комплексов паразитов сига мало чем отличается от таковой ряпушки и характеризуется явно выраженной гетерогенностью распределения по отдельным округам и регионам. В Каспийском и Рейнском округах и р.Северная Двина отсутствует бореальная предгорная фауна паразитов. В Европейском округе отмечена значительная неоднородность структуры фаунистических комплексов. Если в Карело-Кольском регионе и р.Печора абсолютное большинство паразитов сига входят в арктический пресноводный комплекс, то в р.Северная Двина, напротив, большая часть видов относится к бореальному равнинному комплексу (табл.20). Сибирский округ, как и Карело-Кольские водоемы, также обогащен арктической фауной. Невский округ занимает промежуточное положение между Рейнским округом и Северной Карелией Европейского округа.

Таблица 20

Количественный состав фаунистических комплексов и групп паразитов сига в округах Палеоарктики

| Фаунистический комплекс, группа | Каспийский | | Рейнский | | Невский | | Европейский | | | | | | | | | | | | | | Сибирский | | Всего | |
|--|--------------|------------|----------------|------------|--------------|------------|------------------|------------|----------------|------------|--------------|------------|------------------|------------|--------------|------------|--------------|------------|--------------|------------|--------------|------------|------------|------------|
| | | | | | | | Карелия Северная | | Кольский Север | | | | р.Северная Двина | | р.Мезень | | р.Печора | | итого | | | | | |
| | Белое море | | Баренцево море | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | кол-во видов | % | | |
| Бореальный равнинный (палеоарктич. группа) | 3 | 60,0 | 5 | 35,7 | 16 | 33,3 | 13 | 32,5 | 12 | 20,7 | 8 | 21,1 | 14 | 56,0 | 3 | 50,0 | 6 | 24,0 | 31 | 34,0 | 12 | 26,1 | 40 | 35,1 |
| Бореальный предгорный | | | | | 2 | 4,2 | 4 | 10,0 | 4 | 7,0 | 2 | 5,3 | | | 2 | 33,3 | 1 | 4,0 | 7 | 7,7 | 4 | 8,7 | 8 | 7,0 |
| Арктический пресноводный | 1 | 20,0 | 6 | 42,9 | 22 | 45,8 | 21 | 52,5 | 24 | 41,4 | 18 | 47,4 | 4 | 16,0 | 1 | 16,7 | 15 | 60,0 | 30 | 33,0 | 25 | 54,3 | 35 | 30,7 |
| Солоноватоводная группа | | | | | 1 | 2,1 | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | 0,9 |
| Морская группа | | | | | 1 | 2,1 | | | 11 | 18,8 | 3 | 7,9 | 2 | 8,0 | | | 2 | 8,0 | 11 | 12,1 | 4 | 8,7 | 13 | 11,4 |
| Неопределенные | 1 | 20,0 | 3 | 21,4 | 6 | 12,5 | 2 | 5,0 | 7 | 12,1 | 7 | 18,4 | 5 | 20,0 | | | 1 | 4,0 | 12 | 13,2 | 1 | 2,2 | 17 | 14,9 |
| Всего | 5 | 100 | 14 | 100 | 48 | 100 | 40 | 100 | 58 | 100 | 38 | 100 | 25 | 100 | 6 | 100 | 25 | 100 | 91 | 100 | 46 | 100 | 114 | 100 |

Проведенный анализ позволил установить эколого-трофические особенности паразитофауны сига по зоогеографическим округам и регионам Палеоарктики. Так, в малочисленной группе паразитов Каспийского округа не оказалось видов, характеризующих питание сига. И только метацеркарии трематод рода *Ichthyocotylurus* (2 вида бореальных равнинных и 1 вид арктический пресноводный) и глохидия *Pseudanodonta* sp. указывают на обитание этой рыбы в бентали. В Рейнском округе прослеживается относительная равнозначность питания сига как копеподной группой зоопланктона, на что указывают бореальный равнинный *Proteocephalus percae* и арктические пресноводные *Eubothrium salvelini* и 2 вида *Diphyllbothrium*, так и бентосными организмами (равноногие раки), через которых сиг приобретает скребней *Acanthocephalus* 3 видов (см. табл.17).

Невский округ хотя и входит, как и Рейнский, в Балтийскую провинцию, но расположен в северо-восточной климатической зоне, более благоприятной для обитания сиговых рыб. Это обусловило здесь большее таксономическое разнообразие паразитофауны сига, чем в южных регионах. Из 48 видов паразитов 22 составляют арктический пресноводный комплекс. Отмечены и реофильные бореальные предгорные (2 вида) паразиты. Немалую роль играют и эврибионтные бореальные равнинные таксоны. К ним относятся 16 видов, 8 из которых являются паразитами с прямым циклом развития (*Zschokkella nova*, 4 вида инфузорий и 3 вида ракообразных). Все они широкоспецифичны и встречаются у рыб разных семейств. Широкоспецифичного карпового *Zsch. nova*, по-видимому, можно считать случайной находкой у сиговых рыб. Среди паразитов с усложненным циклом развития 2 вида метацеркарий трематод (*Rhipidocotyle campanula*, *Tylodelphys clavata*) инвазируют рыбу при активном проникновении церкарий в ее ткани. Они также являются весьма широкоспецифичными паразитами. И только 6, также широкоспецифичных, представителей бореального равнинного комплекса приобретаются сигом через пищевые связи. Из них плероцеркоиды *Triaenophorus crassus* и 2 вида нематод рода *Camallanus* приобретаются сигом через питание копеподной группой зоопланктона. Нематоды *Rhabdochona denudata*, *Raphidascaris acus* инвазируют сига через употребление им в пищу поденок и ручейников, а скребень *Neoechinorhynchus rutili* – через употребление остракод. 2 бореальных предгорных вида – слизистый споровик *Myxidium salmonis* и нематода *Cystidicoloides tenuissima* (инвазируют рыбу через питание поденками) – относятся к лососевым паразитам. В арктическом пресноводном комплексе в паразитофауне сига в Невском округе абсолютное большинство представлено широкоспецифичными лососевидными паразитами. Некоторые из них (*Chloromyxum coregoni*, *Gyrodactylus lavareti*, *Proteocephalus exiguus*, 3 вида рода *Salmincola*, *Argulus coregoni*) специфичны для сигов. К паразитам с

прямым циклом развития относятся простейшие – 4 вида, моногенеи – 2 вида и ракообразные – 4 вида. Как ракообразные, так и слизистые споровики *Chloromyxum coregoni*, *Henneyuya zschokkei* с медленно опускающимися спорами указывают на обитание сига в пелагиали. На пелагический образ жизни сига указывают и 4 вида цестод (*Eubothrium salvelini*, *Diphyllobothrium dendriticum*, *D. ditremum*, *Proteocephalus exiguus*), которые приобретаются им через питание копеподной группой зоопланктона. Вместе с тем значительную роль в питании сига играют бентосные организмы, главным образом амфиоды, через которых рыбы инвазируются цестодой *Cyathocephalus truncatus*, трематодой *Crepidostomum farionis*, нематодой *Cystidicola farionis* и скребнями *Pseudoechinorhynchus borealis*, *Metechinorhynchus salmonis* (см. табл.17). По-видимому, у дна сиг приобретает и слизистого споровика *Myxidium salvelini* с быстро опускающимися спорами. Здесь он приобретает и метацеркарий трематод *Ichthyocotylurus erraticus*, и не отнесенных к какой-либо экологической группе паразитов 5 видов рода *Diplostomum*.

Наиболее богато представлена паразитофауна сига в Европейском округе. В целом по округу у сига известен 91 вид паразитов, из которых слагаются бореальный равнинный (31 вид), бореальный предгорный (7 видов) и арктический пресноводный (30 видов) комплексы, а также морская группа (11 видов) и паразиты с неопределенным экологическим положением (12 видов). Однако количественный состав комплексов и групп в разных частях и водоемах округа заметно различается. Почти повсеместно доминирует арктический пресноводный комплекс. И только в р.Северная Двина он составляет лишь 16 %. Напротив, бореальный равнинный комплекс составляет 56 % паразитов. В этом водоеме не отмечены бореальные предгорные паразиты. В Беломорском бассейне (Кольский регион) у сига выявлено 11 видов морских паразитов. В Северной Карелии и р.Мезень морские таксоны у сига вовсе не отмечены. В р.Мезень также преобладают бореальные равнинные паразиты (см. табл.17, 20). Однако из-за малого количества обнаруженных здесь видов паразитов судить о достоверности фаунистических комплексов пока рано.

