

А К А Д Е М И Я Н А У К
С С С Р

С. С. ШУЛЬМАН
Р. П. МАЛАХОВА
В. Ф. РЫБАК

**СРАВНИТЕЛЬНО-
ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ
АНАЛИЗ
ПАРАЗИТОВ РЫБ
ОЗЕР КАРЕЛИИ**



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
КАРЕЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ, ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

С. С. ШУЛЬМАН, Р. П. МАЛАХОВА, В. Ф. РЫБАК

СРАВНИТЕЛЬНО-
ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ
АНАЛИЗ
ПАРАЗИТОВ РЫБ
ОЗЕР КАРЕЛИИ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД 1974

Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озер Карелии.
Шульман С. С., Малахова Р. П., Рыбак В. Ф. 1974.
Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 1—108.

Дается обзор всех паразитов, обнаруженных в рыбах водоемов бассейна р. Шуи. Рассматривается зависимость паразитофауны рыб от ряда экологических факторов: сезона, климатических особенностей данного года, степени проточности и химического режима водоема, степени его зарастания, его размера и состава фауны. Прослеживается зависимость паразитофауны от образа жизни хозяина: возраста, миграции, характера питания и состава пищи. Для выяснения комплексного влияния экологических факторов на паразитофауну рыб проводится сравнение ихтиопаразитофауны озер различного типа и их отдельных частей. Устанавливаются различия в паразитофауне локальных стад рыб в пределах одного водоема. Приводятся результаты наблюдений над изменением ихтиопаразитофауны водоемов за длительный промежуток времени. Илл. — 12, табл. — 61, библи. — 154 назв.

Ответственный редактор А. А. Стрелков

ВВЕДЕНИЕ

Для полноценного использования рыбных богатств озер необходимы не только правильная организация лова, но и различные мероприятия, направленные на увеличение запасов ценной рыбы. Эти мероприятия, однако, могут дать должный эффект только при хорошем знании паразитологической ситуации и строгом паразитологическом контроле, ибо ряд паразитов может стать причиной массовой эпизоотии и даже гибели рыб.

Не следует забывать и о том, что среди паразитов рыб встречаются виды, весьма опасные для человека.

Все это требует широкого и углубленного изучения паразитов рыб. У нас нет возможности провести паразитологические исследования рыб на всех водоемах. Кроме того, паразитологическая ситуация даже в исследованных водоемах может под воздействием определенных условий измениться. Поэтому паразитологическое исследование наиболее важных в промысловом отношении водоемов нужно сочетать с решением важных теоретических проблем.

Кроме инвентаризации паразитов рыб для каждого исследуемого водоема, необходимо познание всех закономерностей, определяющих качественный и количественный состав паразитов рыб в водоемах с тем или иным режимом. Необходимо изучить влияние различных экологических факторов на эту паразитофауну, а также выявить ее зависимость от образа жизни рыбы. При такой постановке исследований мы получим возможность предугадывать паразитологическую ситуацию даже в водоемах, не исследованных паразитологами, сможем ставить прогнозы и своевременно предлагать меры профилактики и борьбы против наиболее опасных паразитов.

Изучение паразитофауны рыб именно в таком аспекте — задача паразитологов экологического профиля.

Карелия — страна необычайно богатая водными ресурсами, очень удобна для такого рода исследований. Число ее озер, больших и малых, насчитывает более 60 тысяч, а площадь их водного пространства составляет 18% всей территории республики. Среди этих водоемов озера Ладожское и Онежское занимают по своей величине первое и второе места в Европе; Выгозеро и Топозеро имеют площадь, превышающую 1000 км²; Сегозеро и Пяозеро — свыше 500 км². Площадь еще десяти озер превышает 100 км². Площадь более чем 200 озер колеблется между 5 и 100 км². Остальные водоемы невелики, но чрезвычайно многочисленны.

Водоемы Карелии занимают особое место в истории развития отечественной экологической паразитологии. С первых же дней существования советской эколого-паразитологической школы члена-корреспондента АН СССР проф. В. А. Догеля Карелия стала объектом больших и планомерных исследований паразитов рыб. Именно здесь был впервые прослежен целый ряд интересных закономерностей, как например зависимость паразитофауны рыб от их миграции (Догель и Петрушевский,

1933а, 1933б, 1935), возраста хозяина (Горбунова, 1936; Быховская-Павловская, 1940, 1941, 1949), размеров водоема (Быховская, 1936а, 1936б) и др. Результаты исследования паразитов рыб Карелии были изложены в многочисленных статьях (Петрушевский, 1933, 1940; Петрушевский и Быховская, 1933, 1935, и др.) и заняли почетное место в двух обобщающих работах: «Курс общей паразитологии» (Догель, 1941, 1947 и 1962) и «Основные проблемы паразитологии рыб» (1958). Однако в этих руководствах почти не нашли отражения результаты паразитологических исследований рыб Карелии, проведенных после Великой Отечественной войны сектором паразитологии Карельского филиала АН СССР. Эти исследования на пресноводных водоемах начались в 1952 г. и продолжают



Рис. 1. Схема бассейна р. Шуи с обследованными озерами (заштрихованы).

в настоящее время. Их задачей был сбор большого дополнительного материала для уточнения ранее открытых закономерностей, равно как и выяснение новых.

Кроме авторов данной работы, в исследованиях принимали участие: лаборант Л. С. Исаков и студенты-практиканты Ленинградского и Петрозаводского университетов: Л. И. Афанасьева, Л. Н. Винниченко, Ю. Н. Берениус, Э. А. Захарова, Э. Д. Панкратовская и Чан Сын Ман. В контакте с нами работали Е. Н. Фролова от Ленинградского педагогического института им. А. И. Герцена и Г. А. Штейн от Петрозаводского университета, изучавшие паразитофауну беспозвоночных. Всем этим лицам мы приносим самую искреннюю благодарность.

Паразитологическим исследованиям было подвергнуто около 3216 рыб из 9 различных озер бассейна р. Шуи, относящихся к 5 группам (табл. 1). Из Кончезерской группы были исследованы Пертозеро и Кончезеро; из Сямозерской — Сямозеро, из Шотозерской — Шотозеро, Вагатозеро, Миккельское озеро, Крашнозеро; из Святозерской группы — Святозеро; наконец, из Суоярвской группы — Салонъярви (рис. 1). Также были использованы результаты 1169 вскрытий, произведенных на рыбах из Кончезера Р. П. Малаховой.

Всего обнаружено 156 видов паразитов. В процессе исследования были затронуты такие проблемы, как возрастные и сезонные изменения

Т А Б Л И Ц А 1
Список рыб, обследованных в озерах Карелии

Рыба	Салонъярви	Шотозеро	Вагаозеро	Крошнозеро	Миккельское	Сямозеро	Святозеро	Кончезеро	Пергозеро	Всего
Шуйский сиг — <i>Coregonus lavaretus lavaretoides</i> n. <i>schuensis</i>	—	15	15	—	—	13	—	—	—	43
Сямозерский сиг — <i>C. lavaretus</i> n. <i>lacustris</i>	—	—	—	—	—	—	—	15	12	27
Озерно-речной сиг — <i>C. lavaretus pal-lasi</i> n. <i>exilis</i>	—	—	15	1	—	15	—	—	—	31
Ряпушка — <i>C. albula</i>	9	15	15	15	—	15	15	—	—	84
Щука — <i>Esox lucius</i>	15	15	15	15	53	84	15	268	25	505
Плотва — <i>Rutilus rutilus</i>	15	15	15	15	69	55	15	365	15	579
Елец — <i>Leuciscus leuciscus</i>	15	15	14	—	—	15	—	—	—	59
Язь — <i>L. idus</i>	15	15	11	—	—	12	—	—	—	53
Уклея — <i>Alburnus alburnus</i>	—	15	15	15	17	15	15	15	30	137
Густера — <i>Blicca bjoerkna</i>	—	—	—	—	—	2	—	—	—	2
Лещ — <i>Abramis brama</i>	15	15	60	45	85	60	15	—	—	295
Синец — <i>A. ballerus</i>	—	12	—	1	—	3	—	—	—	16
Голец — <i>Nemachilus barbatulus</i>	—	—	—	—	—	13	—	—	15	28
Щиповка — <i>Cobitis taenia</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2
Сом — <i>Silurus glanis</i>	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1
Налим — <i>Lota lota</i>	15	14	15	15	30	30	15	218	15	367
Судак — <i>Lucioperca lucioperca</i>	—	16	—	14	—	13	—	—	—	43
Окунь — <i>Perca fluviatilis</i>	15	15	15	15	68	45	15	345	15	548
Ерш — <i>Acerina cernua</i>	15	15	15	15	65	105	15	15	15	275
Бычок-подкаменщик — <i>Cottus gobio</i>	—	15	—	10	15	30	—	8	15	93
Трехиглая колюшка — <i>Gasterosteus aculeatus</i>	—	—	—	—	—	—	—	14	—	14
Девятииглая колюшка — <i>Pungitius pungitius</i>	—	—	—	—	—	—	—	14	—	14
Всего	129	208	220	176	402	525	120	1270	159	3216

паразитофауны рыб, влияние на нее размеров озера, его проточности, химического состава воды, зарастания, зависимость паразитофауны от миграции хозяев, наличия их локальных стад. Сделана попытка проследить зависимость паразитофауны рыб от типа водоемов и изменения паразитофауны за один год и за более длительный период времени — примерно четверть века. Результаты некоторых исследований были частично изложены в отдельных статьях (Полянский и Шульман, 1956; Шульман и др., 1959; Малахова, 1961, 1963; Шульман и Рыбак, 1961; Шульман, 1961; Винниченко, 1964). Кроме того, в статье С. С. Шульмана и В. Ф. Рыбак (1964) были вкратце изложены итоги работы и наиболее интересные в теоретическом отношении результаты.

ОБЗОР ПАРАЗИТОВ РЫБ ВОДОЕМОВ БАСЕЙНА РЕКИ ШУИ

В этой главе указываются хозяева, локализация и места находок каждого вида паразита, обнаруженного в бассейне р. Шуи, а в некоторых случаях время находок, возраст хозяев, жизненный цикл паразитов и прочие данные. Поскольку описание морфологии паразитов уже приведено в «Определителе паразитов пресноводных рыб СССР» (1962) и других специальных работах, мы даем его только в тех случаях, когда в строении паразита имеются заметные отличия от приведенных ранее данных.

Класс ЖГУТИКОНОСЦЫ

Octomitus truttae Schmidt, 1920.

O. truttae — единственный представитель жгутиконосцев, обнаруженный нами. Он встречен в желчном пузыре налима из Шотозера, Вагатозера, Крошнозера и Миккельского озера. Зараженность налима *O. truttae* (в %) в этих озерах была следующей: в Шотозере — 28.5, Вагатозере — 26.6, Крошнозере — 20.0, Миккельском — 6.6.

Класс СПОРОВИКИ

Eimeria sp.

В почках годовиков леща и плотвы из Миккельского озера и 2-месячной плотвы из Пертозера были обнаружены ооцисты и споры каких-то кокцидий. Предположение Ю. И. Полянского и С. С. Шульмана (1956) о том, что это *E. rutili*, не подтвердилось. К сожалению, из-за плохой сохранности материала точно определить видовую принадлежность этих кокцидий не удалось.

Класс КНИДОСПОРИДИИ

Сем. MYXIDIIDAE Thélohan, 1892

Myxidium lieberkühni Bütschli, 1882.

M. lieberkühni — весьма характерный для щук паразит. Он был встречен в мочевом пузыре большинства щук всех исследованных нами водоемов. Зараженность щуки *M. lieberkühni* (в %) в различных озерах была следующей: в Шотозере и Сямозере — 100, в Кончезере — 98.4, в Салонъярви, Крошнозере и Миккельском озере — 93.3, в Пертозере — 88, Святозере — 86.6.

Споры встречались преимущественно весной и в начале лета. К середине лета они постепенно исчезали. Во вторую половину лета, осенью и зимой встречались преимущественно плазмодии без спор.

По данным Ю. И. Полянского и С. С. Шульмана (1956), изучавших возрастные изменения паразитофауны щуки в Миккельском озере, первые плазмодии *M. lieberkühni* обнаружены в мочевом пузыре 2.5-месячных щук. Годовики заражены уже на 90%. Сильная инвазированность щук *M. lieberkühni* в условиях Карелии связана, по-видимому, с отсутствием *Phyllodistomum folium*. По данным Г. К. Петрушевского (1940, 1955а) и Р. А. Кротаса (1959, 1963), равно как и по нашим наблюдениям в Прибалтике, *Ph. folium*, находясь в одном органе вместе с *M. lieberkühni*, поедает плазмодии последнего, благодаря чему эти паразиты редко встречаются совместно. Изредка, в виде исключения, *M. lieberkühni* встречался у окуня из Сямозера (2.2%) и Пертозера (6.6%).

ТАБЛИЦА 2
Зараженность рыб *Myxidium rhodei* (%)

Рыба	Салонъярви	Шотозеро	Вагатозеро	Крошозеро	Миккельское	Сямозеро	Святозеро	Кончезеро	Пертозеро
<i>Rutilus rutilus</i>	40	66.6	40	20	40	64.8	66.6	67.2	40
<i>Alburnus alburnus</i>	—	0	0	0	0	0	0	0	20
<i>Leuciscus idus</i>	33.3	20	0	—	—	0	—	—	—
<i>Abramis brama</i>	20	0	0	2.2	6.6	1.7	0	—	—
<i>Perca fluviatilis</i>	6.6	0	0	0	0	0	0	0	0

Примечание. Здесь и во всех последующих таблицах тире ставится в тех случаях, когда рыба в данном водоеме не обследовалась.

Myxidium rhodei Léger, 1905 (син. *M. pfeifferi* Auerbach, 1908, part.). Сравнительно широко распространенный вид. Цисты паразита обнаружены в почках пяти видов рыб (табл. 2). Наиболее часто он встречался у плотвы (зараженность 20—67%). Сравнительно высокая зараженность (20—33.3%) отмечена также у уклей из Пертозера, язя из Шотозера и Салонъярви и леща из Салонъярви. Во всех других случаях зараженность была очень низкой. Инвазирование 1 экз. окуня из озера Салонъярви случайно.

По данным Р. П. Малаховой (1961, 1964), цисты *M. rhodei* фиксировались в почках плотвы из Кончезера равномерно в течение всего года. Ю. И. Полянский и С. С. Шульман (1956) отмечают появление *M. rhodei* уже у 2-месячных лещей (40%) и плотичек (21.4%) из Миккельского озера. У годовиков плотвы зараженность этим паразитом повышается (53.3%), у годовиков леща, наоборот, несколько падает (26.6%). По их же данным, *M. rhodei* встретился у 1 экз. 2-месячного ерша из Миккельского озера.

Во всех предыдущих работах по паразитам рыб Карелии этот вид указывается под ошибочным названием *M. pfeifferi*.

Myxidium barbatule Ceredo, 1906.

Цисты *M. barbatule* были обнаружены в почках 2 щиповок из Пертозера.

Myxidium macrocapsulare Auerbach, 1910.

Сравнительно редкий в водоемах Карелии паразит желчного пузыря рыб. Встретился в Святозере (у 2 лещей), Вагатозере (у 2 язей), Сямозере (у 3 лещей) и в Кончезере (у 1 плотвы). Все находки падают на весну и начало лета.

Zschokkella nova Клокашова, 1914.

Хотя этот паразит широко распространен в Карелии и обнаружен нами в желчном пузыре у большого числа видов рыб (табл. 3), зараженность

ТАБЛИЦА 3
Зараженность рыб *Zschokkella nova* (%)

Рыба	Салонъярви	Шотозеро	Вагатозеро	Крошноезеро	Миккельское	Сямозеро	Святозеро	Кончезеро	Пертозеро
<i>Leuciscus leuciscus</i>	6.6	20	7.1	0	—	33.3	—	—	—
<i>Rutilus rutilus</i>	6.6	13.3	6.6	13.3	0	3.6	6.6	1.62	13.3
<i>Leuciscus idus</i>	20	13.3	0	—	—	25.2	—	—	—
<i>Abramis brama</i>	6.6	26.6	40	28.6	26.6	6.6	0	—	—
<i>Alburnus alburnus</i>	—	26.6	20	20	17.7	6.6	0	0	13.3
<i>Coregonus lavaretus lavaretoides n. schuensis</i>	—	0	6.6	—	—	0	—	—	—
<i>C. albula</i>	0	0	0	6.6	—	0	0	—	—
<i>Perca fluviatilis</i>	0	0	0	13.3	0	2.2	0	1.8	6.6
<i>Cottus gobio</i>	—	0	—	0	0	3.3	—	0	0
<i>Acerina cernua</i>	0	0	0	0	0	0	0	13.3	6.6

им была обычно невелика и только в 2 случаях — елец из Сямозера (33.3%) и лещ из Вагатозера (40%) — была выше 30%. Сильно распространена *Z. nova* в Сямозере, Вагатозере, Шотозере, слабее — в Святозере. Как видно из табл. 3, этот паразит встречается преимущественно в карповых рыбах, хотя иногда имеет место заражение единичных экземпляров представителей других семейств (сиг, ряпушка, окунь, ерш, бычок-подкаменщик). Споры встречались в желчном пузыре рыб преимущественно весной и в начале лета. Ю. И. Полянский и С. С. Шульман (1956) отмечают *Z. nova* у годовиков плотвы и окуня и у 1.5-месячных окуней из Миккельского озера.

Сем. SPHAEROSPORIDAE Davis, 1917

Sphaerospora cristata Schulman, 1962.

S. cristata встретила в мочевом пузыре и мочеточниках налимов из всех исследованных нами водоемов, кроме Пертозера. Наиболее высокая зараженность рыб зарегистрирована в Миккельском озере (60%), затем следуют Сямозеро (23.3%), Крошноезеро и Салонъярви (20%), Шотозеро (14.4%), Вагатозеро и Святозеро (6.6%) и, наконец, Кончезеро (3.5%). Интересно отметить, что почти все находки *S. cristata* в Сямозере падают на восточную часть озера, где были обнаружены 6 из 7 зараженных в этом озере налимов (Шульман и др., 1959). Почти все паразиты найдены в конце зимы и весной.

Sphaerospora sp. 1.

Этот паразит найден только один раз в мочевом пузыре судака из Крошноезера.

Sphaerospora sp. 2.

Очень редкий паразит. Обнаружен в мочевом пузыре 1 ельца из Салонъярви, 1 плотвы из Вагатозера и 1 язя из Сямозера. По данным Ю. И. Полянского и С. С. Шульмана (1956), зарегистрирован у 4 годовиков лещей из Миккельского озера и двух 2-месячных плотичек из Пертозера.

Chloromyxum fluviatile Thélohan, 1892.

Широко распространенный вид, встретившийся во всех исследованных нами озерах в желчном пузыре шести видов карповых рыб (табл. 4).

Т А Б Л И Ц А 4
Зараженность рыб *Chloromyxum fluviatile* (%)

Рыба	Салонъярви	Шотозеро	Вагатозеро	Крошозеро	Миккельское	Сямозеро	Святозеро	Кончезеро	Пертозеро
<i>Leuciscus leuciscus</i>	20	6.6	0	—	—	6.6	—	—	—
<i>Rutilus rutilus</i>	6.6	33.3	0	0	13.3	10.8	0	0	0
<i>Leuciscus idus</i>	6.6	13.3	9.1	—	—	0	—	—	—
<i>Abramis brama</i>	6.6	26.6	0	17.6	13.3	8.3	33.3	—	—
<i>Alburnus alburnus</i>	—	—	6.6	20	17.7	13.3	6.6	6.6	26.6
<i>Abramis ballerus</i>	—	0	0	0	0	+	0	0	0

Примечание. В этой и во всех последующих таблицах знак «+» ставится в тех случаях, когда вскрыто меньше 10 рыб. В Сямозере был заражен 1 из 3 обследованных синцов.

Наиболее широко распространен в Шотозере и Сямозере. Слабее всего *Ch. fluviatile* представлен в Кончезере, где, несмотря на большое число исследованных рыб, этот паразит был обнаружен только у 1 экз. уклей. Как видно из табл. 4, экстенсивность заражения ни разу не превышала 33.3%. Все находки зрелых спор падают на весну и начало лета. По данным Ю. И. Полянского и С. С. Шульмана (1956), *Ch. fluviatile* встретился у 2-месячных лещей (20%), годовиков леща (53.3%) и плотвы (20%) из Миккельского озера.

***Chloromyxum cristatum* Léger, 1906.**

Так же как и предыдущий вид, *Ch. cristatum* встречался только в желчном пузыре карповых рыб, но в заметно меньшем количестве (табл. 5). В 2 озерах (Кончезеро и Святозеро) он не обнаружен. Только в одном случае (плотва из Шотозера) зараженность достигала 33.3%, во всех других — не превышала 13.3%. Все находки спор падают на весну и начало лета.

Т А Б Л И Ц А 5
Зараженность рыб *Chloromyxum cristatum* (%)

Рыба	Салонъярви	Шотозеро	Вагатозеро	Крошозеро	Миккельское	Сямозеро	Пертозеро
<i>Rutilus rutilus</i>	13.3	33.3	13.3	0	13.3	7.2	0
<i>Leuciscus leuciscus</i>	0	6.6	0	—	—	6.6	—
<i>Alburnus alburnus</i>	—	0	0	0	5.9	0	6.6
<i>Abramis brama</i>	0	13.3	0	2.2	6.6	0	—
<i>A. ballerus</i>	—	0	—	0	—	+	—

Примечание. В Сямозере был заражен 1 из 3 обследованных синцов.

***Chloromyxum dubium* Auerbach, 1908.**

Характерный для налима паразит желчного пузыря. Все находки падают на весну и самое начало лета. Сравнительно сильно заражал налимов в Сямозере (59.4%), Вагатозере (53.3%), Крошозере (46.6%), Шотозере (35.5%) и Миккельском озере (33.3%); заметно меньше — в Салонъярви, Святозере, Пертозере (по 6.6%) и Кончезере (1.3%). О малой численности *Ch. dubium* в Святозере говорить пока еще нельзя, так

как основная часть вскрытий налимов производилась зимой, когда зараженность рыб вообще невелика. В то же время можно уже с уверенностью говорить о малом числе *Ch. dubium* в Салонъярви, Пертозере и Кончезере, ибо исследование налимов в этих озерах проводилось или весной, т. е. в период массового спорообразования у паразита, или в течение всего года.

***Chloromyxum esocinum* Dogiel, 1934.**

Весьма характерный для щук Карелии паразит желчного пузыря, встретившийся во всех исследованных нами озерах. Высокая экстенсивность заражения имела место в трех озерах: в Салонъярви (66.6%), Сямозере (50.4%) и Миккельском (40%). В остальных озерах зараженность была заметно меньшей: в Вагатозере — 26.6%, Крошнозере — 20, Пертозере — 16, Шотозере и Святозере — 13.3 и Кончезере — 4.4%. Все находки *Ch. esocinum* падают на весну и начало лета. По данным Ю. И. Полянского и С. С. Шульмана (1956), этот паразит встречается у 30% годовиков щуки из Миккельского озера.

***Chloromyxum mucronatum* Gurley, 1893.**

Паразит мочевого пузыря налима. Распространен очень неравномерно. Наибольшая экстенсивность заражения имела место в Святозере (73.3%) и Сямозере (49.5%). Несколько меньше были заражены налимы из Вагатозера и Крошнозера (40%), еще меньше — налимы из Шотозера (28.5%) и Миккельского озера (26.6%). В Кончезере и Пертозере этот паразит не обнаружен. Так как в Кончезере было исследовано много налимов в различные сезоны, можно с большой долей вероятности утверждать, что *Ch. mucronatum* в этом озере полностью отсутствует. Интересно отметить, что в пределах Сямозера налимом из восточной его части заметно сильнее заражен, чем налимом из западной (соответственно 66.6 и 33.3%). Большинство находок зрелых спор *Ch. mucronatum* падают на весну и начало лета.

***Chloromyxum coregoni* Bauer, 1948.**

Этот паразит желчного пузыря встретился в небольшом числе у 1 экз. шуйского сига и 1 экз. ряпушки из Шотозера, у 2 экз. ряпушки из Крошнозера, у 1 экз. шуйского сига и 1 экз. малотычинкового сига из Сямозера и 1 экз. малотычинкового сига из Пертозера. Экстенсивность заражения — 6.6—13.3%.

Сем. **MYXOBILATIDAE** Schulman, 1953

***Myxobilatus gasterostei* (Parisi, 1912).**

Обнаружен в мочеточниках и мочевом пузыре 1 колюшки из Кончезера. ***Myxobilatus legeri* (Cèrède, 1905)** (син. *Henneguya legeri* Cèrède, 1905).

В отличие от предыдущего вида широко распространен среди карповых рыб в озерах Карелии. Кроме того, встречался у гольца (табл. 6). Как видно из табл. 6, *M. legeri* обнаружен во всех девяти озерах, в мочевом пузыре большого числа видов рыб, чаще всего уклей, язя и леща. Зараженность редко достигала высокой цифры (только у леща из Крошнозера и Миккельского озера и язя из Салонъярви), во всех других случаях она не превышала 35.5%. Сравнительно слабо зараженными водоемами оказались Пертозеро и особенно Кончезеро. Все находки спор этого паразита приходятся на весну и начало лета. По данным Ю. И. Полянского и С. С. Шульмана (1956), *M. legeri* встречается уже у 2-месячных лещей (20%), у годовиков леща (53.3%) и плотвы (13.3%) из Миккельского озера.

***Myxobilatus fragilicaudatus* R. Schulman, 1969.**

Этот вид, описанный из мочеточников бычка-подкаменщика оз. Селигер (Р. Шульман и Кулемина, 1969), был обнаружен в мочевом пузыре бычков-подкаменщиков из Шотозера (13.3%), Сямозера (3.3%) и Перт-

Т А Б Л И Ц А 6

Зараженность рыб *Myxobilatus legeri* (%)

Рыба	Салонъярви	Шотозеро	Вагатозеро	Крошноезеро	Миккельское	Сямозеро	Святозеро	Кончезеро	Пертозеро
<i>Leuciscus leuciscus</i>	6.6	26.6	7.1	—	—	13.3	—	—	—
<i>Abramis brama</i>	13.3	33.3	13.3	46.2	46.6	18.3	33.3	—	—
<i>Leuciscus idus</i>	40	13.3	9.1	—	—	33.2	—	—	—
<i>Abramis ballerus</i>	—	8.3	—	0	—	0	—	—	—
<i>Alburnus alburnus</i>	—	20	20	20	35.4	6.6	20	6.6	13.3
<i>Rutilus rutilus</i>	0	6.6	0	20	26.6	16.2	20	0	0
<i>Cottus gobio</i>	—	13.3	—	0	0	3.3	—	0	6.6
<i>Nemachilus barbatulus</i>	—	—	—	—	—	15.4	—	—	26.6
<i>Blicca bjoerkna</i>	—	—	—	—	—	+	—	—	—

П р и м е ч а н и е. В Сямозере были заражены 2 обследованные густеры.

озера (6.6%). В работе С. С. Шульмана (1961) ошибочно указан под названием *M. legeri*.

Сем. MYXOSOMATIDAE Poche, 1913

Myxosoma anurus (Cohn, 1895) (син. *Myxobolus anurus* Cohn, 1895; *Myxosoma dujardini* Thélohan, 1899, part.).

Паразит жаберных лепестков щуки. Встретился во всех водоемах, исследованных нами, кроме Салонъярви. Наибольшая зараженность наблюдалась в Вагатозере (86.6%), Крошноезеро (73.7%) и Пертозере (68%), несколько меньшая — в Святозере (46.6%), Кончезере (43.3%) и Сямозере (30%). Слабее всего были заражены щуки из Шотозера (13.3%) и Миккельского озера (6.6%).

В отличие от большинства полостных (т. е. паразитирующих в полости желчного и мочевого пузырей, мочеточниках и мочевых канальцах) микроспоридий этот паразит часто встречается в середине и конце лета, зимой и весной — заметно реже.

Ю. И. Полянский и С. С. Шульман (1956) отмечают появление *M. anurus* уже у 2.5-месячных щурят из Миккельского озера. У годовалых щук этого озера зараженность им достигает 40%, а у взрослых щук — заметно снижается.

Myxosoma dujardini Thélohan, 1899.

Очень редкий в бассейне р. Шуи паразит. Встретился только 1 раз в августе 1958 г. на жабрах плотвы из Кончезера.

Сем. MYXOBOLIDAE Thélohan, 1892

Myxobolus dispar Thélohan, 1895.

Широко распространенный в бассейне р. Шуи паразит жабр, мышц, брыжейки и почек рыб. Обнаружен во всех исследованных нами озерах (табл. 7). Зараженность не превышала 33.3%. *M. dispar* встречался преимущественно у карповых рыб, и только в двух случаях имело место единичное заражение представителей других семейств — ряпушки из Крошноезера и налима из Шотозера. Сезонных изменений зараженности этим паразитом заметить не удалось. По данным Ю. И. Полянского и С. С. Шульмана (1956), первые единичные заражения этим паразитом имеют место

ТАБЛИЦА 7
Зараженность рыб *Myxobolus dispar* (%)

Рыба	Салонъярви	Шотозеро	Вагатозеро	Крошноезеро	Миккельское	Сямозеро	Святозеро	Кончезеро	Пертозеро
<i>Rutilus rutilus</i>	6.6	0	0	0	0	0	13.3	0	0
<i>Leuciscus idus</i>	6.6	0	0	—	—	0	—	—	—
<i>Abramis brama</i>	33.3	0	0	6.6	6.6	3.3	0	—	—
<i>Leuciscus leuciscus</i>	0	13.3	0	—	—	13.3	—	—	—
<i>Lota lota</i>	0	7.1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Alburnus alburnus</i>	—	0	13.3	20.0	23.6	6.6	6.6	13.3	33.3
<i>Coregonus albula</i>	0	0	0	6.6	—	0	0	—	—

у 2-месячных мальков леща. Столь же невысокая зараженность (6.6%) сохраняется у леща из Миккельского озера и в возрасте 1 года.

***Myxobolus pseudodispar* Gorbunova, 1936.**

Паразит мышц и почек рыб. Встречался во всех озерах, преимущественно у плотвы (табл. 8). Только в 4 озерах был обнаружен и на других карповых рыбах: в Шотозере — на ельце, в Крошноезере — на леще и уклее, в Миккельском — на леще, в Пертозере — на уклее. Именно в этих озерах наблюдалось наиболее сильное заражение рыб этим паразитом. В остальных водоемах, кроме Вагатозера, имела место очень слабая зараженность этим паразитом даже его основного хозяина — плотвы.

ТАБЛИЦА 8
Зараженность рыб *Myxobolus pseudodispar* (%)

Рыба	Салонъярви	Шотозеро	Вагатозеро	Крошноезеро	Миккельское	Сямозеро	Святозеро	Кончезеро	Пертозеро
<i>Rutilus rutilus</i>	6.6	33.3	26.6	40	33.3	5.4	13.3	1.1	26.6
<i>Leuciscus leuciscus</i>	0	6.6	0	—	—	0	—	—	—
<i>Abramis brama</i>	0	0	0	4.4	0	0	0	—	—
<i>Alburnus alburnus</i>	—	0	0	0	0	0	0	0	20

Закономерных сезонных изменений в зараженности рыб этим паразитом заметить не удалось. Однако имеют место заметные колебания численности в различные сезоны и годы.

Г. К. Петрушевский и И. Е. Быховская (1935) не обнаружили в 1931—1932 гг. среди 15 экз. плотвы из Кончезера ни одной зараженной рыбы. Плотва из Кончезера, по данным М. Н. Горбуновой (1936), вскрывшей 73 экз. этой рыбы, была в 1933 г. заражена на 15%, а по данным Р. П. Малаховой (1961), исследовавшей в 1957—1958 гг. 360 экз., — только на 1.1%. В Пертозере все 15 экз. обследованной в 1931—1932 гг. плотвы были свободны от *M. pseudodispar*.

В 1953 г. из 15 экз. исследованных нами рыб в Пертозере было заражено только 4 экз., что составляет 26.6%, а в 1962 г., по нашим наблюдениям, зарегистрировано почти 100%-е заражение плотвы.

Неодинакова бывает зараженность и в разные сезоны. Так, Малахова (1961) отмечала этого паразита у плотвы лишь весной и осенью. Молодь рыб также неравномерно заражена *M. pseudodispar*. Единичные заражения им наблюдались у леща из Миккельского озера уже в возрасте 2 месяцев.

Однако к возрасту 1 год зараженность остается на том же уровне. Что же касается плотвы из этого озера, то хотя 2-месячные мальки ее и были еще свободны от *M. pseudodispar*, годовики оказались зараженными уже на 33.3%.

Muxobolus diversicapularis Sluchai, 1966 (син. *M. dispar* Thélohan, 1895, part.).

Характерный паразит жабр плотвы. Отсутствовал только в Шотозере. Высокая зараженность наблюдалась только в Святозере (60%). В других озерах зараженность плотвы была незначительна: в Пертозере — 20%, Сямозере — 18, Крошнозере и Миккельском озере — 6.6%. Ю. И. Полянский и С. С. Шульман (1956) указывают на зараженность этим паразитом 13.3% годовиков плотвы из Миккельского озера. Во всех наших предыдущих работах отмечался под названием *M. dispar*.

Muxobolus minutus Nemeček, 1911.

Сравнительно редкий паразит жаберных лепестков. Встретился нам всего 3 раза — у 2 ельцов (13.3%) из Шотозера и у 1 ельца (6.6%) из Сямозера.

Muxobolus macrocapsularis Reuss, 1906.

Обнаружен на жабрах ряда карповых рыб Сямозера, Шотозера, Крошноозера, Вагатозера, Салонъярви и Пертозера (табл. 9). Зараженность почти во всех случаях небольшая (не выше 25.9%).

ТАБЛИЦА 9
Зараженность рыб *Muxobolus macrocapsularis* (%)

Рыба	Салонъярви	Шотозеро	Вагато-озеро	Крошно-озеро	Сямозеро	Пертозеро
<i>Leuciscus idus</i>	13.3	0	0	—	25.2	—
<i>Abramis brama</i>	0	6.6	0	6.6	0	—
<i>Leuciscus leuciscus</i>	0	20	0	—	0	—
<i>Abramis ballerus</i>	—	8.3	—	0	+	—
<i>Alburnus alburnus</i>	—	0	6.6	20	6.6	0
<i>Rutilus rutilus</i>	0	0	0	0	0	6.6

Примечание. В Сямозере был заражен 1 из 3 обследованных синцов.

Muxobolus ellipsoides Thélohan, 1892.

M. ellipsoides — обычно широко распространенный паразит карповых рыб. В условиях бассейна р. Шуи оказался сравнительно редким видом. Обнаружен только в органах полости тела уклей из Шотозера (6.6%), Вагатозера (33.3%) и Крошнозера (13.3%).

Muxobolus oviformis Thélohan, 1882.

Сравнительно редкий в бассейне р. Шуи паразит. Встретился нам только в 4 озерах: в Пертозере у уклей (20%), в Вагатозере у ельца (14.3%), в Святозере у уклей, леща и плотвы (по 6.6%), в Миккельском озере у уклей (5.9%). Локализовался в жабрах или органах полости тела.

Muxobolus exiguus Thélohan, 1895.

M. exiguus распространен в бассейне р. Шуи очень неравномерно. Встретился только в 4 озерах, где водится лещ. Однако и в этих водоемах распространен неодинаково: в Вагатозере лещ заражен на 40%, в Крошноозере — на 31.1, в Шотозере — на 26.6, в Сямозере — на 23.3%. Кроме того, в Шотозере этим паразитом были заражены 2 язя (13.3%). В Миккельском озере, где отсутствует собственное стадо взрослых лещей, этим паразитом оказались зараженными оба пришедших сюда на нерест стада: крошнозерское — на 13.3% и шотозерское — на 20% (Шульман, 1961). Интересно отметить неравномерность распределения *M. exiguus* даже

в пределах одного большого озера. Так, стада лещей, выловленные в 1956 г. в Сямозере во время нереста в районах Чуйнаволоксской губы и Куха-губы, были на 40% заражены *M. exiguus*, а стадо лещей из района Лахтинской губы, выловленное в то же время, было вообще свободно от этого паразита (Шульман и др., 1959). Наблюдение над лещом в разные сезоны показывает некоторое повышение зараженности (до 53.3%) в апреле (в декабре и летом она держалась на сравнительно низком уровне — 20%).

Myxobolus karelicus Petruschewsky, 1940 (син. *Myxobolus* sp. Wegener, 1910; *M. carassii* Klokačeva, 1914, part.).

Паразит жабр окуня. Сперва был обнаружен Г. К. Петрушевским и И. Е. Быховской (1935) в окунях из Кончезера (66.6%) и в окунях из Пертозера (26.4%).¹ Во время наших исследований этот паразит встречался значительно реже — всего 2 находки: на окуне из Шотозера и на окуне из Святозера (по 6.6% заражения).

Myxobolus mülleri Bütschli, 1882 (син. *M. cycloides* Gurley, 1893, part.).

Паразит жабр, почек, мышц и других органов рыб. Распространенный вид микроспоридий, встречающийся во всех озерах бассейна р. Шуи (табл. 10). В круг его хозяев входят почти все карповые (пока исключение составляют редко встречающиеся в водоемах Карелии синец и густера). *M. mülleri* дает относительно высокие показатели заражения во всех озерах, кроме Салонъярви. В наибольшем количестве он встречается у плотвы. Остальные рыбы заражены слабее. Как видно из табл. 10, *M. mülleri* богаче представлен в Сямозере, Шотозере и Вагатозере. По данным Ю. И. Полянского и С. С. Шульмана (1956), этот паразит был найден уже у 2-месячных мальков плотвы Миккельского озера (14.3%) и Пертозера (5.6%); встречался он и у годовиков плотвы из Миккельского озера (40%).