Структура фаунистических комплексов и групп у сига в разных частях Европейского округа весьма неоднородна. Бореальный равнинный комплекс, например, в Северной Карелии, состоит в основном из паразитов с прямым циклом развития (простейшие – 6 видов, пиявки и раки – по 1 виду). В Беломорском и Баренцево-морском бассейнах Кольского региона среди паразитов с прямым циклом развития в этот комплекс вошли по 3 вида соответственно. В реках Северная Двина и Мезень паразиты с прямым циклом развития, относящиеся к бореальному равнинному комплексу, у сига вовсе не встречены. Лишь в р.Печора (северо-восточная часть

Европейского округа) из этой группы встречены паразиты 2 видов (см. табл.17). Абсолютное большинство представителей бореального равнинного комплекса, развивающихся с участием промежуточных хозяев, установлено у сига в р.Северная Двина, среди них 8 видов метацеркарий трематод, которыми рыба инвазируется при активном проникновении в ее ткани церкарий. Трематодой *Azygia mirabilis* сиг заражается при заглатывании свободно плавающих церкарий. Используя в пищу ветвистоусых и веслоногих рачков, сиг заражается трематодой *Bunodera luciopercae* и нематодой *Camallanus lacustris* соответственно. Через питание олигохетами рыба приобретает нематоду *Hepaticola petruschewskii*, а питаясь личинками ручейников и стрекоз – *Raphidascaris acus*. Через остракод сиг инвазируется скребнем *Neoechinorhynchus rutili*. Последние 2 вида и *C. lacustris* известны у сига и в других водоемах округа. Однако таксоны таких родов, как *Triaenophorus* и *Acanthocephalus*, промежуточными хозяевами которых служат копеподы и изоподы соответственно, встречающиеся в водоемах северо-западной части округа, не отмечены в реках Северная Двина, Мезень и Печора. В водоемах Карело-Кольского региона среди паразитов с усложненным циклом развития, но не связанных с питанием рыбы, известно лишь 2 вида *Azygia lucii* и *Tylodelphys clavata*. Все паразиты бореального равнинного комплекса относятся к широкоспецифичным, которые могут паразитировать у рыб различных семейств и даже отрядов.

Бореальная предгорная фауна паразитов сига немногочисленна (7 видов), однако бóльшая ее часть встречается в Карело-Кольском регионе, в том числе слизистые споровики, трематода *Crepidostomum metoecus*, нематоды *Capillaria salvelini* и *Cystidicoloides tenuissima*, которые приобретаются сигом через питание амфиподами, олигохетами, личинками и взрослыми поденками. В р.Северная Двина у сига этот комплекс вовсе не сформировался, в реках Мезень и Печора известны 2 и 1 вид соответственно (см. табл.17). Почти все виды этого комплекса специфичны для лососевидных рыб и только *Tetraonchus borealis* специфичен для хариусов.

Паразитофауна сига арктического пресноводного комплекса в Европейском зоогеографическом округе экологически близка к таковой Невского округа. Из 30 видов общим для этих округов является 21 вид. Абсолютное большинство паразитов Невского округа, за исключением слизистого споровика *Myxidium salvelini*, встречается в Европейском округе (см. табл.17). В Невском округе не встречены лишь редко встречающиеся у сига на Европейском Севере *Myxidium* sp., *Chloromyxum wardi* (известный у дальневосточных лососей), *Dermocystidium salmonis*, *Tetraonchus alaskensis* (приуроченные к дальневосточным лососевидным рыбам), *Philonema sibirica*, *Neoechinorhynchus crassus*, *Salmincola nordmanni* (сибирские эндемики). Скребень *Metechinorhynchus truttae* чаще встречается у сига в водо-

емах Европейского округа, а обнаруженного здесь у сига налимого паразита *Haplonema hamulatum* можно считать случайной находкой. Эколого-трофические отношения в паразитофауне сига в Европейском округе свойственны таковым в Невском округе. Если в целом между двумя округами прослеживается высокое таксономическое и эколого-трофическое сходство в паразитофауне сига, то в отдельных частях Европейского округа наблюдается сильно выраженное различие этих параметров. В р.Северная Двина в этот комплекс входят паразиты 4 видов, развитие которых связано со сменой хозяев. Из них только *Crepidostomum farionis* и *Cystidicola farionis* приобретаются рыбой через питание амфиподами, личинками и имаго поденок. Трематодой *Phyllodistomum conostomum* сиг заражается при заглатывании свободно плавающих личинок паразита, а метацеркарией *Ichthyocotylurus erraticus* – при активном проникновении церкарий в ткани рыбы. В р.Мезень у сига известен 1 арктический специфичный лососевый паразит *Discocotyle sagittata*. Только в р.Печора, которая, как Северная Двина и Мезень, относятся к северо-восточной части Европейского округа, из 15 видов этого комплекса 12 являются общими с фауной паразитов Карело-Кольского региона. 3 вида – *T. alaskensis*, *N. crassus*, *S. nordmanni* – являются паразитами, характерными для лососевидных рыб Сибири и Дальнего Востока, о чем упоминалось выше.

В Европейском округе, особенно в Беломорском бассейне, у сига наиболее богата морская экологическая группа паразитов (см. табл.17). Вся фауна паразитов этой группы указывает на полупроходной образ жизни и активное питание сига как копеподной группой зоопланктона, так и бентосными организмами.

Паразитофауна сига Сибирского округа представлена преимущественно специфичными лососевидными паразитами арктического пресноводного и бореального предгорного комплексов, а также немногочисленной морской группой видов, свойственных проходным и полупроходным лососевидным рыбам. Бореальные равнинные паразиты, которые могут встречаться у рыб разных семейств и отрядов, у сига в сибирских водоемах относительно малочисленны. Здесь указывается только три вида (*Capriniana piscium*, *Piscicola geometra*, *Ergasilus sieboldi*) с прямым циклом развития. Среди паразитов с усложненным циклом цестоды *Triaenophorus nodulosus*, *T. crassus* и нематода *Camallanus lacustris* приобретаются сигом через питание копеподной группой зоопланктона, а нематоды *Capillaria tomentosa*, *Rhabdochona denudata*, *Raphidascaris acus* – через питание бентосными организмами (олигохеты, личинки и имаго поденок и ручейников). Остальные (роды *Phyllodistomum*, *Tylodelphys*, *Ichthyocotylurus*) инвазируют рыбу через заглатывание ею свободноплавающих личинок паразита или через активное проникновение церкарий в ткани рыбы. Из 4 видов

бореального предгорного комплекса *Crepidostomum metoecus*, *Capillaria salvelini* и *Cystidicoloides tenuissima* заражают сига при употреблении им в пищу амфипод, олигохет и поденок, и только представитель рода *Phyllodistomum* заражает рыбу при заглатывании ею свободноплавающих церкарий.

Доминирующим у сига, как и у сибирской ряпушки, является арктический пресноводный комплекс. Из 25 видов 10 (простейшие, моногенея, пиявка, ракообразные) относятся к паразитам с прямым циклом развития. Среди них *Acanthobdella peledina* и сибирский эндемик *Coregonicola orientalis* у сиговых рыб в европейских водоемах ранее отмечены не были (см. табл.17). Абсолютное большинство таксонов Сибирского округа с усложненным циклом развития встречается в Европейском и Невском округах (см. табл.17), эколого-трофические особенности которых были рассмотрены выше. Лишь *Phyllodistomum megalorchis* и *Azygia robusta*, которыми сиг заражается при заглатывании свободноплавающих церкарий, встречаются у сига только в Сибирском округе. 4 вида морских паразитов, по-видимому, свойственны сигу, обитающему в приустьевых зонах сибирских рек, из них *Eubothrium crassum* и *Corynosoma semerme* у сига в европейской части пока не обнаружены.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных паразитологических исследований сиговых рыб Кольского Севера установлено 54 вида пресноводных паразитов, относящихся к 38 родам, 29 семействам, 14 отрядам, 10 классам и 1 группе простейших неопределенного положения – *Protozoa incertae sedis*, а также 11 видов морских паразитов, относящихся к 9 родам, 6 семействам, 2 отрядам. Такие крупные таксоны, как *Suctorina*, *Monogenea*, *Hirudinea*, а также простейшие неопределенного положения представлены единичными видами. Из них только моногенея *Discocotyle sagittata* встречается в большинстве исследованных водоемов. Представители остальных таксонов являются редким исключением для сиговых рыб Кольского региона. Несколько большим количеством видов, относящихся также к паразитам с прямым циклом развития, обозначены *Myxosporea* и *Crustacea* – 6 и 5 видов соответственно. Основную фауну паразитов сиговых рыб в регионе составляют *Cestoda* (10 видов), *Trematoda* (20 видов), *Nematoda* (12 видов), *Acanthocephala* (7 видов), которые приобретаются сигами через пищевые компоненты. Абсолютное большинство (36 видов) составляют паразиты, встречающиеся у рыб разных семейств и отрядов. Значительная часть паразитов (22 вида) оказалась специфичной для широкого круга лососевых рыб. К ним относятся главным образом криофильные и реофильные представители, составляющие арктическую пресноводную и частично предгорную фауну. И лишь *Chloromyxum coregoni*, *Dermocystidium salmonis*, *Proteocephalus exiguus*, *Philonema sibirica*, *Salmincola coregonorum*, *S. extumescens*, *S. extensus*, *Argulus coregoni* специфичны для сиговых рыб.