ТАБЛИЦА 10
Зараженность рыб *Myxobolus mülleri* (%)

Рыба	Салонъярви	Шотозеро	Вагатозеро	Крошноезеро	Миккельское	Сямозеро	Святозеро	Кончезеро	Пертозеро
<i>Rutilus rutilus</i>	6.6	46.6	40	33.3	33.3	45	33.3	17.8	20
<i>Leuciscus leuciscus</i>	20	6.6	0	—	—	20	—	—	—
<i>Abramis brama</i>	0	13.3	20	13.3	26.6	6.6	0	—	—
<i>Leuciscus idus</i>	0	6.6	36.3	—	—	33.8	—	—	—
<i>Alburnus alburnus</i>	—	13.3	26.6	20	20	20	13.3	26.6	6.6

Myxobolus lotae Mitenev, 1971 (син. *M. mülleri* Bütschli, 1892, part.; *M. cycloides* Gurley, 1893, part.).

Этот вид был недавно признан самостоятельным на основании наличия воронкообразного углубления на переднем полюсе споры (Митенев, 1971). Типичный паразит жабр налима. Отсутствовал только в оз. Салонъярви. Зараженность налима (в %) в разных озерах была следующая: в Кончезере — 44, в Шотозере — 42.6, в Миккельском озере, Пертозере и Сямозере — 40, в Крошноезере и Святозере — 26.6. Во всех прежних работах по паразитам рыб Карелии отмечался под названием *M. mülleri* или *M. cycloides*.

¹ Первоначально авторы определили этот вид как *M. carassii*. Позднее Г. К. Петрушевский (1940) признал *Myxobolus*, паразитирующего на окуне, самостоятельным видом.

***Muxobolus bramae* Reuss, 1906.**

Встречался на жабрах леща, густеры, плотвы и уклей. Отсутствовал только в 2 озерах — Кончезере и Пертозере. Зараженность леща *M. bramae* (в %) была следующей: в Вагатозере — 100, в Крошнозере — 90.2, в Шотозере — 86.6, в Святозере — 80, в Сямозере — 78.3, в Миккельском озере — 73.3, в Салонъярви — 13.3. Кроме того, этим паразитом были заражены оба исследованных экземпляра густеры из Сямозера, уклей из Крошнозера и Миккельского озера (13.3%), а также плотва из 3 озер: Миккельского озера (20%), Сямозера и Крошнозера (13.3%). Ю. И. Полянский и С. С. Шульман (1956) указывают на зараженность 2-месячного малька леща (40%) и годовика леща (6.6%) из Миккельского озера.

Из-за длительного отсутствия точных критериев для разграничения *M. bramae* и *M. mülleri* эти виды часто путали друг с другом, что частично отразилось на определении этих паразитов во всех предыдущих работах по паразитам рыб Карелии.

***Muxobolus rotundus* Nemeček, 1911.**

Редкий паразит. Встречен только 1 раз на жабрах ельца из Шотозера.

***Muxobolus obesus* Gurley, 1893.**

M. obesus был обнаружен на жабрах 13.3% язей из Сямозера. Оба зараженных экземпляра рыбы были вскрыты в июне.

***Muxobolus nemečeki* (Nemeček) Schulman, 1962 (син. *Myxosoma lobatum* Nemeček, 1911).**

Встретился на жабрах 2 уклеек из Кончезера.

***Muxobolus* sp. 1.**

Споры этого еще не определенного паразита были найдены в органах полости тела у шуйского сига из Шотозера (у 1 экз.) и из Вагатозера (у 1 экз.), а также у ряпушки из того же озера (у 1 экз.).

***Muxobolus* sp. 2.**

На стенках мочевого пузыря ерша из Вагатозера были обнаружены споры *Muxobolus*, видовую принадлежность которых пока определить не удалось.

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

Специфичный паразит мышц лососевых рыб. В бассейне р. Шуи представлен сравнительно слабо. Обнаружен у ряпушки из Вагатозера (26.6%) и у шуйского сига из Вагатозера (20%), Сямозера и Шотозера (6.6%).

***Henneguya lobosa* (Cohn, 1895) (син. *Muxobolus lobosus* Cohn, 1895).**

Сравнительно редкий паразит. Встречен на жабрах щук из Крошнозера (13.3%), Кончезера (8.3%) и Сямозера (2.4%).

***Henneguya creplini* (Gurley, 1894).**

Этот паразит был обнаружен на жабрах судака из Шотозера (13.3%) и Сямозера (53.3%) и окуня из Шотозера (26.6%), Миккельского озера (40%) и Сямозера (2.2%). Интересно отметить, что в Сямозере *H. creplini* найден только в районе Курмойльской губы. Почти все находки падают на весну и начало лета.

***Henneguya psorospermica* Thélohan, 1895.**

Характерный для щуки паразит. В бассейне р. Шуи представлен сравнительно слабо. Ни разу не зафиксирован в Вагатозере, Шотозере, Святозере и Салонъярви. В остальных озерах зараженность щуки была незначительной и только в Крошнозере достигала 20%. По данным Ю. И. Полянского и С. С. Шульмана (1956), *H. psorospermica* встречалась на жабрах щук в возрасте 1 года (20%).

***Henneguya oviperda* (Cohn, 1895).**

Паразит икринок и женских гонад щуки. Встретился в Кончезере (31%), Святозере (20%), Пертозере (16%), Миккельском озере (6.6%) и Сямозере (2.4%).

Henneguya cutanea f. *nanum* Petruschewsky et Bychowska, 1935.
Обнаружена Г. К. Петрушевским и И. Е. Быховской (1935) на коже уклеи из Кончезера и Пертозера. Нам этот вид ни разу не встретился.

Henneguya sp.

Обнаружена на жабрах 1 экз. налима из Вагатозера. Ввиду плохой сохранности спор определить их видовую принадлежность не удалось, по внешнему виду живые споры напоминали *H. psorospermica*.

Thelohanellus fuhrmanni (Auerbach, 1909).

T. fuhrmanni был обнаружен Г. К. Петрушевским и И. Е. Быховской (1935) на жабрах гольца из Пертозера. Нам он ни разу не встретился.

Thelohanellus oculi-leucisci (Trojan, 1909).

7 цист этого паразита были обнаружены в стекловидном теле глаза у 1 экз. плотвы из Шотозера. Эта находка оказалась единственной для всего бассейна р. Шуи.

Класс ПЛАЗМОСПОРИДИИ

Подкласс МИКРОСПОРИДИИ

Сем. NOSEMATIDAE Balbiani, 1882

Glugea hertwigi Weissenberg, 1921.

Этот весьма опасный паразит лососевых был обнаружен нами всего один раз в мышцах, жабрах, брыжейке и других органах сига из Вагатозера.

Glugea anomala (Moniez, 1887).

Была найдена на жабрах налима из Пертозера (26.6%), Крошнозера (13.3%) и Кончезера (3.5%).

Plisthophora acerinae (Vaney et Conte, 1904).

В бассейне р. Шуи сравнительно редок. Обнаружен в брыжейке и стенке кишечника ершей из Пертозера (26.6%) и окуней из Миккельского озера (6.6%).

Подкласс ГАПЛЮСПОРИДИИ

Dermocystidium percae Reichenbach-Klinke, 1950.

Цисты этого паразита были обнаружены на плавниках одного окуня из Шотозера.

Sporozoon sp.

Представитель малоизученной группы паразитических простейших обнаружен 1 раз на щуке из Сямозера. Из-за плохой сохранности материала точно определить его не удалось.

Класс РЕСНИЧНЫЕ ИНФУЗОРИИ

Сем. OPHRIOGLENIDAE Kent, 1882, emend Kahl, 1932

Ichthyophthirius multifiliis Fouquet, 1876.

Широко распространенный вид, который может паразитировать на всех видах пресноводных рыб. Особенно часто встречается в условиях скученности в прудовых хозяйствах. В естественных водоемах сравнительно редок. Г. К. Петрушевский и И. Е. Быховская (1935) обнаружили этого паразита на щиповке из Пертозера. В нашем материале *I. multifiliis* встретился только при дополнительных просмотрах лещей из Сямозера и Миккельского озера и плотвы из Пертозера. И. Е. Быховская-Павловская (1941) нашла его в окуне из Пертозера.

Tripartiella alburni (Vojtek, 1957) (син. *Trichodina alburni* Vojtek, 1957).

Сравнительно часто встречающийся в Карелии паразит мочевого пузыря уклей. Обнаружен у уклей из Миккельского озера (47%), Пертозера (46.6%), Святозера (40%), Крошнозера и Кончезера (20%), Шотозера и Сямозера (6.6%). Отсутствовал только в Вагатозере и Салонъярви.

Trichodina schulmani Chan, 1961.

При полных паразитологических вскрытиях обнаружен только у 6.6% гольцов из Пертозера. При дополнительном просмотре Чан Сын Ман (1961) нашел *T. schulmani* также на гольцах из Святозера, Сямозера и Вагатозера.

Trichodina reticulata Hirschmann et Partsch, 1955 (син. *T. domerguei* f. *megamicronucleata* Dogiel, 1940; *T. megamicronucleata* Dogiel sensu Schulman, 1950, in litt.).

Встречен на жабрах леща из Миккельского озера (26.6%) и Крошнозера (6.6%). При этом в Миккельском озере крошнозерское стадо было заражено на 20%, а шотозерское — на 13.3%. При дополнительном осмотре Чан Сын Ман обнаружил этого паразита и на леще из Святозера. Интересно отметить, что все находки на взрослых лещах имели место только за период май—июнь включительно.

По данным Ю. И. Полянского и С. С. Шульмана (1956), *T. reticulata* встречается уже на 3-дневных личинках леща из Миккельского озера (4%). По прошествии 2 месяцев паразиты исчезали. Годовики леща в мае были заражены на 26.6%. Такое явление (т. е. заражение 3-дневных личинок, а затем исчезновение паразитов) наблюдалось у плотвы, щуки, окуня и ерша из Миккельского озера. В то же самое время в Пертозере 2-месячная плотва, равно как и 1.5-месячная уклей, были еще сильно заражены триходинами.

Заслуживает внимания факт перехода *T. reticulata* на молодь не собственных ей хозяев. Однако поскольку систематика *Urceolariidae* была в 1956 г. еще плохо разработана, правильность определения триходин, взятых не с леща, а с других видов рыб, нуждается в серьезной проверке. Независимо от результатов этой проверки представляет интерес то обстоятельство, что триходины — самые характерные паразиты молоди рыб, отмечены на личинках в первые же дни их существования. Это появление триходин приурочено к маю. К концу лета они начинают постепенно исчезать. Исчезновение на Пертозере происходило немного позднее, чем в мелководном Миккельском озере, что, вероятно, связано с более поздним прогреванием и соответственно остыванием Пертозера.

Trichodina domerguei f. *domerguei* (Wallengrenn, 1897) (син. *T. domerguei* f. *latispina* Dogiel, 1940).

Обнаружена на коже, плавниках и жабрах девятииглой колюшки из Пертозера (42.8%) и трехиглой колюшки из Кончезера (39.6%).

Trichodina urinaria Dogiel, 1940.

Встречалась в мочевом пузыре окуня во всех обследованных озерах. Зараженность окуня (в %) была следующая: в Миккельском озере — 46.6, Сямозере — 39.6, Салонъярви и Крошнозере — 33.3, Шотозере и Вагатозере — 20, Пертозере — 13.3, Кончезере — 8.1.

По наблюдениям Р. П. Малаховой (1961), *T. urinaria* встречалась у окуня из Кончезера в течение всего года: наибольшая зараженность окуня (13.3%) отмечена зимой, наименьшая (1.1%) — летом. По данным Ю. И. Полянского и С. С. Шульмана (1956), *T. urinaria* была обнаружена в незначительном количестве (4.9%) у 1—1.5-месячных мальков окуня

из Миккельского озера. По истечении месяца паразиты исчезли. Годовики из того же водоема весной были инвазированы на 25.8%.

Trichodina sp.

В разных озерах Карелии на жабрах уклей, плотвы, судака, ельца и в мочевом пузыре и мочеточниках налима были обнаружены представители сем. *Urceolariidae*, которых из-за небольшого числа находок и плохой сохранности определить не удалось. Условно мы их всех отмечаем под названием *Trichodina* sp., хотя не исключена возможность, что они относятся не только к различным видам, но и к разным родам.

Trichodinella epizootica f. *percarum* (Dogiel, 1940) (син. *Trichodina domerguei* f. *percarum* Dogiel, 1940).

Сравнительно широко распространенный паразит. Встречался на всех озерах, кроме Салонъярви (табл. 11). Как видно из табл. 11, основными

ТАБЛИЦА 11

Зараженность рыб *Trichodinella epizootica* f. *percarum* (%)

Рыба	Шот-озеро	Крошн-озеро	Миккель-ское	Сямозеро	Святозеро	Конч-езеро	Пертозеро
<i>Perca fluviatilis</i>	0	40	66.6	2.2	0	0	0
<i>Acerina cernua</i>	6.6	53.3	60	8.1	46.6	0	26.6

хозяйевами этого паразита являлись окунь и ерш. В меньшем числе он был обнаружен на щуке. Зараженность рыб этим паразитом в разных озерах заметно отличается друг от друга, что, по-видимому, связано не только с различным режимом этих озер, но и с разными сроками исследования. По нашим данным, *T. epizootica* f. *percarum* в небольшом числе встречалась с мая до середины лета. В августе зараженность окуней и ершей этим паразитом заметно снижалась, сохраняясь на более или менее значительном уровне только у молоди. Ю. И. Полянский и С. С. Шульман (1956) отмечают значительную зараженность молоди окуня и ерша в Миккельском озере (табл. 12). Кроме того, они же наблюдали незначительную зараженность этим паразитом щурят в возрасте 0.5—1 месяца (18.2%) и 1 года (10%).

ТАБЛИЦА 12

Зараженность молоди ерша и окуня из Миккельского озера *Trichodinella epizootica* f. *percarum* (%)

Рыба	Возраст рыб		
	1—1.5 месяца	2—2.5 месяца	1+
<i>Perca fluviatilis</i>	70.8	46.6	92.8
<i>Acerina cernua</i>	94.4	93.7	86.6

Trichodinella epizootica f. *lotae* (Chan, 1961).

Паразит жабр налима, встречался во всех обследованных озерах, кроме Пертозера. Наибольшая зараженность наблюдалась в Миккельском озере (66.6%), Сямозере (49.5%), Святозере (40%), несколько меньшая — в Вагатозере (26.6%) и совсем незначительная — в Салонъярви (6.6%) и Кончезере (0.4%). По данным Р. П. Малаховой (1961), налим из Кончезера заражен этим паразитом только весной (14.4%), во все остальные сезоны он был свободен от *T. epizootica* f. *lotae*.

Apiosoma megamicronucleata (Timofeev, 1962) (син. *Glossatella megamicronucleata* Timofeev, 1962).

Этот вид обнаружен на жабрах налимов из Святозера (20%) и Вагатозера (13.3%). По-видимому, распространение его, как и многих других представителей этого рода, в водоемах Карелии значительно шире, но апиезом долгое время не считали паразитами и поэтому не учитывали при вскрытиях.

Класс ДИГЕНЕТИЧЕСКИЕ СОСАЛЬЩИКИ

Сем. VUCEPHALIDAE Poche, 1907

Rhipidocotyle illense (Ziegler, 1883) (син. *Gasterostomum fimbriatum* Ziegler, 1883; *Vucephalus polymorphus* по Lühe, 1909; *B. polymorphus* по Kowal, 1949).

ТАБЛИЦА 13

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения рыб
Rhipidocotyle illense

Рыба	Шотозеро	Вагатозеро	Крошн-озеро	Мик-кель-ское	Сямозеро	Святозеро	Пертозеро
<i>Esox lucius</i>	20 (2—23)	6.6 (19)	0	6.6 (1)	4.8 (21—132)	0	0
<i>Rutilus rutilus</i>	33.3 (2—7)	80 (1—8)	20 (1—2)	0	0	40 (1—10)	26.6 (1—9)
<i>Leuciscus leuciscus</i>	73.3 (1—25)	85.7 (1—8)	—	—	40 (1—12)	—	—
<i>L. idus</i>	6.6 (2)	45.4 (2—8)	—	—	0	—	—
<i>Alburnus alburnus</i>	40 (2—5)	53.3 (1—7)	6.6 (1)	0	86.6 (1—15)	26.6 (1—2)	53.3 (1—3)
<i>Abramis brama</i>	13.3 (2—3)	40 (3—8)	2.2 (1)	0	15 (1—6)	0	—
<i>A. ballerus</i>	8.3 (1)	—	0	—	0	—	—
<i>Lota lota</i>	0	2 (4—8)	13.3 (1)	0	0	0	0
<i>Acerina cernua</i>	0	6.6 (2)	0	0	0	0	0
<i>Perca fluviatilis</i>	0	0	0	0	0	0	20 (1—11)

Примечание. Здесь и в других таблицах в скобках указаны минимальная и максимальная интенсивности заражения рыбы.

Первые промежуточные хозяева — моллюски из родов *Unio* и *Anodonta*, вторые — различные рыбы, преимущественно мирные, окончательный хозяин — щука. Как видно из табл. 13, этот паразит встречался во всех озерах, кроме Салонъярви, где отсутствуют его первые промежуточные хозяева. Мы не обнаружили марит *Rh. illense* у щук Крошнозера и Святозера, однако наличие метацеркарий этого паразита у других видов рыб говорит за то, что незначительное число марит должно встречаться и у щук. Отсутствие их может быть обусловлено несколькими причинами: во-первых, сравнительно небольшим числом вскрытий, что при слабом распространении данного паразита в водоеме может сильно уменьшить шансы находок; во-вторых, наличием у относительно малоподвижных щук локальных стад, приуроченных к определенному району (Шульман и др., 1959), благодаря чему исследователю может попасться щука

как раз из того района, где нет *Rh. illense*; в-третьих, отсутствие *Rh. illense* в кишечнике щуки в какой-то мере может быть связано и с сезонными явлениями.

Во всех случаях экстенсивность заражения щук взрослыми стадиями *Rh. illense* ниже зараженности некоторых других рыб метацеркариями этого паразита. По-видимому, это явление определяется тем, что сильно зараженный метацеркариями вид рыбы может не играть большой роли в питании щуки. Например, сильнее всех в Шотозере заражены метацеркариями *Rh. illense* елец — 73.3% (1—25 экз.) и укляя — 40% (2—5 экз.).¹ Но именно эти рыбы не имеют большого удельного веса в питании щуки. Соответственно она в Шотозере заражена только на 20% (2—23 экз.). Еще более ярким примером этому может служить сямозерская щука. Большинство стад щук этого озера питается в основном лососевыми рыбами, которые свободны от метацеркарий *Rh. illense*. Только щука из Лахтинской губы в большом количестве употребляет в пищу других рыб. Соответственно только это стадо оказалось зараженным *Rh. illense* (табл. 54).

Allocreadium isoporium (Looss, 1894).

Первые промежуточные хозяева — пластинчатожаберные моллюски *Sphaerium corneum*, *S. rivicola*; в условиях Карелии, по данным Е. Н. Фроловой (1958, 1961, 1964), — *Pisidium*. Вторые промежуточные хозяева — личинки насекомых *Ephemera vulgata* и *Anabolia nervosa*. Окончательные хозяева — различные карповые рыбы, в условиях бассейна р. Шуи — елец, язь, плотва и укляя. *Allocreadium isoporium* встретился во всех озерах (табл. 14). Наиболее широко он распространен в Сямозере. Обычно чаще всего наблюдается у леща, в Шотозере — у язя, а в Кончезере, где леща нет, — у плотвы. В другом лишенном леща озере, Пертозере, этот паразит очень редок. В Крошнозере он чрезвычайно редок, встретился только 1 экз. у 1 уклей. В Миккельском озере он был обнаружен только у шотозерского стада леща, отсутствует у крошнозерского.

Т А Б Л И Ц А 14

Экстенсивность (‰) и интенсивность (экз.) заражения рыб *Allocreadium isoporium*

Рыба	Салонъярви	Шотозеро	Вагатово озеро	Миккельское	Сямозеро	Свят-озеро	Кончезеро	Пертозеро
<i>Abramis brama</i>	33.3 (5—26)	13.3 (2—3)	26.6 (1—4)	13.3 (2—27)	75 (1—553)	6.6 (22)	—	—
<i>Leuciscus idus</i>	0	20 (1—20)	18.2 (4—7)	—	16.6 (7—8)	—	—	—
<i>Alburnus alburnus</i>	—	13.3 (2—5)	6.6 (1)	0	0	6.6 (4)	40 (1—5)	13.3 (1)
<i>Rutilus rutilus</i>	0	6.6 (1)	0	0	7.2 (2)	6.6 (6)	1.9 (1—63)	13.2 (2)
<i>Cottus gobio</i>	—	0	—	0	0	—	+ (1)	0

Примечание. В Кончезере были заражены 3 из 8 обследованных бычков.

Жизненный цикл *A. isoporium* отличается ярко выраженной сезонностью, о которой уже упоминали ряд авторов (Коваль, 1955; Комарова, 1957; Изюмова, 1969, и др.). Заражение рыбы молодыми формами *A. isoporium* происходит в конце лета и осенью, к весне наступает полово-

¹ Здесь и далее в тексте в этой главе в скобках указывается интенсивность заражения — минимальная и максимальная, а также иногда и средняя — в экземплярах на 1 рыбу.

зрелость, в начале лета большая часть паразитов откладывает яйца и уходит из кишечника рыбы.

К сожалению, у Р. П. Малаховой (1961), изучавшей сезонные изменения зараженности плотвы в Кончезере, не получилось четкой картины этих явлений ввиду слабой инвазии плотвы данным сосальщиком. Однако показательно, что нам ни разу не удалось обнаружить *A. isoporum* в июле. По данным Ю. И. Полянского и С. С. Шульмана (1956), 1 экз. *A. isoporum* был встречен в 2-месячной плотве из Пертозера.

Allocreadium transversale (Rudolphi, 1802).

Первый промежуточный хозяин неизвестен. Есть основание предполагать, что это моллюск из рода *Sphaerium*. Второй промежуточный хозяин — бокоплав из рода *Gammarus*. В качестве окончательных хозяев отмечаются щиповка, вьюн и некоторые карповые рыбы. Нам встретился в другом представителе сем. *Cobitidae* — гольце из Кончезера 2 раза в количествах 1 и 7 экз.

Plagioporus angusticolle (Hausmann, 1896) [син. *Allocreadium angusticolle* (Hausmann, 1896)].

Первый промежуточный хозяин этого паразита неизвестен, хотя, по-видимому, относится к роду *Sphaerium*. Второй промежуточный хозяин — бокоплав *Gammarus pulex*. Окончательный хозяин — бычок-подкаменщик. В бассейне р. Шуи *Plagioporus angusticolle* встретился у бычка-подкаменщика из Кончезера у 13.3% в 1931 г. и у 3 экз. из 8 обследованных в 1953 г.

Bunodera luciopercae (O. F. Müller, 1776).

Первые промежуточные хозяева — пластинчатожаберные моллюски *Sphaerium corneum*, *S. rivicola*; по данным Е. Н. Фроловой (1958), в озерах Карелии — *Pisidium*. Вторые промежуточные хозяева — веслоногие раки (*Cyclops oithonoides* и др.) и ветвистоусые раки (*Daphnia pulex* и *Bosmina coregoni gibbera*). Окончательные хозяева — различные некарповые рыбы — планктофаги и хищники, в первую очередь окунь. *Bunodera luciopercae* — широко распространенный паразит. Он обнаружен нами во всех 9 озерах у 7 видов рыб (табл. 15). Наибольшая зараженность отмечена

ТАБЛИЦА 15

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения рыб *Bunodera luciopercae*

Рыба	Салонъярви	Шотозеро	Вагаозеро	Крошнозеро	Мичельское	Сямозеро	Святозеро	Кончезеро	Пертозеро
<i>Leuciscus idus</i>	6.6	0	0	—	—	0	—	—	—
<i>Lota lota</i>	13.3	0	6.6 (2)	6.6 (3)	0	0	0	14.1 (1—215)	6.6 (3)
<i>Perca fluviatilis</i>	60 (1—350)	20 (4—289)	0	13.3 (12—18)	20 (3—7)	26.4 (2—210)	13.3 (2—11)	48.8 (1—392)	0
<i>Acerina cernua</i>	+ (1—7)	0	26.6 (2—10)	0	13.3 (1—6)	1.8 (1)	0	0	13.3 (1—6)
<i>Lucioperca lucioperca</i>	—	60 (15—363)	—	35.7 (4—37)	—	53.8 (11—109)	—	—	—
<i>Esox lucius</i>	0	0	0	0	0	2.4 (2—15)	0	10 (1—38)	0
<i>Pungitius pungitius</i>	—	—	—	—	—	—	—	21.4 (1)	—
<i>Silurus glanis</i>	—	+ (2)	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. В Салонъярви были заражены 5 обследованных ершей, в Шотозере — единственный обследованный сом.

у окуней из Святозера и Кончезера и у судака из Шотозера и Сямозера. Интересно отметить, что в пределах Сямозера окунь из Чуйнаволоцкой губы восточной части озера был совершенно свободен от *B. luciopercae*, в то время как окунь из Курмойльской губы, расположенной в западной части озера, был заражен на 40% (2—20 экз.). Интенсивность заражения окуней из Сямозерской губы достигала даже 210 экз. на 1 рыбу. Как известно из многих работ (Ляйман, 1940; Комарова, 1941), в том числе и посвященных Карелии (Малахова, 1961, 1963, 1964), жизненный цикл *B. luciopercae* носит ярко выраженный сезонный характер. В июле этот паразит или полностью исчезает из кишечника рыб, или остается в самом минимальном количестве. Об этом более подробно будет сказано в гл. 2. Поскольку вторыми промежуточными хозяевами *B. luciopercae* служат сравнительно мелкие планктонные раки, молодь рыб довольно рано заражается этим паразитом. По данным Ю. И. Полянского и С. С. Шульмана (1956), сеголетки окуня Миккельского озера уже в возрасте 2—2.5 месяцев были заражены этим сосальщиком на 26%, а молодь ерша того же возраста — на 12.5%.

Crepidostomum farionis (O. F. Müller, 1894).

Первые промежуточные хозяева — пластинчатожаберные моллюски *Pisidium amniculum* и *Sphaerium corneum*. Вторые промежуточные хозяева — личинки поденок *Ephemera danica*. Окончательные хозяева — лососевые рыбы. Этот паразит в бассейне р. Шуи довольно редок. Встретился в Сямозере по 1 разу у шуйского проходного сига (3 экз.) и у малотычинкового сямозерского сига (37 экз.).

Sphaerostoma globiporum (Rudolphi, 1802).

Первый промежуточный хозяин — брюхоногий моллюск *Bithynia tentaculata*. Вторые промежуточные хозяева — пиявки из рода *Herpobdella*. Окончательные хозяева — различные пресноводные рыбы (табл. 16). В бассейне р. Шуи *S. globiporum* встретилась у 5 видов рыб из озер Крошнозера, Миккельского, Святозера, Кончезера и Пертозера; в 4 озерах, в том числе и в таких крупных и богатых видами, как Сямозеро, отсутствует. Экстенсивность заражения во всех водоемах, кроме Кончезера, незначительная (6.6—20%). В Кончезере зараженность всей исследованной плотвы достигает почти 34%. Однако, по данным Р. П. Малаховой (1961, 1963, 1964), в отдельные сезоны она бывает более высокой: зимой — 50% (1—150 экз.; средн. 25.2 экз.), весной — 56.6% (1—431 экз.; средн. 48 экз.). В другие сезоны зараженность рыб заметно ниже: летом 13.3, осенью — 16.7%. При этом в июле и августе паразиты в кишечнике плотвы вообще отсутствовали.

ТАБЛИЦА 16

Экстенсивность (‰) и интенсивность (экз.) заражения рыб
Sphaerostoma globiporum

Рыба	Крошно-озеро	Миккельское	Святозеро	Кончезеро	Пертозеро
<i>Lota lota</i>	6.6 (1)	0	13.3 (1)	1.3 (3—36)	0
<i>Alburnus alburnus</i>	0	5.9 (1)	0	0	0
<i>Rutilus rutilus</i>	0	0	0	33.9 (1—431)	0
<i>Nemachilus barbatulus</i>	—	—	—	—	20 (1—10)
<i>Cottus gobio</i>	0	0	—	0	6.6 (5)

Azygia lucii (Müller, 1776).

Первый промежуточный хозяин — брюхоногий моллюск *Galba palustris*; в Карелии, по данным Е. Н. Фроловой (1961, 1964), — *Radix ovata*. Второй промежуточный хозяин отсутствует, поскольку рыбы не-

посредственно заглатывают свободных церкарий. Окончательные хозяева — щуки, реже лососевые, окуневые, налим и др. В бассейне р. Шуи этот сосальщик встретился во всех обследованных озерах у 5 видов рыб (табл. 17). Одако степень зараженности им рыб и круг его хозяев в разных озерах были различны.

ТАБЛИЦА 17

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения рыб *Azygia lucii*

Рыба	Салонъярви	Шотозеро	Вагатозеро	Крошозеро	Микельское	Сямозеро	Святозеро	Кончезеро	Пертозеро
<i>Esox lucius</i>	20 (1—17)	20 (1—7)	13.3 (1—4)	26.6 (1—16)	46.6 (1—6)	40 (1—22)	53.3 (1—10)	31.5 (1—17)	60 (1—16)
<i>Perca fluviatilis</i>	0	0	13.3 (1)	0	0	11 (1—5)	13.3 (1—4)	5.5 (1—14)	40 (1—3)
<i>Microperca lucio-perca</i>	—	0	—	21.4 (2—5)	—	46.2 (1—8)	—	—	—
<i>Lota lota</i>	0	0	0	6.6 (1)	6.6 (1)	20	0 (1—8)	4 (1—3)	0
<i>Acerin</i>	0	0	0	0	0	4.5 (1—13)	0	0	0

Наиболее широко распространена *A. lucii* в Сямозере, где она была встречена у 5 видов рыб, в том числе у такого редкого для нее хозяина, как ерш. При этом даже в пределах Сямозера *A. lucii* распределялась неравномерно. Так, щуки из Кижской и Курмойской губ были заражены на 66.6%, в других пунктах зараженность рыб не превышала 33.3%. Обычно сильно инвазированы этим паразитом были только щуки, исключение составляет судак из Сямозера (46.2%) и окунь из Пертозера (40%).

В сильно проточных и дистрофированных водоемах *A. lucii* встретилась в сравнительно небольшом количестве и охватывала неширокий круг хозяев.

Заслуживает внимания то обстоятельство, что *A. lucii* только в щуке достигала нормальных размеров, в других рыбах она имела меньшие размеры, матка ее содержала малое число яиц. В налиме и особенно в ерше паразиты вообще не достигали половой зрелости. Это явление более подробно разобрано М. Г. Петрушевской (1962). По данным Р. П. Малаховой (1961, 1964), наибольшая зараженность кончезерских щук *A. lucii* наблюдается в зимне-весенний период, наименьшая — летом. По данным Ю. И. Полянского и С. С. Шульмана (1956), *A. lucii* появляется только у годовиков щуки.

Phyllodistomum dogieli Pigulewsky, 1953.

Первый промежуточный хозяин в озерах Карелии неизвестен. Второй промежуточный хозяин отсутствует, так как спороцисты вместе с метациркардиями выходят в воду и заглатываются рыбой. Окончательные хозяева — различные карповые рыбы. В бассейне р. Шуи встречался в мочеточниках и мочевом пузыре уклей, леща, синца и язя (табл. 18). Обнаружен в Сямозере, Вагатозере, Шотозере и Крошозере. Сильнее всего распространен в Вагатозере и Шотозере. Очень редок в Сямозере. Наиболее характерными хозяевами были уклей и лещ.

Phyllodistomum pseudofolium Nybelin, 1926.

Первый промежуточный хозяин неизвестен. По аналогии с другими *Phyllodistomum* можно предполагать, что это какой-нибудь пластинчато-

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения рыб
Phyllodistomum dogieli

Рыба	Шотозеро	Вагатозеро	Крошноезеро	Сямозеро
<i>Alburnus alburnus</i>	20 (1—2)	20 (1—4)	26.6 (1)	0
<i>Abramis ballerus</i>	16.7 (1)	—	0	0
<i>A. brama</i>	6.6 (8)	20 (1—43)	11 (1—4)	1.7 (16)
<i>Leuciscus idus</i>	0	9.1 (1)	—	0

жаберный моллюск. Второй промежуточный хозяин также неизвестен. Окончательный хозяин — ерш. Типичный паразит мочевого пузыря ерша. Встречался в 6 озерах. Не был найден в Вагатозере, Кончезере и Салонъярви. Зараженность нигде не превышала 26.6% и была следующей (в %): в Крошноезере и Миккельском — 26.6, в Пертозере и Шотозере — 20, в Святозере — 13.3, в Сямозере — 5.4.

***Phyllodistomum simile* Nybelin, 1926.**

Первый и второй промежуточные хозяева — двустворчатые моллюски *Sphaerium corneum*. Окончательный хозяин — бычок-подкаменщик. Встречался во всех водоемах, где проводились исследования этой рыбы. В 1953 г. в Кончезере его не обнаружили, однако Г. К. Петрушевский и И. Е. Быховская (1935) находили его в этом озере в 1931 г. Зараженность в других обследованных нами водоемах была следующая: в Миккельском озере — 33.3% (1—15 экз.), Крошноезере и Шотозере — 20% (1—4 экз.), Сямозере — 13.3% (1 экз.), Пертозере — 6.6% (1 экз.).

***Phyllodistomum conostomum* (Olssen, 1876).**

Промежуточные хозяева неизвестны (по-видимому, относятся к пластинчатожаберным моллюскам). Окончательные хозяева — пресноводные лососевые рыбы. *Ph. conostomum* зарегистрирован у шуйского сига из Шотозера (46.6%, 1 экз.) и у ряпушки из Крошноезера (46.6%, 1—6 экз.), Сямозера (26.6%, 1—9 экз.), Вагатозера (13.3%, 1—3 экз.), Шотозера (6.6%, 7 экз.).

***Phyllodistomum elongatum* Nybelin, 1926.**

Промежуточные хозяева неизвестны. По-видимому, первый промежуточный хозяин — какой-нибудь пластинчатожаберный моллюск. Единичные экземпляры этого паразита были найдены у леща и плотвы из Шотозера, плотвы из Миккельского озера и Сямозера. Следует отметить высокую интенсивность заражения плотвы из Сямозера (106 экз.).

Сем. **STRIGEIDAE** Railliet, 1919

***Cotylurus pileatus* (Rudolphi, 1802) [син. *Tetracotyle variegata* Crepl., 1825; *T. ovata* (Linstow, 1877)].**

Первый промежуточный хозяин неизвестен, по аналогии с другими представителями сем. *Strigeidae* можно предполагать, что это какой-нибудь брюхоногий моллюск. Вторыми промежуточными хозяевами служат рыбы, окончательными — чайки. *C. pileatus* — один из самых распространенных среди рыб бассейна р. Шуи паразитов. Встретился в брыжейке и других внутренних органах у 12 видов рыб (табл. 19). Обнаружен во всех обследованных водоемах, кроме Салонъярви. Самой сильно зараженной рыбой оказался ерш, инвазированность которого данным паразитом почти повсеместно была очень высока: до 100% в Крошноезере и у большинства стад ершей в Сямозере (табл. 59). Интересно отметить, что одно стадо ершей этого озера (литоральное в губе Лахта) в отличие от всех других ямных стад

Т А Б Л И Ц А 19

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения рыб *Cotylurus pileatus*

Рыба	Шото-озеро	Вагато-озеро	Крошно-озеро	Миккель-ское	Сям-озеро	Свят-озеро	Конч-езеро	Перт-озеро
<i>Rutilus rutilus</i>	6.6 (5)	0	0	13.3 (1—4)	0	6.6 (2)	0	0
<i>Lucioperca lucioperca</i>	6.6 (2)	—	8.7 (2—28)	—	69.3 (2—50)	—	—	—
<i>Leuciscus idus</i>	0	9.1 (1)	—	—	8.3 (2)	—	—	—
<i>Perca fluviatilis</i>	0	13.3 (3—3)	73.3 (1—107)	6.6 (10)	28.6 (2—84)	0	0.52 (1—4)	0
<i>Alburnus alburn</i>	0	0	13.3 (2—8)	17.7 (1—2)	0	0	0	0
<i>Lota lota</i>	0	0	6.6 (32)	0	10 (1—2)	0	0	0
<i>Acerina cernua</i>	46.6 (1—76)	66.6 (3—33)	100 (29—562)	66.6 (3—118)	83.7 (2—1836)	93.3 (1—201)	93.3 (1—76)	86.6 (1—12)
<i>Coregonus albula</i>	0	0	0	—	0	40 (1—5)	—	—
<i>Esox lucius</i>	0	0	0	0	0	13.3 (2—7)	0	0
<i>Pungitius pungitius</i>	—	—	—	—	—	—	7.1 (4)	—
<i>Nemachilus barbatulus</i>	—	—	—	—	0	—	—	6.6 (5)
<i>Abramis brama</i>	0	0	4.4 (2—3)	0	0	0	—	—

очень слабо заражено этим паразитом (26.6%, 2—20 экз., средн. 11.5 экз.). Интенсивность заражения *C. pileatus* может достигать очень высокой цифры (у ямных ершей в Сямозере до 1836 экз. на 1 рыбу). Сравнительно слабо распространен *C. pileatus* в Шотоозере, где экстенсивность заражения ерша достигает лишь 46.6%, а у 2 других рыб, зараженных этим паразитом, — плотвы и судака, только 6.6%. Сильнее всего распространен этот паразит в Сямозере, Крошноозере и Святозере, что связано, по-видимому, с обилием чаек на этом водоеме.

Ю. И. Полянский и С. С. Шульман (1956) отмечают зараженность метацеркариями *C. pileatus* 1 экз. 2-месячной плотвы из Миккельского озера. В несколько большем количестве он встречается у молоди ерша: 68.7% — у 2—2.5-месячных и 33.3% — у годовиков. Что касается окуней, то здесь заражение этим паразитом наступает еще раньше: в возрасте 1—1.5 месяцев — 8.3%, 2—2.5 месяцев — 26.6%. Годовики окуня были заражены на 14.3%.

Tetracotyle percae-fluviatilis Linstow, 1856.

Первый промежуточный хозяин неизвестен. Вторые промежуточные хозяева — разнообразные рыбы. Окончательные хозяева — рыбоядные птицы (по-видимому, чайки).

В бассейне р. Шуи метацеркарии этого вида распространены заметно меньше, чем таковые предыдущего вида. В 2 озерах — Салонъярви и Пертоозере — этот паразит не найден. Слабо представлен он в Миккельском озере, Святозере и Шотоозере (табл. 20). В других водоемах зараженность рыб была относительно высокой — от 33.3% на Вагатоозере до 84.2% на Кончезере. Интенсивность заражения у некоторых окуней в Кончезере достигала 219 экз. на 1 рыбу. Кроме окуней в Крошноозере и Сямозере этот паразит встречался у судаков, а в Сямозере еще и у ершей.

По данным Р. П. Малаховой (1961, 1964), зараженность окуня из Кончезера этим паразитом держится в течение всего года примерно на одном уровне. По наблюдениям Ю. И. Полянского и С. С. Шульмана (1956), этот паразит встречался в незначительном количестве у годовиков окуня из Миккельского озера.

ТАБЛИЦА 20

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения рыб
Tetracotyle percae-fluviatilis

Рыба	Шото-озеро	Вагато-озеро	Крошино-озеро	Сямозеро	Святозеро	Кончезеро	Миккельское озеро
<i>Perca fluviatilis</i>	13.3 (1)	33.3 (3—15)	46.6 (3—15)	59.4 (2—62)	13.3 (5—20)	84.2 (1—219)	6.6 (10)
<i>Lucioperca lucioperca</i>	0	—	35.7 (1—3)	7.7 (4)	—	—	—
<i>Acerina cernua</i>	0	0	0	16.2 (1—43)	0	0	0

***Tetracotyle intermedia* Hughes, 1928 (син. *T. coregoni* Achmerov, 1941).**

Хотя первый и окончательный хозяева этого паразита неизвестны, можно также с большой долей вероятности предполагать, что первыми промежуточными хозяевами служат брюхоногие моллюски, а окончательными — рыбоядные птицы. Метациркулярии этого паразита встречались нам у представителей рода *Coregonus* (табл. 24). Наибольшее заражение рыб наблюдалось в Сямозере (у 2 видов встречающихся там лососевых) и в Кончезере (у сига). Очень слабо этот вид был представлен в Шотоозере и Вагатоозере. В Святозере, Салонъярви и Миккельском озере он отсутствовал.

ТАБЛИЦА 24

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения рыб
Tetracotyle intermedia

Рыба	Шото-озеро	Вагато-озеро	Сямозеро	Крошино-озеро	Кончезеро	Пертоозеро
<i>Coregonus lavaretus lavaretoides</i> n. <i>schuensis</i>	20 (1—3)	0	53.7 (6—247)	—	—	—
<i>C. lavaretus pallasi</i> n. <i>exilis</i>	—	0	86.6 (5—83)	0	—	—
<i>C. albula</i>	0	13.3 (1—3)	93.3 (2—117)	80 (1—14)	—	—
<i>C. lavaretus</i> n. <i>lacustris</i>	—	—	—	—	100 (1—33)	83 (1—7)

***Apatemon cobitis* (Linstov, 1809).**

Первые промежуточные хозяева неизвестны. Метациркулярии *A. cobitis* чаще встречались в полости тела и полостных органах бычков-подкаменщиков из Крошинозера и Миккельского озера (40%, интенсивность заражения соответственно 1—15 и 1—27 экз.), Шотоозера (20%, 1—130 экз.), Сямозера (72.6%, 3—32 экз.), Пертоозера (80%, 2—184 экз.) и Кончезера (из 8 вскрытых бычков заражено 3 экз., интенсивность заражения 22—24 экз.).

***Diplostomum* sp.**

Первые промежуточные хозяева — брюхоногие моллюски *Limnea stagnalis*, *Galba palustris* и *Radix ovata*, кроме них для Карелии Е. Н. Фролова (1961, 1964) указывает *Amphiperplea glutinosa*. Вторые промежуточные хозяева — самые разнообразные рыбы. Окончательные хозяева — чайки и крачки.

Несомненно сборный вид. К сожалению, в то время, когда производились наши исследования, различать виды *Diplostomum* не умели.

Т А Б Л И Ц А 22

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения рыб *Diplostomum* sp.

Рыба	Салоньярви	Шотозеро	Вагаозеро	Крошнозеро	Миккельское	Смяозеро	Святозеро	Кончезеро	Пергозеро
<i>Esox lucius</i>	6.6 (1)	0	0	0	0	16.8 (1—5)	20 (1—3)	3.33 (1—5)	12 (1—2)
<i>Coregonus lavaretus pallasii</i> n. <i>exilis</i>	—	—	0	0	—	40 (2—4)	—	—	—
<i>C. lavaretus lavaretoides</i> n. <i>schuensis</i>	—	20 (1—1)	20 (1—7)	—	—	7.7 (4)	—	—	—
<i>C. lavaretus</i> n. <i>lacustris</i>	—	—	—	—	—	—	—	93.3 (2—53)	16.6 (3—5)
<i>C. albula</i>	0	6.6 (1)	20 (1—2)	0	—	0	0	—	—
<i>Abramis brama</i>	0	26.6 (1—18)	26.6 (1—17)	50.6 (1—26)	73.3 (1—39)	51.7 (2—11)	66.6 (2—8)	—	—
<i>Leuciscus idus</i>	0	60 (1—34)	45.4 (1—3)	—	—	58.4 (1—7)	—	—	—
<i>L. leuciscus</i>	0	26.6 (4—20)	14.3 (1—3)	—	—	40 (1—5)	—	—	—
<i>Abramis ballerus</i>	—	16.7 (3—13)	—	0	—	+ (3)	—	—	—
<i>Alburnus alburnus</i>	—	20 (1—7)	20 (2—5)	6.6 (1)	47.2 (1—8)	13.3 (2—4)	26.6 (2—5)	26.6 (1—2)	0
<i>Rutilus rutilus</i>	0	46.6 (1—18)	0	13.3 (2—14)	40 (1—22)	43.2 (1—7)	73.3 (1—9)	66.7 (1—232)	20 (2—4)
<i>Lota lota</i>	0	60 (2—12)	33.3 (2—13)	73.3 (1—100)	0	96 (1—42)	6.6 (16)	74 (1—133)	6.6 (7)
<i>Perca fluviatilis</i>	0	6.6 (5)	13.3 (1—8)	13.3 (3—3)	40 (1—13)	37.4 (1—8)	20 (3—5)	46 (1—40)	66.6 (2—34)
<i>Cottus gobio</i>	—	20 (1—3)	—	20 (1—4)	53.3 (1—44)	52.8 (1—190)	—	+ (1)	46.6 (1—68)
<i>Acerina cernua</i>	0	0	13.3 (1—9)	0	26.6 (1—12)	28.8 (1—60)	66.6 (1—12)	100 (1—91)	73.3 (1—50)
<i>Lucioperca lucioperca</i>	—	0	—	28.6 (1—3)	—	15.4 (1—2)	—	—	—
<i>Nemachilus barbatulus</i>	—	—	—	—	—	23.1 (3—7)	—	—	6.6 (3)

Примечание. В Смяозере был заражен 1 из 3 обследованных сигов, в Кончезере — 1 из 8 обследованных окуней.

Наиболее распространенный в бассейне р. Шуи паразит, обнаружен в хрусталике, реже в стекловидном теле глаза у 15 видов рыб (табл. 22). Найден во всех обследованных нами озерах: в Смяозере у 14 видов рыб, в Кончезере у 8 видов. В том и другом водоеме по 4 вида рыб инвазированы этим паразитом более чем на 50%; затем следует Святозеро (7 видов, из которых более чем на 50% инвазировано 3 вида), Шотозеро (из 11 видов рыб 2 заражены более чем на 50%). В остальных водоемах паразит также достаточно сильно распространен, но число сильно инвазированных видов рыб (свыше 50%) не превышало 2. Исключение составляет Салоньярви, где у 129 экз. обследованных рыб зафиксирована всего 1 метацеркария *Diplostomum* sp. (на щуке). Зараженность *Diplostomum* sp. держится на протяжении года почти на одном уровне у плотвы, налима, окуня и щуки из Кончезера.

Ю. И. Полянский и С. С. Шульман (1956) отмечают сравнительно раннее проникновение *Diplostomum* sp. в молодь рыб. Так, ерш из Миккель-

ского озера в возрасте 2—2.5 месяцев инвазирован на 12.5%, годовики — на 6.6%. Годовики окуня заражены на 42.8%, плотвы на 6.6%. Лещ в возрасте 2 месяцев был инвазирован на 20%, в возрасте 1 года — на 6.6%. По любезному сообщению А. А. Шигина, экспериментально удается заразить только молодь рыб на первом году жизни. В связи с этим он считает, что взрослые рыбы инвазированы метацеркариями, сохранившимися с молодого возраста.

ТАБЛИЦА 23
Экстенсивность (‰) и интенсивность (экз.) заражения рыб
Diplostomum clavatum

Рыба	Салонъярви	Шолозеро	Вагаозеро	Крошнозеро	Микельское	Сямозеро	Святозеро	Кончезеро	Петрозеро
<i>Coregonus lavaretus lavaretoides</i> n. schuensis	—	20 (1)	0	—	—	0	—	—	—
<i>C. lavaretus</i> n. lacustris	—	—	—	—	—	—	—	46.6 (2—99)	16.6 (1)
<i>C. lavaretus pallasi</i> n. exilis	—	—	0	0	—	53.3 (1—38)	—	—	—
<i>C. albula</i>	0	0	0	6.6 (1)	—	0	0	—	—
<i>Esox lucius</i>	6.6 (1)	0	0	0	0	7.2 (1—12)	0	84.7 (3—300)	56 (1—66)
<i>Abramis brama</i>	0	6.6 (2)	0	6.6 (1)	26.6 (1—3)	5.0 (1—5)	6.6 (5)	—	—
<i>Leuciscus idus</i>	0	33.3 (5—24)	0	—	—	25.2 (4—15)	—	—	—
<i>L. leuciscus</i>	0	6.6 (1)	0	—	—	13.3 (2—4)	—	—	—
<i>Abramis ballerus</i>	—	16.7 (1—2)	—	0	—	0	—	—	—
<i>Alburnus alburnus</i>	—	13.3 (4—9)	0	0	5.9 (1)	0	6.6 (8)	0	0
<i>Rutilus rutilus</i>	0	20 (3—10)	6.6 (1)	40 (2—14)	0	25.2 (2—32)	0	81.5 (1—316)	26.6 (1—7)
<i>Lota lota</i>	0	14.2 (2—7)	0	40 (1—14)	46.6 (1—30)	100 (1—48)	0	15.4 (1—35)	0
<i>Perca fluviatilis</i>	0	6.6 (47)	26.6 (3—22)	60 (2—112)	46.6 (1—15)	33 (1—53)	26.6 (1—8)	81.1 (1—815)	40 (1—8)
<i>Acerina cernua</i>	0	0	46.6 (1—11)	0	13.3 (4—35)	18 (1—130)	33.3 (2—7)	66.6 (1—340)	53.3 (1—42)
<i>Lucioperca lucioperca</i>	—	0	—	78.6 (3—27)	—	7.7 (2)	—	—	—
<i>Cottus gobio</i>	—	0	—	40 (1—15)	40 (1—27)	13.3 (1—3)	—	+	80 (2—18)
<i>Nemachilus barbatulus</i>	—	—	—	—	—	15.4 (1—3)	—	—	93.3 (1—5)

Примечание. В Кончезере были заражены 2 из 8 обследованных судаков.

Diplostomum clavatum Nordmann, 1832.

Первые промежуточные хозяева неизвестны, хотя с большой долей вероятности можно предполагать, что это брюхоногие моллюски. Вторые промежуточные хозяева — разнообразные рыбы. Окончательный хозяин точно не установлен, хотя Козицкая (Kozicka, 1959) предполагает, что это поганки. Во всяком случае, не подлежит сомнению, что окончательными хозяевами этого паразита служат водоплавающие птицы.

D. clavatum — второй по распространенности паразит рыб бассейна р. Шуи (табл. 23). Встретился в стекловидном теле глаза 16 видов рыб во всех озерах. Почти во всех водоемах наиболее сильно зараженными оказались окунь, ерш и плотва. Только в Сямозере наиболее инвазированной рыбой был налим, а в Пертозере — голец, бычок-подкаменщик и щука. Наибольшая зараженность отмечена в Сямозере и Кончезере, затем следуют Пертозеро и Крошнозеро. Сравнительно редко *D. clavatum* встречался в Вагатозере и Святозере. Наконец, в Салонъярви обнаружен всего 1 экз. в стекловидном теле глаза щуки.

По данным Р. П. Малаховой (1961, 1964), зараженность рыб метацеркариями *D. clavatum* держится примерно на одном уровне в течение всего года. Ю. И. Полянский и С. С. Шульман (1956) отмечают появление 11 экз. *D. clavatum* у одной 2.5-месячной щуки; годовики щуки заражены на 40%. У окуня также наблюдалось появление *D. clavatum* у 2—2.5-месячных мальков (6.6%, 5 экз.). У ерша паразит обнаружен только у молоди в возрасте 1 года (6.6%, 1 экз.).

Neascus brevicaudatus (Nordmann, 1832).

Первый промежуточный хозяин неизвестен, однако по аналогии с родственными видами можно предполагать, что это какой-нибудь брюхоногий моллюск. Вторыми промежуточными хозяевами являются рыбы, окончательными — какие-то рыбацкие, водоплавающие птицы. В водоемах бассейна р. Шуи редок. Встречался только в стекловидном теле глаза плотвы из Вагатозера и окуня из Миккельского озера и Кончезера.

Сем. СΥΑΤΗΟСΟΥΛΙΔΑΕ Poche, 1925

Paracoenogonimus ovatus (Katsurada, 1914) (син. *Neodiplostomum hughesi* Markewitsch, 1934).

Первый промежуточный хозяин — брюхоногий моллюск *Vivipara vivipara*, вторые — разнообразные рыбы, окончательные — *Milvus migrans* и другие хищные птицы. В условиях Карелии *P. ovatus* чрезвычайно редок. 2 метацеркарии этого паразита обнаружены 1 раз в мышцах щиповки из Пертозера.

Класс МОНОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СОСАЛЬЩИКИ

Сем. DACTYLOGYRIDAE Burchowsky, 1933

Dactylogyrus amphibothrium Wagener, 1857.

Паразит встречался на жабрах ерша почти всех обследованных водоемов, за исключением Крошнозера и Шотозера.

Зараженность ерша *D. amphibothrium* была следующей: в Святозере — 66.6% (2—25 экз.), в Миккельском озере — 53.3% (1—41 экз.), в Сямозере — 49.5% (1—8 экз.), в Вагатозере и Пертозере — 46.6% (1—4 экз.), в Кончезере — 33.3% (1—3 экз.). В Салонъярви были инвазированы 3 из 5 обследованных ершей при интенсивности заражения 1—9 экз. на рыбу.

По 1 экз. этого дактилогируса было встречено на 2 из 16 мальков в возрасте 2—2.5 месяцев. Годовики ерша заражены на 40% (1—10 экз.).

Dactylogyrus chraniłowi Burchowsky, 1936.

Специфичный паразит жабр синца. Найден у всех 12 обследованных на Шотозере синцов (от 1 до 60 экз. на 1 рыбу).

Dactylogyrus cornu Linstow, 1878.

Обнаружен на жабрах леща из Салонъярви, Шотозера, Вагатозера, Крошнозера, Сямозера и Миккельского озера. Для последних 4 водоемов

дается общая экстенсивность заражения *D. corni* и другими видами дактилогирисов (табл. 24, 25). Кроме того, *D. corni* отмечен на жабрах одной густеры из Сямозера (48 экз.). В Миккельском озере найден 1 экз. у 2-месячного малька леща.

ТАБЛИЦА 24

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения плотвы (*Rutilus rutilus*) моногенетическими сосальщиками рода *Dactylogyrus*

Паразит	Салоньярви	Шото-озеро	Крошн-озеро	Вагат-озеро	Мик-кель-ское	Сямозе-ро	Свят-озеро	Конч-езеро	Перт-озеро
<i>D. nanus</i>	26.6 (2—3)	} 46.6 (1—14)	} 40 (1—12)	} 73.3 (4—35)	} 60 (2—67)	} 88.2 (1—59)	20 (1—2)	13.2 (1—19)	13.3 (4—10)
<i>D. crucifer</i>	73.3 (1—10)						46.6 (1—2)	30.2 (1—56)	66.6 (4—49)
<i>D. sphyrna</i>	—						—	4.6 (1—29)	—
<i>D. parvus</i>	—						—	0.3 (13)	—

***Dactylogyrus tuba* Linstow, 1878.**

Редкий паразит, зарегистрирован на жабрах язя из Салоньярви (46.6%, 1—3 экз.) и Сямозера (25.2%, 1—4 экз.). Отмечен и для язя из Кончезера (Петрушевский и Быховская, 1935).

ТАБЛИЦА 25

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения леща (*Abramis brama*) моногенетическими сосальщиками рода *Dactylogyrus*

Паразит	Салоньярви	Вагат-озеро	Шото-озеро	Крошн-озеро	Миккельское		Сямозеро
					стадо крошн-озерское	стадо шотозер-ское	
<i>D. auriculatus</i>	6.6 (1—1)	} 93.3 (3—41)	} 60 (1—63)	} 68.9 (1—112)	} 86.6 (2—200)	} 73.3 (1—172)	} 93.3 (1—128)
<i>D. wunderi</i>	80 (1—18)						
<i>D. falcatus</i>	60 (1—2)						
<i>D. cornu</i>	20 (1—15)						
<i>D. zandti</i>	40 (1—6)						
<i>D. fallax</i>	—	—	—	—	—	—	—

***Dactylogyrus cordus* Nybelin, 1936.**

Найден на жабрах язя из Салоньярви (60%, 1—8 экз.), Вагатозера (36.3%, 2—9 экз.) и Сямозера (50.4%, 1—18 экз.), а также у двух ельцов из Шотозера по 1 экз. в каждом.

***Dactylogyrus ramulosus* Malewitszkaja, 1941.**

Характерный паразит жабр язя. Встречался в Шотозере (60%, 1—59 экз.), Вагатозере (9.1%, 2 экз.), Сямозере (8.3%, 2 экз.) и Салоньярви (6.6%, 3 экз.).

***Dactylogyrus robustus* Malewitszkaja, 1941.**

Встретился на жабрах 3 язей из Сямозера в количестве 1—4.

***Dactylogyrus similis* (Wegener, 1909).**

Найдено 2 экз. этого паразита на жабрах язя из Шотозера и 1—3 экз. на жабрах 2 язей из Вагатозера.

***Dactylogyrus nanus* Dogiel et Bychowsky, 1934.**

Сравнительно широко распространенный вид, встретившийся на жабрах плотвы из всех исследованных нами озер (табл. 24) и одного язя из Сямозера (8.3%, 3 экз.). Зафиксирован у 66.6% 1.5-месячных мальков уклей из Пертозера (интенсивность заражения 1—14 экз.) не только на жабрах, но и на поверхности тела. По данным Р. П. Малаховой (1961, 1964), *D. nanus* встречался только весной (30%) и летом (27.8%).

***Dactylogyrus crucifer* Wagener, 1857.**

Широко распространенный паразит жабр плотвы. Обнаружен во всех 9 озерах (табл. 24). Встречался у 2-месячных мальков Миккельского озера (28.5%, 1—3 экз.) и Пертозера (16.6%, 1 экз.). У годовиков плотвы из Миккельского озера заражение было более высоким (66.6%, 1—6 экз.). По данным Р. П. Малаховой (1961, 1964), зараженность рыб этим паразитом значительна весной (51%) и летом (56.6%). Осенью он не был найден, а зимой встречался только у 7.8% рыб.

***Dactylogyrus sphyrna* Linstow, 1878.**

Этот вид обнаружен Р. П. Малаховой (1961, 1964) на Кончезере у 4.6% исследованных особей плотвы (1—9 экз.). Заражение имело место весной (8.9%) и летом (22.2%).

***Dactylogyrus parvus* Wegener, 1909.**

Найден на жабрах 1 экз. плотвы из Кончезера (табл. 24) и на уклейках из всех озер, кроме Салонъярви и Святозера (см. ниже). Встречался у 26.6% 1.5-месячных мальков уклей из Пертозера.

***Dactylogyrus minor* Wagener, 1857.**

Распространенный паразит жабр уклей, найденный во всех озерах, кроме Салонъярви и Святозера. Зараженность уклей моногенетическими сосальщиками рода *Dactylogyrus* (*D. parvus* и *D. minor*) была следующей: в Миккельском озере — 47.2% (1—5 экз.), в Шотозере и Крошнозере — 46.6% (соответственно 1—16 и 1—4 экз.), в Пертозере — 40% (1—9 экз.), в Сямозере — 33.3% (1—2 экз.), в Кончезере — 20% (1—4 экз.), в Вагатозере — 13.3% (1 экз.).

***Dactylogyrus auriculatus* (Nordmann, 1832).**

Этот вид зарегистрирован на жабрах леща из Салонъярви, Шотозера, Миккельского озера и Сямозера (табл. 25). *D. auriculatus* встречался реже и в меньшем количестве, чем другие паразитирующие на леще представители рода *Dactylogyrus*.

***Dactylogyrus fallax* Wagener, 1857.**

Найден на жабрах леща во всех водоемах, где вскрывался данный вид рыбы, кроме Салонъярви и Святозера (табл. 25).

***Dactylogyrus zandti* Bychowsky, 1933.**

Зафиксирован на жабрах леща в Салонъярви, Шотозере, Вагатозере, Миккельском и Сямозере (табл. 25).

***Dactylogyrus wunderi* Bychowsky, 1931.**

Широко распространенный паразит жабр леща. Встретился во всех озерах, где исследовался этот вид рыбы (табл. 25). Обнаружен по 1 экз. у 2 двухмесячных мальков и 1 годовика леща из Миккельского озера.

***Dactylogyrus falcatus* (Wedl, 1857).**

Найден на жабрах лещей всех озер бассейна р. Шуи, где обитает эта рыба (табл. 25).

***Ancyrocephalus paradoxus* Creplin, 1839.**

Паразит жабр судака. Обнаружен у судака из Сямозера (93.3%, 1—33 экз.), Шотозера (26.6%, 1—7 экз.), Крошнозера (14.3%, 2 экз.).

***Ancyrocephalus percae* Ergens, 1966.**

Паразит обнаружен у окуня из Вагатозера (6.6%, 1 экз.), Миккельского озера (6.6%, 2 экз.), Сямозера (2.2%, 23 экз.), Кончезера (1%, 1 экз.). Кроме того, Ю. И. Полянский и С. С. Шульман (1956) нашли

1 экз. *A. percae* у годовиков окуня. В предыдущих работах упоминается под названием *A. paradoxus*.

Ancylodiscoides siluri (Zandt, 1924).

35 экз. этого редкого для водоемов Карелии паразита были обнаружены на жабрах единственного обследованного нами сома из Шотозера.

Ancylodiscoides vistulensis (Sivak, 1932).

8 экз. *A. vistulensis* были найдены на жабрах того же сома из Шотозера.

Сем. TETRAONCHIDAE BYCHOWSKY, 1937

Tetraonchus monenteron Diesing, 1858.

Широко распространенный паразит жабр щуки. Встречался во всех 9 озерах, и почти всюду экстенсивность и интенсивность инвазии *T. monenteron* была высокой. Зараженность щуки *T. monenteron* была следующей: в Вагатозере — 93.3% (9—44 экз.), в Шотозере и Салонъярви — 80% (соответственно 8—134 и 1—104 экз.), в Сямозере — 76.8% (1—223 экз.), в Пертозере — 76% (1—200 экз.), в Крошнозере — 73.3% (1—112 экз.), в Миккельском озере — 66.6% (2—26 экз.), в Кончезере — 68.3% (1—387 экз.), в Святозере — 53.3% (3—120 экз.).

Ю. И. Полянский и С. С. Шульман (1956) отмечают заражение 2-недельной щуки из Миккельского озера 2 экз. *T. monenteron*. Годовики щуки, по их данным, были инвазированы уже на 20% (1—12 экз.). По наблюдениям Р. П. Малаховой (1961, 1964), наибольшая зараженность щуки из Кончезера отмечалась весной (66.3%) и особенно летом (92.3%). Осенью инвазированность резко снижалась (28%), а зимой был найден всего 1 экз. на 1 щуке, что составило 4.5%.

Сем. GYRODACTYLIDAE (Beneden et Hesse, 1863) Cobbold, 1864

Gyrodactylus elegans Nordmann, 1832 (син. *Gyrodactylus parvicopula* Bychowsky, 1933).

Обнаружен на жабрах 1 леща из Вагатозера (2 экз.), у 2 лещей из Крошнозера (2—4 экз.) и 6 лещей из Сямозера (1—10 экз.).

Gyrodactylus arcuatus Bychowsky, 1933 (син. *G. aculeati* Malmberg, 1956).

Паразит зарегистрирован на жабрах 2 девятииглых колюшек из Кончезера (1—2 экз.). По данным Петрушевского и Быховской (1935), в больших количествах (40%) он встречался в 1931—1932 гг. Эти же авторы отмечали зараженность трехиглой колюшки (52.6%) из Пертозера. Большой интерес представляла находка *G. arcuatus* на жабрах 15 мальков уклей из Пертозера.

Gyrodactylus rarus Wegener, 1909.

Этот паразит плавников был зафиксирован на колюшках только в 1931—1932 гг. у 70% девятииглых колюшек из Кончезера и у 39.8% трехиглых колюшек из Пертозера. В 1953—1954 гг. *G. rarus* обнаружен только на плавниках 1.5-месячной уклей из Пертозера.

Gyrodactylus cernuae (Malmberg, 1956) (син. *G. wageneri cernuae* Malmberg, 1956; *G. raabei* Prost, 1957).

1 экз. этого паразита был найден на жабрах ерша из Пертозера. Заметно сильнее заражена молодь ерша. Так, мальки в возрасте 1—1.5 месяцев оказались зараженными на 15.7% (1 экз.); в возрасте 2—2.5 месяцев — на 37.5% (1—9 экз.).

Gyrodactylus sp. 1.

Единичные экземпляры этого паразита были обнаружены на жабрах одной плотвы из Шотозера и 2 из Пертозера, на жабрах одной плотвы из Сямозера было найдено 4 экз.

Gyrodactylus sp. 2.

2 экз. этого гиродактилюса были найдены на жабрах уклей из Кончезера. Несколько сильнее была заражена уклейка из Миккельского озера (23.6%, 1—4 экз.).

Сем. **DISCOCOTYLIDAE** Price, 1936

Discocotyle sagitata (Leuckart, 1842) Diesing, 1850.

Как видно из табл. 26, *D. sagitata* встретился только на жабрах сигов (шуйского и малотычинкового сямозерского) и ряпушки из Шотозера, Вагатозера и Сямозера.

ТАБЛИЦА 26

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения рыб *Discocotyle sagitata*

Рыба	Шотозеро	Вагатозеро	Сямозеро
<i>Coregonus lavaretus lavaretoides</i>			
п. <i>schuensis</i>	40 (1—2)	6.6 (1)	53.7 (1—15)
<i>C. lavaretus pallasi</i> п. <i>exilis</i>	—	0	40 (2—5)
<i>C. albula</i>	6.6 (1)	20 (1—7)	20 (1—6)

Diplozoon paradoxum Nordmann, 1832.

Этот жаберный паразит обнаружен во всех озерах, где производилось исследование лещей, зараженность которых была следующей: в Сямозере — 66.6% (1—6 экз.), в Шотозере и Салонъярви — 53.3% (1—4 и 1—3 экз. соответственно), в Крошнозере — 46.2% (1—19 экз.), в Вагатозере и Миккельском озере — 40% (1—4 и 1—3 соответственно).

Наиболее высокая интенсивность заражения — 12 экз. — наблюдалась в Крошнозере, в других водоемах она не превышала 3—6 экз. на 1 рыбу. Лещ из Крошнозера был сильнее заражен в декабре (53.3%), правда, при очень небольшой интенсивности (1—2 экз.).

Diplozoon homoion Burchowsky et Nagibina, 1959.

Встречался на жабрах плотвы во всех водоемах, кроме Пертозера. Зараженность плотвы этим паразитом была следующей: в Салонъярви — 40% (1—5 экз.), в Шотозере и Святозере — 26.6% (1—5 и 1—2 экз. соответственно), в Сямозере — 21.6% (1—10 экз.), в Крошнозере — 20% (1—2 экз.), в Миккельском озере — 13.3% (1 экз.), в Вагатозере — 6.6% (1 экз.), в Кончезере — 3.8% (1 экз.).

По данным Р. П. Малаховой (1961, 1964), *D. homoion* встречался в Кончезере у плотвы весной, летом и в очень незначительном количестве (1 экз. на 90 исследованных рыб) осенью. Зимой отсутствовал.

Ю. И. Полянский и С. С. Шульман (1956) обнаружили 1 экз. *D. homoion* у годовиков плотвы из Миккельского озера.

Diplozoon megan Burchowsky et Nagibina, 1959.

Этот редкий в бассейне р. Шуи паразит зафиксирован всего два раза на жабрах язей: 1 экз. в Шотозере и 2 экз. в Вагатозере.

Diplozoon sp.

Различные представители рода *Diplozoon* найдены на жабрах у 4 видов рыб. Чаще они встречались у уклей (во всех водоемах, кроме Пертозера, Кончезера и Салонъярви). Интенсивность заражения лишь в одном случае достигала 3 экз. на 1 рыбу. Экстенсивность инвазии колебалась от 6.6 (в Святозере, Сямозере и Вагатозере) до 23—23.5% (в Шотозере, Крошнозере и Миккельском озере). Единичные экземпляры *Diplozoon* sp. встречались у ельца из Салонъярви, Шотозера, Вагатозера и Сямозера. У одной из 2 обследованных густер найдено 11 *Diplozoon* sp. Наконец, 1 неразвившийся экземпляр *Diplozoon* sp. был обнаружен на жабрах ряпушки.

Класс ЛЕНТОЧНЫЕ ЧЕРВИ

Сем. **CARYOPHYLLAEIDAE** Leuckart, 1878

Caryophyllaeus laticeps (Pallas, 1781).

Первые промежуточные хозяева — малощетинковые черви (*Tubifex tubifex*, *T. barbatus*, *Limnodrillus claparedeanus*). Окончательные хозяева — представители родов *Abramis* и *Blicca*. В бассейне р. Шуи *C. laticeps* встретился в кишечнике лещей во всех водоемах, где производились их паразитологические исследования. Наибольшая зараженность леща наблюдалась в Крошнозере (68.9%, 1—32 экз.), Салонъярви (53.3%, 2—8 экз.) и Святозере (53.3%, 1—3 экз.). Несколько меньшая зараженность имела место в Сямозере (33.3%, 1—20 экз.) и Шотозере (33.3%, 1—5 экз.). Менее всего был заражен лещ из Миккельского озера и из Вагатозера (20%, 5—8 и 1—2 экз. соответственно). Кроме того, *C. laticeps* был обнаружен в единственном числе у одной из 2 обследованных густер из Сямозера и у 16.7% синцов из Шотозера (при интенсивности 1 экз.).

Все находки этого паразита падают на весну и начало лета.

Caryophyllaeides fennica (Schneider, 1902).

Первые промежуточные хозяева неизвестны, хотя можно с большой долей вероятности предполагать, что это олигохеты из сем. *Tubificidae*. Окончательные хозяева — некоторые карповые рыбы. В бассейне р. Шуи обнаружен во всех водоемах, кроме Крошнозера (табл. 27). Обычно он почти всюду встречался только в кишечнике плотвы, исключение составляют два озера: в Сямозере, кроме плотвы, были заражены укляя и елец, в Шотозере — единственной зараженной рыбой была укляя, плотва оказалась свободной от этого паразита. Как экстенсивность, так и интенсивность инвазии ни в одном водоеме не достигали высокой цифры.

ТАБЛИЦА 27

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения рыб
Caryophyllaeides fennica

Рыба	Салонъярви	Шотозеро	Вагатозеро	Миккельское	Сямозеро	Святозеро	Кончезеро	Пертозеро
<i>Rutilus rutilus</i>	13.3 (1—2)	0	6.6 (1)	6.6 (2)	14.4 (1—3)	6.6 (1)	4.2 (1—6)	13.3 (1)
<i>Alburnus alburnus</i>	—	13.3 (1)	0	0	13.3 (1)	0	0	0
<i>Leuciscus leuciscus</i>	0	0	0	—	26.6 (2—4)	—	—	—

По данным Р. П. Малаховой (1961, 1964), зараженность плотвы из Кончезера *C. fennica* отмечалась в течение всего года; весной она была несколько выше, чем в другие сезоны. Ю. И. Полянский и С. С. Шульман (1956) отмечают инвазированность 2-месячной плотвы из Пертозера (22.2%).

Caryophyllaeidae gen. sp.

Первый промежуточный хозяин еще неизвестен, но, вероятно, как и у большинства представителей сем. *Caryophyllaeidae*, — олигохеты рода *Tubifex*.

2 экз. этого паразита найдены в кишечнике одного ельца из Вагатозера. Из-за плохой сохранности мы не смогли определить его видовую и родовую принадлежность.

Сем. CYATHOCEPHALIDAE Nybelin, 1922

Cyathocephalus truncatus (Pallas, 1781).

Первые промежуточные хозяева — раки-бокоплавцы *Pallasea quadrispinosa*, *Rivulogammarus pulex*, *R. spinicaudatus*. Окончательные хозяева — лососевые, окуневые и др. *C. truncatus* обнаружен в кишечнике налимов из Кончезера (11.9%, 1—11 экз.) и Пертозера (20%, 10—32 экз.) и в окуне из Кончезера (2.1%, 1—22 экз.). Кроме того, Г. К. Петрушевский и И. Е. Быховская (1935) нашли этого паразита в сиге из Пертозера.

По наблюдениям Р. П. Малаховой (1961, 1964), налим из Кончезера сильнее всего был заражен зимой и весной; летом, а особенно осенью, заражение было ниже. Окунь же был инвазирован только весной.

Сем. LIGULIDAE Claus, 1885, emend Dubinina, 1959

Ligula intestinalis (Linné, 1758).

Первые промежуточные хозяева — веслоногие раки *Diaptomus gracilis*, *Eucyclops serrulatus*, *Acanthocyclops viridis* и др. Вторые промежуточные хозяева — карповые рыбы. Окончательные хозяева — рыбоядные птицы. В бассейне р. Шуи *L. intestinalis* была встречена в Вагатозере, Миккельском озере, Святозере и Крошнозере (табл. 28). *L. intestinalis* была найдена в полости тела уклей и плотвы. Зараженность рыб почти во всех случаях была небольшая. Исключение составляла только плотва из Святозера, которая на 60% (а в некоторые годы даже больше) была заражена плероцеркоидами этого лентеца.

ТАБЛИЦА 28

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения рыб *Ligula intestinalis*

Рыба	Вагатозеро	Крошнозере	Миккельское	Святозеро
<i>Alburnus alburnus</i>	6.6 (1)	6.6 (1)	0	6.6 (1)
<i>Rutilus rutilus</i>	0	0	6.6 (2)	60 (1—3)

Schistocephalus solidus (Müller, 1776).

Первые промежуточные хозяева — веслоногие раки *Eucyclops serrulatus*, *Acanthocyclops bicuspidatus*, *A. viridis* и др. Вторые промежуточные хозяева — трехиглая колюшка и бычок-подкаменщик. Окончательные хозяева — разные виды рыбоядных птиц. Мы обнаружили *S. solidus* в полости тела трехиглых колюшек из Кончезера (92.4%) и у девятииглой колюшки (21.3%). По данным Г. К. Петрушевского и И. Е. Быховской (1935), в 1932—1933 гг. имела место сильная эпизоотия, вызванная *Schistocephalus*, которая привела к резкому сокращению численности колюшек в Кончезере и Пертозере.

В Сямозере, где колюшек в настоящее время нет, этим паразитом был заражен бычок-подкаменщик (6.6%, 1 экз.).

Сем. DIPHYLLOBOTHRIIDAE Lühe, 1910

Diphyllobothrium latum (Linné, 1758).

Первые промежуточные хозяева — некоторые виды родов *Diaptomus* и *Cyclops*. Вторые промежуточные хозяева — рыбы, в первую очередь

планктофаги. Резервуарные хозяева — хищные рыбы, в первую очередь — щука, налим, крупный окунь. Окончательные хозяева — человек и рыбоядные млекопитающие.

Плероцеркоиды широкого лентеца распространены почти во всех водоемах Карелии. Обнаружены нами в мышцах и полостных органах рыб во всех 9 озерах (табл. 29). Наибольшее количество паразитов встречается у резервуарных хозяев-хищников: щуки и налима. Обычно они во всех водоемах имеют наивысшую экстенсивность заражения. Исключение составляет щука из Вагатозера (20%), Шотозера (6.6%), налим из Святозера (20%) и Пертозера (6.6%). Зараженность вторых промежуточных хозяев гораздо ниже, несмотря на то что они являются единственным источником заражения резервуарных хозяев. Последние, поедая огромное число рыб, накапливают в себе большое число плероцеркоидов. Вторыми промежуточными хозяевами в условиях Карелии в первую очередь являются окуни. Самые крупные окуни, переходя к питанию рыбой, могут быть одновременно и вторыми промежуточными и резервуарными хозяевами. Все же экстенсивность заражения окуней невысока, и в большинстве озер, за исключением Крошнозера, Сямозера, Святозера и Кончезера, зараженность их плероцеркоидами улавливалась только при дополнительных просмотрах большого количества рыб.