Паразитоценозы сиговых рыб в большинстве водоемов Кольского региона находятся в экологическом равновесии, в них сохраняется относительная устойчивость состава паразитов и их численности в сложившихся природных экосистемах. Однако в ряде случаев под влиянием деятельности человека значительно изменяется экология паразитов, что приводит к их биологическому прогрессу. Одним из таких примеров может служить зарегулирование стока верхнего участка р. Тулома. Резкая смена гидрологического режима привела к значительным гидробиоценотическим изменениям, негативно отразившимся в системе «паразит-хозяин». В результате глубокой депрессии трофической цепи и исчезновения одного из основных пищевых звеньев – амфиподной группы бентоса – из биоценоза исчезли такие паразиты, как *Cyathocephalus truncatus* и *Cystidicola farionis*, характерные для бассейна р. Тулома и других незарегулированных водоемов Кольского региона. Вместе с тем в результате нарушения пищевого баланса в зарегулированной части р. Тулома возникли другие экологи-

трофические взаимоотношения между гидробионтами. У бентофагов пищевой спектр сузился до олигохет, личинок и взрослых форм насекомых. Относительно большую роль в питании рыб стал играть зоопланктон. Планктофаги, в свою очередь, стали основными объектами питания хищников. Такая перестройка эколого-трофических отношений обусловила сближение мест обитания сига с местами обитания основного хищника — щуки. Таким образом, проявление сукцессии в биоценозе данной части водоема, приведшей к «сближению» основных звеньев (копеподная группа зоопланктона, сиговые рыбы, щука), участвующих в жизненном цикле лентеца *Triaenophorus crassus*, создали благоприятные условия для увеличения численности популяции данного паразита и возникновения очага триэнтофороза, который находится в динамике со времени зарегулирования стока верхнего участка р. Тулома в течение 40 лет. Флюктуации зараженности мышечной ткани сига плероцеркоидами варьируют в пределах 87-50 % в зависимости от климатических условий года.

В результате проведенного эколого-географического анализа паразитов сиговых рыб Кольского Севера установлена их принадлежность к фаунистическим комплексам и экологическим группам. Определены количественный состав общей фауны паразитов этих комплексов и групп и их распределение по водоемам региона. Установлено, что вся фауна паразитов сиговых рыб складывается из трех фаунистических комплексов (бореальный равнинный с входящей в него палеоарктической экологической группой, бореальный предгорный и арктический пресноводный), одной морской экологической группы и части паразитов (10 видов) неопределенного экологического положения.

Несмотря на принадлежность сиговых рыб к типичной арктической пресноводной фауне, среди их паразитов в водоемах Кольского региона значительную часть (15 видов) составляют эврибионтные палеоарктические виды бореального равнинного комплекса. Однако качественный состав фауны паразитов данного комплекса в большинстве водоемов исследованного региона чрезвычайно беден. Адаптация паразитов этого комплекса, за исключением некоторых видов, слабо выражена по отношению к сиговым рыбам. Отмечены случайные или очень редкие находки таких паразитов, как *Zschokkella nova*, *Capriniana piscium*, *Trichodina pediculus*, *Azygia lucii*, *Tylodelphys clavata*, *Piscicola geometra*, *Argulus foliaceus*. Относительно редкими являются *Triaenophorus nodulosus*, *Rhabdochona denudata*, *Camallanus lacustris*, *Neoechinorhynchus rutili*, *Acanthocephalus anguillae*, *A. lucii*. И только цестода *Triaenophorus crassus pl.* и нематода *Raphidascaris acus* встречаются в исследованных водоемах региона чаще и в основном у сига.

Хотя и считается, что бореальный предгорный комплекс сформировался в пределах одной ландшафтной зоны с бореальным равнинным комплексом (Яковлев, 1964), его виды более приспособлены к реофильным условиям и низкой температуре, что с точки зрения экологии позволяет считать этот комплекс более приближенным к арктическому пресноводному (Никольский, 1947, 1980). У сиговых рыб в Кольском регионе среди паразитов бореального предгорного комплекса выявлено только 4 вида (*Myxidium truttae*, *Crepidostomum metoecus*, *Capillaria salvelini*, *Cystidicoides tenuissima*), широкоспецифичных для лососевидных рыб. Все они оказались редкими и отмечены в основном у сига. У ряпушки лишь однажды в Серебрянском водохранилище была обнаружена нематода *C. salvelini*.

Доминирующим для паразитов сиговых рыб Кольского Севера является арктический пресноводный комплекс (25 видов). Основу его составляют таксоны, специфичные для лососевых рыб, и только 8 видов (*Chloromyxum coregoni*, *Dermocystidium salmonis*, *Proteocephalus exiguus*, *Philonema sibirica*, *Salmincola coregonorum*, *S. extumescens*, *S. extensus*, *Argulus coregoni*) специфичны для сиговых рыб. В абсолютном большинстве специфичные сиговые паразиты оказались редкими для водоемов Кольского региона и были обнаружены в основном у сига. Лишь цестода *P. exiguus* была отмечена во всех исследованных водоемах, в которых обитают ряпушка и сиг. Среди остальных сиговых паразитов у ряпушки в единичных случаях были встречены *Ch. coregoni*, *A. coregoni* и сибирский эндемик *Ph. sibirica*. Среди специфичных лососевых паразитов, обнаруженных у сиговых рыб, редкими оказались *Myxidium* sp., *Chloromyxum wardi*, *Eubothrium salvelini*, *Cucullanus truttae*, *Metechinorhynchus truttae*. Относительно чаще встречались *Henneguya zschokkei*, *Discocotyle sagittata*, *Diphyllobothrium dendriticum*, *D. ditremum*, *Metechinorhynchus salmonis*. Такие таксоны, как *Cyathocephalus truncatus*, *Crepidostomum farionis*, *Phyllodistomum conostomum*, *Ichthyocotylurus erraticus*, *Cystidicola farionis*, в большинстве водоемов обнаружены главным образом у сига.

У сига, исследованного в устьях рек Кольского региона, установлен смешанный характер паразитофауны. Помимо пресноводных паразитов, в приустьевых участках рек у сига было выявлено 11 видов морских паразитов. Такой смешанный характер паразитофауны был отмечен у сига, исследованного в Кандалакшском, Онежском и Двинском заливах Белого моря (Шульман, Шульман-Альбова, 1953). Помимо морских паразитов, у сига в этих заливах были обнаружены такие пресноводные виды, как *Proteocephalus exiguus*, *Capillaria salvelini*, *Cucullanus truttae* и рачок *Salmincola extensus*, которые длительное время в морской воде выживать не могут. Таким образом, сохранение у сига пресноводных паразитов в морской

среде и наличие морских паразитов в пресноводной среде свидетельствуют о кратковременности нагульных миграций этой рыбы в море. Результаты анализа паразитофауны сига, исследованного в устьях рек и в море, позволяют сказать, что нагульные миграции этой рыбы экологически обусловлены морскими приливно-отливными фазами. Наглядным примером служит наличие у сига смешанной фауны паразитов (морская и пресноводная) в устье р. Умба и сугубо пресноводной несколько выше по течению в оз. Пончозеро (Митенев, Б.Шульман, 1988б). Поэтому, хотя и считается, что в водоемах Кольского региона, помимо жилого, обитает так называемый полупроходной сиг (Сурков, 1966; Решетников, 1980), судя по характеру паразитофауны, последний выше приустьевой зоны рек не обитает и, по видимому, представляет собой «особую» экологическую группу сига, обитающего в устьях рек. Однако для подтверждения данного предположения следует провести дополнительные исследования биологии полупроходного сига.

Сравнительный анализ материала по фауне паразитов сиговых рыб позволил проследить исходные пути ее формирования и распределения по зоогеографическим регионам, различным водным ландшафтам, изначально обусловленным особенностями расселения ихтиофауны в историческом прошлом. Исторические корни формирования и расселения лососевидных рыб уходят в поздний палеоген и ранний неоген (Яковлев, 1961; Сычевская, 1988). Основные события в расселении сиговых рыб связаны с отдельными этапами плейстоценового времени. Современные ареалы сиговых рыб в основном определяются историей развития водной сети во время последнего ледникового и послеледникового периодов. В водоемах Европы заселение экологических ниш велось только двумя видами (*Coregonus albula*, *C. lavaretus*), которые образуют внутривидовые формы (Шапошникова, 1977; Решетников, 1995). Как проходило расселение сиговых рыб, в частности ряпушки, по водоемам Кольского Севера пока не ясно. Если сиг обитает в регионе повсеместно, то ряпушка – лишь в некоторых озерных системах. Помимо Беломорского бассейна, она известна в некоторых озерах и водохранилищах бассейнов рек Тулома, Кола, Воронья, относящихся к Баренцевоморскому бассейну. В Норвегии ряпушка не встречается ни в северных, ни в западных водоемах, а обитает только в южной части страны в бассейнах рек, впадающих в пролив Скагеррак.

Следует полагать, что расселение сиговых и других пресноводных рыб на Европейском Севере в позднеледниковье проходило по разным направлениям и поэтапно, что было обусловлено геоклиматическими фазами. Вполне вероятно, что в оптимальные климатические фазы аллередского межстадиала в опресненные приледниковые бассейны севера иммигрировали холодолюбивые и эврибионтные пресноводные рыбы. С юга по вод-

ным анастомозам Карелии они проникли в водоемы Беломорского бассейна, а в водоемы Баренцевоморского бассейна – из Балтийского бассейна по норвежской прибрежной опресненной зоне. Не исключены и другие пути расселения пресноводной фауны в водоемы Баренцевоморского бассейна. Во время аллереда или в первой половине позднего дриаса происходило кратковременное проникновение слегка осолоненных вод Кандалакшской губы по долине р. Нива и оз. Имандра и соединение их через р. Кола с Кольским заливом (Лаврова, 1969). Возможно, по этому кратковременному пресноводному проливу иммигрировала пресноводная ихтиофауна, в том числе и ряпушка среди сиговых, которая расселилась в бассейнах рек Кола и Тулома. В эту климатическую эпоху центральная часть Кольского п-ова и Горло Белого моря находились под ледниковым покровом. И только после полного завершения дегляциации на полуострове (около 7,5-8 тыс. лет назад) стало возможным проникновение части рыб из Беломорского бассейна в Баренцевоморский и верховья р. Поной по водным анастомозам между более крупными гидрологическими системами рек Умба, Воронья, Варзуга. Таким образом, становление современной пресноводной ихтио- и паразитофауны в водоемах Кольского Севера проходило, по-видимому, начиная с аллередского межстадиала вплоть до субатлантического периода.

Проведенный сравнительный анализ сформировавшейся в различных геоклиматических условиях паразитофауны сиговых рыб по зоогеографическим округам Палеоарктики показал ее относительное сходство и различие. У ряпушки и сига в целом по регионам Палеоарктики установлено 129 видов паразитов, относящихся к 14 классам и группе *Protozoa incertae sedis*. Основу фауны (81 вид) составляют виды со сложным циклом развития (*Cestoda*, *Trematoda*, *Nematoda*, *Acanthocephala*). Среди паразитов с прямым циклом развития в относительно большем количестве отмечены *Myxosporea* (12 видов), *Peritricha* (9 видов), *Monogenea* (4 вида), *Crustacea* (12 видов). Остальные таксоны представлены 1-2 видами. Фауна паразитов рассматриваемых сиговых рыб значительно богаче представлена в Европейском округе (93 вида), за ним следуют Сибирский (50 видов), Невский (54 вида), Рейнский (22 вида) и Каспийский (27 видов) округа. Большое эколого-фаунистическое разнообразие паразитов, выявленных у сиговых рыб, определило сильно выраженное гетерогенное распределение их в пределах Палеоарктики. В Каспийском и Рейнском округах, а также в р. Северная Двина Европейского округа значительно обеднен арктический пресноводный комплекс и, напротив, особенно в Каспийском округе и р. Северная Двина, проявляется превосходство фауны паразитов бореального равнинного комплекса. В этих трех регионах у сиговых рыб вовсе отсутствуют бореальные предгорные паразиты. В паразитофауне ряпушки и

сига Невского, Европейского (Карело-Кольский регион) и Сибирского округов доминирует арктический пресноводный комплекс, хотя встречаются паразиты и бореального предгорного комплекса. В Европейском (у сига) и Сибирском (у ряпушки и сига) округах на приустьевых участках рек, впадающих в море, наблюдается смешанная паразитофауна, включающая в себя пресноводные и морские элементы. Эколого-географический анализ паразитофауны ряпушки и сига в пределах Палеоарктики показал наибольшее сходство фаун паразитов Невского, Европейского и Сибирского округов (коэффициенты общности по Серенсену-Чекановскому 54,2-65,3 %). Обособленное положение занимает фауна паразитов сиговых рыб Каспийского и Рейнского округов (коэффициенты общности по Серенсену-Чекановскому 16,7-28,6 %). Таким образом, выраженная зоогеографическая зональность фауны паразитов сиговых рыб указывает на различие геоклиматических условий, в которых проходило ее формирование в недалеком историческом прошлом.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Альбетова Л.М. О протеоцефалезе сигов в озере Кучак Нижне-Тавдинской группы Тюменской области//Изв. ГосНИОРХ. – 1975. – Т.93. – С.105-107.

Аникиева Л.В., Малахова Р.П., Иешко Е.П. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. – Л.: Наука, 1983. – 167 с.

Арманд А.Д., Арманд Н.Н. Деградация Валдайского оледенения и позднеледниковая история Балтийского и Белого морей. Мурманская область//Последний ледниковый покров на Северо-Западе Европейской части СССР. – М.: Наука, 1969. – С.255-267.

Банина Н.Н. Тип ресничные. Подотряд *Sessilina*//Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т.1. Паразитические простейшие. – Л.: Наука, 1984. – С.281-321.

Бауер О.Н. Паразитофауна ряпушки из различных водоемов СССР//Тр. Ленинградского об-ва естествоиспытателей. – 1946. – Т.69, вып.4. – С.7-20.

Бауер О.Н. Паразиты рыб реки Енисей//Изв. ВНИОРХ. – 1948а. – Т.27. – С.97-156.

Бауер О.Н. Паразиты рыб реки Лены//Изв. ВНИОРХ. – 1948б. – Т.27. – С.157-174.

Бауер О.Н., Никольская Н.П. Динамика паразитофауны ладожского сига и ее эпизоотическое значение//Изв. ВНИОРХ. – 1957. – Т.42. – С.227-242.

Бауер О.Н., Мусселиус В.А., Стрелков Ю.А. Болезни прудовых рыб. – М., 1981. – 320 с.

Бауер О.Н., Скрябина Е.С. Скребни//Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т.3. Паразитические многоклеточные. – Л.: Наука, 1987. – С.311-339.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. – Т.1. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1948 – 466 с.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч.3, изд.4. Определители по фауне СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – С.929-1328.

Берг Л.С. Обзор распространения пресноводных рыб Европы//Избранные труды. – М.: Изд-во АН СССР, 1962. – С.238-319.

Берг Л.С., Правдин И.Ф. Рыбы Кольского полуострова//Изв. ВНИОРХ. – 1948. – Т.26, вып.2. – С.3-24.

Береговые образования поздне- и послеледниковых морских бассейнов на юге Кольского полуострова/Кошечкин Б.И., Каган Л.Я., Кудлаев

ва А.Л. и др.//Палеогеография и морфоструктуры Кольского полуострова. – Л.: Наука, 1973. – С.87-133.

Блажчишин А.И. Главные этапы истории Балтийского моря//Геологическая история и геохимия Балтийского моря. – М.: Наука, 1984. – С.98-105.

Богданов В.В. Физико-географическая характеристика и гидрография р. Поной//Водноэнергетические ресурсы Кольского полуострова. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1958. – Вып.2. – С.1-91.

Бреев К.А. Применение негативного бимоминального распределения для изучения популяционной экологии паразитов//Методы паразитологических исследований. – Л.: Наука. – 1972. – Вып.6. – 70 с.

Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. – Л.: Наука, 1985. – 120 с.

Быховская-Павловская И.Е., Кулакова А.П. Трематоды//Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т.3. Паразитические многоклеточные. – Л.: Наука, 1987. – С.77-198.

Галкин Г.Г., Колюшев А.И., Покровский В.В. Ихтиофауна водохранилищ и озер Мурманской области//Рыбы Мурманской области. – Мурманск, 1966. – С.177-193.

Гричук В.П. Палеогеография Северной Европы в позднем плейстоцене//Последний европейский ледниковый покров. – М.: Наука, 1965. – С.166-175.

Гросвальд М.Г. Покровные ледники континентальных шельфов. – М.: Наука, 1983. – 216 с.

Гросвальд М.Г. Евразийские гидросферные катастрофы и оледенение Арктики//Научный мир. – М., 1999. – 118 с.

Гросвальд М.Г. Арктическая «Белая дыра» и ее роль в земной системе ледниковых эпох//Изв. РАН. Сер. геогр. – 2001. – № 6. – С.32-41.

Гросвальд М.Г., Лаптева А.М. Кольский полуостров: следы раннеголоценовых сёрджей и потоков, вызванных коллапсом Карского ледникового щита//Материалы гляциологических исследований. – М.: Ин-т географии РАН. – 2001. – № 90. – С.20-29.

Гусев А.В. Жаброхвостые ракообразные//Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т.3. Паразитические многоклеточные. – Л.: Наука, 1987. – С.515-524.

Догель В.А. Проблемы исследования паразитофауны рыб. Методика и проблематика ихтиопаразитологических исследований//Тр. Ленинградского об-ва естествоиспытателей. – 1933. – Т.62, вып. 3. – С.247-268.

Донец З.С. Зоогеографический анализ микроспоридий южных водоемов СССР//Тр./ЗИН АН СССР. – 1979. – Т.87. – С.65-90.

- Донец З.С., Шульман С.С. О методах исследования Mухосporidia (Protozoa, Sпidiosporidia)//Паразитология. – 1973. – Т.7, вып.2. – С.191-193.
- Донец З.С., Шульман С.С. Тип книдоспоридии//Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т.1. Паразитические простейшие. – Л.: Наука, 1984. – С.88-251.
- Доровских Г.Н. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек северо-востока Европейской России. Простейшие//Паразитология. – 1997а. – Т.31, вып.4. – С.296-305.
- Доровских Г.Н. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек северо-востока Европейской России. Моногенеи (Monogenea)//Паразитология. – 1997б. – Т.31, вып.5. – С.427-436.
- Доровских Г.Н. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек северо-востока Европейской России. Трематоды (Trematoda)//Паразитология. – 1997в. – Т.31, вып.6. – С.551-563.
- Доровских Г.Н. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек северо-востока Европейской России. Нематоды (Nematoda) и скребни (Acanthocephala)//Паразитология. – 1999. – Т.33, вып.5. – С.446-452.
- Дубинина М.Н. Цестоды//Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т.3. Паразитические многоклеточные. – Л.: Наука, 1987. – С.5-76.
- Евзеров В.Я. Валдайское (Вейхзельское) оледенение в Кольском регионе//Седиментологические процессы и эволюция морских экосистем в условиях морского перигляциала: Сб.науч.тр./ММБИ КНЦ РАН. – Апатиты, 2001. – С.20-34.
- Евзеров В.Я., Кошечкин Б.И. Палеогеография плейстоцена западной части Кольского полуострова. – Л.: Наука, 1980. – 105 с.
- Евланов И.А. Паразитофауна рыб водоемов Калининградской области и ее значение при их рыбохозяйственном использовании: Автореф. дис.... канд. биол. наук. – М., 1982. – 22 с.
- Екимова И.В. Паразитофауна рыб реки Печоры: Автореф. дис.... канд. биол. наук. – Л., 1971. – 17 с.
- Екимова И.В. Эколого-географический анализ паразитов рыб реки Печоры//Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). – Свердловск, 1976. – С.50-68.
- Жаков Л.А. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР. – М.: Наука, 1984. – 144 с.
- Зубаков В.А. Планетарная последовательность климатических событий и геохронологическая шкала плейстоцена//Чтения памяти Л.С.Берга. – Л.: Наука, 1968. – С.8-14.