ТАБЛИЦА 29

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения рыб *Diphyllobothrium latum*

Рыба	Салоньярви	Шотозеро	Вагатозеро	Крошноозеро	Миксельское	Сямозеро	Святоозеро	Кончезеро	Пертоозеро
<i>Esox lucius</i>	53.3 (2—9)	6.6 (13)	20 (1—5)	93.3 (1—77)	66.6 (1—11)	76.8 (1—24)	46.6 (2—9)	83.6 (1—141)	72 (1—73)
<i>Lota lota</i>	46.6 (1—16)	71 (2—43)	60 (1—79)	100 (7—96)	80 (1—34)	100 (5—124)	20 (6—7)	53.2 (1—138)	6.6 (1)
<i>Cottus gobio</i>	—	20 (1—3)	—	0	0	3.3 (1)	—	+ (1)	0
<i>Acerina cernua</i>	0	0	0	6.6 (2)	0	0	0	13.3 (1)	0
<i>Lucioperca lucioperca</i>	—	0	—	7.1 (2)	—	0	—	—	—
<i>Perca fluviatilis</i>	0	0	0	33.3 (1—5)	0	8.8 (1—7)	13.3 (1)	21.8 (1—4)	0

Примечание. В Кончезере был заражен 1 из 8 обследованных бычков.

Что касается других видов рыб, в которых обнаруживались единичные экземпляры широкого лентеца (бычок, ерш), то заражение их носит случайный характер. Большой роли в распространении широкого лентеца они не играют. Хотя ерш в некоторых водоемах (например, Невская губа Финского залива) и бывает сильно заражен, однако в условиях карельских водоемов он, располагаясь в глубоких местах центральной части озера, лишен возможности заразиться личиночными стадиями широкого лентеца. Только в сильно вытянутом, нешироком водоеме — Крошнозере — мы обнаружили 2 плероцеркоидов у одного ерша. По той же причине слабо заражен резервуарный хозяин хищник-судак, который питается рыбами, удаленными от берега и поэтому слабо инвазированными широким лентецом. Характерно, что единичная находка 2 плероцеркоидов имела место опять-таки только у судака из Крошнозера.

Diphyllobothrium norvegicum Vik, 1957 [син. *D. osmeri* (Linstow, 1878); *Diphillobothrium* sp. larva «В» Petruschewsky, 1940].

Хотя первый промежуточный хозяин этих червей неизвестен, можно по аналогии с другими ленточными червями (кроме сем. *Caryophyllaeidae*) с уверенностью утверждать, что таковым служат какие-то веслоногие раки. Вторые промежуточные хозяева — лососевые и корюшковые рыбы, у которых он образует цисты на стенках пищевода и желудка. Окончательный хозяин еще неизвестен. *D. norvegicum* сравнительно широко распространен в водоемах Карелии, естественно только в тех, где есть лососевые рыбы. В связи с этим он отсутствовал в Миккельском озере. По неизвестным пока причинам этот паразит отсутствовал и в Пертозере и Кончезере, где сиги встречаются сравнительно часто. Возможно, эти сиги не употребляют в пищу веслоногих раков. Как видно из табл. 30, эти плероцеркоиды распределены неравномерно в разных озерах. В Крошнозере и Шотозере их вообще очень мало. В Сямозере в большей степени заражена ряпушка, в Багатозере — шуйский сиг.

Т А Б Л И Ц А 30

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения рыб *Diphyllobothrium norvegicum*

Рыба	Салонъярви	Шотозеро	Багатозеро	Крошноозеро	Святозеро	Сямозеро
<i>Coregonus lavaretus lavaretoides</i> n. schuensis	—	6.6 (1)	40 (1—14)	—	—	38.5 (1—7)
<i>C. lavaretus pallasi</i> n. exilis	—	—	—	0	—	13.3 (1—2)
<i>C. albula</i>	+ (1—3)	13.3 (1)	6.6 (1)	13.3 (1)	53.3 (1—3)	66.6 (1—7)

Примечание. В Салонъярви были заражены 4 из 9 обследованных сегов.

Diphyllobothrium sp. larva «С».

Первый промежуточный и окончательный хозяева этого паразита неизвестны. Вторые промежуточные хозяева — лососевые рыбы. В бассейне р. Шуи этот плероцеркоид очень редок. Обнаружен только в Сямозере на стенках желудка и пищевода у шуйского сига (31%, 1—8 экз.) и у малотычинкового карельского сига (13.3%, 1 экз.).

Сем. AMPHICOTYLIDAE Ariola, 1899

Eubothrium rugosum (Batsch, 1786).

Первые промежуточные хозяева — копеподы. Вторые промежуточные хозяева — мелкие рыбы. Паразит кишечника налима, обнаружен в 7 озерах. Наибольшая зараженность налима отмечена в Сямозере (100%, 1—105 экз.), Миккельском озере (93.3%, 1—45 экз.), Крошнозере (93.3%, 2—32 экз.). Более редок *E. rugosum* в Святозере (20%, 1—2 экз.), Шотозере (7.1%, 3 экз.), Багатозере (6.6%, 2 экз.) и особенно в Кончезере (0.9%, 1 экз.). Все наши находки этого паразита падают на весну. По данным Р. П. Малаховой (1961, 1964), налим из Кончезера инвазировал зимой и весной; летом и осенью *E. rugosum* отсутствовал.

Сем. TRIAENOPHORIDAE Loennberg, 1889

Triaenophorus nodulosus (Pallas, 1781).

Первые промежуточные хозяева — различные циклопы. Вторые промежуточные хозяева — различные некарповые рыбы. Окончательный хозяин — щука. Широко распространенный в Карелии паразит. Зара-

ТАБЛИЦА 31

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения рыб *Trienophorus nodulosus* larva

Рыба	Салонъярви	Шотозеро	Вагатозеро	Крошноозеро	Миккельское	Сямозеро	Святозеро	Кончезеро	Пертозеро
<i>Lota lota</i>	100 (6—68)	85.2 (1—19)	100 (1—98)	0	6.6 (4)	100 (7—124)	86.6 (3—89)	87.6 (1—176)	100 (2—20)
<i>Perca fluviatilis</i>	26.6 (1—5)	13.3 (1)	13.3 (1—2)	6.6 (1)	33.3 (1—2)	26.4 (1—8)	40 (1—4)	43 (1—6)	0
<i>Acerina cernua</i>	+ (2—5)	0	20 (1—2)	0	0	0	53.3 (1—7)	26.6 (2—15)	0
<i>Leuciscus idus</i>	0	6.6 (1)	9.1 (1)	—	—	0	—	—	—
<i>Cottus gobio</i>	—	0	—	0	6.6 (2)	0	0	+ (1—4)	20 (1—3)

Примечание. В Салонъярви были заражены 3 из 5 обследованных ершей, в Кончезере — 3 из 8 обследованных бычков.

женность щуки была следующей: в Салонъярви — 93.3% (3—72 экз.), Миккельском озере — 90% (1—32 экз.), Святозере — 73.3% (2—122 экз.), Кончезере — 68.5% (1—92 экз.), Пертозере — 68% (1—12 экз.), Вагатозере — 53.3% (1—29 экз.), Сямозере — 33.6% (1—54 экз.).

Плероцеркоиды встречались в печени и других полостных органах рыб во всех озерах (табл. 31), особенно у налима и окуня. По неизвестным причинам, связанным, вероятно, с питанием, окунь из Пертозера и налим из Крошнозера не были заражены этим паразитом. *T. nodulosus* наиболее распространен в Салонъярви, затем следуют Вагатозеро и Сямозеро. В других озерах этот паразит встречается реже, особенно редко он встречается в Крошнозере, где был найден всего 1 плероцеркоид этого паразита. Хотя в Шотозере мы обнаружили у окуней некоторое количество плероцеркоидов *T. nodulosus*, исследованная нами щука была свободна от этого паразита. По-видимому, исследованию подвергалось локальное стадо этой рыбы, питающееся рыбами, не зараженными плероцеркоидами *T. nodulosus*. Окунем же питается налим, сильно аккумулирующий в себе этих плероцеркоидов. По данным Р. П. Малаховой (1961, 1964), зараженность плероцеркоидами *T. nodulosus* налима из Кончезера одинакова на протяжении всего года. Примерно то же самое явление имело место и у окуня. Иначе обстоит дело в отношении взрослых стадий этого паразита в кишечнике щуки. Уменьшение зараженности щуки этим паразитом наблюдалось летом, наибольшая зараженность — весной. По данным Ю. И. Полянского и С. С. Шульмана (1956), плероцеркоидами этого паразита был заражен окунь из Миккельского озера уже в возрасте 2—2.5 месяцев (20%, 1—2 экз.) и годовик (7.1%, 1 экз.).

***Trienophorus crassus* Forel, 1880.**

Первые промежуточные хозяева — циклопы. Вторые промежуточные хозяева — лососевые рыбы, в частности представители рода *Coregonus*. Окончательный хозяин — щука. Этот паразит встречался во всех обследованных водоемах, кроме Пертозера и Кончезера. Взрослые половозрелые формы встречались только в кишечнике щуки; плероцеркоиды — только в мышцах лососевых (табл. 32). Интересно отметить, что у щуки паразит найден даже в Миккельском озере. Это связано с тем, что ряпушка изредка заходит в этот водоем из соседнего Крошнозера. Зараженность щуки *T. crassus* была следующей: в Сямозере — 80.8% (1—109 экз.),

ТАБЛИЦА 32

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения рыб
Triacnophorus crassus larva

Рыба	Вагатозеро	Сямозеро	Шотозеро
<i>Coregonus albula</i>	13.3 (1)	0	6.6 (11)
<i>C. lavaretus lavaretoides</i> n. <i>schuensis</i>	20 (1—2)	53.7 (1—4)	0
<i>C. lavaretus pallasi</i> n. <i>exilis</i>	0	33.3 (1—3)	—

Крошозере — 53.3% (2—43 экз.), Святозере — 26.6% (24—115 экз.), Миккельском озере — 13.3% (30—96 экз.), Вагатозере — 13.3% (1 экз.), Шотозере — 6.6% (15 экз.), Салонъярви — 6.6% (10 экз.). Так как первые промежуточные хозяева *T. crassus* встречаются в достаточном количестве во всех водоемах, основными факторами, способствующими распространению *T. crassus* в водоемах Карелии, являются, во-первых, наличие вторых промежуточных хозяев — лососевых, во-вторых, существование пищевого контакта между хищной щукой и лососевыми рыбами. Поэтому наиболее сильно распространен *T. crassus* в Сямозере, где сиги и ряпушка имеют большой удельный вес в питании щуки. При этом щука стада (табл. 54) из Лахтинской губы, где лососевых меньше, была заражена на 40%, в то время как все другие стада были заражены на 93—100%.

Сем. PROTEOCEPHALIDAE La Rue, 1911

Proteocephalus exiguus La Rue, 1911.

Промежуточные хозяева — веслоногие раки *Cyclops scutifer* и др. Окончательные хозяева — лососевые рыбы. *P. exiguus* встречался в кишечнике сиговых почти всех обследованных нами водоемов (табл. 33). Отсутствовал в Миккельском озере, где нет лососевых рыб, и в Салонъярви, где, очевидно, отсутствуют или мало встречаются промежуточные хозяева.

ТАБЛИЦА 33

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения рыб *Proteocephalus exiguus*

Рыба	Шот-озеро	Вагат-озеро	Крошн-озеро	Сям-озеро	Свят-озеро	Конч-езеро	Пертозеро
<i>Coregonus lavaretus lavaretoides</i> n. <i>schuensis</i>	20 (5—10)	66.6 (1—13)	0	53.7 (7—14)	—	—	—
<i>C. lavaretus pallasi</i> n. <i>exilis</i>	—	—	0	40 (1—5)	—	—	—
<i>C. lavaretus</i> n. <i>lacustris</i>	—	—	—	—	—	93.3 (1—162)	91.3 (11—444)
<i>C. albula</i>	0	33.3 (1—8)	26.6 (1—40)	20 (2—12)	86.6 (1—5)	—	—

Proteocephalus percae (Müller, 1780).

Промежуточные хозяева — разные виды веслоногих раков (*Cyclops strenuus*, *Eucyclops serrulatus*, *Mesocyclops oithonoides* и др.). Окончательные хозяева — окунь, реже другие рыбы. *P. percae* встречался в кишечнике рыб во всех обследованных озерах, кроме Миккельского. Поскольку в последнем планктон (в том числе и веслоногие раки) представлен до-

вольно богато, можно предположить, что промежуточные хозяева этого паразита не играют большой роли в питании окуня Миккельского озера. В пользу этого предположения свидетельствует чрезвычайно высокая интенсивность заражения окуней в Салонъярви (80%), где веслоногие раки преобладают в питании не только окуней, но и большинства планктоноядных рыб. Зараженность окуней была следующей: в Салонъярви — 80% (1—6 экз.), Пертозере (по Быховской) — 49%, Крошнозере — 33.3% (7—153 экз.), Вагатозере — 20% (3—7 экз.), Сямозере — 17.6% (1—21 экз.), Кончезере — 14.3% (1—27 экз.), Шотозере — 6.6% (10 экз.), Святозере — 6.6% (10 экз.).

В Сямозере этот паразит встретился в одном судаке (7.7%, 2 экз.), а в Кончезере и Вагатозере — в налиме (9.2%, 1—43 экз. и 6.6%, 1 экз. соответственно). Наличие *P. percae* в кишечнике этих хищных рыб связано с поеданием планктофагов, зараженных данным паразитом.

По данным Р. П. Малаховой (1961, 1964), наибольшая зараженность налима из Кончезера этим паразитом падает на весну (21.6%), к концу лета инвазированность начинает снижаться и к осени *P. percae* в кишечнике налима совсем не встречается; зимой заражение самое минимальное (9.1%). По данным Ю. И. Полянского и С. С. Шульмана (1956), единичные экземпляры *P. percae* встречаются у окуня уже в возрасте 1—1.5 месяцев, годовики заражены на 25.5% при интенсивности инвазии 1—3 экз.

Proteocephalus torulosus (Batsch, 1786).

Промежуточные хозяева — веслоногие раки (*Cyclops strenuus*, *Eucyclops serrulatus*, *Diaptomus castor* и др.). Окончательные хозяева — различные карповые рыбы. *P. torulosus* широко распространен в бассейне р. Шуи: встречен во всех водоемах (табл. 34) в кишечнике различных карповых рыб. Наибольшая зараженность была отмечена у язя из Салонъярви (93.3%, 1—73 экз.), где веслоногие раки имеют большой удельный вес в питании многих рыб, в частности язя. Однако не исключена возможность аккумуляции этого паразита в результате хищничества. Слабее всего были заражены карповые рыбы из Пертозера: обнаружен всего 1 экз. у уклей.

ТАБЛИЦА 34

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения рыб *Proteocephalus torulosus*

Рыба	Салонъярви	Шотозеро	Вагатозеро	Крошноозеро	Миккельское	Сямозеро	Святоозеро	Кончезеро	Пертоозеро
<i>Leuciscus leuciscus</i>	33.3 (1—4)	0	0	—	—	26.6 (5—6)	—	—	—
<i>L. idus</i>	93.3 (1—73)	40 (2—30)	18.2 (1—2)	—	—	33.2 (1—5)	—	—	—
<i>Abramis ballerus</i>	—	33.3 (1—6)	—	0	—	+ (2—15)	—	—	—
<i>Alburnus alburnus</i>	—	6.6 (7)	0	26.6 (2—5)	29.5 (1—6)	6.6 (1)	46.6 (1—4)	33.3 (1—20)	6.6 (1)
<i>Abramis brama</i>	0	0	0	0	0	1.7 (2)	0	—	—
<i>Blicca bjoerkna</i>	—	—	—	—	—	+ (3)	—	—	—

Примечание. В Сямозере были заражены 3 обследованных сига и 1 из 2 обследованных густер.

Proteocephalus cernuae (Gmelin, 1790).

Промежуточные хозяева неизвестны, но по аналогии с другими представителями этого семейства можно ожидать, что это планктонные веслоногие раки. Окончательный хозяин — ерш. Встречался в кишечнике у ерша из Вагатозера, Миккельского озера, Святозера и Кончезера. В боль-

шинстве этих озер зараженность рыб этим паразитом была минимальной (6.6%, 1 экз.); только в Святозере она была заметно выше (40%, 1—3 экз.). Сравнительно сильно заражена молодь ерша из Миккельского озера: мальки в возрасте 1—1.5 месяцев (21%, 1—2 экз.), в возрасте 2—2.5 месяцев (18.7%, 1 экз.) и годовики (26.6%, 1 экз.).

Proteocephalus filicollis (Rudolphi, 1802).

Промежуточные хозяева — веслоногие раки *Cyclops varicus*, *Eucyclops agilis*. Окончательные хозяева — колюшки. 1 экз. этого паразита был обнаружен нами в кишечнике девятиглой колюшки из Кончезера.

Proteocephalus sagittus (Grimm, 1872).

Промежуточный хозяин неизвестен, по-видимому — веслоногий рак. Этот сравнительно редкий паразит встретился в количестве 1 экз. в кишечнике бычка-подкаменщика из Шотозера и 1 гольца из Пертозера, в количестве 1—3 экз. — у 2 бычков-подкаменщиков из Миккельского озера.

Proteocephalus sp.

Этот не определенный до вида паразит встречался в кишечнике щуки из 6 озер, а если принимать во внимание и молодь этой рыбы, то из 7. Зараженность щуки была следующей: в Вагатозере — 20% (1—2 экз.), Пертозере — 12% (1—2 экз.), Кончезере — 8.5% (1—17 экз.), Святозере — 6.6% (5 экз.), Салонъярви — 6.6% (2 экз.), Сямозере — 1.2% (1 экз.).

Отсутствовал только в Крошнозере и Шотозере. Зараженность щуки во всех водоемах, кроме Вагатозера, была очень низкой. По данным Р. П. Малаховой (1961, 1964), наибольшее инвазирование щуки из Кончезера наблюдалось весной; во все другие сезоны, особенно осенью, зараженность была очень низкой. Ю. И. Полянский и С. С. Шульман (1956) отмечают наличие *Proteocephalus* sp. у щуки Миккельского озера уже в возрасте 2 недель—1 месяца (18.2%, 1—3 экз.), годовики были заражены на 20% (2—40 экз.).

Silurotaenia siluri (Batsch, 1786) [син. *Gangesia siluri* (Batsch, 1786) по Дубининой, 1962].

Промежуточный хозяин неизвестен; по всей вероятности, — веслоногие раки. 80 экз. этого паразита были обнаружены в кишечнике единственного обследованного сома из Шотозера.

Класс КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ

Сем. ANISAKIDAE Skrjabin et Karokhin, 1945

Rhaphidascaris acus (Bloch, 1779).

Первые промежуточные хозяева — различные бентосные организмы — олигохеты, тендипедицы и др. (Енгашев, 1964; Косинова, 1965). Вторые промежуточные хозяева — разнообразные рыбы (органы полости тела). Окончательные хозяева — хищные рыбы (в основном — щука). *Rh. acus* — весьма распространенный паразит в бассейне р. Шуи, отсутствовал только в Святозере. Зараженность щуки половозрелыми формами *Rh. acus* в исследованных водоемах была следующей: в Сямозере — 38.2% (1—37 экз.), Кончезере — 24.8% (1—70 экз.), Салонъярви — 13.3% (5—19 экз.), Пертозере — 8% (2 экз.), Вагатозере — 6.6% (4 экз.), Миккельском озере — 6.6% (2 экз.). Половозрелые формы встречались только в кишечнике щуки. Наиболее сильно заражены личинками *Rh. acus* (табл. 35) налим из Вагатозера (80%), елец и язь из Салонъярви (соответственно 53.3 и 46.6%). По данным Р. П. Малаховой (1961, 1964), щука бывает слабее всего инвазирована осенью (4.7%). Зимой наблюдается увеличение за-

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения рыб *Rhabdascaris acus* larva

Рыба	Салоньярви	Шотозеро	Вагатозеро	Крошиозеро	Сямозеро	Кончезеро	Пертозеро
<i>Coregonus lavaretus lavaretoides</i> n. <i>schuensis</i>	—	13.3 (6—33)	40 (1—50)	—	38.5 (2—78)	—	—
<i>C. albula</i>	0	6.6 (1)	6.6 (11)	26.6 (1—12)	0	—	—
<i>Leuciscus leuciscus</i>	53.3 (1—57)	0	7.1 (4)	—	0	—	—
<i>Rutilus rutilus</i>	40 (6—83)	13.3 (1—4)	13.3 (1)	0	7.2 (1—4)	33.5 (1—37)	13.3 (1—19)
<i>Leuciscus idus</i>	46.6 (2—717)	0	0	—	8.3 (10)	—	—
<i>Abramis brama</i>	13.3 (2—3)	6.6 (1)	6.6 (1)	0	0	—	—
<i>Acerina cernua</i>	6.6 (1)	0	40 (1—96)	0	3.6 (3)	20 (1)	0
<i>Lota lota</i>	33.3 (1—10)	28.5 (3—25)	80 (3—много)	0	16.6 (1—24)	5.3 (1—43)	0
<i>Lucioperca lucioperca</i>	—	6.6 (2)	—	0	7.7 (1)	—	—
<i>Cottus gobio</i>	—	6.6 (1)	—	0	3.3 (1)	+ (5)	0
<i>Alburnus alburnus</i>	—	0	0	0	0	6.6 (2)	0
<i>Perca fluviatilis</i>	0	0	0	0	0	2.34 (1—6)	6.6 (1)
<i>Nemachilus barbatulus</i>	—	—	—	—	0	—	6.6 (2)

Примечан В Кончезере был заражен 1 из 5 обследованных бычков.

раженности (36%), которая достигает своего максимума весной (63.7%). Летом зараженность падает (16%) и снова доходит до минимума осенью.

Такую же картину, правда менее яркую, она наблюдала и у налима. Заражение плотвы и налима личинками *Rh. acus* было почти одинаково на протяжении всего года.

Сем. RHABDOCHONIDAE Skrjabin, 1946

Rhabdochona denudata (Dujardin, 1845).

Промежуточные хозяева — личинки поденок *Heptagenia* sp., *Ephemera* sp. Окончательные хозяева — различные рыбы. Из ряда работ (Захваткин, 1951; Захваткин и Кулаковская, 1951; Кулаковская, 1954, 1955, 1963; Кудрявцева, 1957; Шульман, 1961) известно, что *Rh. denudata* — реофильная форма, многочисленная в местах с сильным течением. Приуроченность данного паразита к местам с сильным течением связана с его оксифильностью. Соответственно он может встречаться и в местах со слабым течением, если какие-либо другие факторы обеспечивают ему достаточное количество кислорода. Так, по данным Г. А. Штейн (1959а), личинки *Rh. denudata* встречались в *Heptagenia* sp., *Ephemera* sp. в прибойных местах Сямозера.

Естественно, что зараженность рыб этим кишечным паразитом в озерах Карелии была незначительной (табл. 36). В большинстве озер *Rh. denudata* отсутствовала.

Все находки падают на 3 озера, где имеется наиболее сильная проточность: Вагатозеро, Шотозеро и Сямозеро. При этом в Сямозере — водоеме с меньшей проточностью, *Rh. denudata* встречалась только в северных частях водоема, где сказывалось влияние впадающих в озеро рек,

Т А Б Л И Ц А 36

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения рыб
Rhabdochona denudata

Рыба	Шотозеро	Вагатозеро	Сямозеро
<i>Leuciscus idus</i>	6.6 (1)	0	8.3 (2)
<i>L. leuciscus</i>	0	7.1 (1)	6.6 (1)
<i>Acerina cernua</i>	0	13.3 (1—9)	4.5 (1—3)
<i>Coregonus lavaretus pallasii</i> n. <i>exilis</i>	—	6.6 (1)	0
<i>Alburnus alburnus</i>	0	13.3 (1)	0
<i>Abramis brama</i>	0	3.3 (5—6)	0
<i>Blicca bjoerkna</i>	—	—	+ (2)

Примечание. В Сямозере были заражены 2 обследованные густеры.

а также у истоков р. Сяпси, текущей из Сямозера в Вагатозеро. По-видимому, в условиях такого крупного водоема, как Сямозеро, определенную роль играет не только проточность озера, но и наличие открытых берегов с сильным прибоем (Штейн, 1959а).

Rhabdochona filamentosa (Buchowskaja-Pawlowskaja, 1936).

Цикл развития *Rh. filamentosa* неизвестен. Она встречается у представителей рода *Nemachilus*. В бассейне р. Шуи обнаружена в кишечнике гольцов из Пертозера (33.3%, 1—2 экз.).

Cystidicola farionis Fischer, 1798.

Промежуточный хозяин — реликтовый рак *Pontoporeia affinis*. Окончательные хозяева — различные лососевые рыбы. *C. farionis* в бассейне р. Шуи встречался в большом числе в плавательном пузыре сига только в Кончезере и особенно в Пертозере, где обитают промежуточные хозяева этого паразита (табл. 37). В других озерах, где *Pontoporeia affinis* отсутствовал, этот паразит не найден. Исключение составляет многотычинковый проходной сиг из Шотозера, Вагатозера и Сямозера, который заносит сюда определенное количество *C. farionis* из Онежского озера (Винниченко, 1964).

Т А Б Л И Ц А 37

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения рыб *Cystidicola farionis*

Рыба	Шотозеро	Вагатозеро	Сямозеро	Кончезеро	Пертозере
<i>Coregonus lavaretus lavaretoides</i> n. <i>schuensis</i>	20 (1—16)	20 (1—10)	23.1 (2—6)	—	—
<i>C. lavaretus</i> n. <i>lacustris</i>	—	—	—	43.3 (2—580)	83 (1—283)

Сем. **HAPLONEMATIDAE** Sudarikov et Ryjikov, 1952

Cottocomephoronema problematica Layman, 1933 [син. *Ichthyobronema gnedini* Sudarikov et Ryjikov, 1952; *I. conoura* (Linstow, 1885) Gnedina et Savina, 1930].

Жизненный цикл неизвестен. Специфичный паразит налима. В большом числе встречался в кишечнике налима во всех озерах бассейна р. Шуи, кроме Миккельского и Святозера. Зараженность налима в обследованных водоемах была следующей: в Святозере — 96% (1—328 экз.), Вагатозере — 93.3% (2—114 экз.), Салонъярви — 73.3% (2—76 экз.), Шотозере — 64% (1—574 экз.), Пертозере — 46.6% (1—4 экз.), Кончезере — 29.9% (1—99 экз.), Крошнозере — 6.6% (1 экз.).

По данным Р. П. Малаховой (1961, 1964), этот паразит наиболее многочислен зимой и весной; летом зараженность резко уменьшается и к осени почти сходит на нет.

Сем. DESMIDOCERCIDAE Cram, 1927

Desmidocercella sp. larva.

Первые промежуточные хозяева этого паразита неизвестны, однако по аналогии с *D. numidica* можно с большой долей вероятности предполагать, что это ракообразные из бокоплавов. Вторые промежуточные хозяева — разнообразные рыбы. Окончательные хозяева (опять-таки по аналогии с вышеупомянутым видом) — рыбацкие птицы. В бассейне р. Шуи редок. Личинки этого вида обнаружены в стекловидном теле глаза 1 налима из Вагатозера (9 экз.), 1 налима из Сямозера (5 экз.), 1 окуня из Вагатозера (4 экз.) и 1 ерша из Вагатозера (2 экз.).

Сем. CAMALLANIDAE Railliet et Henry, 1915

Camallanus lacustris (Zoega, 1776).

Промежуточные хозяева — веслоногие раки (*Cyclops strenuus*, *Acanthocyclops viridis* и *Mesocyclops leuckarti*). Окончательные хозяева — планктоноядные и хищные некарповые рыбы. Карповые рыбы, по-видимому, случайные необязательные для *C. lacustris* хозяева. *C. lacustris* — широко распространенный в условиях бассейна р. Шуи паразит. Он встречался во всех озерах в кишечнике самых разнообразных видов рыб — преимущественно у некарповых (табл. 38). В наибольшем числе этот паразит встречался у окуня и налима. При этом в Салонъярви, Шотозере, Вагатозере, Кончезере на первом месте по зараженности *C. lacustris* стоял окунь,

ТАБЛИЦА 38

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения рыб *Camallanus lacustris*

Рыба	Салонъярви	Шотозеро	Вагатозеро	Крошное озеро	Микельское	Сямозеро	Святозеро	Кончезеро	Первое озеро
<i>Esox lucius</i>	33.3 (1—8)	0	20 (1—3)	0	10 (2)	1.2 (1)	33.3 (1—13)	11.1 (1—4)	0
<i>Leuciscus idus</i>	6.6 (3)	0	9.1 (5)	—	—	8.3 (1)	—	—	—
<i>Lota lota</i>	80 (2—93)	64 (1—21)	40 (1—16)	86.6 (5—527)	66.6 (1—8)	69.5 (1—441)	13.3 (2)	20.7 (1—79)	26.6 (2—3)
<i>Perca fluviatilis</i>	100 (1—38)	73.3 (1—15)	80 (1—30)	40 (1—143)	13.3 (2—18)	28.6 (1—34)	26.6 (1—30)	44.2 (1—43)	26.6 (1—2)
<i>Lucioperca lucioperca</i>	—	6.6 (1)	—	28.2 (2—6)	—	46.2 (2—27)	—	—	—
<i>Leuciscus leuciscus</i>	0	0	0	—	—	0	—	—	—
<i>Cottus gobio</i>	—	0	—	0	6.6 (1)	0	—	0	0
<i>Coregonus lavaretus lavaretoides</i> n. schuensis	—	0	0	—	—	7.7 (1)	—	—	—
<i>Acerina cernua</i>	0	0	0	0	0	11.7 (1—4)	20 (1)	0	33.3 (1—5)
<i>Coregonus lavaretus</i> n. <i>lacustris</i>	—	—	—	—	—	—	—	0	8.3 (3)
<i>Silurus glanis</i>	—	+ (7)	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. В Шотозере был заражен единственный обследованный сом.

в Крошнозере, Сямозере и Миккельском озере — налима, в Святозере — окунь и щука, а в Пертозере — ерш. Редок этот паразит в Миккельском озере, Пертозере и Святозере.

Ю. И. Полянский и С. С. Шульман (1956) нашли 1 экз. *C. lacustris* у годовика щуки из Миккельского озера. По данным Р. П. Малаховой (1961, 1964), зараженность окуня из Кончезера *C. lacustris* во все сезоны года держалась примерно на одном уровне; некоторое повышение ее отмечалось летом. У налима из Кончезера наибольшая зараженность имела место осенью, а у щуки, которая вообще была слабо инвазирована этим паразитом, особых изменений зараженности по сезонам не наблюдалось.

ТАБЛИЦА 39

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения рыб *Camallanus truncatus*

Рыба	Шотозеро	Вагатозеро	Сямозеро	Крошнозеро
<i>Lota lota</i>	0	0	66 (1—32)	0
<i>Perca fluviatilis</i>	6.6 (10)	20 (3—7)	19.8 (1—22)	0
<i>Lucioperca lucioperca</i>	40 (2—18)	0	84.6 (3—118)	33.3 (7—133)
<i>Leuciscus idus</i>)	18.2 (1)	0	—
<i>Coregonus lavaretus lavaretoides</i> n. <i>schuensis</i>	0	0	7.7 (15)	0
<i>C. lavaretus pallasi</i> n. <i>exilis</i>	—	—	6.6 (1)	—
<i>Esox lucius</i>	0	0	7.2 (1—2)	0
<i>Acerina cernua</i>	6.6 (1)	0	3.6 (1—6)	0
<i>Silurus glanis</i>	+ (102)	—	—	—

Примечание. В Шотозере был заражен единственный обследованный сом.

Camallanus truncatus (Rud., 1814).

Жизненный цикл *C. truncatus* почти такой же, как у *C. lacustris*. Что касается окончательных хозяев, то хотя *C. truncatus* можно встретить в кишечнике многих видов рыб, все же имеет место его большая приуроченность к судаку. Он был найден только в тех водоемах, где встречается судак, т. е. в Сямозере, Вагатозере, Крошнозере и Шотозере (табл. 39).¹ Бросается в глаза значительная аккумуляция этого паразита в кишечнике другого хищника — сома.

Сем. CUCULLANIDAE Cobbold, 1864

Cucullanus truttae (Fabricius, 1794).

Жизненный цикл неизвестен. В бассейне р. Шуи, по-видимому, отсутствует, так как мы обнаружили 2 экз. этого паразита только в кишечнике одного проходного сига, выловленного в Шотозере. Есть все основания предполагать, что сиг занес его из Онежского озера, так же как и другого круглого червя — *Cystidicola farionis* — и скребня *Metechinorhynchus saltonis*.

Cucullanus dogieli Krotas, 1959.

1 плохо сохранившийся экземпляр этого паразита был обнаружен в кишечнике язя из Вагатозера.

Сем. DRACUNCULIDAE Leiper, 1912

Philometra obturans Prenant, 1886.

Специфичный паразит жаберных сосудов щуки. Жизненный цикл неизвестен. Наиболее сильная зараженность щук (40%) отмечена в Са-

¹ В предыдущей работе (Шульман, 1961) в качестве единственной рыбы Крошноозера, зараженной *C. truncatus*, ошибочно указывается не судак, а окунь.

лонъярви. В Крошнозере и Миккельском озере этот паразит не обнаружен. Зараженность щук в обследованных водоемах была следующей: в Салонъярви — 40% (1—5 экз.), Сямозере — 28.8% (1—4 экз.), Вагатозере — 26.6% (1—7 экз.), Кончезере — 16.6% (1—6 экз.), Святозере — 13.3% (2—4 экз.), Пертозере — 8% (1—2 экз.), Шотозере — 6.6% (2 экз.).

Philometra sp.

Редко встречающийся паразит, единичные экземпляры которого были найдены на жаберной крышке 1 леща из Сямозера, 1 уклей и 1 окуня из Кончезера. Плохая сохранность этого паразита не позволила нам определить его видовую принадлежность.

Сем. CAPILLARIIDAE Neveu-Lemaire, 1936

Comephoronema oschmarini Trofimenko, 1974.

Сравнительно сильно распространенный в условиях бассейна р. Шуи паразит кишечника налима. Наиболее высокая зараженность отмечена в Сямозере (66.5%, 1—22 экз.) и Шотозере (57%, 1—39 экз.). Затем следуют Крошнозеро (46.6%, 1—4 экз.) и Вагатозере (20%, 3—7 экз.). В Святозере и Пертозере этот паразит встречался редко (6.6%) и в небольшом числе (1—2 экз.), еще реже — в Кончезере (0.9%, 1—2 экз.). В Миккельском озере и Салонъярви не обнаружен. 1 экз. этого паразита был найден у ерша из Пертозера.

Сем. DIOCTOPHYMIDAE Railliet, 1915

Eustrongylides sp. larva.

Первые промежуточные хозяева неизвестны, вторые — разнообразные рыбы. Окончательные хозяева по аналогии с другими представителями рода *Eustrongylides* — рыбаодные птицы. В бассейне р. Шуи сравнительно редок. Как видно из табл. 40, в небольшом числе эти паразиты встречались в стенке желудка у рыб из Крошнозера, Миккельского озера, Кончезера и Пертозера.

ТАБЛИЦА 40

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения рыб *Eustrongylides* sp. larva

Рыба	Крошнозеро	Миккельское	Кончезере	Пертозеро
<i>Lota lota</i>	6.6 (2)	20 (1—2)	0	0
<i>Acerina cernua</i>	0	13.3 (1)	0	6.6 (3)
<i>Esox lucius</i>	0	0	8.2 (1—17)	0

Agamonema sp. larva.

Редкий паразит. В более или менее значительном числе (1—13 экз.) встретился у 4 синцов из Шотозера. Кроме того, 1 экз. этого паразита был обнаружен у ельца из Сямозера и 2 экз. — у уклей из того же водоема. Локализовался в стенке кишечника.

Класс СКРЕБНИ

Сем. NEOECHINORHYNCHIDAE Van Cleave, 1919

Neoechinorhynchus rutili (Müller, 1780). ♀

Промежуточные хозяева — личинки насекомых из рода *Sialis* (*S. fuliginosa* и *S. niger*) и ракообразные из ракушковых раков (*Cyclocypris*

taevis). *N. rutili* — широко распространенный паразит. В бассейне р. Шуи он встречался в кишечнике разных рыб и при этом крайне неравномерно распределялся по водоемам (табл. 41). В 5 озерах (Салонъярви, Шотозеро, Вагатозеро, Святозеро и Пертозеро) он вообще не встречался. В Крошн-озере, Миккельском озере и Сямозере этот скребень был найден у небольшого числа рыб, относящихся к 2—3 видам, при интенсивности заражения, не превышающей 4 экз. на 1 рыбу. Несколько иная картина имела место в Кончезере. Здесь *N. rutili* был обнаружен у 5 видов рыб при интенсивности заражения, достигающей подчас очень высокой цифры.

Т А Б Л И Ц А 41

Экстенсивность (‰) и интенсивность (экз.) заражения рыб *Neoechinorhynchus rutili*

Рыба	Крошнозеро	Миккельское	Сямозеро	Кончезеро
<i>Rutilus rutilus</i>	6.6 (1)	0	1.8 (2)	6.4 (1—110)
<i>Alburnus alburnus</i>	6.6 (1)	5.9 (2)	0	6.6 (1)
<i>Abramis brama</i>	0	13.3 (1—4)	0	—
<i>Esox lucius</i>	0	10 (1)	0	4.1 (1—8)
<i>Leuciscus idus</i>	—	—	16.6 (1—2)	—
<i>Lota lota</i>	0	0	0	15 (1—235)
<i>Perca fluviatilis</i>	0	—	0	2.9 (1—6)

По данным Р. П. Малаховой (1961, 1964), наибольшая зараженность плотвы имела место весной и летом, наименьшая — осенью и зимой. Налим сильнее всего был заражен зимой и весной, слабее летом и особенно осенью.

Сем. ECHINORHYNCHIDAE (Cobbold, 1879)

Echinorhynchus borealis Linstow, 1901 [син. *Pseudoechinorhynchus clavula* (Dujardin, 1845); *Echinorhynchus clavula* Dujardin, 1845].