Иешко Е.П., Малахова Р.П., Голицына Н.Б. Экологические особенности формирования фауны паразитов рыб озер системы р.Каменной//Экология паразитических организмов в биоценозах Севера. – Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1982. – С.5-25.

Ихтиопатология/Бауер О.Н., Мусселиус В.А., Николаева В.М., Стрелков Ю.А.//Ихтиопатология. – М., 1977. – 432 с.

Казаков Б.Е. О гельминтофауне пресноводных рыб Мурманской области//5-е Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб и водных беспозвоночных. – Л.: Наука, 1968. – С.45-46.

Казаков Б.Е. Гельминтофауна рыб пресных вод Кольского полуострова//Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР. – М.: Наука. – 1973. – Т.23. – С.64-70.

Карасев А.Б., Митенев В.К. Паразитофауна некоторых видов рыб Печорского моря//Паразитологические исследования рыб Северного бассейна: Сб. науч. тр. ПИИРО. – Мурманск, 1993. – С.5-17.

Квасов Д.Д. Влияние оледенений на развитие гидрографической сети Русской равнины//Тр. Лаб. озероведения АН СССР. – 1963. – Т.15. – С.247-286.

Квасов Д.Д. Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. – Л.: Наука, 1975. – 280 с.

Колька В.В., Каган Л.Я., Евзеров В.Я. Эволюция бассейнов в депрессии Белого моря в позднеледниковье и в голоцене//Палеоэкологические исследования пресноводных экосистем. – Апатиты, 1998. – С.15.

Коновалов С.М. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerca* (Walbaum). – Л.: Наука, 1971. – 229 с.

Крогиус Ф.В. Материалы по возрасту и темпу роста сига оз. Имандры//Работы Мурманской биол. ст. – Мурманск, 1926. – Т.11. – С.77-87.

Крогиус Ф.В. Сейдозерский сиг//Докл. и сообщ. Общества изучения Мурманского края. – Мурманск, 1928. – Вып.11. – С.97-103.

Ксензов Н.А. Ихтиофауна Туломских водохранилищ//Рыбы Мурманской области. – Мурманск, 1966а. – С.209-212.

Ксензов Н.А. Ихтиофауна и рыбохозяйственное значение Ловозера//Рыбы Мурманской области. – Мурманск, 1966б. – С.213-238.

Кудерский Л.А. Роль приледниковых водоемов в формировании пресноводной ихтиофауны Северо-Запада Европейской части СССР//Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. – Петрозаводск, 1969. – С.93-94.

Кудерский Л.А. О происхождении реликтовой фауны в озерах Северо-Запада Европейской части СССР//Изв. ГосНИОРХ. – 1971. – Т.76. – С.113-124.

Лавров А.С. Кольско-Мезенский, Баренцевоморско-Печорский и Новоземельско-Колвинский ледниковые потоки//Структура и динамика последнего ледникового покрова Европы. – М.: Наука, 1977. – С.83-100.

Лаврова М.А. Деградация Валдайского оледенения и позднеледниковая история Балтийского и Белого морей. Позднеледниковая история Белого моря//Последний ледниковый покров на Северо-Западе Европейской части СССР. – М.: Наука, 1969. – С.267-274.

Маркевич А.П. Паразитофауна пресноводных рыб СССР. – Киев: Изд-во АН Укр.ССР, 1951. – 375 с.

Маркевич А.П. Паразитические веслоногие рыб СССР. – Киев: Изд-во АН Укр.ССР, 1956. – 259 с.

Маркевич А.П. Материалы по фауне паразитов рыб Мурманской области//Тр. 3-й науч. конф. паразитологов УССР. – Киев, 1960. – С.402-407.

Материалы по биологии промысловых рыб Серебрянского водохранилища/Колышев А.И, Кузьмичев А.П., Курникова Т.А., Попов Н.Г.// Рыбохозяйственные исследования Верхнетуломского и Серебрянского водохранилищ Мурманской области: Сб.науч. тр./ПИНРО. – Мурманск, 1985. – С.91-114.

Мельянцева Е.Б. Донная фауна Верхнетуломского водохранилища//Рыбохозяйственные исследования Верхнетуломского и Серебрянского водохранилищ Мурманской области: Сб.науч.тр./ПИНРО. – Мурманск, 1985. – С.27-31.

Митенев В.К. К эколого-географическому анализу фауны паразитов рыб рек Кольского полуострова//Материалы рыбохоз. исслед. Сев. бас. – 1974. – Вып.21. – С.134-141.

Митенев В.К. Паразитофауна рыб р. Пялица//Тр./ПИНРО. – 1977. – Вып.32. – С.59-76.

Митенев В.К. Эколого-географические особенности паразитофауны рыб Кольского полуострова//Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). – Томск, 1979. – С.119-132.

Митенев В.К. Вопросы экологии паразитов рыб Кольского полуострова//Экология биологических ресурсов Северного бассейна и их промысловое использование: Сб.науч.тр./ПИНРО. – Мурманск, 1984. – С.49-57.

Митенев В.К. Микроспоридии рыб Кольского полуострова//Морфология, систематика и фаунистика паразитических животных//Тр./ЗИН АН СССР. – 1986. – Т.155. – С.134-154.

Митенев В.К. Паразитофауна рыб озер Мурманской области//Болезни рыб и водная токсикология: Сб. науч. тр./ВНИИПРХ. – 1987. – Вып.5. – С.98-109.

Митенев В.К. Формирование паразитофауны рыб в зарегулированных водоемах Заполярья на примере бассейна р. Тулома//Материалы от-

четной сессии по итогам НИР ПИНРО в 1991 г. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1992. – С.214-227.

Митенев В.К. Ленточные черви (*Cestoda*: Rudolphi, 1808) рыб Кольской Субарктики//Паразитологические исследования рыб Северного бассейна: Сб. науч. тр./ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1993. – С.83-97.

Митенев В.К. Трематоды (*Trematoda*: Rudolphi, 1808) рыб Кольской Субарктики//Заполярная марикультура: Сб.науч.тр./ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1994а. – С.170-188.

Митенев В.К. Нематоды (*Nematoda*: Rudolphi, 1808) и скребни (*Acanthocephala* Rudolphi, 1808) рыб Кольской Субарктики//Заполярная марикультура: Сб.науч.тр./ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1994б. – С.189-204.

Митенев В.К. Формирование и структура паразитофауны рыб Кольской Субарктики//6-й Всерос. симп. по популяционной биологии паразитов: Тез. докл. – М., 1995. – С.58-59.

Митенев В.К. Паразиты пресноводных рыб Кольского Севера. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1997. – 199 с.

Митенев В.К. Паразитофауна щуки *Esox lucius* L. водоемов Кольского Севера//Паразиты и болезни морских и пресноводных рыб Северного бассейна: Сб.науч.тр./ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1998. – С.88-96.

Митенев В.К. Паразиты карповых рыб *Cyprinidae* Кольского Севера (фауна, экология, зоогеография). – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2000. – 84 с.

Митенев В.К., Зубченко А.В. К фауне паразитов сига (*Coregonus lavaretus* L.) //Вопросы ихтиологии. – 1975. – Т.15, вып.2 (19). – С.356-360.

Митенев В.К., Шульман Б.С. Особенности паразитофауны рыб в водохранилищах бассейна р. Тулома//Отчетная сессия ПИНРО по итогам работы в девятой пятилетке: Тез. докл. – Мурманск, 1976. – С.36-38.

Митенев В.К., Шульман Б.С. Влияние гидросооружений и водохранилищ на паразитофауну атлантического лосося (*Salmo salar*)//Паразитология. – 1980. – Т.19, вып.2. – С.97-102.

Митенев В.К., Шульман Б.С. Моногенеи рыб Кольской Субарктики//Тр./ЗИН АН СССР. – 1988а. – Т.177. – С.60-76.

Митенев В.К., Шульман Б.С. Эколого-фаунистический анализ паразитов рыб реки Умба//Эколого-популяционный анализ паразитохозяйственных отношений. – Петрозаводск: Изд-во Карельского филиала АН СССР, 1988б. – С.3-20.

Митенев В.К., Шульман Б.С. О причинах формирования интенсивного очага тризнофороза в Верхнетуломском водохранилище//Паразитология. – 1991. – Т.25, вып.3. – С.265-269.

Митенев В.К., Шульман Б.С. Паразиты рыб водоемов Мурманской области. Систематический каталог. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1999. – 72 с.