Промежуточные хозяева — раки-бокошавы *Gammarus pulex*, *Pontoporeia affinis*; по данным Г. А. Штейн (1959а), в бассейне р. Шуи — *Pallasea quadrispinosa*. Окончательные хозяева — различные рыбы, в первую очередь налим. В бассейне р. Шуи найден только в тех озерах, где имеется реликтовый рак *Pallasea quadrispinosa*, а именно в Кончезере и особенно в Пертозере (табл. 42). В озерах, где данный рак не встречается, отсутствовал и этот скребень. Единственным исключением служит оз. Салонъярви, где *E. borealis* был обнаружен у 2 налимов. Так как налим может совершать сравнительно протяженные миграции, не исключена возможность заноса этого паразита. Кроме того, вполне вероятно использование

Т А Б Л И Ц А 42

Экстенсивность (‰) и интенсивность (экз.) заражения рыб *Echinorhynchus borealis*

Рыба	Пертозеро	Кончезеро	Салонъярви
<i>Lota lota</i>	66.6 (1—33)	9.7 (1—19)	13.3 (1—2)
<i>Perca fluviatilis</i>	6.6 (1)	0.3 (1)	0
<i>Esox lucius</i>	12 (1—8)	0	0
<i>Acerina cernua</i>	53.3 (1—2)	0	0
<i>Cottus gobio</i>	40 (1—7)	0	—

им в качестве промежуточного хозяина не *P. quadrispinosa*, а других раков, указанных выше.

Metechinorhynchus salmonis (Müller, 1780) [син. *Echinorhynchus salmonis* (Müller, 1780)].

Промежуточный хозяин — реликтовый рак *Pontoporeia affinis*. Окончательные хозяева — лососевые рыбы. Распространение *M. salmonis* в бассейне р. Шуи, равно как и во всей Карелии, строго связано с наличием в водоеме вышеупомянутого реликтового рака. Соответственно *M. salmonis* встретился в значительном количестве в кишечнике сига в Пертозере (83%, 2—135 экз., средн. — 29.8 экз.), где особенно богато представлена *P. affinis*. Несколько слабее инвазирован сиг в Кончезере (33.3%, 1—17 экз., средн. — 5 экз.).

По данным Г. К. Петрушевского и И. Е. Быховской (1935), единичными экземплярами этого скребня были заражены 2 хариуса, 2 снетка и 1 девятиглая колюшка из Кончезера. Что касается других озер, обследованных нами, то там этот паразит встретился в единичных экземплярах только у проходного сига: в Шотозере и Вагатозере у 1 рыбы, в Святозере у 4 рыб. Не подлежит сомнению, что *M. salmonis* занесен своим хозяином в эти водоемы из Онежского озера.

Интересно отметить, что в 1931—1932 гг., по данным Г. К. Петрушевского и И. Е. Быховской (1935), сиви из Пертозера были еще сильнее заражены этим паразитом (6 из 6 исследованных рыб при интенсивности инвазии 33—394 экз. на 1 рыбу и средней интенсивности 108.3 экз.).

Acanthocephalus anguillae (Müller, 1780).

Промежуточный хозяин — водяной ослик (*Asellus aquaticus*). Окончательные хозяева — различные рыбы. Несмотря на то что промежуточный хозяин *A. anguillae* зарегистрирован в достаточном количестве во всех без исключения водоемах, где производились исследования, сам паразит распределялся по водоемам очень неравномерно. Он не обнаружен в Кончезере, Пертозере и Крошнозере. По-видимому, он отсутствует и в Миккельском озере, поскольку единственное нахождение 4 экз. падает на леща, пришедшего на нерест из Шотозера. Сравнительно слабо представлен этот паразит в Святозере, где он встретился только у 3 окуней. В заметно большем количестве *A. anguillae* найден в тех водоемах, где водится язь (Салонъярви, Шотозеро, Вагатозеро и Сямозеро). Здесь и интенсивность и экстенсивность заражения этой рыбы достигают высоких цифр (табл. 43).

ТАБЛИЦА 43

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения рыб *Acanthocephalus anguillae*

Рыба	Салонъярви	Шотозеро	Вагатозеро	Миккельское	Сямозеро	Святозеро
<i>Leuciscus idus</i>	66.6 (1—189)	100 (1—19)	91 (1—24)	—	91.8 (1—72)	—
<i>Acerina cernua</i>	+ (1)	0	0	0	0	0
<i>Abramis brama</i>	0	13.3 (1)	0	6.6 (4)	63.3 (1—25)	0
<i>Leuciscus leuciscus</i>	0	13.3 (1—5)	7.1 (1)	—	40 (1—3)	—
<i>Esox lucius</i>	0	0	0	0	1.2 (1)	0
<i>Blicca bjoerkna</i>	—	—	—	—	+ (2)	—
<i>Lota lota</i>	0	0	0	0	6.6 (1—15)	0
<i>Perca fluviatilis</i>	0	0	0	0	0	20 (1—5)

Примечание. В Салонъярви был заражен 1 из 5 обследованных ершей; в Сямозере были заражены 2 обследованные густеры.

Одновременно *A. anguillae* обнаружен в данных озерах и в других видах рыб, при этом в Салонъярви, Шотозере и Вагатозере в незначительных количествах. Что же касается Сямозера, то здесь *A. anguillae* зарегистрирован, кроме язя, еще у 5 видов рыб, причем у леща и ельца отмечена высокая экстенсивность заражения, а у леща и налима — еще и сравнительно большая интенсивность заражения.

Acanthocephalus lucii (Müller, 1776).

Промежуточный хозяин, так же как и у предыдущего вида — водяной ослик (*Asellus aquaticus*). Однако в отличие от *A. anguillae* этот паразит встречался в кишечнике многих видов рыб во всех без исключения обследованных нами озерах, будучи всюду самым распространенным видом скребней (табл. 44). Наиболее широко представлен *A. lucii* в Сямозере,

ТАБЛИЦА 44

Экстенсивность (‰) и интенсивность (экз.) заражения рыб *Acanthocephalus lucii*

Рыба	Салонъярви	Шотозеро	Вагатозеро	Крошн-озеро	Миккельское	Сямозеро	Святозеро	Кончезеро	Пертозеро
<i>Esox lucii</i>	6.6 (2)	0	0	0	70 (1—9)	22.8 (1—8)	13.3 (1—8)	18.5 (1—32)	0
<i>Lota lota</i>	6.6 (1)	64 (1—5)	53.3 (1—79)	20 (1—4)	66.6 (1—265)	69.5 (1—614)	80 (1—85)	40 (1—30)	0
<i>Perca fluviatilis</i>	13.3 (11)	13.3 (2—3)	40 (2—9)	20 (2—13)	60 (1—33)	66 (1—32)	0	43.4 (1—38)	46.6 (1—48)
<i>Cottus gobio</i>	—	6.6 (1)	—	0	0	0	—	0	0
<i>Leuciscus idus</i>	0	0	9.1 (8)	—	—	41.4 (1—8)	—	—	—
<i>Abramis brama</i>	0	0	6.6 (1)	0	13.3 (1)	23.3 (1—40)	0	—	—
<i>Rutilus rutilus</i>	0	0	6.6 (1)	0	0	27 (1—5)	0	0	0
<i>Acerina cernua</i>	0	0	0	0	26.6 (1—2)	17 (1—4)	0	13.3 (2—3)	0
<i>Coregonus lavaretus lavaretoides n. schuensis</i>	—	0	0	—	—	7.7 (46)	—	—	—
<i>C. lavaretus pallasi n. exilis</i>	—	—	0	0	—	13.3 (1)	—	—	—
<i>Lucioperca lucioperca</i>	—	0	—	0	—	7.7 (2)	—	—	—

где он зафиксирован у 10 видов рыб, подчас при очень высокой интенсивности заражения (до 614 экз.). Затем следует Миккельское озеро, где заражено этим паразитом 6 видов рыб, также при высокой интенсивности заражения (до 265 экз.). Далее следуют Вагатозеро (5 видов рыб) и Кончезеро (4 вида). Слабее всего *A. lucii* представлен в Пертозере и Салонъярви. В первом он обнаружен только у окуня, правда в сравнительно большом числе. В Салонъярви же этот паразит найден в незначительном числе у щуки, 1 налима и 2 окуней. Наибольшая зараженность *A. lucii* наблюдалась, как правило, у налима (исключение Пертозеро и Салонъярви). Затем следует окунь (исключение Святозеро). В Миккельском озере высокая экстенсивность заражения отмечена у щуки.

По данным многих авторов (Комарова, 1950; Маркова, 1958; Малахова, 1961), жизненный цикл *A. lucii* имеет ясно выраженный сезонный характер. По данным Р. П. Малаховой (1961, 1964), наибольшая зараженность окуня наблюдается весной и в начале лета, наименьшая — зимой; наибольшая же зараженность налима — зимой и весной.

Класс ПИЯВКИ

Сем. PISCICOLIDAE Johnston, 1865

Piscicola geometra (Linné, 1761).

Единичные экземпляры этого паразита были обнаружены у 1 налима из Крошнозера, 1 леща из Миккельского озера, 1 ерша и 2 трехиглых колюшек из Пертозера и у 5 девятииглых колюшек из Кончезера. В действительности *P. geometra* почти наверняка встречается в каждом озере и может быть найдена у любого вида рыб. Только благодаря тому, что эти эктопаразиты легко покидают своего хозяина, мы — при нашей обычной методике вскрытия — часто не успеваем обнаружить их.

Cystobranchus mammilatus (Malm, 1863).

Специфичный паразит жаберной полости налима. Встретился у 3 из 7 обследованных налимов из Вагатозера (1—7 экз.), у 4 налимов из Сямозера (13.3%, 1—65 экз.) и у 1 налима из Кончезера (0.44%, 1 экз.). Все находки падают на весну.

Сем. GLOSSIPHONIDAE Vaillant, 1890

Hemiclepsis marginata (O. F. Müller, 1774).

Единственный экземпляр этого паразита был встречен на коже у бычка-подкаменщика из Сямозера.

Отряд ВЕСЛОНОГИЕ РАКИ

Сем. ERGASILIDAE Thorell, 1859

Ergasilus sieboldi Nordmann, 1832.

Самый распространенный паразитический рак в водоемах Карелии. Как видно из табл. 45, встречался на жабрах рыб самых разнообразных видов. Однако распределялся в разных водоемах неравномерно, так как весьма чувствителен к гидрологическому режиму водоема. В дистрофном водоеме Салонъярви он вообще отсутствовал. В Шотозере, где имеет место значительный приток гуминовых кислот и, кроме того, существует большая проточность, встретилось по 1 экз. у 3 видов рыб. В сильно проточном Вагатозере обнаружено всего 2 экз. *E. sieboldi* у 1 вида рыбы. Во всех других водоемах этот рак встречался в значительном числе у разных видов рыб. Особенно многочислен *E. sieboldi* в Крошнозере, Сямозере, Миккельском озере и Кончезере. Даже в пределах одного водоема этот паразит распределяется неравномерно. Ярким примером этому служит Сямозеро (Шульман и др., 1959; Шульман, 1961). Рыбы из центральной части озера сравнительно слабо заражены *E. sieboldi*. Еще меньше инвазированы рыбы из Куха-губы, куда из р. Судак поступает большое количество гуминовых кислот. В губах Лахтинской, Чуйнаволоксской, Курмойльской и Кишкойльской отмечена более высокая зараженность этим раком, что связано, по нашему мнению, с сильной эвтрофикацией данных участков водоема. Наибольшая зараженность наблюдалась в двух из этих губ — Лахтинской и особенно Курмойльской. В третьей губе — Кишкойльской — интенсивность заражения *E. sieboldi* относительно ниже, что связано с зарастанием этого участка водоема. Как известно (Gnadeberg, 1949), зарастание водоема высшей водной растительностью ухудшает условия для развития *E. sieboldi*.

В наибольшем числе этот рак встречается у щуки, наименее подвижной рыбы в условиях Карелии, подолгу подстерегающей добычу. На втором

Экстенсивность (‰) и интенсивность (экз.) заражения рыб *Ergasilus sieboldi*

Рыба	Шот-озеро	Вагат-озеро	Крошн-озеро	Миккель-ское	Сям-озеро	Свят-озеро	Конч-езеро	Перт-озеро
<i>Lota lota</i>	7.1 (1)	0	53.3 (1—328)	73.3 (1—24)	29.8 (2—38)	6.6 (1)	2.2 (2—10)	6.6 (1)
<i>Rutilus rutilus</i>	6.6 (1)	0	13.3 (1—5)	20 (1—13)	3.6 (2—4)	26.6 (1—2)	0	13.3 (2—5)
<i>Perca fluviatilis</i>	0	0	6.6 (3)	6.6 (1)	15.4 (1—4)	6.6 (6)	15.1 (1—5)	0
<i>Alburnus alburnus</i>	0	0	0	5.9 (2)	6.6 (1)	0	6.6 (1)	0
<i>Esox lucius</i>	6.6 (1)	0	100 (15—452)	80 (2—240)	85.2 (1—432)	86.6 (5—99)	79.9 (3—629)	92 (16—162)
<i>Acerina cernua</i>	0	0	66.6 (1—59)	66.6 (1—5)	2.7 (1)	73.3 (1—7)	33.3 (2—16)	40 (1—24)
<i>Coregonus lavaretus pal- lasi n. exilis</i>	—	0	0	—	7.7 (1)	—	—	—
<i>Leuciscus idus</i>	0	18.2 (2)	—	—	58.4 (1—14)	—	—	—
<i>Abramis brama</i>	0	0	0	0	5.0 (1)	0	—	—
<i>Lucioperca lucioperca</i>	0	—	92.1 (1—17)	—	0	—	—	—
<i>Coregonus lavaretus n. la- custris</i>	—	—	—	—	—	—	0	16.6 (1—2)
<i>Nemachilus barbatulus</i>	—	—	—	—	0	—	—	6.6 (1)
<i>Cottus gobio</i>	0	—	0	—	0	—	0	6.6 (1)

месте по зараженности стоит налим. Сравнительно сильная зараженность его *E. sieboldi* связана с малой активностью и залеганием на ямы летом. Несколько меньше заражен также залегающий на ямы ерш. По-видимому, пребывание в более глубоких местах наименее эутрофированных частей водоема несколько лимитирует зараженность этой малоподвижной рыбы. Остальные рыбы заражены, как правило, меньше. *E. sieboldi* встречается на рыбах в течение всего года. В конце весны и летом появляются особи с яйцевыми мешками, происходит развитие свободноживущих личиночных стадий этого паразита и усиленное заражение им рыб. К октябрю—ноябрю, по данным Р. П. Малаховой (1961, 1964), яйцевые мешки исчезают, после чего численность паразитов начинает понемногу снижаться.

***Ergasilus briani* Markewitsch, 1932.**

Этот вид значительно менее распространен в бассейне р. Шуи. Отсутствовал только в дистрофном водоеме Салонъярви и сильно проточном Вагатозере. В менее проточном и несколько дистрофированном Шотозере встретился только 1 экз. Во всех других озерах (табл. 46) *E. briani* отмечен на жабрах небольшого числа рыб, как правило, в незначительном количестве. Лишь изредка у плотвы из Сямозера и Кончезера интенсивность заражения достигала 20—22 экз. на 1 рыбу.

Т А Б Л И Ц А 46

Экстенсивность (‰) и интенсивность (экз.) заражения рыб *Ergasilus briani*

Рыба	Шот-озеро	Крошн-озеро	Миккель-ское	Сямозеро	Кончезеро	Пертозеро
<i>Leuciscus leuciscus</i>	6.6 (1)	—	—	0	—	—
<i>Rutilus rutilus</i>	0	6.6 (3)	0	5.4 (4—20)	15.1 (1—22)	0
<i>Alburnus alburnus</i>	0	6.6 (2)	11.8 (1—2)	6.6 (1)	0	0
<i>Abramis brama</i>	0	0	6.6 (4)	0	—	—
<i>Esox lucius</i>	0	0	0	0	0	8 (2)
<i>Acerina cernua</i>	0	0	0	0	0	13.3 (1—2)
<i>Perca fluviatilis</i>	0	0	0	0	0	13.3 (1)

Сем. CALIGIDAE Wilson, 1905

Caligus lacustris Steinstrup et Lutken, 1861.

Редкий в бассейне р. Шуи паразит. Он найден в жаберной полости у 2 щук из Сязозера (4 и 5 экз.).

Сем. LERNAEPODIDAE Milne-Edwards, 1840

Achtheres percarum Nordmann, 1832.

Этот специфичный паразит жаберной полости окуня и судака встречался во всех озерах, кроме Салонъярви. По неизвестным причинам отсутствовал у судака из Крошнозера. Экстенсивность инвазии рыб *A. percarum* обычно невелика и только в одном случае (судак из Сязозера) достигала 69.3%, а в двух случаях (судак и окунь из Шотозера) — 46.6 и 40%. Зараженность окуня *A. percarum* в обследованных водоемах была следующей: в Шотозере — 40% (1—4 экз.), Крошнозере — 33.3% (1—4 экз.), Вагатозере — 20% (9—22 экз.), Святозере — 20% (1—3 экз.), Сязозере — 13.2% (3—5 экз.), Миккельском озере — 13.3% (2—3 экз.), Кончезере — 9.8% (1—23 экз.), Пертозере — 6.6% (1 экз.).

По данным Р. П. Малаховой (1961, 1964), наибольшая зараженность окуня *A. percarum* отмечалась летом, наименьшая — зимой.

Achtheres extensus (Kessler, 1868).

Встретился всего 1 экз. этого рака на жабрах проходного сига, пойманного в Вагатозере. Вероятно, занесен сюда из Онежского озера.

Tracheliastes maculatus Kollar, 1836.

Редкий в бассейне р. Шуи паразит. Встретился на коже у 5 из 45 исследованных лещей из Крошнозера. Интенсивность заражения колебалась от 1 до 7 экз. на 1 рыбу, средняя — 3.6 экз.

Сем. ARGULIDAE Müller, 1785

Argulus foliaceus (Linné, 1758).

По 1 экз. этого паразита было встречено у налима из Миккельского озера и у щуки из Кончезера. По-видимому, в действительности заражение этим паразитом рыб в природе несколько более сильное, так как можно предполагать уход этих очень подвижных животных с тела рыб до начала их обследования.

Argulus coregoni Thorell, 1864.

1 экз. этого рака был обнаружен на теле щуки из Миккельского озера. Все сказанное об *A. foliaceus* относится и к данному виду.

Класс ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ

Unionidae gen. sp. larvae.

Личинки — гложидии пластинчатожаберных моллюсков из родов *Unio* и *Anodonta* встретились нам на жабрах рыб почти всех водоемов, кроме Салонъярви, Пертозера и Святозера (табл. 47). Если в Салонъярви это явление связано с полным отсутствием моллюсков в данном озере, то в Пертозере и Святозере, где свободноживущие двустворчатые моллюски встречаются, отсутствие находок гложидий на рыбах связано скорее с небольшим числом этих паразитов и с тем, что весной, когда гложидии встречаются в наибольшем числе, было обследовано сравнительно мало рыб. Именно поэтому гложидии были обнаружены в Пертозере другими авторами (Петрушевский и Быховская, 1935).

Экстенсивность (%) и интенсивность (экз.) заражения рыб глохидиями

Рыба	Сямозеро	Вагат-озеро	Шотозеро	Крошн-озеро	Миккель-ское	Конч-езеро
<i>Coregonus lavaretus lavaretoides</i> n. <i>schuensis</i> . . .	7.7 (16)	0	0	—	—	0
<i>C. lavaretus pallasi</i> n. <i>exilis</i> . .	13.3 (1)	—	—	—	—	—
<i>Esox lucius</i>	49.2 (1—39)	6.6 (1)	0	26.6 (2—81)	0	0
<i>Rutilus rutilus</i> .	7.2 (1)	0	0	0	13.3 (1)	0
<i>Leuciscus leuciscus</i>	6.6 (1)	0	0	—	—	—
<i>L. idus</i>	33.2 (1—22)	0	0	—	—	—
<i>Alburnus alburnus</i>	0	0	13.3 (1)	6.6 (1)	5.9 (2)	0
<i>Abramis brama</i>	1.7 (1)	0	6.6 (2)	0	0	—
<i>Lota lota</i>	82.5 (2—130)	86.6 (2—55)	42.6 (1—26)	53.3 (1—61)	86.6 (2—21)	0.88 (11—20)
<i>Perca fluviatilis</i>	55 (1—25)	0	6.6 (1)	60 (1—66)	6.6 (2)	0
<i>Acerina cernua</i>	0	0	6.6 (1)	46.6 (4—45)	6.6 (1)	0

Во всех озерах, кроме Пертозера, сильнее всего этим паразитом был заражен налим. Остальные рыбы в различных озерах заражены по-разному. Заслуживает упоминания слабая зараженность глохидиями рыб Кончезера и Пертозера, где отмечено незначительное распространение представителей рода *Unio* и *Anodonta*.

ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПАЗАРИТОВ РЫБ БАССЕЙНА РЕКИ ШУИ

В результате паразитологических исследований рыб бассейна р. Шуи нами обнаружено 156 видов паразитов. К этому списку следует добавить *Henneguya cutanea*, *Myxobolus karelicus*, найденных в свое время Г. К. Петрушевским и И. Е. Быховской (1935), но не обнаруженных нами. Однако и в этом случае данный список паразитов, несмотря на большое число обнаруженных видов, нельзя считать полным. Прежде всего он должен быть в будущем пополнен за счет кровепаразитов (жгутиконосцев и гемогрегариин). Далее подлежат обследованию носовые ямки рыб, которые, судя по новейшим данным, служат местом обитания для целого ряда паразитов, обычно до последнего времени не принимавшихся во внимание паразитологами. Наконец, некоторое количество видов добавится, если будут учтены представители родов *Apiosoma* и *Trichophrya* (сосущие инфузории), которые ранее считались безобидными комменсалами и поэтому как паразиты не учитывались. Нуждаются в пересмотре и триходины. Наконец, исследования последних лет показали, что дигенетический сосальщик *Diplostomum spathaceum* и моногенетический сосальщик *Diplozoon paradoxum* оказались сборными видами. Таким образом, уже сейчас возникла необходимость в дополнительных исследованиях. Последние хотя несколько и пополняют список паразитов, однако существенно не изменяют общей картины. Даже из нашего, сравнительно краткого, обзора паразитов рыб, а еще больше из целого ряда опубликованных статей видно, какую огромную роль играют в формировании паразитофауны рыб различные экологические факторы.

Первые попытки изучения зависимости паразитофауны рыб от различных экологических факторов были предприняты еще в конце XIX—начале XX в. школой Чокке (Zschokke, 1889, 1891, 1896; Heitz, 1920; Zandt, 1924, 1938, и др.). В дальнейшем это направление стало успешно развиваться в Советском Союзе. Эколого-паразитологические исследования, начатые В. А. Догелем и его учениками, достигли необычайно широкого размаха и охватили почти все основные водоемы громадной территории Советского Союза. Было подробно изучено влияние на паразитофауну рыб самых разнообразных экологических факторов. Основные итоги этих исследований изложены в книге В. А. Догеля «Общая паразитология» и сборнике «Основные проблемы паразитологии рыб». Однако и после издания этих книг производились исследования, направленные на уточнение и углубленное изучение ряда экологических проблем в области паразитологии. В настоящее время в этом направлении плодотворно работают представители и других паразитологических школ Советского Союза.

Очень интересные исследования проводятся в Польше школой профессора Вишневого, которая сочетает экологическое направление с традициями школы известного польского исследователя Яницкого, внесшего огромный вклад в изучение жизненных циклов паразитов. Большой интерес к экологической паразитологии рыб проявляется в настоящее время

в Чехословакии и других социалистических странах, а также в США (Noble E. a. G. Noble, 1964, 1971) и Англии.

Богатая озерами и расположенная вблизи от крупного научного центра — Ленинграда, Карелия с первых же дней создания советской эколого-паразитологической школы стала объектом больших и планомерных исследований паразитов рыб. Именно здесь был обнаружен ряд интересных закономерностей. Эти исследования не прекращались и продолжают в настоящее время. Исследования паразитов рыб, проведенные после 1950 г., позволили собрать большой дополнительный материал и уточнить ряд вопросов. В настоящей работе мы попытаемся подвести итог этим исследованиям.

Изложение и рассмотрение зависимости паразитофауны рыб от различных внешних условий часто сильно затруднено тем, что эти условия иногда складываются из нескольких, подчас различных по своему характеру экологических факторов. Это приходится учитывать почти в каждом случае при рассмотрении зависимости паразитофауны от тех или иных условий внешней среды. Другой трудностью является двойственный характер среды обитания паразитов: хозяин (среда обитания 1-го порядка) и окружающая хозяина среда (среда обитания 2-го порядка). Это обстоятельство еще больше осложняет рассмотрение и классификацию экологических факторов, воздействующих на паразитофауну.

Анализируя влияние различных экологических факторов на паразитофауну рыб, мы решили использовать принципы классификации этих экологических факторов, предложенные А. С. Мончадским (1958, 1961, 1962). Это тем более оправдано, что позволяет не только упорядочить последовательность описания этих факторов, но и выяснить характер и степень влияния их на паразитофауну рыб.

Исходя из того, что экологические факторы должны рассматриваться биологами «не в отрыве от конкретных организмов, а в специфике их взаимоотношений с ними», А. С. Мончадский предлагает классификацию экологических факторов, учитывающую особенности и типы приспособительных реакций организмов на их воздействия, а также глубину и степень совершенства этих реакций. Последнее обстоятельство, по его мнению, имеет большое значение, так как глубина и степень совершенства ответных приспособительных реакций организма в значительной степени зависит от давности воздействия этих факторов, т. е. от времени, в течение которого они оказывали влияние на данный вид. В соответствии с этим он предлагает различать две главные группы экологических факторов: А — факторы, изменения которых имеют регулярный закономерно-периодический характер, и Б — факторы, изменяющиеся без закономерной периодичности. Первая группа — более древняя, длительно воздействующая. К этим факторам главным образом и идет приспособление организма. Однако и они по характеру своего воздействия, равно как и ответным реакциям на них организма, разнородны и распадаются на две группы.

1. Первично-периодические факторы, изменения которых — прямое и непосредственное следствие различных постоянных процессов (движение Земли вокруг Солнца, вокруг своей оси и так далее). Приспособления к этим факторам наиболее древние. Поэтому они достигли наибольшей глубины и совершенства, как правило, не имеют видовой специфичности и влияют в основном на ареал вида и основные особенности его жизненного и годичного циклов.

2. Вторично-периодические факторы — следствие изменений первично-периодических. В зависимости от большей или меньшей связи с первично-периодическими факторами (сезонными, суточными и др.) их периодичность выражена в большей или меньшей степени. Их воздействия на организм менее древние, в связи с чем ответные приспособительные реакции

организма имеют меньшую глубину и совершенство. В связи с большим разнообразием вторично-периодических факторов, а также с относительной филогенетической молодостью адаптаций к ним организма эти факторы в основном влияют не на ареал вида, а на колебание численности его популяций в пределах этого ареала.

Так как воздействие закономерно изменяющихся периодических факторов (особенно первично-периодических) вызывает новые приспособительные изменения организма и способствует накоплению их, то они в основном и определяют направление процесса видообразования.

Что же касается факторов, изменяющихся без закономерной периодичности, то вследствие их нерегулярного воздействия приспособительная реакция организма к ним отличается еще меньшей глубиной и не имеет видовой специфичности. В связи с этим они в основном могут влиять только на колебания численности отдельных видов внутри их ареала, иногда настолько сильно, что могут на определенных участках совсем исключить возможность существования вида. В этом случае происходит не приспособление организма к воздействию этих нерегулярных факторов, а отсеивание менее приспособленных.

Анализируя зависимость паразитофауны рыб Карелии от самых разнообразных условий внешней среды, мы обнаружили, что подавляющее большинство факторов, влияющих на формирование паразитофауны каждого вида рыбы, относится к закономерно-периодически повторяющимся факторам. При этом из первично-периодических факторов пока улавливается только сезонная периодичность. Подавляющая же часть факторов относится к вторично-периодическим, в большей или меньшей степени связанным с первично-периодическими. Поэтому при анализе зависимости паразитофауны рыб от условий внешней среды мы будем располагать их в порядке убывающей силы связи с первично-периодическими факторами.

ЗАВИСИМОСТЬ ПАРАЗИТОФАУНЫ РЫБ ОТ СЕЗОНА

Эта зависимость, как показывает само название, носит наиболее ярко выраженный закономерно-изменяющийся периодический характер. В той или иной степени она воздействует на всех без исключения паразитов, определяя как возможность существования в данных широтах, так и численность в те или иные сезоны. Воздействие сезонных изменений на паразитофауну двоякое и состоит из двух групп факторов, что отражает двойственный характер среды обитания паразитов. Первая группа факторов относится к первично-периодическим. Они связаны с сезонными изменениями солнечной радиации, соответственно вызывающими изменения температуры, света и других условий, и непосредственно воздействуют на паразита, определяя возможность существования его и хозяев в пределах определенной климатической области, а также обуславливают определенный жизненный цикл, приуроченный к сезонным изменениям внешней среды.

Таким образом, именно эти факторы определяют ареал паразита, ибо отсутствие приспособленности к ним на любом этапе исключает возможность существования паразита в данных климатических условиях.

В то же время зараженность рыбы паразитом в пределах его ареала, равно как и степень этой зараженности, в значительной мере зависит от сезонных изменений образа жизни самой рыбы: от активности рыбы в то или иное время, характера питания, времени нереста, выклева и т. п. Такие факторы, будучи вторично-периодическими, соответственно влияют не на ареал паразита, а на его распространение внутри ареала, приуроченность в определенные сезоны к тому или иному хозяину и на его численность. Р. П. Малахова (1959, 1961, 1963, 1964) провела подробное изучение сезонных изменений паразитофауны 4 видов рыб (щука, окунь, налим

и плотва) в Кончезере. Наблюдения велись в течение двух лет, чтобы, с одной стороны, исключить элемент случайности, а с другой — сравнить зараженность рыб, равно как и сезонные изменения этой зараженности двух следующих друг за другом лет.

Мы уже говорили, что почти все паразиты в той или иной степени находятся в зависимости от сезонных изменений окружающих их условий.

Особенно четко это проявляется у моногенетических сосальщиков. Как известно, представители рода *Dactylogyrus* имеют совершенно четко выраженные сезонные изменения численности. В течение года у них сменяется несколько генераций. Кладка яиц происходит в течение всей жизни червей, но с неодинаковой интенсивностью — при более высокой температуре и высоком содержании кислорода она заметно интенсивнее. Однако развитие яиц не может происходить при более низких — зимних — температурах. Поэтому в условиях Карелии размножение моногенетических сосальщиков начинается весной и происходит в течение всего летнего периода. Благодаря этому численность паразитов в начальный период прогревания воды резко возрастает. К концу лета и к осени снижается и темп размножения, и скорость развития. К зиме наступает период депрессии, во время которого резко снижается число дактилогирозов на жабрах, благодаря чему к весне остаются лишь единичные экземпляры сохранившихся паразитов. В зимнее же время полностью прекращается развитие яиц. Весной появляется новое поколение, сперва особи, вылупившиеся из зимовавших яиц, затем — из яиц, развившихся в сохранившихся особях, и, наконец, по прошествии более длительного времени, из яиц, развившихся в новых поколениях.

У разных видов моногенетических сосальщиков этот цикл в зависимости от их большей или меньшей теплолюбивости и холодоустойчивости будет отличаться некоторыми деталями.

У плотвы из Кончезера (Малахова, 1961, 1964) численность моногенетических сосальщиков осенью настолько упала, что не было обнаружено ни одного паразита, даже при исследовании 90 экз. рыб. Зимой зараженность рыб также была на очень низком уровне. Все виды, кроме *D. crucifer*, отсутствовали. Последний встретился у 7 из 90 исследованных рыб, что составляет всего 7.8%; только в одном случае интенсивность заражения достигала 23 экз. на 1 рыбу, во всех других случаях средняя интенсивность заражения равнялась 6 экз. Весной зараженность резко увеличилась. Экстенсивность заражения *D. crucifer* достигала 51% при интенсивности заражения 1—54 экз. на 1 рыбу и средней интенсивности — 11 экз. Появляются еще два вида дактилогирозов: *D. sphyrna* и *D. nanus*, причем зараженность последним уже достаточно высока — 30% при интенсивности 1—12 экз. на 1 рыбу. Наконец, в летний период зараженность плотвы *D. crucifer* и *D. nanus* почти не меняется (56.6 и 27.8%), зато резко возрастает зараженность *D. sphyrna* (с 8.9 до 22.2%) и появляется *D. parvus*. Как видно из графика (рис. 2), зараженность *D. crucifer* и *D. nanus*

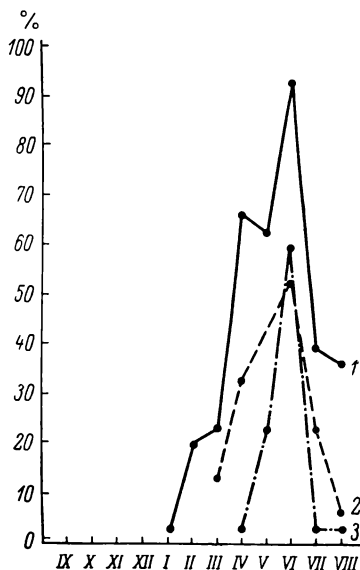


Рис. 2. Изменение зараженности плотвы моногенетическими сосальщиками в течение года.

1 — *Dactylogyrus crucifer*; 2 — *D. nanus*; 3 — *D. sphyrna*. По оси абсцисс — месяцы; по оси ординат — зараженность, %.

достигает высокой цифры уже в апреле. Наиболее высока зараженность всеми видами *Dactylogyrus* в июне. В июле она резко падает и к осени сходит на нет.

Почти такой же характер носят сезонные изменения зараженности дактилогирусами леща из Крошнозера (Шульман, 1961). Здесь в декабре только 3 из 15 исследованных экземпляров леща были заражены этими паразитами; интенсивность заражения колебалась от 1 до 8 экз. на 1 рыбу при средней интенсивности 3 экз. В апреле были заражены 14 из 15 исследованных рыб при интенсивности заражения 14—112 экз. (средняя 49 экз. на 1 рыбу). Такая же экстенсивность заражения сохранялась в течение всего лета. Правда, в августе интенсивность заражения заметно понизилась, что отразилось на средней интенсивности заражения (средняя интенсивность заражения 15 рыб, вскрытых за период май—август, равнялась 17.2 экз.).

Интересно отметить, что в условиях северной Карелии (озера системы Куйто) нарастание численности дактилогирусов плотвы запаздывает по сравнению с бассейном р. Шуи на 1 (*Dactylogyrus crucifer*) или 2 месяца (*D. nanus*) (Румянцев, 1966в).

С другой стороны, Т. И. Комарова (1964) наибольшую численность *D. crucifer* у плотвы из Днепра в окрестностях Херсона отмечает в апреле. Таким образом, мы видим, что нарастание численности дактилогирусов по направлению с юга на север сдвигается на все более поздние сроки.

Однако широтный фактор не всегда бывает тесно связан с температурой. Так, например, В. В. Кашковский (1966а) отмечает, что в Ириклинском водохранилище (южный Урал) наибольший подъем численности *D. crucifer* падает на июнь; это совпадает с данными для южной Карелии. Столь поздние для южных широт сроки связаны с тем, что Ириклинское водохранилище — водоем горного типа с более суровым термическим режимом.

Однако в сезонных изменениях численности представителей рода *Dactylogyrus* не все еще ясно. Если связь возрастания численности дактилогирусов с повышением температуры не вызывает сомнений и доказана экспериментально (Мусселиус, Пташук, 1969; Куперман и Р. Шульман, 1972), то пока еще остается необъясненным факт заметного снижения численности дактилогирусов, наступающего обычно сразу вслед за ее повышением. Наиболее четко такое понижение численности в летний период у *D. caucasicus* наблюдала Н. Д. Шаова (1969). Это явление она связывала с оптимальной температурой, которая для исследуемого ею паразита находится в пределах от 14 до 18°. Поскольку в летний и зимний периоды температура бывает выше или ниже оптимальной, максимум численности *D. caucasicus* падает только на весну (апрель) и осень (октябрь). В наших условиях падение численности дактилогирусов в летний период нельзя связывать с температурой, ибо здесь не наблюдается столь резких различий между июнем, июлем и августом. Несомненно, что в данном случае действуют какие-то другие факторы. Как указывает В. Л. Владимиров (1971), сильная зараженность моногенетическими сосальщиками вызывает ответную иммунологическую реакцию со стороны организма рыбы. Эта реакция, продолжающаяся до 2 месяцев, во-первых, ухудшает условия существования паразитов, во-вторых, препятствует новому заражению. По данным В. А. Мусселиус и С. В. Пташук (1970), при экспериментальном заражении толстолобика моногенетическим сосальщиком *D. lamellatus* при оптимальной температуре сперва наблюдается резкое повышение численности дактилогирусов, а затем столь же резкое ее уменьшение. В этот же период экспериментальное заражение новой партии толстолобиков, свободных от дактилогирусов, вызывает столь же высокое, как и в предыдущем случае, повышение инвазированности с последующим падением и т. д.

Такое явление нельзя не связать с ответной реакцией организма на сильную инвазию паразитами.

Возможно, что в условиях карельских водоемов ответная иммунологическая реакция тоже играет какую-то роль. Но исходя из того, что интенсивность заражения дактилогирисами сравнительно редко достигает высокой цифры, значение этого фактора нельзя считать решающим. По-видимому, здесь большую роль играет общее увеличение сопротивляемости организма рыбы при повышении температуры.

Примерно тот же характер носят сезонные изменения зараженности рыб представителями родов *Tetraonchus* и *Ancyrocephalus*. По данным Р. П. Малаховой (1961, 1964), в Кончезере осенью *T. monenteron* встретился у 28% исследованных щук, интенсивность заражения была еще достаточно высока (1—54 экз., средн. 11.2 экз. на 1 рыбу). Зимой у 22 исследованных щук был встречен только 1 экз. этого паразита (4.5%). Весной экстенсивность заражения возрастает до 66.3%, при интенсивности 1—12 экз. и средней — 21.9 экз. на 1 рыбу; летом — до 93.3%, при интенсивности 1—387 экз. и средней — 24.9 экз. на 1 рыбу. Наибольшая зараженность отмечена в июне (97%). К сожалению, *Ancyrocephalus percae* на окуне из Кончезера встречался редко, однако характерно, что все случаи находок падают на весенне-летний период.