Митенев В.К., Шульман Б.С., Кузьмин О.Г. Паразитофауна рыб Серебрянского водохранилища//Рыбохозяйственные исследования Верхнетуломского и Серебрянского водохранилищ Мурманской области: Сб.науч. тр./ПИНРО. – Мурманск, 1985. – С.126-141.

Назаренус Т.К. Современное состояние ряпушки оз. Виштынецкое Калининградской области//Тез. докл. Всерос. конф. молодых ученых, посвященной 140-летию со дня рождения Н.М.Книповича. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2002. – С.151-153.

Неличик В.А. Ряпушка *Coregonus albula* L. и налим *Lota lota* L. Верхнетуломского водохранилища//Рыбохозяйственные исследования Верхнетуломского и Серебрянского водохранилищ Мурманской области: Сб.науч.тр./ПИНРО. – Мурманск, 1985. – С.72-85.

Никольский Г.В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении их анализа для зоогеографии//Зоол. журн. – 1947. – Т.26, вып.3. – С.221-232.

Никольский Г.В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении их анализа для зоогеографии//Очерки по общим вопросам ихтиологии. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953. – С.65-76.

Никольский Г.В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. – М.: Пищевая пром-сть, 1980. – 24 с.

Никонов А.А. Голоценовые и современные движения земной коры. – М.: Наука, 1977. – 240 с.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т.1. Паразитические простейшие. – Л.: Наука, 1984. – 428 с.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т.2. Паразитические многоклеточные. – Л.: Наука, 1985. – 425 с.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т.3. Паразитические многоклеточные. – Л.: Наука, 1987. – 583 с.

Паразиты рыб Экостровской и Бабинской Имандры/Митенев В.К., Шульман Б.С., Карасев А.Б., Кузьмин О.Г.//Паразиты и болезни морских и пресноводных рыб Северного бассейна: Сб.науч.тр./ПИНРО. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1998. – С.67-87.

Пермяков Е.В., Румянцев Е.А. Эколого-фаунистический анализ паразитов сига (*Coregonus lavaretus*)//Экология паразитических организмов в биоценозах Севера. – Петрозаводск: Изд-во Карельского филиала АН СССР, 1982. – С.51-59.

Петрушевский Г.К. О заболевании рыб Белого озера//Изв. ВНИОРХ. – 1957. – Т.42. – С.278-282.

- Петрушевский Г.К., Мосевич М.В., Щупаков И.Г. Фауна паразитов рыб Оби и Иртыша//Изв. ВНИОРХ. – 1948. – Т.27. – С.67-96.
- Правдин И.Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – 324 с.
- Правдин И.Ф. Сиги Ловозера (бассейн Баренцева моря)//Учен. зап. Петрозавод. ун-та. – 1957. – Т.7, вып.3. – С.158-170.
- Пугачев О.Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. – Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 1984. – 156 с.
- Размашкин Д.А., Андреюк Г.И. Диплостомозы рыб в озерах юга Тюменской области//Изв. ГосНИОРХ. – 1978. – Т.133. – С.134-140.
- Решетников Ю.С. Особенности роста и созревания сигов в водоемах Севера//Закономерности роста и динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. – М.: Наука, 1966. – С.93-155.
- Решетников Ю.С. О периодичности размножения сигов Кольского полуострова//Гр./Карельского отд. ГосНИОРХ. – 1968. – Т.5, вып.2. – С.112-116.
- Решетников Ю.С. О систематическом положении сиговых рыб//Зоол. журн. – 1975. – Т.54, вып.11. – С.1656-1671.
- Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. – М.: Наука, 1980. – 300 с.
- Решетников Ю.С. О числе видов, центрах возникновения и центрах расселения сиговых рыб//Лососевые (*Salmonidae*) Карелии. – Петрозаводск: Изд-во Карельского филиала АН СССР. – 1983. – С.4-17.
- Решетников Ю.С. Современные проблемы изучения сиговых рыб//Вопросы ихтиологии. – 1995. – Т.35, №2. – С.156-174.
- Румянцев Е.А. Нахождение *Philonema sibirica* (Bauer, 1946) (Nematoda, Dracunculidae) у ряпушки озер Карелии//Зоол. журн. – 1965. – Т.44, вып.7. – С.1982-1983.
- Румянцев Е.А. Паразиты рыб Вешкелицких озер//Экология паразитических организмов в биогеоценозах Севера. – Петрозаводск, 1982. – С.39-50.
- Румянцев Е.А., Иешко Е.П. Паразиты рыб водоемов Карелии: Систематический каталог. – Петрозаводск: Изд-во Карельского научного центра РАН, 1997. – 120 с.
- Сурков С.С. Общая характеристика особенностей видового состава ихтиофауны Мурманской области//Рыбы Мурманской области. – Мурманск, 1966. – С.147-151.
- Сычевская Е.К. Ископаемые щуковидные СССР и Монголии. – М.: Наука, 1976. – 116 с.

Сычевская Е.К. Происхождение сиговых рыб в свете исторического развития лососевидных//Биология сиговых рыб. – М.: Наука, 1988. – С.17-28.

Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. – Л.: Наука, 1970. – 372 с.

Тирахов А.Д. Паразиты рыб озер Белого и Лозско-Азатского (фауна, экология): Автореф. дис.... канд. биол. наук. – М., 1998. – 20 с.

Трофименко В.Я. Гельминтофауна рыб пресных вод Азиатской Субарктики: Автореф. дис.... канд. биол. наук. – М., 1969. – 26 с.

Трофименко В.Я. Новые данные о нематодах родов *Cotto-comephoronema* и *Comephoronema* – паразитах налима//Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР. – 1974. – Т.24. – С.199-207.

Уланенков В.С. О гидрологии и гидрохимии Верхнетуломского водохранилища//Рыбохозяйственные исследования Верхнетуломского и Серебрянского водохранилищ Мурманской области: Сб.науч.тр./ПИНРО. – Мурманск, 1985. – С.3-10.

Формирование водных отложений Белого моря в связи с эволюцией природной обстановки в голоцене/Евзеров В.Я., Каган Л.Я., Кошечкин Б.И., Лебедева Р.М.//Изв. ВГО. – 1976. – Т.103, вып.5. – С.421-429.

Шапошникова Г.Х. История расселения сигов рода *Coregonus*//Зоогеография и систематика рыб. – Л.: ЗИН АН СССР, 1976. – С.54-67.

Шапошникова Г.Х. История расселения сигов полиморфного вида *Coregonus lavaretus* (L.) и некоторые соображения о его внутривидовой дифференциации//Основы классификации и филогении лососевидных рыб. – Л.: ЗИН АН СССР, 1977. – С.78-86.

Шигин А.А. Трематоды фауны СССР. – М.: Наука, 1986. – 253 с.

Шнитников А.В. Многовековой ритм развития ландшафтной оболочки//Хронология плейстоцена и климатическая стратиграфия. – Л.: Географическое об-во СССР, 1973. – С.7-38.

Штегман Б.К. Основы орнитогеографического деления Палеоарктики. Фауна СССР. Птицы. – М.-Л.: Изд-во АН СССР. – 1938. – Т.1, вып.2. – 164 с.

Штейн Г.А. Тип Ресничные. Подотряд *Mobilina*//Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т.1. Паразитические простейшие. – Л.: Наука, 1984. – С.321-381.

Шульман Б.С. Особенности паразитофауны рыб Верхнетуломского водохранилища (Кольский полуостров)//Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). – Томск, 1979. – С.29-33.

Шульман Б.С. Экологические особенности паразитофауны рыб бассейна реки Туломы (Кольский полуостров): Автореф. дис.... канд. биол. наук. – Баку, 1983. – 20 с.

Шульман Б.С. Жизненные циклы некоторых миксоспоридий рыб Кольского полуострова//Паразитология. – 1989. – Т.23, вып.3. – С.216-221.

Шульман Б.С., Митенев В.К. Эколого-фаунистический анализ паразитов рыб бассейна реки Тулома//Болезни рыб и водная токсикология. – 1987. – Вып.50. – С.89-98.

Шульман С.С. Зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб СССР//Основные проблемы паразитологии рыб. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1958. – С.184-230.

Шульман С.С. Паразитизм у одноклеточных животных//Паразитологические отношения. – Л.: Протозоология. – 1984. – Вып.9. – С.4-18.

Шульман С.С., Донец З.С., Ковалева А.А. Класс миксоспоридий (Myxosporaea) мировой фауны. Т.1. – СПб.: Наука, 1997. – 578 с.

Шульман С.С., Шульман-Альбова Р.Е. Паразиты рыб Белого моря. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953. – 198 с.

Шустер Б.И. Сиг *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) Верхнетуломского водохранилища//Рыбохозяйственные исследования Верхнетуломского и Серебрянского водохранилищ Мурманской области: Сб.науч.тр./ПИНРО. – Мурманск, 1985. – С.58-71.

Эпштейн В.М. Кольчатые черви (пиявки)//Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т.3. Паразитические многоклеточные. – Л.: Наука, 1987. – С.340-372.

Юнчис О.Н. Паразитофауна рыб Ковдозерского водохранилища и Имандры//Рыбы Мурманской области. – Мурманск, 1966. – С.130-134.

Яковлев В.Н. Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование//Вопросы ихтиологии. – 1961. – Т.1, вып.2. – С.209-220.

Яковлев В.Н. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб//Вопросы ихтиологии. – 1964. – Т.4, вып.1(30). – С.10-22.

El-Matbouli M., Hoffmann R.W., Kern R. Sphaerospora coregoni n.s. (Myxosporaea: Sphaerosporidae) in the kidney of whitefish (*Coregonus lavaretus*) – light and electron microscopic observations//International symposium on aquatic animal health: Program and abstracts. Davis Ca-USA univ. of California, school of veterinari medicine, 1994. – P. W – 7.2.

Huitfeldt-Kaas R. Einwanderung und Verbreitung der Susswasserfische in Norwegen//Arch.Hydrobiol. – 1923. – Bd.14, H.2. – S.223-314.

Jensen K.W. Ferskvannsfiskenes innvandring i Norge//Sporstfiskernes leksikon. – Oslo, 1968 (In Kartlegging av utbredelsen av Ferskvannsfisk i Norge, 2. applag. – 1983. – P.9-12).

Järvi T.H. Die kleine Maräne, *Coregonus albula* L., im Keitelesee. – Helsinki, 1920. – 301 pp.

Kennedy C.R. A checklist of British and Irish freshwater fish parasites with notes on their distribution//Journal of Fish Biology. – 1974. – Vol.6, №5. – P.613-644.

Levander K.M. On a myxosporidia disease in vandace and whitefish//Meddn Soc. Fauna Flora fenn. – 1914. – 7. – P.14-17.

Mitenev V.K. Ecologic and geographic peculiarities of monogenea in the Kola Subarctic Zona//Parasites of freshwater fishes of North-West Europe. – Petrozavodsk, 1989. – P.105-111.

Orecka-Grabda T. Hemato and histopathological changes in the whitefish (*Coregonus albula* (L.) invaden by metacercariae of *Cotylurus erraticus* (syn. *Ichthyocotylurus*) (Rudolphi, 1809)//Acta-Ichthyol. – 1991. – Vol.21, № 1. – P.3-18.

Rokicki J. Parazytofauna ryb Zatocka pucka. – Gdansk, Instytut Oceanografii, 1993, 8, 12. – P.468-474.

Valtonen E.T. *Neoechinorhynchus rutili* (Müller, 1780) (Acanthocephala) in the whitefish *Coregonus nasus* (Pallas) sensu Svärdson from the Bay of Bothnia//Journal of Fish Biology. – 1979. – Vol.2, № 2. – P.99-103.

Valtonen E.T., Julkunen M. Influence of the transmission of parasites from prey fishes on the composition of the parasite community//Can. J. Fish. Aqua. – 1995. – Vol.52, № 1. – P.233-245.

Zschokke F. Die arktischen Cestoden//Fauna Arctica. – 1904. – Bd.3. – S.1-32.

Zschokke F. Die parasitenfauna der Gattung *Coregonus*-eine parasitologische und tiergeographische Studie//Revue Suesse de Zoologie. – 1933. – 40 (32). – S.559-635.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Список паразитов сиговых рыб Кольского региона

Оз. Ковдозеро

Ряпушка

Chloromyxum coregoni
Henneguya zschokkei
Capriniana piscium
Discocotyle sagittata
Triaenophorus crassus
Diphyllobothrium ditremum
Cyathocephalus truncatus
Proteocephalus exiguus
Diplostomum volvens
Ichthyocotylurus erraticus
Raphidascaris acus

Сиг

Chloromyxum wardi
Henneguya zschokkei
Discocotyle sagittata
Triaenophorus crassus
Eubothrium salvelini
Cyathocephalus truncatus
Proteocephalus exiguus
Crepidostomum farionis
Phyllodistomum conostomum
Diplostomum rutili
D. pseudobaeri
D. volvens
Ichthyocotylurus erraticus
Cystidicola farionis
Camallanus lacustris
Raphidascaris acus
Neoechinorhynchus rutili
Metechinorhynchus salmonis
Acanthocephalus lucii
A. anguillae
Piscicola geometra
Salminicola coregonorum

S. extensus
Argulus foliaceus

Оз. Имандра

Ряпушка

Henneguya zschokkei
Capriniana piscium
Discocotyle sagittata
Triaenophorus nodulosus
Diphyllobothrium ditremum
Cyathocephalus truncatus
Proteocephalus exiguus
Crepidostomum farionis
Phyllodistomum conostomum
Diplostomum rutili
D. pseudobaeri
Ichthyocotylurus erraticus
Philonema sibirica
Echinorhynchus gadi
Metechinorhynchus salmonis

Сиг

Chloromyxum coregoni
Capriniana piscium
Dermocystidium salmonis
Discocotyle sagittata
Eubothrium salvelini
Diphyllobothrium ditremum
D. dendriticum
Cyathocephalus truncatus
Proteocephalus exiguus
Crepidostomum farionis
C. metoecus
Phyllodistomum conostomum
Diplostomum rutili
D. pseudobaeri
Tylodelphys clavata
Ichthyocotylurus erraticus
Cystidicola farionis
Raphidascaris acus
Metechinorhynchus salmonis
Salminicola extumescens

S. extensus
Argulus coregoni

Оз. Колвицкое

Discocotyle sagittata
Triaenophorus crassus
Diphyllobothrium ditremum
Cyathocephalus truncatus
Proteocephalus exiguus
Phyllodistomum conostomum
Diplostomum pseudobaeri
Tylodelphys clavata
Ichthyocotylurus erraticus
Cystidicola farionis
Raphidascaris acus

Henneguya zschokkei
Dermocystidium salmonis
Discocotyle sagittata
Triaenophorus crassus
Cyathocephalus truncatus
Proteocephalus exiguus
Crepidostomum farionis
Phyllodistomum conostomum
Diplostomum rutili
D. pseudobaeri
Ichthyocotylurus erraticus
Capillaria salvelini
Rhabdochona denudata
Cysdidicola farionis
Raphidascaris acus
Metechinohynchus salmonis
Salmincola extensus

Оз. Умбозеро

Discocotyle sagittata
Diphyllobothrium ditremum
Proteocephalus exiguus

Phyllodistomum conostomum
Diplostomum helveticum
D. pseudobaeri
Ichthyocotylurus erraticus
Apatemon annuligerum
Piscicola geometra

Сиг

Capriniana piscium
Discocotyle sagittata
Triaenophorus crassus
Diphyllobothrium dendriticum
Cyathocephalus truncatus
Proteocephalus exiguus
Crepidostomum farionis
Phyllodistomum conostomum
Diplostomum rutili
D. pseudobaeri
D. volvens
Ichthyocotylurus erraticus
Rhabdochona denudata
Cystidicola farionis
Metechinorhynchus salmonis
Salmincola extensus

Р.Умба

Сиг

Myxidium truttae
Discocotyle sagittata
Triaenophorus crassus
Diplocotyle olrikii
Proteocephalus exiguus
Scolex pleuronectis
Brachyphallus crenatus
Derogenes varicus
Crepidostomum farionis
Phyllodistomum conostomum
Diplostomum rutili
D. mergi
D. pseudobaeri
D. volvens
Ichthyocotylurus erraticus

Apatemon annuligerum
Cystidicola farionis
Raphidascaaris acus
Hysterothylacium aduncum
Echinorhynchus gadi
Metechinorhynchus salmonis
M. truttae

Р. Варзуга

Сиг

Diplostomum rutili
D. helveticum
Tylodelphys clavata
Ichthyocotylurus erraticus
Cystidicola farionis
Raphidascaaris acus
Salmincola extumescens

Р. Пялица

Сиг

Diplocotyle olrikii
Proteocephalus exiguus
Hemiurus levinseni
Derogenes varicus
Lecithaster gibbosus
Podocotyle reflexa
Diplostomum paraspathaceum
D. spathaceum
Tylodelphys clavata
Ichthyocotylurus erraticus
Cystidicola farionis
Cystidicoloides tenuissima
Hysterothylacium aduncum
Echinorhynchus gadi
Metechinorhynchus salmonis

Р. Поной

Ряпушка

Diphyllobothrium ditremum
Proteocephalus exiguus
Ichthyocotylurus erraticus

Cystidicola farionis

Сиг

Myxidium sp.