Иной характер носят сезонные изменения зараженности рыб моногенетическим сосальщиком из рода *Diplozoon*, имеющим, по-видимому, годичный жизненный цикл. Весной у взрослых парных особей *D. paradoxum*, проживших всю зиму на жабрах рыб, начинается быстрое развитие и образование яиц, откладка их и выход молодых личинок. Последние примерно к маю заражают рыбу, в июне одиночные особи сходятся попарно и затем к сентябрю развиваются во взрослую особь, достигающую половой зрелости к весне будущего года. Провести наблюдения над *D. homoion* с плотвы из Кончезера не удалось из-за очень слабой зараженности рыбы этим паразитом (экстенсивность заражения не превышала 7.8%, интенсивность — 2 экз. на 1 рыбу).

Более четкую картину зараженности *D. paradoxum* в разные сезоны удалось наблюдать у леща из Крошнозера. Здесь она держалась в течение всего года примерно на одном и том же уровне: в декабре 1953 г. — 53.3% (интенсивность заражения 1—2 экз. на 1 рыбу); в апреле 1954 г. — 46.6% (1—3 экз.); в мае—августе 1954 г. — 40% (2—12 экз.). Летом наблюдалось некоторое повышение интенсивности заражения, видимо, за счет появления молодых форм, в то время как особи старой генерации еще не все отмерли.

Хорошо выраженный годичный цикл имеет целый ряд дигенетических сосальщиков. Первое заражение рыб *Sphaerostoma globiporum*, по данным Р. П. Малаховой (1961, 1963, 1964), происходит в сентябре (табл. 48). В дальнейшем зараженность начинает с каждым месяцем увеличиваться, достигая высокой цифры в феврале, после чего она примерно до мая держится на одном и том же уровне и даже несколько повышается. Интересно отметить, что вне зависимости от сроков попадания в кишечник рыб все сосальщики становятся половозрелыми примерно к одному и тому же времени — к маю—июню. Очевидно, в более холодное зимнее время созревание *S. globiporum* задерживается до потепления. В июне начинается откладывание яиц, отмирание и выход из кишечника рыбы сосальщиков старого поколения. В июле и августе паразиты исчезают из кишечника рыбы. В это время вылупившиеся из яиц сосальщики нового поколения проходят свой жизненный цикл в промежуточных хозяевах. В сентябре начинается заражение рыб новым поколением *S. globiporum*.

Аналогичный цикл имеет *Azygia lucii*. Заражение рыб этим паразитом происходит в осенне-зимний период. Однако задержки развития паразита

Зараженность плотвы *Sphaerostoma globiporum*
по месяцам

Месяц	Экстенсивность заражения, % ($M \pm m$)	Интенсивность заражения, экз.	
		средн.	мин.—макс.
Август	—	—	—
Сентябрь	6.7 ± 4.6	3	1—5
Октябрь	20 ± 7.3	5.7	1—36
Ноябрь	23.3 ± 7.7	19	1—51
Декабрь	26.6 ± 8.1	16.13	1—49
Январь	56.7 ± 9.05	24	1—150
Февраль	66.6 ± 8.6	18.6	1—129
Март	60 ± 8.95	24	1—93
Апрель	66.6 ± 8.6	45.7	2—178
Май	43.3 ± 9.05	87.5	1—431
Июнь	40 ± 8.95	34.1	1—228
Июль	—	—	—

Примечание. Ежемесячно обследовались 30 рыб.

в зимний период, очевидно, не происходит, в связи с чем весной можно встретить и крупных половозрелых, и мелких неполовозрелых особей. По этой же причине мы и не находим такой четкой картины изменения зараженности щуки этим паразитом в различные сезоны. Несомненно четко выраженный годичный цикл имеется у ленточного червя *Eubothrium rugosum* и круглых червей *Comphoronema oschmarini* и *Cottocomphoronema problematica*. Первые 2 вида встречаются у налима только зимой и весной, а летом исчезают. *C. problematica* в массовых количествах встречается зимой и особенно весной; единичные половозрелые экземпляры можно встретить в начале лета, единичные молодые экземпляры — осенью.

Годичный цикл удается проследить в Карелии также и у скребня *Acanthocephalus lucii*, развитие которого в конце лета и осенью протекает в промежуточном хозяине. С осени же обычно начинается заражение рыб этим скребнем. Созревание паразита происходит к лету следующего года. Однако из-за разных сроков этого созревания полного исчезновения скребней из кишечника рыбы в летние месяцы не происходит: в то время как часть половозрелых особей еще остается в кишечнике рыбы, уже появляются молодые особи нового поколения.

Несколько сложнее обстоит дело с дигенетическим сосальщиком *Bunodera luciopercae*. Большинство авторов (Ляйман, 1940; Бауер и Андросова, 1941; Комарова, 1941; Коваль, 1955; Маркова, 1958; Изюмова, 1960) считает, что у этого паразита одногодичный жизненный цикл. В пользу этого предположения, по их мнению, свидетельствует очень четкая картина изменения зараженности рыб этим паразитом в различные сезоны: исчезновение половозрелых форм из кишечника рыб в конце мая—начале июня, появление форм нового поколения в августе—сентябре и т. д. Примерно такую же картину наблюдала Р. П. Малахова (1961, 1963, 1964) на Кончезере (табл. 49). Здесь, правда, исчезновение паразитов из кишечника рыб падало на июль (т. е. произошло на месяц позже) и при этом было неполным (единичные экземпляры встречались еще в начале месяца). Однако и Р. П. Малахова и Е. Н. Фролова (1958), исследовавшая сезонные изменения зараженности моллюсков *Pisidium* церкарией *B. luciopercae*, держатся другого мнения. Действительно, откладка яиц половозрелыми *B. luciopercae* происходит в конце июня, после чего в июле начинается развитие новых поколений в промежуточных хозяевах.

Уже в августе начинается массовое заражение рыб. Естественно, что одного (а в ряде случаев меньше) месяца не достаточно для прохождения жизненного цикла сразу в двух промежуточных хозяевах. Действительно, Е. Н. Фролова наблюдала заражение моллюсков молодыми формами *B. luciopercae* только в июле. К августу спорозисты еще не достигали полного развития. Они же были обнаружены в *Pisidium* зимой. Все это заставляет предполагать, что *B. luciopercae*, по крайней мере в условиях Карелии, имеет не годичный, а двухгодичный цикл. Летом и осенью происходит заражение моллюсков, в них *Bunodera* паразитирует до весны следующего года, после чего церкарии внедряются во второго промежуточного хозяина. В начале августа начинается заражение рыбы, в кишечниках которой паразит живет до июня следующего года.

Т А Б Л И Ц А 49

Зараженность окуня *Bunodera luciopercae* по месяцам

Месяц	Экстенсивность заражения, % ($M \pm m$)	Интенсивность заражения, экз.	
		средн.	мин.—макс.
Август	40 ± 8.95	21.8	1—98
Сентябрь	46.6 ± 9.1	25.4	1—152
Октябрь	63.3 ± 8.8	10.5	1—72
Ноябрь	43.3 ± 9.05	27.1	4—108
Декабрь	60 ± 9.8	76.6	1—91
Январь	77.3 ± 8.95	47.3	1—96
Февраль	68.2 ± 9.96	34.1	1—212
Март	86.6 ± 6.2	47.7	1—191
Апрель	76.6 ± 7.75	91.2	3—242
Май	56.7 ± 9.05	13.4	1—63
Июнь	36.6 ± 8.82	57.3	2—272
Июль	13.3 ± 6.2	3.8	2—7

Примечание. В декабре было вскрыто 25 рыб, в январе и феврале — 22 рыбы, в каждом из остальных месяцев — 30 рыб.

По-видимому, такой же характер имеет жизненный цикл ленточного червя *Triaenophorus nodulosus*. По данным Л. Шойринга (Scheuring, 1930), Т. Г. Марковой (1958), Н. А. Изюмовой (1960), Р. П. Малаховой (1961) и Б. И. Купермана (1973), заражение щуки этим паразитом начинается в августе. Созревание этих червей происходит к весне, хотя даже весной можно встретить в кишечнике щуки и молодых червей. Все вышеперечисленные авторы считают на этом основании, что *T. nodulosus* имеет одногодичный цикл. Однако трудно себе представить, чтобы паразит за короткий промежуток с мая по июнь успел пройти разные фазы своего развития и в первом и во втором промежуточных хозяевах. Более вероятным нам кажется, что в течение летнего времени паразит пребывает в первом промежуточном хозяине. Далее он попадает во второго промежуточного хозяина — в рыбу, где может пробыть большой промежуток времени. В связи с этим молодые стадии могут встретиться даже весной и в начале лета. Попав в окончательного хозяина — щуку, *T. nodulosus* за несколько месяцев (не менее 6) достигает половой зрелости. В зависимости от того, сколько времени паразит пробыл во втором промежуточном хозяине, жизненный цикл его может быть одногодичным, что, вероятно, в Карелии случается реже, или двухгодичным. В пользу этого предположения говорит тот факт, что в Кончезере зараженность рыб (налим, окунь) плероцеркоидами *T. nodulosus* все время держится на одном и том же высоком уровне. Это создает возможность для заражения щуки в любое время года.

Все же паразитирование *T. nodulosus* в кишечнике щук весной и летом затруднено, о чем свидетельствует работа Б. И. Купермана и Р. Е. Шульман (1972). Экспериментальное повышение температуры воды в аквариумах вызывает массовое отторжение паразитов из кишечника щуки, независимо от степени зрелости этих цестод.

Ясно выраженную зависимость от сезонных явлений имеет и большинство паразитических простейших. Так, инфузории из рода *Trichodina* зимой на рыбах обычно отсутствуют. Наиболее массовое заражение ими наблюдалось нами весной и в начале лета. К концу лета и к осени зараженность ими рыб постепенно падает. Таким образом, их массовое размножение падает только на определенные периоды.

Предполагалось, что целый ряд полостных миксоспоридий — *Chloromyxum fluviatile*, *Ch. esocinum*, *Ch. dubium*, *Myxidium macrocapsulare*, *Zschokkella nova*, *Myxobolus obesus*, *Sphaerospora cristata*, *Myxidium lieberkühni* — имеет, по-видимому, одногодичный жизненный цикл. Мы пока еще не можем точно указать время заражения этими паразитами, так как не знаем, какой промежуток времени проходит между моментом попадания споры в кишечник рыбы и появлением вегетативных стадий в инвазированном органе, однако спорообразование у этих паразитов происходит в строго определенные сроки — весной и в начале лета, и только у *Myxidium lieberkühni* затягивается иногда до конца лета. Исследования молодежи заставляют несколько изменить представление о жизненном циклах полостных миксоспоридий. Известно, что у молодежи плотвы из оз. Селигер уже в 2-недельном возрасте отмечаются плазмодии *Chloromyxum fluviatile*, к концу 2-й недели появляются споры, несколько позже, в возрасте 30—40 дней, обнаруживаются паразиты мочевого пузыря *Myxobilatus legeri* (Кулемина, 1969).

Примерно такие же сведения сообщает О. Н. Юнчис (1971). Новое заражение молодежи этим паразитом происходит, по данным того же автора, в конце лета и осенью. Следовательно, заражение молодежи этими миксоспоридиями возможно в любое время года. Взрослые же рыбы могут заразиться только один раз в году, когда они приходят на нерестилища, где, по мнению О. Н. Юнчиса, сохраняются споры с предыдущего года. Если принять предположение О. Н. Юнчиса о том, что споры этих паразитов становятся инвазионными только на следующий год после попадания в воду, то жизненный цикл этих миксоспоридий следует признать одногодичным. При этом возможность заражения у взрослых рыб ограничивается только одним сезоном — весной или началом лета.

Что касается других миксоспоридий, то зараженность ими в течение года изменяется сравнительно слабо. Возможно, что их жизненный цикл короче года, в связи с чем рыба имеет возможность заразиться данными миксоспоридиями в разные сезоны. В этом случае большая или меньшая инвазированность рыбы в разные сезоны будет зависеть от сезонных изменений ее биологии, увеличивающих или уменьшающих возможность заражения миксоспоридиями.

Большая зависимость жизненного цикла от сезона имеет место и у паразитических ракообразных. Как известно, массовое развитие из науплиальных стадий, как и всех копепод, падает на весенне-летние месяцы. Яйцевые мешки появляются только весной (апрель—май). В течение лета происходит развитие нового поколения паразитических раков и поселение их на рыбу. Осенью, с наступлением холодов, яйцевые мешки исчезают. По данным М. Н. Горбуновой (1936), равно как и по нашим данным, в середине июля наблюдается исчезновение яйцевых мешков, что стоит в связи с процессом массовой откладки яиц. У представителей новой генерации, инвазирующих рыб осенью, яйцевые мешки появляются только весной следующего года.

Что касается пиявок, то они в озерах Карелии встречаются преимущественно зимой и весной (Петрушевский и Быховская, 1935; Петрушевский, 1940 и наши наблюдения).

По данным тех же авторов, заражение рыб глохидиями двустворчатых моллюсков происходит весной. Летом и в начале осени обнаружены единичные особи. Поздней осенью и зимой они вообще отсутствуют, так как моллюски в это время не размножаются. По-видимому, нам чаще встречались представители рода *Anodonta*, размножение которых происходит весной.

Этими примерами не исчерпываются факты влияния сезонных изменений условий на жизненные циклы паразитов. Однако иногда не было возможности проследить их: в одних случаях из-за слабой инвазии, в других же — из-за большой продолжительности какой-нибудь фазы развития паразита (метацеркарий или плероцеркоидов), которая может нивелировать зараженность рыб в разные сезоны. Так, плероцеркоиды широкого лентеца встречаются у щуки и налима в течение всего года. По данным же М. Е. Морозовой (1955), развитие корацидиев из яиц при низких температурах не происходит. Следовательно, заражение первых промежуточных хозяев (раков из родов *Diatomus* и *Cyclops*), равно как и заражение рыб (планктофагов) — вторых промежуточных хозяев — зимой не имеет места. В то же время заражение резервуарных хозяев — хищных рыб (налима, щуки, возможно окуня) — может происходить при поедании зараженных рыб в любой сезон, в том числе и зимой.

То же самое происходит, по всей вероятности, и со многими ленточными и круглыми червями, промежуточными хозяевами которых служат планктонные веслоногие раки, а также с дигенетическими сосальщиками, паразитирующими на рыбах в стадии метацеркарий.

Ленточные черви из сем. *Ligulidae* (*Ligula* и *Schistocephalus*) имеют многолетний жизненный цикл.

Заслуживает упоминания еще весьма интересный момент. В разных климатических зонах имеет место сдвиг отдельных этапов жизненного цикла на более ранние или поздние сроки. Мы уже отмечали сдвиги нарастания зараженности рыб дактилогирисами на более ранние или поздние сроки в зависимости от климата. То же самое наблюдается и в отношении других паразитов. Так, на юге полное созревание, вымет яиц и исчезновение *Bunodera luciopercae* из кишечника рыб наступают в мае — начале июня, в Карелии — в начале июля, а в низовьях Енисея — к концу июля (Комарова, 1941; Бауер и Андросова, 1948).

Сдвиги на более поздние сроки в различных водоемах Сибири, по сравнению с Карелией, наблюдаются и в отношении *Triaenophorus*. Если исчезновение половозрелых червей из кишечника щуки в Кончезере происходит весной (май), то в р. Енисее оно наблюдается летом — в июне, в р. Лене — в июле, а в р. Пенжине — осенью (сентябрь) (Коновалов, 1971; Куперман, 1973). По-видимому, такое явление имеет значительно более широкое распространение среди паразитов. Об этом свидетельствуют, например, данные В. В. Кашковского (1966а) и Н. Д. Шаовой (1969) о *Muxobolus obesus* и *M. elegans*.

Пока, к сожалению, это явление среди паразитов рыб еще плохо прослежено.

Почти все вышеразобранные случаи — примеры прямого непосредственного влияния сезонных изменений природных условий на паразита: они обуславливают жизненный цикл паразита и возможность его существования в данной местности, иными словами, определяют его ареал. Поэтому их следует причислить к первично-периодическим экологическим факторам. Являясь наиболее древними по сроку воздействия их на организм паразита, они соответственно вызвали и наиболее глубокую адаптацию — выработку определенного жизненного цикла. Такие циклы отличаются

известным разнообразием: одногодичные, двухгодичные, многократно повторяющиеся в течение года с остановкой в развитии в зимний период или без нее и т. п. Каждый тип цикла не присущ только какому-нибудь определенному виду, роду или даже более крупным таксономическим единицам, вплоть до типа. Например, одногодичный цикл имеют дигенетические сосальщики (*Sphaerostoma globiporum*, *Azygia lucii*, *Allocreadium isoporum*, *Bunodera luciopercae* и др.), моногенетические сосальщики (*Diplozoon paradoxum*), ленточные черви (*Eubothrium rugosum* и др.), круглые черви (*Cottocomephoronema problematica*, *Comephoronema oschmarini* и др.), скребни (*Acanthocephalus lucii*, *Neoechinorhynchus rutili*), миксоспоридии (*Myxobolus obesus*). Такую же картину можно наблюдать, рассматривая другие типы циклов. Таким образом, реакция паразита на прямое воздействие сезонных изменений природных условий не имеет видовой или какой-либо иной специфичности.

Воздействие сезонных изменений климата на паразитов рыб, равно как и на всю паразитофауну в целом, может быть не только прямым, но и опосредованным. Зараженность рыбы, как и степень этой зараженности, может зависеть также от сезонных изменений биологии рыб. В первую очередь инвазированность рыбы паразитами зависит от ее сезонной активности. Налим наиболее активен зимой и весной, летом он не активен и, как указывает Р. П. Малахова (1961, 1964), именно летом он наименее заражен всеми видами эндопаразитов. Самое сильное заражение имеет место зимой и весной.

Окунь и плотва питаются в течение всего года, в связи с чем на протяжении всех сезонов они заражены кишечными паразитами.

Щука проявляет активность в течение всего года, но во время нереста и смены зубов она почти не питается. По-видимому, с этим связано заметное уменьшение интенсивности инвазии ее эндопаразитами в летние месяцы.

Кроме прямой зависимости от сезонной активности хозяина, может иметь место и другое явление — смена состава пицци в различные сезоны. Щука Кончезера сильнее всего заражена ленточным червем *Triaenophorus nodulosus* и круглыми червями *Rhaphidascaris acus* и *Cottocomephoronema problematica* в весенние месяцы, так как именно в это время она усиленно питается плотвой и налимом, от которых может получить данных паразитов (*T. nodulosus* и *C. problematica* — от налима, *Rh. acus* — от плотвы). Максимальная зараженность налима скребнями *Acanthocephalus lucii* зимой, а окуня летом — отражение того, что эти рыбы соответственно в разные сезоны усиленно питаются промежуточными хозяевами *A. lucii* — водяными осликами; с другой стороны, щука, вероятно, зимой особенно много съедает рыб, зараженных *A. lucii*, и получает от них именно в этот период наибольшее число данных скребней. Поедая в больших количествах плотву весной, щука может получить от нее и совершенно несвойственного ей паразита — *Sphaerostoma globiporum*, который, однако, не может долго находиться в ее кишечнике.

Таким образом, и вторично-периодические сезонные экологические факторы могут существенным образом влиять на паразитов и паразитофауну рыбы в целом. Они в основном регулируют численность этих паразитов и распределение их внутри своего ареала как среди хозяев, так и в отдельных водоемах, где какие-нибудь конкретные специфические условия могут даже исключить возможность существования данного вида паразитов. Здесь степень воздействия этих условий на паразита зависит от приуроченности его к определенному кругу хозяев, от биологии самого хозяина, от степени зависимости паразита от биологии хозяина и, наконец, от наличия или отсутствия пищевых связей между его промежуточными и окончательными хозяевами. Эти факторы у каждого вида паразитов проявляются по-разному, в связи с чем ответные реакции на эти вторично-

периодические факторы имеют более конкретный для каждого вида характер.

Итак, сезонные изменения природных условий оказывают на паразита, и всю паразитофауну рыбы в целом, двойное воздействие: посредством первично-периодических и посредством вторично-периодических экологических факторов, что в значительной мере определяется и усиливается двойственным характером среды обитания паразита.

ИЗМЕНЕНИЯ ПАРАЗИТОФАУНЫ РЫБ В ГОДЫ С РАЗНЫМИ КЛИМАТИЧЕСКИМИ УСЛОВИЯМИ

Так как климатические условия в различные годы неодинаковы, мы, естественно, вправе ожидать, что и зараженность рыб теми или иными паразитами из года в год претерпевает какие-то изменения. Эти изменения в зависимости от степени отличий климатических условий данного года от общего фона могут быть более или менее ярко выражены; будучи производными периодически изменяющихся природных условий, они усиливают или ослабляют сезонные изменения паразитофауны рыб. Поэтому их следует рассматривать как вторично-периодические экологические факторы.

К сожалению, работ, посвященных данному вопросу, очень мало; специально он в ихтиопаразитологии почти не ставился.

Сравнивая результаты исследований, проведенных на Кончезере и Пертозере в разные годы, можно отметить иногда довольно резкие колебания зараженности рыбы каким-либо паразитом. Так, например, щука из Кончезера в 1931—1932 гг. была заражена *Diplostomum clavatum* на 26.6% при максимальной интенсивности 50 экз., а в 1933 г. — на 83.3% при максимальной интенсивности 800 экз. Окунь из этого озера в 1931—1932 гг. был заражен этим паразитом на 93.3, а в 1935 г. — на 12.4%. Наконец, плотва в 1931—1932 гг. была заражена на 26.6, в 1933 г. — на 12.3, а в 1953—1958 гг. — примерно на 80%. Мы не можем в данный момент конкретно указать причины этих изменений. Однако, зная жизненный цикл этого паразита, мы можем предположить, что зараженность рыб должна находиться в определенной зависимости от близости расположения последних как к первым промежуточным хозяевам этого паразита — моллюскам, так и к окончательным — рыбоядным птицам. Определенную роль может играть и численность этих птиц. Эти факторы в разные годы могут быть неодинаково выражены, что, по-видимому, находит свое отражение в различной степени зараженности рыб этим паразитом.

В 1955 и 1956 гг. С. С. Шульман (1962) исследовал в одно и то же время (июнь) одно и то же стадо леща из Чуйнаволоцкой губы Сямозера. За год существенных изменений в зараженности леща паразитами не произошло, что связано со сравнительно сходным температурным режимом в эти годы. Однако в некоторых деталях имелись значительные отличия. Несколькими увеличилась зараженность микроспоридией *Mycobolus exiguus* (с 13.3 до 40%) и метацеркариями *Rhipidocotyle illense* (с 6.6 до 33.3%). Одновременно заметно уменьшилась зараженность метацеркариями *Diplostomum* sp. (с 73.3 до 33.3%). Это, возможно, свидетельствует о каких-то отличиях в режиме этого водоема в данные годы. Не исключено также, что питание леща в эти два года происходило на разных участках водоема.¹

¹ Объяснение уменьшения зараженности паразитами с многогодичным циклом наталкивается на определенные затруднения, ибо непонятно, каким образом могут исчезнуть метацеркарии, инцистировавшиеся в тканях хозяина. Возможно, что какая-то часть паразитов из наиболее старых генераций отмирает. Однако более вероятно предположение о том, что уменьшение зараженности данного стада происходит благодаря пополнению его за счет подростков молоди, которая по условиям данного года слабо или совсем не заражена этими паразитами.

Лещ как типичный бентофаг берет пищу со дна. Поэтому, возможно, он в разные годы был приурочен к различным участкам грунта, а это не могло не отразиться на его зараженности паразитами, в той или иной степени связанными с дном или с донными животными.

Изучение сезонных изменений паразитофауны проводилось Р. П. Малаховой (1961) в течение двух лет, что дало возможность сравнить не только

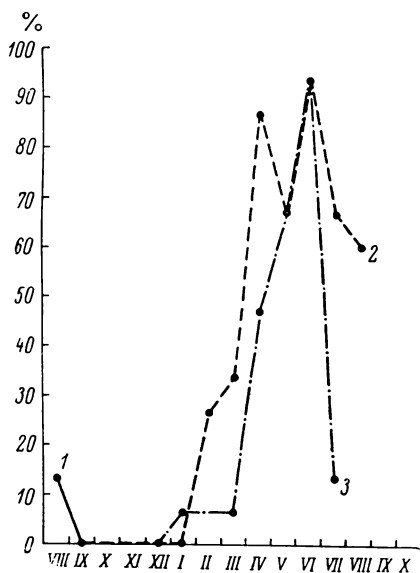


Рис. 3. Зараженность плотвы моногенетическим сосальщиком *Dactylogyrus crucifer* в 1957—1959 гг.

1 — 1957 г.; 2 — 1958 г.; 3 — 1959 г.
По оси абсцисс — месяцы; по оси ординат — зараженность, %.

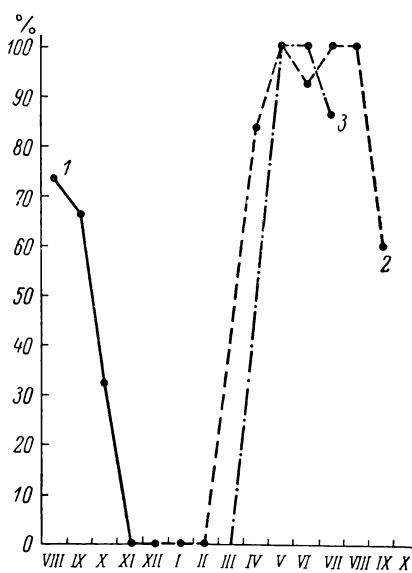


Рис. 4. Зараженность щуки моногенетическим сосальщиком *Tetraonchus monenteron* в 1957—1959 гг. Обозначения те же, что и на рис. 3.

степень зараженности рыб паразитами в разные годы, но и сдвиги жизненных циклов паразитов в зависимости от более высокой или низкой температуры, от более раннего или позднего вскрытия озер. В 1959 г. наблюдалась несколько меньшая зараженность рыб моногенетическими сосальщиками (рис. 3, 4) и заметный сдвиг в весеннем нарастании их численности — массовое размножение и связанное с ним возрастание численности наступило по сравнению с 1958 г. примерно на два месяца позже (рис. 5). Это связано с менее суровым температурным режимом в 1957—1958 гг. (Фрейндлиг, 1961). Такой сдвиг, по-видимому, способствует сохранению численности моногенетических сосальщиков в годы с суровым температурным режимом или во всяком случае делает снижение этой численности менее значительным.¹

С другой стороны, в те же годы (1957—1958 гг.) экстенсивность и интенсивность заражения рыб кишечными паразитами — *Bunodera lucio-percae*, *Sphaerostoma globiporum*, *Camallanus lacustris*, *Rhaphidascaris acus*, *Acanthocephalus lucii* и др. (рис. 6—10) — была выше, чем в последующие годы. В данном случае решающую роль, по-видимому, сыграли не суровые условия зимы, а сравнительно теплое лето, обеспечившее высокую чис-

¹ Наличие сдвигов максимальной численности дактилогирозов на более поздние сроки в годы с более суровым термическим режимом в зимний и весенний периоды отмечали для плотвы озер Куйто Е. А. Румянцев (1966в), а для рыб оз. Селигер — Р. Е. Шульман и Т. А. Гроздилова (1969).

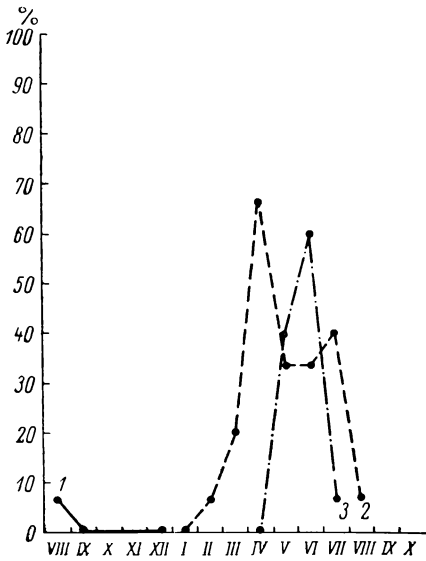


Рис. 5. Зараженность плотвы моногенетическим сосальщиком *Dactylogyryus nanus* в 1957—1959 гг. Обозначения те же, что и на рис. 3.

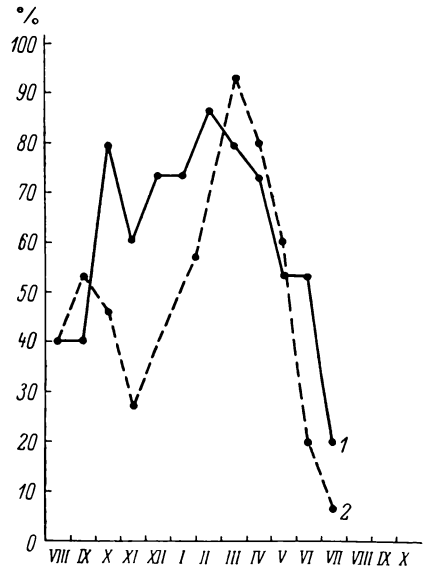


Рис. 6. Зараженность окуня дигенетическим сосальщиком *Bunodera luciopercae* в различные годы. 1 — 1957—1958 гг.; 2 — 1958—1959 гг. По оси абсцисс — месяцы; по оси ординат — зараженность, %.

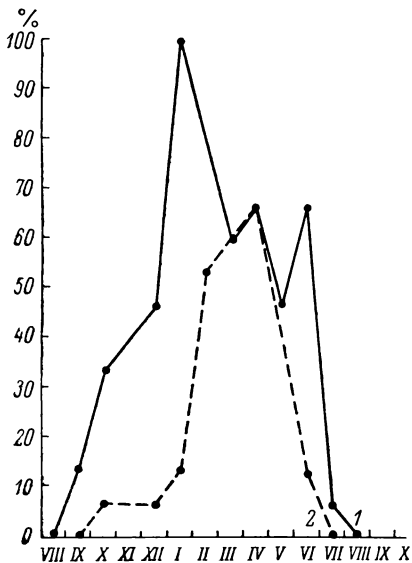


Рис. 7. Зараженность плотвы дигенетическим сосальщиком *Sphaerostoma globiporum* в различные годы. Обозначения те же, что и на рис. 6.

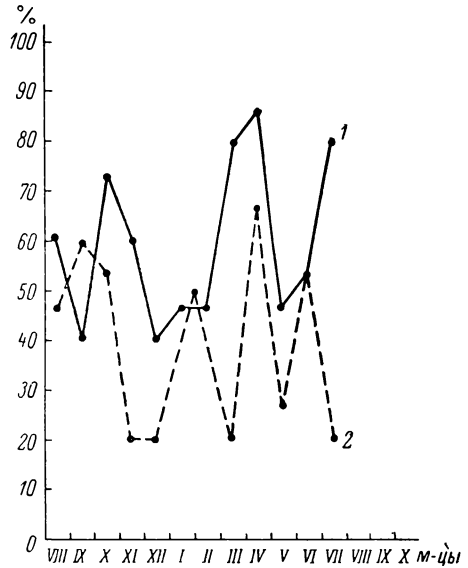


Рис. 8. Зараженность окуня круглым червем *Camallanus lacustris* в различные годы. Обозначения те же, что и на рис. 6.

ленность промежуточных хозяев, что в свою очередь способствовало большой численности паразитирующих в них личиночных стадий рыбьих гельминтов. Определенную роль могло сыграть и изменение состава пищи у рыб.

В настоящее время число фактов, подтверждающих заметное изменение зараженности рыб теми или иными паразитами в различные годы, несколько увеличилось. Так, Р. Е. Шульман и Т. А. Гроздилова (1969) указывали, что в отдельные годы, когда в питании плотвы из оз. Селигер бентос играл большую роль, заметно увеличивалась зараженность этой

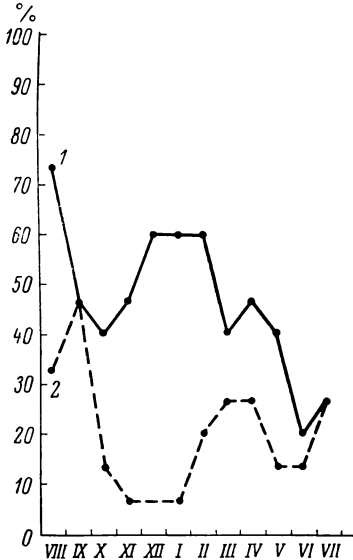


Рис. 9. Зараженность плотвы круглым червем *Rhabdiascaris acus* в различные годы.

Обозначения те же, что и на рис. 6.

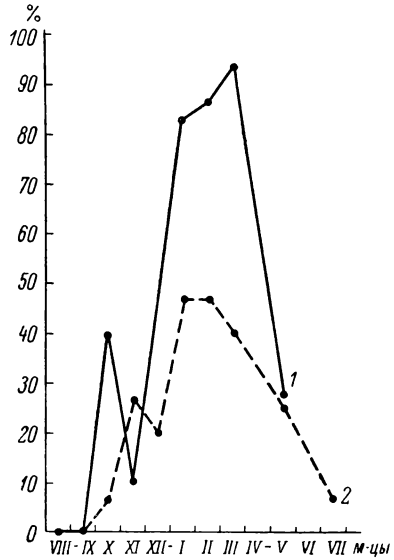


Рис. 10. Зараженность налима скребнем *Acanthocephalus lucii* в различные годы.

Обозначения те же, что и на рис. 6.

рыбы рядом кишечных паразитов (*Sphaerostoma bramae*, *S. globiporum*, *Phyllostomum simile*, *Caryophyllaeides fennica*, *Neoechinorhynchus rutili*). То же наблюдалось и в отношении уклей, когда она в отдельные годы переходила к частичному питанию бентосом. Обычно в это время отмечалось и усиление зараженности уклей микроспоридиями. По данным тех же авторов, в годы, когда имели место сильные штормы, вызывавшие значительное перемешивание воды и связанный с этим подъем уже опустившихся на дно спор микроспоридий, наблюдалось усиление инвазированности микроспоридиями планктофага-уклей и ослабление зараженности этими паразитами бентофага-леща. Даже эти, пока еще немногочисленные, примеры показывают, что численность паразитов в той или иной рыбе каждого водоема испытывает годичные колебания в зависимости от климатических условий в отдельные годы. Естественно ожидать, что в годы с необычным климатическим режимом эти колебания будут заметно сильнее выражены.

ЗАВИСИМОСТЬ ПАЗАРИТОФАУНЫ РЫБ ОТ ТЕЧЕНИЯ

Весьма существенный фактор, влияющий на паразитофауну рыб, — проточность водоема, которая, как уже отмечалось в литературе (Захваткин, 1951; Захваткин и Кулаковская, 1951; Кулаковская, 1954, 1955, 1963; Кудрявцева, 1957), вызывает уменьшение и сведение на нет инвазированной

ности рыб паразитическими раками сем. *Ergasilidae*, уменьшение зараженности микроспоридиями, общее уменьшение зараженности многими эндопаразитами, в первую очередь связанными при прохождении жизненного цикла с планктонными организмами. Одновременно наблюдается увеличение зараженности рыб некоторыми реофильными элементами, например круглым червем *Rhabdochona denudata*, для развития которого, как показали работы Г. А. Штейн (1955а, 1959б), необходима большая насыщенность воды кислородом.

Поскольку нашими исследованиями были охвачены только озера, влияние сильного речного течения на паразитофауну рыб нам наблюдать не удалось. Мы смогли только проследить, как влияет на паразитофауну озерных рыб большая или меньшая проточность озера, в котором они обитают.

Во всех водоемах имелась типичная для озер паразитофауна, но в некоторых, особо проточных, отмечалось приближение характера паразитофауны рыб к таковой водоемов речного типа.

В Крошнозере и Миккельском озере, где проточность очень низкая, реофильный паразит *Rhabdochona denudata* совсем не встречался. Отсутствовал он и в Салонъярви и Святозере. Не совсем понятна картина зараженности этим паразитом рыб в Кончезере и Пертозере, где проточность также относительно невелика. В период исследований этих озер в 1953 и в 1957—1959 гг. он не зарегистрирован ни разу. В 1931 г. *Rh. denudata* была найдена в Пертозере у 40% уклеек, а в 1932 г. — у 20% плотвы. В Кончезере она найдена в 1931—1932 гг. у налима (Петрушевский и Быховская, 1935), а в 1936 г. — у 5.4% плотвы (Горбунова, 1936). Чем объясняется такое явление, сказать трудно, так как водообмен озер за данный период времени, по имеющимся у нас сведениям, не уменьшился. Возможно, что материал для исследований в 30-е годы брался вблизи устьев рек или ручьев, впадающих в озеро, где сказывалось влияние течения.

В Сямозере (показатель водообмена 0.24)¹ *Rh. denudata* встречалась в незначительном числе в основном в северных частях водоема, где сказывается влияние впадающих в озеро рек. В южной части водоема этот паразит был обнаружен только у истоков р. Сяпси, текущей из Сямозера в Вагатозеро. По-видимому, именно это обстоятельство обусловило возможность существования данного паразита. Кроме того, наличие преобладающего юго-западного ветра, создающего нагон вод у приглубого северо-восточного берега, вызывает течение, отклоняющееся вправо от направления ветра. Это северо-восточное течение усиливается благодаря наличию пролива между островами Пельдосуари и берегом, и скорость его может временами достигать 1 м/сек. (Литинский, 1959). По данным Г. А. Штейн (1959а, 1959б), *Rh. denudata* может развиваться и в местах с небольшим течением, в прибойной открытой зоне, где вода более насыщена кислородом. В Шотозере, где проточность более сильная (показатель водообмена 15), и особенно в Вагатозере (показатель водообмена 64) этот паразит встречается хотя и в небольшом числе, но во всех участках озера. Кроме того, в этих водоемах чрезвычайно редки паразитические раки из сем. *Ergasilidae*: в Шотозере обнаружено всего 3 экз. *Ergasilus sieboldi* и 1 экз. *E. briani*, в Вагатозере — только 2 экз. *E. sieboldi*. Исключительная проточность Вагатозера привела к тому, что зараженности рыб плероцеркоидами широкого лентеца наиболее сильно проявляется не в районе населенного пункта, как это бывает в большинстве озер, а несколько ниже его по течению. Так, щука в районе дер. Нижняя Салма очень слабо заражена плероцеркоидами широкого лентеца — всего 1 экз. на 15 обследован-

¹ Показатель водообмена — отношение объема среднего годового притока к объему водной массы озера (Фрейндлинг, 1959).