Discocotyle sagittata

Triaenophorus crassus

Cyathocephalus truncatus

Diplocotyle olrikii

Proteocephalus exiguus

Scolex pleuronectis

Crepidostomum farionis

Phyllodistomum conostomum

Azygia lucii

Podocotyle atomon

Diplostomum helveticum

Tylodelphys clavata

Ichthyocotylurus erraticus

Capillaria salvelini

Rhabdochona denudata

Cystidicola farionis

Cystidicoloides tenuissima

Cucullanus truttae

Haplonema hamulatum

Pseudoterranova decipiens

Raphidascaris acus

Neoechinorhynchus rutili

Echinorhynchus gadi

Pseudoechinorhynchus borealis

Piscicola geometra

Salmincola coregonorum

S. extumescens

Р. Печенга

Сиг

Henneguya zschokkei

Dermocystidium salmonis

Triaenophorus crassus

Cyathocephalus truncatus

Proteocephalus exiguus

Crepidostomum farionis

C. metoecus

Phyllodistomum conostomum

Diplostomum helveticum
D. pseudobaeri
Ichthyocotylurus erraticus
Cystidicola farionis
Raphidascaris acus
Salmincola extumescens

Р. Печа (оз. Печозеро)

Сиг

Henneguya zschokkei
Capriniana piscium
Discocotyle sagittata
Triaenophorus crassus
Cyathocephalus truncatus
Proteocephalus exiguus
Crepidostomum farionis
Phyllodistomum conostomum
Diplostomum mergi
D. volvens
Ichthyocotylurus erraticus
Capillaria salvelini
Rhabdochona denudata
Cystidicola farionis
Raphidascaris acus
Neoechinorhynchus rutili

Верхнетуломское водохранилище

Ряпушка

Henneguya zschokkei
Triaenophorus crassus
Diphyllobothrium ditremum
D. dendriticum
Diphyllobothrium sp.
Proteocephalus exiguus
Raphidascaris acus

Сиг

Henneguya zschokkei
Trichodina pediculus
Discocotyle sagittata
Triaenophorus crassus
T. nodulosus

Diphyllobothrium dendriticum
Proteocephalus exiguus
Crepidostomum farionis
Phyllodistomum conostomum
Diplostomum mergi
D. volvens
Ichthyocotylurus erraticus
Capillaria salvelini
Rhabdochona denudata
Cystidicola farionis
Raphidascaris acus
Piscicola geometra
Salmincola extensus

Нижнетуломское водохранилище

Ряпушка

Zschokkella nova
Triaenophorus crassus
Diphyllobothrium ditremum
Proteocephalus exiguus

Сиг

Henneguya zschokkei
Triaenophorus crassus
Diphyllobothrium dendriticum
Proteocephalus exiguus
Crepidostomum farionis
Diplostomum volvens
Ichthyocotylurus erraticus
Cucullanus truttae

Серебрянское водохранилище

Ряпушка

Chloromyxum coregoni
Capriniana piscium
Triaenophorus crassus
Diphyllobothrium ditremum
Proteocephalus exiguus
Diplostomum pseudobaeri
Ichthyocotylurus erraticus
Capillaria salvelini
Cystidicola farionis

Raphidascaris acus

Сиг

Triaenophorus crassus
Proteocephalus exiguus
Crepidostomum farionis
Phyllodistomum conostomum
Diplostomum rutili
D. pseudobaeri
Ichthyocotylurus erraticus
Cystidicola farionis
Raphidascaris acus

Оз. Ловозеро

Ряпушка

Chloromyxum coregoni
Henneguya zschokkei
Diphyllobothrium ditremum
Cyathocephalus truncatus
Proteocephalus exiguus
Phyllodistomum conostomum
Diplostomum rutili
D. pseudobaeri
Ichthyocotylurus erraticus
Cystidicola farionis
Raphidascaris acus
Argulus coregoni

Сиг

Chloromyxum coregoni
Henneguya zschokkei
Dermocystidium salmonis
Discocotyle sagittata
Triaenophorus crassus
Diphyllobothrium dendriticum
Cyathocephalus truncatus
Proteocephalus exiguus
Crepidostomum farionis
C. metoecus
Phyllodistomum conostomum
Diplostomum rutili
D. helveticum
D. pseudobaeri

D. volvens
Ichthyocotylurus erraticus
Apatemon annuligerum
Capillaria salvelini
Cystidicola farionis
Desmidocercella numidica
Raphidascaris acus
Piscicola geometra
Salmincola extensus

Оз. Сейдозеро

Сиг

Myxidium sp.
Chloromyxum coregoni
Henneguya zschokkei
Triaenophorus crassus
Diphyllobothrium dendriticum
Proteocephalus exiguus
Phyllodistomum conostomum
Diplostomum rutili
D. helveticum
D. pseudobaeri
Ichthyocotylurus erraticus
Apatemon annuligerum
Raphidascaris acus
Salmincola extensus

Р. Иоканга

Сиг

Diplocotyle olrikii
Proteocephalus exiguus
Scolex pleuronectis
Crepidostomum farionis
C. metoecus
Phyllodistomum conostomum
Podocotyle atomon
Ichthyocotylurus erraticus
Capillaria salvelini
Cystidicola farionis
Raphidascaris acus
Salmincola extumescens

Оглавление

| | |
|--|-----|
| ВВЕДЕНИЕ | 3 |
| МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ | 5 |
| КРАТКИЙ СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ПАРАЗИТОВ СИГОВЫХ РЫБ КОЛЬСКОГО СЕВЕРА | 8 |
| ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ПАРАЗИТОВ СИГОВЫХ РЫБ КОЛЬСКОГО СЕВЕРА | 28 |
| ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПАРАЗИТОВ СИГОВЫХ РЫБ | 51 |
| ЗАКЛЮЧЕНИЕ | 108 |
| СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ | 114 |
| ПРИЛОЖЕНИЕ | 125 |

Митенев Валентин Кельсиевич

**ПАРАЗИТЫ СИГОВЫХ РЫБ
КОЛЬСКОГО СЕВЕРА
(фауна, экология, зоогеография)**

Редактор Н.И.Чиркова

Компьютерная верстка и корректура Е.Н.Кривошеевой

Художественное оформление Т.А.Половой

Подписано в печать 20.10.03 г.

Формат 60х84/16.

Уч.-изд.л. 9,5.

Усл.печ.л. 7,9.

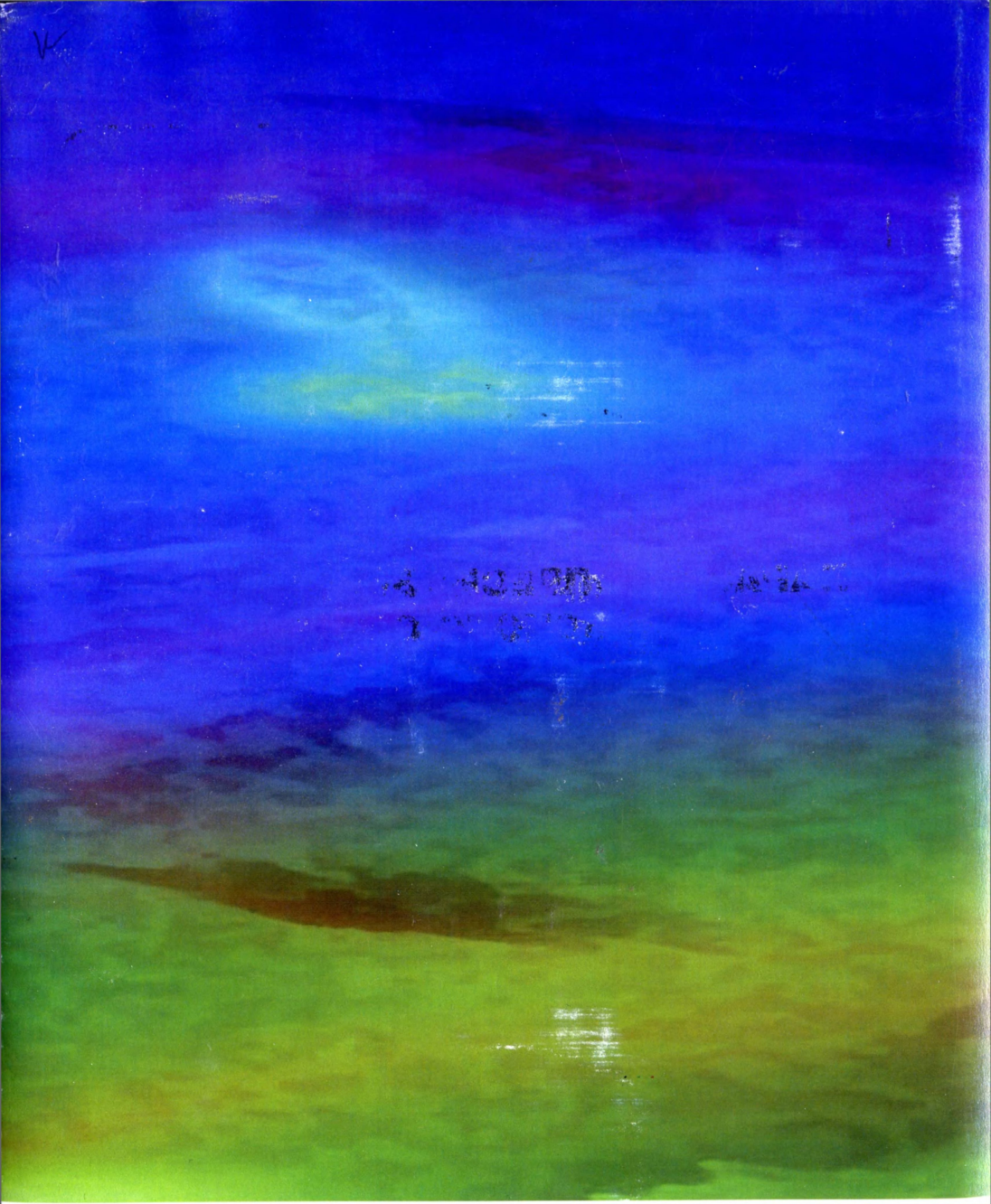
Тираж 120 экз.

Цена свободная.

Заказ 18.

Издательство ПИНРО.

183763, Мурманск, ул.Книповича, 6, ПИНРО.



Полярный научно-исследовательский
институт морского рыбного хозяйства
и океанографии им. Н.М.Книповича
(ПИНРО)