ных щук. 8 налимов, взятых из этого же района, были совершенно свободны от плероцеркоидов. В то же самое время все 7 налимов, выловленных ниже, из района устья р. Сяпси, были заражены широким лентцем при интенсивности 1—79 экз. на 1 рыбу и средней интенсивности 28.6 экз. Возможно, что слабая зараженность налима Шотозера и Вагатозера ленточным червем *Eubothrium rugosum* по сравнению с налимом из Крошнозера, Миккельского озера и Сямозера тоже связана с влиянием течения. Однако здесь на уменьшение зараженности этим паразитом могут оказывать влияние и другие факторы. Например, в Салонъярви, по-видимому, сказывается еще влияние дистрофикации, а в Пертозере и Кончезере, где течение слабое и столь сильной дистрофикации нет, — каких-то иных неизвестных причин. Это обстоятельство заставляет нас говорить об исчезновении *Eu. rugosum* в Вагатозере и Шотозере под влиянием течения лишь предположительно.

Независимо от этого все остальные приведенные нами факты неоспоримо свидетельствуют о том, что течение не только обуславливает отсутствие или наличие в озере тех или иных паразитов, но и определяет размещение их в пределах данного водоема.

ЗАВИСИМОСТЬ ПАРАЗИТОФАУНЫ РЫБ ОТ ХИМИЧЕСКОГО РЕЖИМА ВОДОЕМА

Влияние химического режима водоема на паразитофауну населяющих его рыб уже неоднократно отмечалось паразитологами. В основном рассматривалось влияние осолонения на паразитов пресноводных рыб (Догель и Петрушевский, 1933а, 1933б, 1935; Догель и Быховский, 1934, 1939; Бауер и Шульман, 1948; Дубинин, 1948; Бауер, 1950; Догель, 1958 и т. д.) или влияние опреснения на паразитов морских рыб (Догель и Быховский, 1939; Беляев и Зеликман, 1950; Шульман, 1950, 1966; Шульман и Шульман-Альбова, 1953; Полянский, 1955, 1958; Исаков и Шульман, 1956; Исаков, 1970, и др.). Меньше обращалось внимания на другие химические показатели воды. Между тем на паразитофауну могут оказывать влияние и другие химические особенности пресных и морских вод — иное соотношение компонентов солевого состава, преобладание тех или иных солей или кислот. Исследования в этом направлении почти не проводились. Поэтому при изучении водоемов Карелии мы попытались проследить характер влияния некоторых особенностей химического режима пресных водоемов на паразитофауну рыб.¹

Общая особенность пресных вод Карелии — их очень слабая минерализация (не более 100 мг/л по общей сумме ионов), что мало отражается на рыбах. Однако в большей степени малое количество извести сказывается на раках, использующих ее для построения панциря, и на моллюсках, раковины которых в озерах Карелии, из-за недостатка извести в воде, очень тонкие и хрупкие. По-видимому, недостаток солей кальция в какой-то мере лимитирует видовое разнообразие и численность моллюсков. А это косвенным образом влияет и на богатство фауны дигенетических сосальщиков, первыми (а часто и вторыми) промежуточными хозяевами которых служат двустворчатые и брюхоногие моллюски.

Более заметно влияет на паразитофауну рыб содержание гуминовых кислот, которые в значительном количестве вливаются в озера с водой болотных ручьев и рек. При этом влияние гуминовых кислот на паразитов рыб может быть прямым и опосредованным. Ярким примером прямого влияния гуминовых кислот на паразитов служат паразитические раки из

¹ Сведения о гидрохимии водоемов в основном заимствованы из статей И. В. Баранова (1962) и С. В. Герда (1951, 1962).

сем. *Ergasilidae*. Так, в большинстве озер зараженность рыб раком *Ergasilus sieboldi* была довольно высокой. В Сямозере, где отдельные участки имеют различный химический режим, зараженность рыб этим паразитом была очень неодинакова. Щуки, взятые из разных участков озера (особенно из эвтрофированных губ), были сильно заражены этим паразитом: 80—100% при средней интенсивности заражения от 7.2 экз. на 1 рыбу (в центральной части озера) до 122.2 экз. (в Курмойльской губе). В отличие от них 10 щук из Куха-губы, куда из р. Судак вливаются воды, содержащие большое количество гуминовых кислот, были заметно слабее заражены этим паразитом (50%, при интенсивности 1—9 экз. на 1 рыбу и средней интенсивности 3 экз.). Единичные экземпляры *E. sieboldi* встретились в Шотозере и Вагатозере, где весьма значителен приток гуминовых кислот. Однако если в отношении этих озер (особенно Вагатозера) еще можно предположить, что в них имело место дополнительное влияние проточности, то в Салонъярви, где водообмен не столь велик, а содержание гуминовых кислот очень высокое, подобное влияние исключено. Между тем в этом озере представители рода *Ergasilus* вообще не найдены. Таким образом, прямое воздействие гуминовых кислот на *Ergasilidae* не вызывает сомнений.

Вообще *E. sieboldi* показывает определенную чувствительность к изменению химического режима водоема. Не говоря уже о том, что он плохо переносит осолонение (Шульман, 1950), он обычно в сравнительно небольшом числе особей встречается в типично олиготрофных водоемах. Однако по мере эвтрофикации этих водоемов численность его резко возрастает. Как только в этих эвтрофированных водоемах или участках их начинается зарастание высшей водной растительностью, численность этих раков заметно снижается.

Сильная дистрофикация, приводящая к уменьшению содержания кислорода в воде, лимитирует и развитие реофильного паразита *Rhabdochona denudata*.

Еще большее влияние гуминовые кислоты могут оказывать на паразитов рыб опосредованно, действуя на их хозяев. В дистрофированных водоемах резко сокращается видовой и количественный состав планктона, что в свою очередь вызывает обеднение видового состава паразитов, связанных в прохождении своего жизненного цикла с планктонными веслоногими раками. Благодаря этому в наиболее дистрофированном водоеме — Салонъярви — имеется всего 7 видов эндопаразитов, связанных с планктоном. Следует отметить, что благодаря особым причинам, о которых будет сказано ниже, зараженность рыб некоторыми паразитами, сохранившимися в этом водоеме, может быть довольно высокой.

Дистрофикация водоема приводит и к резкому обеднению донной фауны. В первую очередь исчезают двустворчатые моллюски из родов *Unio* и *Anodonta*, в связи с чем на рыбах не встречаются личинки этих моллюсков — глосидии и дигенетические сосальщики *Rhipidocotyle illense*. В Салонъярви из двустворчатых моллюсков сохранились только *Sphaerium*; в связи с этим здесь из всех паразитов, связанных с пластинчатожаберными моллюсками, остались только *Phyllodistomum*. Резко сокращен в Салонъярви и видовой состав брюхоногих моллюсков. Соответственно в Салонъярви мы обнаружили только 5 видов дигенетических сосальщиков, связанных с *Gastropoda*. При этом заражение тремя из них (*Azygia lucii*, *Diplostomum* sp. и *D. clavatum*) наверняка произошло вне озера, так как промежуточные хозяева их были обнаружены только в устье ручья, впадающего в озеро. Наличие большего количества гуминовых кислот в Кончезере, по сравнению с Пертозером, вызывает сокращение численности оксифильных реликтовых раков *Pontoporeia affinis* и *Pallasea quadrispinosa*, а соответственно и связанных с ними паразитов *Cystidicola farionis*,

Metechinorhynchus salmonis, *Echinorhynchus borealis*. Сильная дистрофикация водоема, значительно снижающая его кормность, может привести к уменьшению числа рыбоядных птиц, а это в свою очередь вызывает резкое сокращение численности или полное исчезновение паразитов (*Tetracotyle*, *Diplostomum*, *Ligula*, *Digramma* и др.), окончательными хозяевами которых являются птицы. Это и наблюдается в Салонъярви.

Таким образом, мы видим, что содержание гуминовых кислот может оказывать сильное влияние на качественный и количественный состав паразитов рыб. Рудообразование в озерах также накладывает определенный отпечаток на фауну паразитов рыб. Как известно, оруднение донных отложений оказывает неблагоприятное влияние на развитие фито- и зоопланктона (Баранов, 1962), а образование рудной корки на дне мешает развитию бентоса, что способствует обеднению паразитофауны рыб. Наиболее орудненным водоемом можно назвать Шотозеро. В этом озере видовой состав паразитов сравнительно богат, однако количественный состав у большинства видов значительно обеднен. Некоторые виды встречались только в единичных экземплярах (все виды *Tetracotyle*, *Eubothrium rugosum*, *Philometra obturans*, *Ergasilus*).

В последние годы появились сведения о том, что обилие растворенных органических веществ в воде, способствующее развитию богатой микрофлоры, создает благоприятные условия для увеличения численности эктопаразитических простейших, в первую очередь представителей рода *Ariopsisoma* (Юнчис, 1974; Банина и Исаков, 1972). Поскольку последние в основном — паразиты молоди рыб на первом году жизни, нам это явление проследить не удалось. К тому же в период наших исследований данные паразиты были плохо изучены.

По-видимому, большую роль в существовании паразитов рыб играет и кислородный режим в водоеме. Вероятно, влияние дистрофикации на ихтиопаразитофауну водоемов тоже в значительной степени связано с дефицитом кислорода. Нам удастся проследить влияние содержания кислорода в воде лишь на *Rhabdochona denudata*.

ЗАВИСИМОСТЬ ПАЗАРИТОФАУНЫ РЫБ ОТ СТЕПЕНИ ЗАРАСТАНИЯ ВОДОЕМА

Как уже отмечалось выше, зарастание водоемов может оказывать сильное лимитирующее влияние на развитие и соответственно на численность раков *Ergasilus sieboldi* и *E. briani*. На данное обстоятельство уже указывал Гнадеберг (Gnadeberg, 1949).

Ярким примером этому может служить щука из двух, близко расположенных друг от друга губ Сямозера — Курмойльской и Кишкойльской. Обе губы сильно эутрофированы, особенно Кишкойльская. В обеих губах щука заражена *E. sieboldi* на 100%. Однако интенсивность заражения щуки в Курмойльской губе 4—482 экз. на 1 рыбу при средней интенсивности 122.2 экз.; в Кишкойльской же губе — интенсивность заражения 7—71 экз. при средней — 18.8 экз.¹ Столь заметная разница обусловлена сильным развитием в Кишкойльской губе высшей водной растительности (Шульман и др., 1959).

Характерным для водоемов или отдельных их участков, богатых высшей водной растительностью, является усиление зараженности рыб паразитами (скребни из родов *Acanthocephalus* и *Neoechinorhynchus*, некоторые дигенетические сосальщики), промежуточными хозяевами которых служат водяные ослики и брюхоногие моллюски.

¹ Эти различия были бы еще более яркими, если бы единичные щуки данных локальных стад благодаря их близости не переходили бы иногда из одной губы в другую, что наблюдалось нами, когда ставилась сеть на границе этих губ.

**ЗАВИСИМОСТЬ ПАРАЗИТОФАУНЫ РЫБ
ОТ РАЗМЕРА ВОДОЕМА И СОСТАВА ЕГО ФАУНЫ**

Благодаря двойственной среде обитания паразит более, чем какое-либо животное, зависит от организмов, входящих в состав фауны водоема. В первую очередь он в сильнейшей степени зависит от своих хозяев, ибо последние служат для него средой обитания первого порядка. Благодаря этому биология хозяина для паразита — один из важнейших вторично-периодических факторов. В то же время паразит, существование которого для хозяина необязательно, является для него всего лишь непериодически действующим фактором. Соответственно адаптация паразита к хозяину отличается значительно большей глубиной и специфичностью, чем приспособительная реакция хозяина на паразита.

Самое необходимое условие для существования паразита — это наличие в водоеме всех его хозяев, ибо отсутствие хотя бы одного из них исключает возможность прохождения жизненного цикла. Поэтому чем богаче и разнообразнее фауна водоема, тем обильнее паразитофауна населяющих его рыб и разнообразнее ее видовой состав. Соответственно в малых водоемах с небольшим количеством экологических ниш и с небольшим разнообразием фауны обеднена и паразитофауна рыб. Эта зависимость была хорошо прослежена как раз на водоемах Карелии еще в 30-е годы. Работы Г. К. Петрушевского и И. Е. Быховской (1935) и особенно И. Е. Быховской (1936б) показали, что в маленьких озерах-ламбах число видов паразитов заметно меньше, чем в расположенном поблизости более крупном водоеме. Паразитофауна рыб в каждом небольшом водоеме носит случайный характер, т. е. паразит, отсутствующий в одной ламбе, может быть богато представлен в другой (табл. 50, 51). При этом обычно паразиты с прямым циклом преобладают, хотя в некоторых случаях бывают исключения, и единственным паразитом, встречающимся в ламбе, может быть *Camallanus lacustris*, развивающийся со сменой хозяев.

Т А Б Л И Ц А 50

Зараженность окуня (%) паразитами в различных ламбах (по Быховской, 1936б)

Паразит	Круглая ламба	Ламба Черновского	Кий-ламба	Вида-ламба	Поль-ламба
<i>Myxosoma</i> sp.	0	0	33.3	0	0
<i>Myxobolus carassii</i>	0	0	0	26.7	6.7
<i>Ancyrocephalus percae</i>	0	0	0	0	6.7
<i>Diplostomum clavatum</i>	0	0	6.7	0	6.7
<i>Bunodera luciopercae</i>	0	0	26.7	0	0
<i>Proteocephalus cernuae</i>	0	0	13.4	13.4	0
<i>Trianocephorus nodulosus</i>	0	0	0	33.3	0
<i>Acanthocephalus lucii</i>	0	0	0	13.2	93.3
<i>Camallanus lacustris</i>	93.3	93.3	0	0	0
<i>Ergasilus</i> sp.	0	0	6.7	0	0

Работы, проведенные В. Ф. Рыбак в 1962 г. на Вороновской ламбе и Линда-ламбе, подтвердили эту закономерность. В Вороновской ламбе (площадь 0.79 га) у окуня обнаружен 1 вид (*Camallanus lacustris*), в Линда-ламбе (площадь 8.62 га) у 4 видов рыб (плотва, окунь, щука и ерш) 33 вида паразитов.¹ В данном случае резко бросается в глаза, что обеднение их-

¹ *Myxidium rhodei*, *M. lieberkühni*, *Myxobolus ellipsoides*, *M. pseudodispar*, *M. dispar*, *Myxobolus* sp., *Henneguya psorospermica*, *Trichodina urinaria*, *Trichodinella epizootica* f. *percarum*, *Azygia lucii*, *Rhipidocotyle illense*, *Bunodera luciopercae*, *Sphaerostoma globiporum*, *Diplostomum clavatum*, *Diplostomum* sp., *Neascus brevicaudatus*, *Tetracotyle percae-fluviatilis*, *Cotylurus pileatus*, *Dactylogyrus sphyrna*, *D. crucifer*, *D. amph-*

Зараженность некоторых рыб паразитами (число видов)
в ламбах и в Кончезере (по Быховской, 1936б)

Водоем	Плотва	Окунь	Щука
Круглая ламба	—	1	—
Ламба Черновского	—	1	—
Кий-ламба	5	5	—
Вида-ламба	4	4	5
Кончезеро	17	20	21

Примечание. Знак «—» указывает на то, что данный вид рыбы в водоеме отсутствует.

тиопаразитофауны в малых водоемах не прямое следствие их размеров. Здесь прежде всего сказываются, во-первых, однообразие условий, вторых, качественная бедность гидрофауны вообще и ихтиофауны в частности. Кроме того, в обеднении паразитофауны рыб ламб значительную роль играет и дистрофный характер большинства ламб. Об этом свидетельствует тот факт, что в небольшой по размерам Линда-ламбе, недистрофированной и имеющей в связи с этим сравнительно богатую гидрофауну (4 вида рыб, 31 вид ракообразных, 11 видов моллюсков), было обнаружено столь значительное число видов паразитов.

В крупных водоемах с большим разнообразием условий и, как правило, с разнообразной фауной паразитофауна рыб достигает максимального числа видов. Именно с этим связан тот факт, что в Сямозере (самом крупном из обследованных нами в бассейне р. Шуи озер) встретилось наибольшее число (108) видов паразитов. Для крупнейших озер Карелии — Ладожского и Онежского — указывается еще большее число видов. Чем богаче представлены хозяева паразитов в данном водоеме, тем в большем числе встречаются здесь паразиты. Такая закономерность имеет место почти во всех случаях. Богатство планктона или бентоса чаще всего определяет и обилие связанных с ними паразитов. Следует отметить, что кроме гидрофауны водоема птицы и млекопитающие — окончательные хозяева ряда рыбных паразитов — также определяют состав паразитофауны рыб. От наличия в водоемах чаек, крачек и других рыбадных птиц зависит большая или меньшая зараженность рыб такими паразитами, как *Diplostomum* sp., *D. clavatum*, *Neascus brevicaudatus*, представителями рода *Tetracotyle*, *Ligula intestinalis*, *Schistocephalus gastrostei* и др.

Мозаичность распределения беспозвоночных и гнездовой птиц приводит к тому, что даже в пределах одного крупного водоема отдельные виды паразитов распределены неравномерно, а локальные стада рыб по-разному заражены ими (Шульман и др., 1959). В Сямозере, в губах Кишкольской, Курмойльской и особенно в Лахгинской наблюдалось сравнительно большое число паразитов, заражение которыми связано с поеданием водяных осликов. Рыбы из многих губ сильно заражены глохидиями, что указывает на многочисленность живущих там пластинчатожабрных моллюсков из рода *Anodonta*.

В ряде районов Сямозера (п-ов Азанныволок, о-ва Кудомсаари, Кюченсаари, мыс Инжунавлок и др.), где скапливаются рыбадные птицы,

bothrium, *Tetraonchus monenteron*, *Triaenophorus nodulosus*, *Proteocephalus percae*, *Diphyllobothrium latum*, *Camallanus lacustris*, *Philometra obturans*, *Rhabdochona denudata*, *Neoechinorhynchus rutili*, *Acanthocephalus lucii*, *Anodonta cygnea*, *Ergasilus sieboldi*, *E. briani*.

у рыб встречается много метацеркарий *Tetracotyle variegata*.¹ Другие паразиты, окончательными хозяевами которых также служат рыбаобразные птицы (*Diplostomum* sp., *D. clavatum* и др.), распределены еще более мозаично, что зависит еще и от распространения их первых промежуточных хозяев (*Limnea stagnalis*, *Galba palustris*, *Radix ovata* и др.).

Хотя состав фауны водоема и является одним из самых необходимых условий существования в нем паразита, однако большую роль играет также расстояние между промежуточными и окончательными хозяевами и, как мы увидим ниже, наличие между ними пищевых связей. Эти обстоятельства определяют мозаичность распределения паразитов в пределах одного водоема и наличие различно зараженных локальных стад рыб.

ЗАВИСИМОСТЬ ПАРАЗИТОФАУНЫ РЫБ ОТ ХАРАКТЕРА ПИТАНИЯ И СОСТАВА ПИЩИ ХОЗЯЕВ

При рассмотрении сезонных изменений паразитофауны уже отмечалась большая зависимость зараженности рыб тем или иным паразитом от их питания. Действительно, инвазирование почти всеми видами эндопаразитических гельминтов (за исключением активно внедряющихся церкарий) связано с поеданием определенных промежуточных хозяев. Так как цикл развития многих видов известен из паразитологической литературы, а в этой работе уже приведено немало примеров зависимости зараженности рыб от состава их пищи, мы не будем снова останавливаться на этом. Отметим только, что характер питания — один из самых существенных факторов, обуславливающих заражение рыб большинством паразитов, ибо влияние различных экологических факторов на паразитофауну рыб зачастую связано с изменением состава пищи последних. Даже выработка специфичности у эндопаразитических гельминтов к определенному хозяину невозможна без наличия длительных пищевых связей между промежуточными и окончательными хозяевами.

Поэтому у хищных рыб, у планктофагов, у бентофагов и у растительноядных складывается своя характерная паразитофауна. У первых она состоит в значительной степени из паразитов (*Rhaphidascaris acus*, *Triaenophorus nodulosus*, *T. crassus*, *Rhipidocotyle illense*), вторым промежуточным хозяином которых служат рыбы. К ним часто прибавляется *Azygia lucii*, церкарии которой благодаря их крупному, хорошо заметному хвосту рыба сама активно ловит и проглатывает. Кроме того, у хищных рыб может произойти аккумуляция паразитов, которые находились в заглоченной рыбе, но после переваривания последней прижились в новом для них хозяине.

У планктофагов чаще можно встретить паразитов (*Proteocephalus*, *Eubothrium*, *Camallanus*, плероцеркоиды *Triaenophorus* и др.), промежуточные хозяева которых — планктонные веслоногие раки. Наконец, у бентосообразных рыб, естественно, должны преобладать гельминты *Allocreadium isoporum*, *Sphaerostoma globiporum* и другие трематоды, большинство скребней, представители сем. *Caryophyllaeidae* и др., промежуточные хозяева которых — бентосные организмы. У растительноядных рыб обычно бывает обедненная фауна кишечных гельминтов.² Так как у большинства

¹ Чтобы облегчить сравнение *Cotylurus piliatus* с другими близкими ему видами, мы отмечаем его в общих главах под названием *Tetracotyle variegata* — синоним, который был в свое время дан личиночной форме — метацеркарии.

² В некоторых случаях растительноядные рыбы бывают сильно инвазированы дигенетическими сосальщиками из отряда *Paramphistomatata*, развивающимися без вторых промежуточных хозяев (например, *Amurotrema dombrowskajae* у белого амура). Их церкарии, инцистируясь, превращаются в адолескарии, которые прикрепляются на подводных растениях и вместе с ними попадают в кишечник рыб. У некоторых рыб,

видов рыб питание в той или иной степени бывает смешанным или в отдельные периоды жизни или сезона может меняться, состав паразитофауны соответственно несколько отстывает от указанной выше схемы.

Даже заражение многими паразитами с прямым циклом развития (*Myxosporidia*, *Microsporidia*, *Coccidia*) косвенным образом связано с питанием, так как оно происходит путем заглатывания рыбой спор этих паразитов. В данном случае главным определяющим моментом в заражении рыб становится уже не состав их пищи, а способ заглатывания ее (Донец, 1964; Шульман, 1966). Рыбы, берущие пищу из толщи воды (планктофаги и хищники), имеют значительно больше шансов заразиться миксоспоридиями, споры которых в той или иной степени приспособлены к замедленному опусканию на дно. К таким видам относятся представители родов *Henneguya* и *Myxobolus*, имеющие специальные отростки, благодаря которым увеличивается поверхность тела, а также те виды из родов *Chloromyxum*, *Sphaerospora*, *Myxobolus*, *Myxosoma*, размеры спор которых настолько уменьшены, что благодаря сильному увеличению отношения площади их поверхности к объему хорошо приспособлены к парению в воде. В меньшей степени приспособлены к замедленному опусканию сигарообразные споры представителей рода *Myxidium* и *Zschokella*, имеющие относительно большую поверхность, чем споры родов *Myxobolus* и *Myxosoma* и других (линзообразной или близкой к ней формы).

Конечно, эти рыбы могут заглатывать из толщи воды и споры микоспоридий, не имеющие специального приспособления для замедленного опускания на дно. Однако возможностей для заражения такими микоспоридиями гораздо меньше. Поэтому их удельный вес у планктофагов и хищных рыб очень мал.

Рыбы, берущие пищу со дна водоема (бентофаги и растительноядные), прежде всего сильно заражены микоспоридиями, споры которых не имеют приспособлений для парения в воде и быстро опускаются на дно (виды родов *Sphaerospora*, *Chloromyxum*, *Myxobolus*, *Thelohanelius* и *Myxosoma* с более крупными спорами). Так как даже споры, приспособленные к замедленному опусканию на дно, не будучи проглочены рыбой, в конце концов достигают дна и накапливаются там, создаются предпосылки для заражения ими и рыб, берущих пищу со дна (бентофагов и растительноядных). Таким образом, эти рыбы наиболее заражены микоспоридиями. Рыбы, которые занимают по способу питания промежуточное положение, также имеют возможность заразиться и теми, и другими микоспоридиями. Однако зараженность их будет ниже, чем у рыб, более связанных с дном.

Наличие или отсутствие пищевых связей оказывается в некоторых случаях причиной парадоксальных, на первый взгляд, явлений. В щуке Сямозера встречается в большом количестве *Triaenophorus crassus*, вторыми промежуточными хозяевами которого являются лососевые. В других водоемах он встречается реже, а в Пертозере и Кончезере, несмотря на наличие сигов, вообще отсутствует. Это связано с тем, что в Сямозере щука усиленно питается лососевыми, а в Кончезере и Пертозере вообще не питается ими, поскольку последние располагаются на ямах вблизи своих пищевых объектов — амфипод. В результате разрыва пищевых связей между вторым промежуточным и окончательным хозяевами происходит полное исчезновение паразита. По этой же причине сиги из данных озер не заражены плероцеркоидами *Diphyllobothrium*. Здесь, правда, имеет место разрыв пищевых связей между первыми и вторыми промежуточными хозяевами.

питающихся макрофитами (белый амур, подуст-чернобрюшка, аральский усач и др.) наблюдается богатая кишечная протофауна (Гаврилова, 1969а; Стрелков и Шульман, 1971).

Не меньшую роль для паразитов рыбы играет и характер питания беспозвоночных — промежуточных хозяев. Мы знаем, что промежуточными хозяевами круглых червей, ленточных червей, скребней и некоторых дигенетических сосальщиков служат различные членистоногие, в первую очередь раки. Среди последних наибольшую роль играют бокоплавывы и веслоногие раки. Реже в качестве промежуточных хозяев выступают ракушкообразные раки.

Однако целый отряд раков — ветвистоусые раки, имеющие большой удельный вес в фауне водоема и в питании рыб, почти совершенно не используется паразитами рыб в качестве промежуточных хозяев. Единственным исключением служит *Bunodera luciopercae*, метацеркарии которой могут паразитировать и в ветвистоусых раках (например, в *Daphnia pulex*). Почти полное отсутствие рыбных гельминтов в ветвистоусых раках связано, по нашему мнению, с питанием этих животных (Шульман, Рыбак, 1964). Являясь очень тонкими фильтраторами, они питаются мелкими бактериями, водорослями, дрожжевыми грибами. Естественно, что сравнительно крупные яйца и личинки гельминтов не могут быть заглочены ветвистоусыми раками. Даже в тех случаях, когда последние — хищники (*Leptodora kindti* и *Bithotrephes*), они не проглатывают жертву целиком, а предварительно измельчают или высасывают ее, что также исключает возможность заражения.

Что же касается других планктонных раков, например веслоногих, то большинство из них хищники, проглатывающие свою добычу целиком. Даже встречающиеся среди них фильтраторы (например, *Diaptomus*) способны захватывать объекты более крупных размеров, чем пища ветвистоусых раков. Так, *D. coeruleus* может проглатывать объекты размерами до 35 мкм, а у более крупных видов (*D. amblyodon*, *D. superbis*) предельная величина поглощаемых частиц еще выше (Рылов, 1930). Таким образом, характер питания почти полностью исключил возможность заражения ветвистоусых раков рыбными гельминтами. Единственное исключение — метацеркария *Bunodera luciopercae* — служит лишь подтверждением данного правила, ибо церкария этого паразита активно внедряется в своего хозяина через покровы тела, не используя для проникновения в хозяина его пищеварительный тракт.

Интересно отметить, что распределение ленточных червей птиц по вторым промежуточным хозяевам связано, с одной стороны, с характером питания этих хозяев, с другой стороны — с формой и размером яиц паразитов. Как показали работы Ярецкой (Jarecka, 1961), яйца ленточных червей могут иметь внешнюю оболочку самой различной формы и толщины и при этом иногда могут склеиваться друг с другом. В зависимости от формы и размеров эти яйца поедаются теми или иными видами промежуточных хозяев (от олигохет до ракушкообразных и веслоногих раков, и даже кладоцер — для двух видов с самыми мелкими яйцами). Тендипедиды, играющие большую роль в питании рыб, также, видимо, редко бывают промежуточными хозяевами их паразитов. Пока известен только один вид — *Rhaphidascaris acus*, использующий личинки тендипедид в качестве первого промежуточного хозяина. Возможно, что это тоже связано с какими-нибудь особенностями питания личинок тендипедид. Наиболее яркую роль пищевых связей между хозяевами и паразитами проявляется в тех случаях, когда рыбы слабо заражены какими-нибудь видами, несмотря на обилие в водоеме и окончательных, и промежуточных хозяев. Самым ярким примером этому служит упомянутое выше отсутствие *Triaenophorus crassus* в Кончезере и Пертозере, несмотря на наличие здесь всех хозяев (окончательного и промежуточных).

В эвтрофированных водоемах с богатым планктоном (Крошноезеро, Миккельское озеро и Святозеро) многие рыбы сравнительно слабо зара-

жены паразитами, промежуточными хозяевами которых служат как раз планктонные веслоногие раки.¹ Вероятно, это связано с тем, что большинство рыб-планктофагов предпочитает питаться ветвистоусыми раками. Даже в тех случаях, когда в планктоне водоема доминируют веслоногие раки, в питании рыб-планктофагов могут заметно преобладать ветвистоусые (рис. 11). Такое предпочтение, видимо, можно объяснить тем, что ветвистоусые раки, во-первых, часто достигают очень крупных размеров, во-вторых, заметно менее подвижны и, наконец, имеют обыкновенные собираться большими стаями. Все это облегчает рыбам питание именно данными раками. Это обстоятельство в свою очередь уменьшает возможность заражения рыб паразитами, так как промежуточными хозяевами подавляющего большинства их являются веслоногие, а не ветвистоусые раки.

В условиях дистрофированного водоема, каким является Салонъярви, планктон сильно обеднен, особенно в отношении ветвистоусых раков. В связи с этим рыбы в больших количествах употребляют в пищу весло-

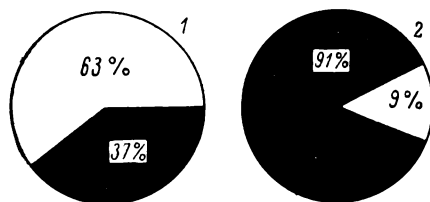


Рис. 11. Элективность питания ряпушки Онежского озера. (По Герду, с изменениями).

1 — состав пробы планктона, 2 — состав пищи ряпушки. Белое — веслоногие раки (*Copepoda*), черное — ветвистоусые раки (*Cladocera*).

ногих раков, несмотря на то, что их в Салонъярви меньше, чем в других водоемах. Соответственно увеличивается возможность заражения паразитами, связанными с планктоном, благодаря чему существенно увеличивается зараженность рыб. Возникает совершенно парадоксальная картина: в водоеме, где планктон заметно обеднен, рыбы значительно сильнее заражены паразитами (*Triaenophorus nodulosus*, *Proteocephalus percae*, *P. torulosus*, *Camallanus lacustris*), связанными в прохождении своего жизненного цикла с планктоном, чем те же рыбы из озер с богатым планктоном. Удельный вес веслоногих раков в питании какой-либо рыбы может увеличиться также и в том случае, когда она не выдерживает конкуренции с более адаптированными планктофагами. Так, по данным Н. Г. Гавриловой (1969б), лещ Кайракумского водохранилища ввиду чрезвычайной бедности бентоса вынужден был до 4-летнего возраста питаться планктоном. В силу плохой адаптированности к такого рода питания на его долю приходились почти исключительно веслоногие раки, поэтому лещ оказался сильно зараженным ремнецами, интенсивность инвазии которыми доходила до 31 экз. на 1 рыбу.

ЗАВИСИМОСТЬ ПАРАЗИТОФАУНЫ РЫБ ОТ ВОЗРАСТА ХОЗЯИНА

Этот вопрос давно уже находится в центре внимания паразитологов. Действительно, организм животного в процессе его онтогенетического развития претерпевает подчас столь сильные изменения в морфологии, а особенно в биологии и экологии, что это не может не привести к заметным изменениям и в зараженности его паразитами.

Следует отметить, что именно на озерах Карелии было начато изучение возрастных изменений паразитофауны пресноводных рыб. М. Н. Горбунова (1936) исследовала плотву и щуку из Кончезера, И. Е. Быховская-Павловская (1940) — окуня из того же водоема. Эти и ряд других работ

¹ См. таблицы 38, 39, 42—52.

позволили В. А. Догелю (1938, 1948) сформулировать закономерности возрастных изменений паразитофауны рыб. Были установлены три основные группировки паразитов: 1) паразиты, не зависящие в своем распространении от возраста хозяина; 2) паразиты, убывающие в числе с возрастом хозяина, и 3) паразиты, возрастающие в числе с возрастом хозяина. Далее В. А. Догель установил следующие закономерности возрастных изменений паразитофауны рыб.

1. В начальный период существования хозяина экстенсивность и интенсивность заражения, а также разнообразие видового состава паразитов увеличиваются с возрастом хозяина.

2. Качественный состав паразитофауны меняется с возрастом тем сильнее, чем резче изменяется с возрастом экология животного-хозяина.

3. Раньше всего животное заражается теми паразитами, которые не требуют для своего развития промежуточных хозяев.

Несмотря на большую ценность проделанных работ, некоторые моменты были недостаточно ясны. Это побудило Ю. И. Полянского и С. С. Шульмана (1956) провести в водоемах Карелии дополнительные исследования. Особое внимание было обращено на самые ранние возрасты рыб, ибо именно в это время организм хозяина претерпевает наиболее сильную перестройку. С этой целью были изучены сеголетки разных возрастов леща, плотвы, щуки, окуня, ерша и налима из Миккельского озера, плотвы и уклей из Пертозера, а также годовики леща, плотвы, щуки, окуня и ерша из Миккельского озера. Результаты этих исследований полностью подтвердили правильность выводов В. А. Догеля и в то же время внесли ряд уточнений.

Уже в первый год жизни рыбы идет постепенное нарастание качественного и количественного состава паразитов. При этом в первую очередь происходит заражение паразитами с прямым циклом развития или гельминтами, личиночные стадии которых (например, церкарии) сами активно проникают в хозяина. Раньше всего (иногда на 3-й день после выклева) поселяются на рыбах триходины, вернее, представители сем. *Urceolaeidae*. К ним позднее присоединяются другие простейшие, моногенетические сосальщики, метацеркарии дигенетических сосальщиков и паразитические раки.

Во вторую очередь у пресноводных рыб появляются паразиты, заражение которыми связано с поеданием промежуточных хозяев.

Такая последовательность появления паразитов в онтогенезе хозяев связана с двумя основными причинами: а) большей вероятностью заражения теми паразитами, которые сами активно отыскивают своего хозяина; б) меньшей величиной спор паразитических простейших, яиц и личинок гельминтов по сравнению с беспозвоночными — промежуточными хозяевами паразитов, поедание которых становится возможным только по достижении рыбой определенных размеров.

При этом появление у рыб паразитов, заражение которыми связано с поеданием их промежуточных хозяев, наступает тем раньше, чем интенсивнее питание и быстрее рост рыбы. Поэтому наиболее интенсивно питающаяся щука заражается ленточным червем *Proteocephalus* sp. уже в возрасте двух недель. В возрасте 1 года она имеет еще 4 вида таких паразитов (*Azygia lucii*, *Diphyllobothrium latum*, *Acanthocephalus lucii*, *Camallanus lacustris*). Менее интенсивно питающийся малек ерша заражается такого рода паразитами несколько позднее. У 21% мальков ерша в возрасте 1—1.5 месяцев обнаружен *Proteocephalus cernuae*. Такого рода зараженность сохранялась до возраста 1+. У малька окуня интенсивность питания несколько ниже. Соответственно и зараженность его мальков *Proteocephalus percae* в возрасте 1—1.5 месяцев была ниже — 4.2%. К 2—2.5 месяцам, когда размеры и разнообразие пищевых объектов возросли,

появились еще 2 вида — плероцеркоид *Trienophorus nodulosus* и *Bunoderia luciopercae*. Что касается других рыб, то поскольку интенсивность питания их мальков еще ниже, то зараженность их паразитами, попадающими в рыбу с промежуточными хозяевами, наступает, как правило, еще позже, иногда даже только в возрасте старше 1 года.

При этом в разных водоемах детали возрастных изменений паразитофауны одного и того же вида рыбы могут отличаться друг от друга.

Пертозерская плотва в отличие от плотвы Миккельского озера уже в возрасте 2 месяцев была заражена двумя видами паразитов, попадающих в кишечник рыбы вместе с промежуточными хозяевами (*Allocreadium isoporum* и *Caryophyllaeides fennica*).

Изменения состава пищи на различных этапах жизни, равно как и изменение биологии рыбы, приводят соответственно к более или менее резким изменениям состава ее паразитофауны. Так, хищная рыба — щука, питаясь на первых этапах жизни зоопланктоном, соответственно в первую очередь заражается ленточным червем *Proteocephalus* sp., первым промежуточным хозяином которого являются веслоногие раки. С переходом щуки на рыбную пищу эти паразиты постепенно из кишечника щуки исчезают или попадают туда уже не с планктонными организмами, а вместе с заглоченной рыбой-планктофагом. Типичный бентофаг — лещ — в молодом возрасте питается планктоном, в связи с чем в это время возможно его заражение плероцеркоидом опасного для рыбы ремнеца. То же самое может произойти и с плотвой.

Сильные изменения паразитофауны рыб и даже полная смена состава паразитов имеют место там, где рыбы нагуливают в море, благодаря чему происходит резкая смена окружающих условий (Догель и Петрушевский, 1933а, 1933б, и др.). Заражение рыбы в первую очередь паразитами с прямым циклом или активно проникающими в хозяина характерно для пресноводных рыб, у которых имеет место контакт или близкое расположение молоди к рыбам более старших возрастов, что и обеспечивает передачу паразитов. В этом заключается существенное отличие пресноводных рыб от морских. У последних благодаря значительному удалению молоди рыб от взрослых эта передача не осуществляется. В таких случаях рыбы в первую очередь заражаются теми паразитами, которые для перехода от одной рыбы к другой используют посредника — промежуточного хозяина. Появление же паразитов с прямым циклом развития наступает у молоди таких морских рыб лишь тогда, когда она вливается в общее стадо и вступает в контакт с рыбой более старшего возраста.

Таким образом, в морях конкретные экологические условия привели к тому, что указанная в правилах В. А. Догеля последовательность формирования паразитофауны в постэмбриональном онтогенезе рыбы частично или полностью нарушается и имеет место как раз противоположная картина. Эта закономерность была установлена Ю. И. Полянским и С. С. Шульманом (1956) на основании собственных наблюдений над баренцевоморской треской, сайдой, беломорской навагой, беломорской сельдью, керчаком, а также данных В. М. Глухой (1956) по речной и полярной камбалам и А. В. Решетниковой (1954) по сингилю, лобану, остроносу, султанке, калкану, черноморской ставриде и черноморской хамсе. Интересно отметить, что если у рыбы, живущей в море, имеется контакт молоди и взрослых особей, возрастная динамика ее паразитофауны идет так же, как и у всех пресноводных рыб. Это наблюдается у колюшки из Баренцева и Белого морей. По данным Н. Н. Баниной и Л. С. Исакова (1972), тесный контакт взрослых колюшек с молодью, обусловленный заботой самцов этой рыбы о потомстве, привел к тому, что личинки колюшки заражаются эктопаразитическими инфузориями, находясь еще в гнезде в первый же день после выклева. Остается доба-

вить, что у проходных рыб возрастная динамика паразитофауны может идти по «морскому» типу, если в пресноводном водоеме, где развивается молодь, нет родственных рыб, с которых могли бы перейти паразиты с прямым циклом развития (например, беломорская корюшка, см. Шульман, 1956), или по «пресноводному» типу, если в водоеме есть родственные рыбы (например, у проходных лососевых, осетровых).

ЗАВИСИМОСТЬ ПАРАЗИТОФАУНЫ РЫБ ОТ МИГРАЦИИ ХОЗЯИНА

При рассмотрении возрастных изменений паразитофауны рыб мы уже указывали на закономерность, сформулированную В. А. Догелем: чем резче меняется с возрастом экология животного-хозяина, тем сильнее меняется качественный состав его паразитофауны. Особенно четко это видно на примере миграции лососевых, где после ската молоди в море полностью меняется состав ее паразитофауны.

В условиях бассейна р. Шуи такой резкой смены условий даже у мигрирующих рыб не происходит, так как даже проходной сиг нагуливает в Онежском озере, т. е. в пресноводном же водоеме. Соответственно и изменение паразитофауны рыб не столь значительно. По данным Л. Н. Винниченко (1964), шуйский сиг заражается во время пребывания в Онежском озере паразитами, промежуточным хозяином которых служит реликтовый рак *Pontoporeia affinis*, — *Metechinorhynchus salmonis* и *Cystidicola farionis*. По мере продвижения сига вверх по течению Шуи и ее притоков шуйский сиг теряет этих паразитов, в связи с чем его зараженность ими в Сямозере, Шотозере и Вагатозере невелика (табл. 52.) Отсутствии *P. affinis* в вышеуказанных озерах исключает возможность пополнения паразитофауны этим паразитом. Каждое озеро, откуда брались для вскрытия проходной сиг, имея свои характерные особенности, накладывает свой отпечаток на паразитофауну этой рыбы. Так, в Сямозере сиг сильно инвазирован ленточными червями *Proteocephalus exiguus*, *Triaenophorus crassus*, *Diphyllobothrium norvegicum* и метацеркариями *Tetracotyle intermedia*. Шотозерский сиг сравнительно сильно заражен дигенетическим сосальщиком *Phyllodistomum conostomum* и слабо заражен всеми паразитами, связанными с планктоном (причиной этому служит почти исключительное питание сига ветвистоусым раком *Bithotrephes coedestoeum*). Вагатозерский сиг сильнее других заражен миксоспоридией *Henneguya zschokkei*.

ТА Б Л И Ц А 52

Средняя зараженность (в экземплярах на
1 обследованную рыбу) шуйского сига
Cystidicola farionis и *Metechinorhynchus
salmonis* (по Винниченко, 1964)

Озеро	<i>Cystidicola farionis</i>	<i>Metechino- rhynchus salmonis</i>
Петрозаводская губа Онежского озера (по Петрушевскому)	4	8
Вагатозеро	1	0.06
Шотозеро	1.6	0.06
Сямозеро	0.8	0.3

Еще меньшие изменения в паразитофауне рыбы возникают при менее протяженных миграциях. Так, у лещей из Кропнозера и Шотозера в про-

цессе миграции на нерест в Миккельское озеро паразитофауна почти не меняется. Лещи из Шотозера заносят в Миккельское озеро отсутствующего здесь *Acanthocephalus anguillae* и не встречающегося у крошнозерского леща *Allocreadium isoporum*. Соответственно качественного изменения паразитофауны рыбы в процессе ее миграции не происходило. Однако во время пребывания лещей в Миккельском озере в обоих стадах заметно увеличивается зараженность эктопаразитами (*Dactylogyrus* и *Trichodina reticulata*) и метацеркариями *Diplostomum* sp. Это, по всей вероятности, связано с большей скученностью лещей во время нереста в небольшом по размерам Миккельском озере и с обилием на нем рыбоядных птиц. Совсем никаких изменений паразитофауны мы не обнаружили у двух налимов, только что пришедших из Крошнозера в Миккельское и пойманных в устье р. Матчелицы, соединяющей эти два озера (Шульман, 1964). Таким образом, чем меньше различие режимов водоемов, в пределах которых совершается миграция, тем незначительнее изменения паразитофауны.

Если подходить к этому вопросу с точки зрения классификации экологических факторов А. С. Мончадского, то можно сказать следующее. Миграция рыб в пределах только пресных или только морских вод вызывает воздействие на паразитофауну рыб вторично-периодических экологических факторов. При миграции рыбы из пресных вод в морские (и наоборот) сила воздействия этих факторов настолько возрастает, что они принимают для паразитов рыбы катастрофический характер и приводят к полной или почти полной гибели всей паразитофауны. Однако поскольку воздействие этих катастрофических условий имеет периодический характер и продолжается в течение очень длительного времени, то у некоторых паразитов могут возникнуть ответные приспособительные реакции. Действительно, некоторые миксоспоридии (*Myxidium oviforme*, *Chloromyxum orientale*, отчасти *Henneguya zschokkei*) заражают рыбу в пресной воде, живут в ней в течение всего периода морской жизни рыбы, затем по возвращении ее в пресные воды на нерест производят споры, которые здесь выводятся наружу, с тем чтобы в пресной воде произошло заражение новых рыб (Шульман, 1966). Таким образом, вторично-периодические факторы сперва достигли такой силы, что по характеру воздействия совпали с сильно действующими непериодическими факторами, а затем в процессе эволюции и приспособления паразитов снова стали действовать как вторично-периодические.

ЗАВИСИМОСТЬ ПАРАЗИТОФАУНЫ РЫБ ОТ ФАКТОРОВ, НЕ ИМЕЮЩИХ ЗАКОНОМЕРНОЙ ПЕРИОДИЧНОСТИ

Как уже говорилось, к этой группе экологических факторов А. С. Мончадский относит факторы, изменения которых не происходят с закономерной периодичностью. Так как их воздействие нерегулярно, приспособительные реакции организмов на них обычно неглубоки и не имеют видовой специфичности. Поэтому в тех случаях, когда сила воздействия этих факторов невелика, ответные реакции сравнительно мало бросаются в глаза. В тех же случаях, когда сила воздействия этих факторов значительна, она из-за отсутствия к ним глубокой адаптации может принять катастрофический для животного организма характер.

Из-за незначительности ответных реакций на слабое воздействие непериодических факторов мы не смогли заметить влияний большинства из этих факторов на изменение паразитофауны рыб озер Карелии, несмотря на то, что таковых было, по-видимому, достаточное количество.

Только в тех случаях, когда воздействие непериодических факторов достигало такой силы, что принимало катастрофический для рыб и их

паразитов характер, его влияние становилось заметным. Таких примеров в условиях Карелии немного.

Нам удалось обнаружить только один. Мы уже говорили, что заражение рыбы тем или иным паразитом может в различные годы быть неодинаковым. Еще в 1931—1932 гг. Г. К. Петрушевский и И. Е. Быховская (1935) отметили сильную зараженность трехиглой и девятииглой колюшек из Кончезера плероцеркоидом ленточного червя *Schistocephalus gasterostei*. В Пертозере в это время зараженность колюшек была невысока (20%), однако, по устному сообщению И. Е. Быховской, на следующий год она заметно возросла. Вспыхнувшая в связи с этим заражением эпизоотия и массовая гибель рыбы привела к почти полному исчезновению колюшек в обоих озерах. В настоящее время здесь встречаются только единичные экземпляры этих рыб. Таким образом, вторично-периодический фактор (изменение степени зараженности в отдельные годы), достигнув большой силы, стал непериодически действующим и привел к изменениям фауны водоема. Численность этой рыбы не восстановилась и до настоящего времени — в орудия лова за год попадает не более 2—3 колюшек.

Резкое уменьшение плотности популяции колюшек привело и к некоторым изменениям в ее паразитофауне. Сильно сократилась зараженность моногенетическими сосальщиками *Gyrodactylus arcuatus* (с 40 до 14%) и особенно *G. rarus* (с 70% до 0).

Затрудненность перехода этих паразитов с одной колюшки на другую (опять-таки в силу очень небольшой плотности популяции) привела к еще одному интересному явлению — переходу этих моногенетических сосальщиков на других рыб. Так, в 1953 г. мы обнаружили на жабрах 1.5-месячных мальков уклей из Пертозера *G. arcuatus*, а на плавниках этих же рыб — *G. rarus*.

Сильным непериодически действующим на рыб и их паразитофауну фактором может оказаться акклиматизация в водоеме рыбы вместе с новыми для данной местности паразитами.

Такое явление имело место на Арале, где завезенный вместе с акклиматизированной северной моногенетический сосальщик *Nitzschia sturionis* вызвал массовую эпизоотию и гибель местного шипа (Лутта, 1941). В Карелии примеров такого рода мы не имели.

Однако именно с возможностью возникновения таких эксцессов при акклиматизации новых рыб мы должны больше всего считаться. Поэтому при любых мероприятиях такого рода необходим строгий паразитологический контроль.

КОМПЛЕКСНОЕ ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ АКВАТОРИИ НА ПАРАЗИТОФАУНУ РЫБ

ПАРАЗИТОФАУНА ЛОКАЛЬНЫХ СТАД РЫБ

Г. А. Штейн (1957, 1958, 1959а, 1959б) и Е. Н. Фролова (1958, 1961, 1964, 1965), проводившие исследования паразитофауны беспозвоночных, указывали на большую мозаичность распределения их паразитов даже в условиях сравнительно небольших водоемов. Это в какой-то мере отражает мозаичность распределения самих хозяев и их малую подвижность. Столь резко выраженной мозаичности в распределении тех же паразитов у рыб не наблюдается, что несомненно связано, во-первых, с большой подвижностью последних, во-вторых, с заметно более широким спектром питания рыбы. Однако в условиях более или менее крупных водоемов мы вправе ожидать наличия приуроченности отдельных групп рыб одного и того же вида к разным участкам акватории. Так как условия в этих участках неодинаковы, можно ожидать и определенных различий в паразитофауне населяющих их рыб.

В паразитологической литературе неоднократно указывалось на различия в паразитофауне стад рыб, взятых из разных участков крупных акваторий: морей, бассейнов рек, очень больших озер. В нашу задачу входила проверка наличия локальных стад в условиях водоемов меньшего размера. Объектом такого рода исследований были избраны рыбы Сямозера (рис. 12). Сравнение паразитофауны проходного шуйского сига (*Coregonus lavaretus lavaretoides* n. *schuensis* Pravdin) и многотычинкового местного сямозерского сига (*C. lavaretus pallasi* n. *exilis*) показало, что первый сиг в отличие от второго заражен нематодой *Cystidicola farionis*, скребнем *Metechinorhynchus salmonis*, которые заносятся им из Онежского озера. Поскольку промежуточные хозяева этих паразитов в Сямозере отсутствуют, сямозерский сиг, не выходящий за пределы этой акватории, данными паразитами не заражен.

Существенные отличия были обнаружены у бычков-подкаменщиков, взятых с двух противоположных берегов: юго-восточного (р-н дер. Сямозеро) и северо-западного (р-н дер. Руга). Бычок-подкаменщик с северо-западного берега оказался заметно слабее зараженным метацеркариями *Diplostomum* sp. и *D. clavatum*, паразитирующими в глазах, что несом-

Т А Б Л И Ц А 53

Паразитофауна бычка-подкаменщика (*Cottus gobio*) из различных участков
Сямозера (вскрыто по 15 экз.)

Паразит	Район дер. Сямозеро		Район дер. Руга	
	% заражения	интенсивность заражения	% заражения	интенсивность заражения
<i>Diplostomum</i> sp.	100	51.9 (11—190)	6.6	1 (1)
<i>D. clavatum</i>	26.6	2.2 (1.3)	0	0
<i>Apatemon cobitis</i>	60	5.7 (3—10)	86.7	14.7 (3—32)

Примечание. В этой и последующих таблицах приведены только те виды паразитов рыб, в зараженности которыми обнаруживаются существенные отличия в разных пунктах. В графе «интенсивность заражения» приводится средняя интенсивность заражения, а в скобках — минимальная и максимальная (в экземплярах на 1 рыбу).

ненно связано с большей удаленностью от скоплений рыбадных птиц — окончательных хозяев этих паразитов (табл. 53).

Щука, несмотря на свою способность быстро передвигаться, благодаря подстерегающему способу захвата добычи из засады, по-видимому, не совершает протяженных миграций. Соответственно мы даже в пределах 1.5—2 км юго-западного берега различали три стада (табл. 54). Щука из Курмойльской губы наиболее сильно была заражена паразитическим раком *Ergasilus sieboldi*, а также инфузорией *Trichodinella*. Щука из Кипинойльской губы имела более низкую интенсивность заражения *E. sieboldi*,

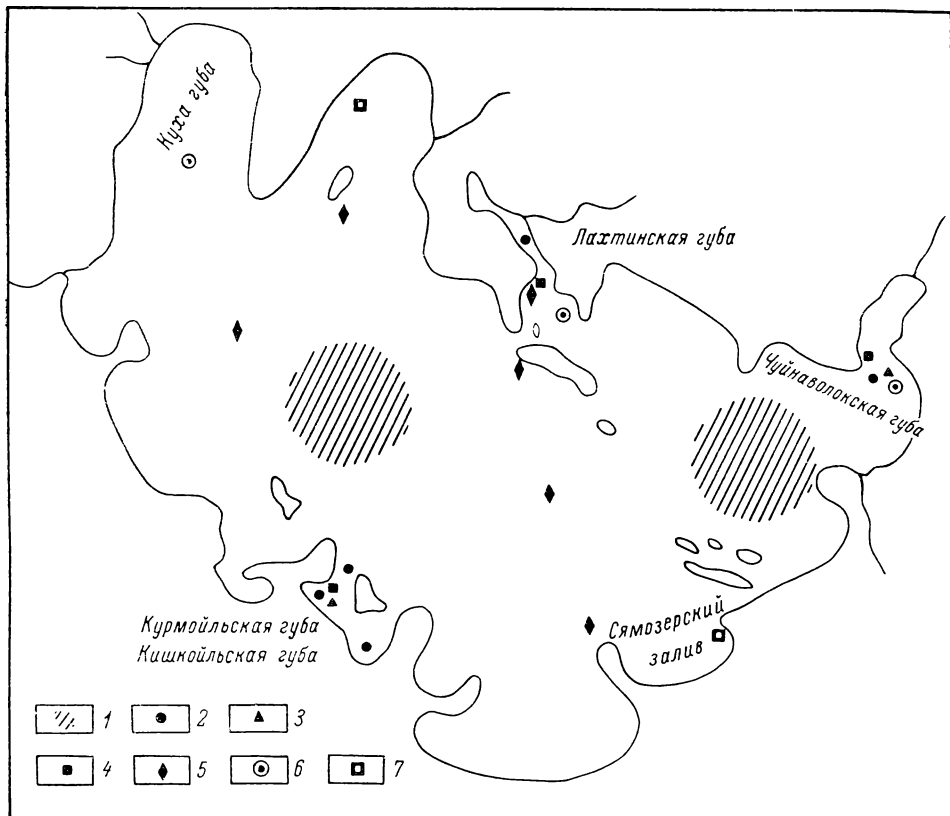


Рис. 12. Схема Сямозера и места лова рыб, подвергшихся паразитологическим исследованиям.

1 — налим, 2 — щука, 3 — окунь, 4 — плотва, 5 — ерш, 6 — лещ, 7 — бычок-подкаменщик.

но сильнее щук других стад была инвазирована плероцеркоидами широкого лентеца. В районе Кипинойльской и Курмойльской губ было исследовано стадо, условно названное «озерное», состоящее из значительно более крупных щук, с несколько более поздними сроками нереста. Оно отличалось наибольшей зараженностью *D. clavatum*, наименьшей — *E. sieboldi* и очень незначительной интенсивностью заражения *Tetraonchus monenteron*.

Щуки из Ляхтинской губы (северный берег) в отличие от всех других стад в большей степени питаются карповыми рыбами и в меньшей — лососевыми. Соответственно они слабее всех заражены *Triaenophorus crassus* и сильнее других заражены *Rhipidocotyle illense* и *Acanthocephalus lucii* (последний паразит аккумулируется в щуке после переваривания заглоченных ею карповых рыб).

Т А Б Л И Ц А 54

Паразитофауна щуки (*Esox lucius*) из различных пунктов Сямозера
(вскрыто по 15 экз.; в пункте «Озерная» — 9)

Паразит	«Озерная»		Кишкoiль- ская губа		Курмойль- ская губа		Ляхтинская губа		Чуйнаволо- кская губа	
	% зара- жения	интенсив- ность зара- жения	% зара- жения	интенсив- ность зара- жения	% зара- жения	интенсив- ность зара- жения	% зара- жения	интенсив- ность зара- жения	% зара- жения	интенсив- ность зара- жения
<i>Trichodinella epizootica</i>	0	0	20	—	66.6	—	6.6	—	0	0
<i>Rhipidocotyle illense</i>	0	0	0	0	0	0	26.6	73.5 (21—132)	0	0
<i>Diplostomum</i> sp.	11.1	5 (3)	46.6	2.7 (1—5)	20	3.66 (2—5)	13.3	1.5 (1—2)	0	0
<i>D. clavatum</i>	33.5	8.3 (6—11)	6.6	8 (8)	6.6	12	0	0	6.6	1
<i>Tetraonchus monenteron</i>	88.9	11.8 (2—52)	80	35 (3—161)	66.6	86.3 (1—223)	86.6	97.2 (2—229)	53.3	18.8 (1—74)
<i>Diphyllobothrium latum</i>	77.8	7.9 (2—24)	86.6	17.0 (7—21)	80	5.4 (1—12)	93.3	7.1 (1—23)	73.3	6.3 (1—17)
<i>Triaenophorus crassus</i>	88.9	36.5 (24—82)	93.3	22.8 (3—93)	100	17.8 (1—37)	40	10.7 (3—19)	93.3	17.4 (1—109)
<i>Philometra obturans</i>	22.2	2 (2)	26.6	2 (1—4)	33.3	1.6 (1—3)	26.6	1.2 (1—2)	46.6	2.1 (1—4)
<i>Acanthocephalus lucii</i>	11.1	1 (1)	13.3	2	20	4 (2—6)	46.6	4 (1—8)	13.3	2 (1—3)
<i>Ergasilus sieboldi</i>	100	7.2 (1—36)	100	18.8 (7—71)	100	122 (4—482)	80	63.5 (7—196)	100	39.4 (2—121)

Щука из Чуйнаволоцкой губы (северо-восточный берег), являющаяся также «озерным» стадом, наиболее близка к «озерному» стаду западного берега (Кишкoiльская и Курмойльская губы). Она сильнее других заражена *Philometra obturans* и в то же время лишена всех вышеперечисленных отличий вышеупомянутых стад.

Заметные отличия в паразитофауне имеют стада рыб, прирученные к губам. Окунь из Курмойльской губы сильнее заражен миксоспоридиями, паразитическими раками (*Ergasilus sieboldi*, *Achtheres percarum*) и трематодой *Bunodera luciopercae*, в то время как окунь из Чуйнаволоц-

Т А Б Л И Ц А 55

Паразитофауна окуня (*Perca fluviatilis*) из различных участков Сямозера
(вскрыто по 15 экз.)

Паразит	Чуйнаволоцкая губа		Курмойльская губа	
	% зараже- ния	интенсив- ность зара- жения	% зараже- ния	интенсив- ность зара- жения
<i>Henneguya creplini</i>	—	—	26.6	—
<i>Diplostomum clavatum</i>	20	3.66 (1—6)	40	8 (2—13)
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	53.3	3.75 (1—8)	26.6	2.25 (1—3)
<i>Camallanus lacustris</i>	33.3	1.8 (1—2)	13.3	1.5 (1—2)
<i>C. truncatus</i>	40	3.16 (1—7)	—	—
<i>Achtheres percarum</i>	—	—	20	3.6 (3—4)
<i>Ergasilus sieboldi</i>	80	8.4 (2—25)	60	1.7 (1—3)

ской губы сильнее инвазирован нематодами из рода *Camallanus* (особенно *C. truncatus*) и плероцеркоидами *T. nodulosus* (табл. 55).

Плотва из района Курмойльской и Кишкойльской губ отличается максимумом зараженности скребнем *A. lucii* (результат питания водяными осликами), *Myxobolus bramae* и *Diplostomum* sp., а также отсутствием *Myxobolus diversicapsularis* и *Rhaphidascaris acus* (табл. 56). Плотва из Чуйнаволоцкой губы отличается наибольшей зараженностью *M. diversicapsularis*, *Rh. acus* и наименьшей — *Myxidium rhodei*. Наконец, для плотвы из Лахтинской губы характерна слабая зараженность метацеркариями *Diplostomum* sp.

ТАБЛИЦА 56

Паразитофауна плотвы (*Rutilus rutilus*) из различных пунктов Сямозера (вскрыто по 15 экз.)

Паразит	Курмойльская губа		Лахтинская губа		Чуйнаволоцкая губа	
	% заражения	интенсивность заражения	% заражения	интенсивность заражения	% заражения	интенсивность заражения
<i>Myxidium rhodei</i>	86.6	—	100	—	40	—
<i>Myxobolus diversicapsularis</i>	—	—	20	—	46.6	—
<i>M. bramae</i>	73.3	—	33.3	—	40	2.2 (2—3)
<i>Diplostomum</i> sp.	73.3	2.72 (1—5)	6.6	2 (2)	40	2.2 (2—3)
<i>Rhaphidascaris acus</i> . .	—	—	—	—	26.6	2.6 (1—4)
<i>Acanthocephalus lucii</i> . .	86.6	3.0 (1—6)	—	—	—	—

Очень мало отличались по паразитофауне стада рыб, проводящие большую часть времени в центральных частях озера. Лещ, приходящий на нерест в Чуйнаволоцкую губу, отличался от двух других стад, обследованных нами, наибольшей зараженностью *Diplozoon paradoxum* и сравнительно слабой — скребнями из рода *Acanthocephalus* (табл. 57). Лещ, идущий на нерест в Лахтинскую губу, сравнительно слабо заражен *Myxobolus bramae* и совсем не заражен *M. exiguus*. Возможно, это связано с тем, что в кишечнике этого леща, по данным В. А. Соколовой (1956), было меньше, чем у лещей других стад, бентодетрита, что снижает возможности заражения микроспоридиями с быстроопускающимися спорами.

ТАБЛИЦА 57

Паразитофауна леща (*Abramis brama*) из различных пунктов Сямозера (вскрыто по 15 экз.)

Паразит	Район Куха-губы		Лахтинская губа		Чуйнаволоцкая губа	
	% заражения	интенсивность заражения	% заражения	интенсивность заражения	% заражения	интенсивность заражения
<i>Myxobolus bramae</i>	86.6	—	66.5	—	93.3	—
<i>M. exiguus</i>	40	—	—	—	40	—
<i>Diplozoon paradoxum</i>	40	2 (1—5)	53.3	2.6 (1—6)	86.6	2.3 (1—6)
<i>Acanthocephalus anguillae</i>	93.3	6.6 (2—25)	80	6.2 (2—13)	40	4.3 (1—12)

Что касается леща, идущего на нерест в р. Айменги и пойманного в районе Куха-губы (северо-западный берег), то это стадо отличается от двух упомянутых выше стад тем, что его паразитофауна не имеет характерных особенностей как первого, так и второго стада.

Заметные затруднения возникли при исследовании паразитофауны налима — рыбы, совершающей значительные передвижения в пределах озера и к тому же приуроченной к его центральной части. Удалось установить некоторые различия только между налимами из восточной и западной частей озера (табл. 58). Наличие островов, каменных луд и повышение дна в центральной части озера в какой-то мере разделяют центральную часть озера и затрудняют переход холодолюбивого налима из восточной части в западную, и наоборот (особенно в период летнего прогревания). Налимы из восточной части озера были несколько сильнее заражены миксоспоридиями *Chloromyxum mucronatum* и *Sphaerospora cristata*, круглыми червями из рода *Camallanus* и имели несколько более высокую интенсивность заражения цестодами *Eubothrium rugosum* и скребнями из рода *Acanthocephalus*. У налима из западной части озера чаще встречались дигенетические сосальщики *Azygia lucii* и паразитические раки *Ergasilus sieboldi*.

ТАБЛИЦА 58

Паразитофауна налима (*Lota lota*) из различных районов Сямозера (вскрыто по 15 экз.)

Паразит	Западная часть озера		Восточная часть озера	
	% заражения	интенсивность заражения	% заражения	интенсивность заражения
<i>Chloromyxum mucronatum</i> . . .	33.3	—	66.6	—
<i>Sphaerospora cristata</i>	6.6	—	40	—
<i>Azygia lucii</i>	33.3	4.8 (1—8)	6.6	2 (2)
<i>Eubothrium rugosum</i>	100	18.3 (3—65)	100	40.8 (1—105)
<i>Camallanus lacustris</i>	46.6	31.7 (1—175)	93.3	55.8 (2—441)
<i>C. truncatus</i> . . .	60.0	10.5 (1—59)	73.3	30.0 (2—132)
<i>Acanthocephalus anguillae</i> .	6.6	1 (1)	20	8 (1—15)
<i>Ergasilus sieboldi</i>	46.6	12 (1—38)	13.3	4 (1—7)

Эти различия нельзя признать достаточно резкими, особенно если учесть, что иногда единичные экземпляры налима из одного стада имели картину заражения, характерную для представителей другого стада, что несомненно свидетельствует о возможности передвижения из одной части озера в другую.

Очень сложную картину различия паразитофауны дали ерши — малоподвижные рыбы, приуроченные к глубинам (табл. 59). Мы обследовали 5 стад из ям в 5 участках центральной части озера, и одно стадо из литорали в Лахтинской губе, где ерши подобно бычкам-подкаменщикам жили под камнями на глубине всего 0.5 м.

Ерш из литорали резко отличался от всех других стад максимальной зараженностью скребнем *A. lucii*, минимальной и незначительной — метацеркариями из рода *Tetracotyle*. Паразитофауна всех остальных стад была весьма однотишной. Ерш из района о. Кудамсаари был сильно заражен метацеркариями *Diplostomum clavatum* и, кроме того, выделялся относительно высокой интенсивностью заражения *Rhabdochona denudata*. Ерш из района мыса Инжунаволок отличался отсутствием дигенетических сосальщиков из рода *Diplostomum* и меньшей интенсивностью инвазии *Tetracotyle variegata*, что, возможно, связано с уменьшением численности первых промежуточных хозяев этих паразитов — брюхоногих моллюсков на больших глубинах (до 15 м). Три остальных стада очень сходны между собой по своей паразитофауне. Единственное отличие ерша из района Азанаволок от двух других — более высокие экстенсивность и особенно интенсивность заражения представителями рода *Diplostomum*. Паразито-

Паразитофауна ерша (*Acerina cernua*) из различных районов Сямозера
(вскрыто по 15 экз.)

Паразит	Лахтинская губа		Район о. Кудамсаари		Центральная часть	
	% заражения	интенсивность заражения	% заражения	интенсивность заражения	% заражения	интенсивность заражения
<i>Diplostomum</i> sp. . .	40	5.2 (3—9)	33.3	24.3 (12—43)	13.3	5 (5)
<i>D. clavatum</i> . . .	13.3	2.5 (2—3)	73.3	5.1 (1—19)	6.6	2 (2)
<i>Tetracotyle variegata</i>	26.6	11.5 (2—20)	100	198 (35—1047)	100	332 (42—845)
<i>T. percae-fluviatilis</i>	—	—	26.6	1.7 (1—3)	20	4 (2—8)
<i>Acanthocephalus lucii</i>	93.3	2.1 (1—4)	6.6	1 (1)	—	—
<i>Rhabdochona denudata</i>	—	—	26.6	2 (1—3)	—	—

Т А Б Л И Ц А 59 (продолжение)

Паразит	Район о. Кюченсаари		Район мыса Инжунаволоок		Район о. Азагаволок	
	% заражения	интенсивность заражения	% заражения	интенсивность заражения	% заражения	интенсивность заражения
<i>Diplostomum</i> sp. . . .	33.3	2.8 (1—5)	—	—	46.6	18.1 (1—60)
<i>D. clavatum</i> . . .	—	—	—	—	—	—
<i>Tetracotyle variegata</i>	100	417.5 (50—860)	100	140 (33—457)	100	463 (40—1836)
<i>T. percae-fluviatilis</i>	26.6	13.2 (1—43)	13.3	2.5 (1—4)	33.3	7.2 (1—27)
<i>Acanthocephalus lucii</i>	—	—	6.6	1 (1)	—	—
<i>Rhabdochona denudata</i>	—	—	6.6	1 (1)	—	—

фауна же ершей из центральной части озера и ершей из района Кюченсаари ничем существенным друг от друга не отличались.

Таким образом, на основании наших исследований было установлено, что паразитологические данные дают возможность различать локальные стада рыб, даже в таких сравнительно небольших водоемах, как Сямозеро. При этом разницу в паразитофауне отдельных стад рыб усиливают 3 следующих основных фактора (и особенно их сочетание):

1) наличие существенных различий в биологии этих стад (шуйский проходной и сямозерский сиги; литоральный и ямные ерши);

2) небольшая протяженность их миграции (бычок-подкаменщик, щука, отчасти ерш);

3) приуроченность к прибрежным участкам водоема (бычок-подкаменщик, плотва, окунь, литоральный ерш, отчасти щука).

Хотя паразитологические данные в ряде случаев и дают ценный материал для определения наличия или отсутствия локальных стад в данном водоеме, одних только паразитологических данных недостаточно, в первую очередь потому, что они не дают ответа на вопрос, какой характер носят эти стада. Ответ на него может дать только комплексное исследование. Необходимость и актуальность такого рода работ уже назрела, ибо только знание характера этих стад, их числа, биологии и численности каждого из них позволит дать точное представление об общей численности рыб в акватории, а также и о структуре вида.

ПАЗАРИТОФАУНА РЫБ ОТДЕЛЬНЫХ ВОДОЕМОВ

Разнообразный комплекс периодически и непериодически действующих экологических факторов определяет состав паразитофауны рыб в обследованных водоемах. Поскольку в каждом из них имело место большее или меньшее влияние тех или иных факторов, паразитофауна всех 9 обследованных озер обладает своими характерными особенностями. Эти особенности в первую очередь определяются генезисом водоемов, их типом и связанным с этим составом гидрофауны.

Прежде всего имеются заметные различия, связанные с принадлежностью озер к тому или другому биологическому району. Два озера: Кончезеро и Пертозеро, входящие в Кончезерскую группу, относятся к Прионежскому району. Они занимают котловины ледниково-эрозийного происхождения, имеющие характерную вытянутую с северо-запада на юго-восток форму, и, по-видимому, представляют собой древний остаток Петрозаводской губы Онежского озера. В связи с этим в большинстве озер сохранились реликтовые раки: *Pontoporeia affinis* и *Pallasea quadrispinosa*, что в свою очередь обеспечивает наличие связанных с ними паразитов рыб — *Metechinorhynchus salmonis*, *Cystidicola farionis* и *Echinorhynchus borealis*.

По мнению С. В. Герда (1962), Кончезеро и Пертозеро — олиготрофные водоемы. Отмечая высокую кормность этих озер за счет амфипод, он не считает возможным относить их к мезотрофным, как это делает И. В. Баранов (1962). Кончезеро, имея примерно тот же характер фауны, что и Пертозеро, из-за большого притока гуминовых кислот относится к олиготрофным водоемам. Это обстоятельство накладывает некоторый отпечаток на его фауну в том плане, что реликтовых раков, равно как и связанных с ними паразитов, в нем меньше, чем в Пертозере. Следует также отметить некоторое несоответствие в оценке гуминости этих водоемов у С. В. Герда и И. В. Баранова. Первый относит их к светлым озерам со слабой гумификацией, второй — к окрашенным, или, как он их называет, гумифицированным. Поскольку большого влияния эта гумификация на паразитофауну Кончезера не оказывает, мы временно воздерживаемся от своего окончательного решения в чью-либо пользу, указав только на большую близость этих водоемов к светлым озерам. Пертозеро по своей паразитофауне, как будет показано ниже, вообще не отличается от светлых озер.

Иной характер носят озера Сямозерской (Сямозеро), Шотозерской (Шотозеро, Вагатозеро, Миккельское озеро, Крошнозеро) и Святозерской (Святозеро) групп. Эти три группы озер относятся к другому биологическому району — Онего-Ладожскому перешейку. Здесь все озера характеризуются лопастными очертаниями, не имеющими четкой направленности. Котловины озер неглубокие, высшая водная растительность более развита, температурный режим выше, чем в водоемах Кончезерской группы. Фауна довольно разнообразна, особенно в крупных озерах (Сямозеро, Шотозеро, Вагатозеро). В них большее развитие получают карповые рыбы, среди которых встречаются такие южные виды, как синец, густера и даже сом и голавль.

Озера этих трех групп — наиболее продвинувшиеся в сторону эвтрофикации, в связи с чем Б. М. Александров (1951, 1962) и И. В. Баранов (1962) считают возможным отнести Крошнозеро, Миккельское озеро и Святозеро к эвтрофным водоемам. Однако С. В. Герд (1951, 1962) на том основании, что эти наиболее эвтрофированные озера все же не достигли таких высоких показателей биомассы как водоемы Балтийской биологической области (Селигер, Чудское, Псковское, Ильмень), относит их к мезотрофным водоемам, считая, что образование типично эвтрофных

водоемов в условиях Карелии невозможно. Ввиду большого притока болотных вод с севера часть озер в той или иной степени гумифицировалась. Из обследованных нами озер здесь особенно сильной гумификации подвергалось Шотозеро, где этому процессу сопутствует также сильное оруднение, приведшее к образованию на дне рудной корки. И. В. Баранов (1962) по характеру гумификации относит его к полигугозным олиготрофным водоемам.

Много гуминовых кислот и в расположенном ниже, сильно проточном Вагатозере. Однако приток вод из Сямозера через р. Сяпся и отсутствие больших болот в прибрежной зоне снижают гумификацию, благодаря чему озеро можно считать мезогумозным, по выражению И. В. Баранова (1962), «... с транзитным типом гумусовых вод». Что касается самого крупного водоема — Сямозера, то оно — олиготрофное озеро, отдельные губы которого в большей или меньшей степени продвинулись по пути эвтрофикации. Некоторые северные губы благодаря притоку гумусовых вод дистрофизировались. В связи с этим И. В. Баранов (1962) относит Сямозеро к мезогумозным. С. В. Герд (1951, 1962) же считает, что процесс гумификации пока еще только захватывает этот водоем.

Последнее из исследованных нами озер — Салонъярви, расположенное в верхнем течении р. Шуи, относится к Суоярвской группе, входящей в юго-западный болотистый биолимнологический район. Эти сравнительно неглубокие озера, имеющие неправильно удлиненную форму, сильно гумифицированы. Высшая водная растительность слабо развита, качественный, а подчас и количественный состав фауны сильно обеднен. Озеро Салонъярви — полигугозное, сильно дистрофированный водоем, в связи с чем все вышеуказанные особенности озер Суоярвской группы выражены в нем с достаточной полнотой.

Таким образом, в наших исследованиях представлены почти все типы водоемов, характерных для Карелии. Исключение составляют только ультраолиготрофные крупные озера — типа Ладожского, Онежского, Сегозера. Однако по первым двум имеются довольно полные исследования (Петрушевский, 1940; Барышева и Бауер, 1957), а по Сегозеру мы располагаем неопубликованными данными исследований, проведенных В. Ф. Рыбак. Сегозеро находится в иной зоогеографической провинции (Ледовитоморской), расположенной в другой подобласти (Циркумпольной). Поэтому оно мало подходит для сравнения с озерами бассейна р. Шуи, относящимися к Балтийской провинции Средиземноморской подобласти. Более правомочно сравнение их с Ладожским и особенно с Онежским, в бассейн которого они входят. К сожалению, исследование этих водоемов проводилось давно, когда систематика многих групп паразитов была еще недостаточно разработана. Так, вместо одного эктопаразитического вида *Trichodina domerguei* для бассейна р. Шуи, по далеко не полным данным, ныне насчитывается 9 видов. Вид *Ancylodiscoides siluri* разбит на три самостоятельных вида: *A. siluri*, *A. venustus*, *A. magnus*. Не учитывались в то время инфузории *Apiosoma*, гапლოსпоридии из рода *Dermocystidium*, большинство гиродактилусов, микоспоридий из рода *Muxobilatus* и т. д. Несмотря на явно заниженные данные, паразитофауна Ладожского и Онежского озер заметно богаче любого из обследованных нами водоемов. Для первого из них указывается свыше 130 видов, для второго — около 120. Причины этого богатства могут быть следующие.

1. Крупные размеры озер обычно способствуют разнообразию их фауны вообще, богатству и разнообразию ихтиофауны в частности.

2. Наличие большого количества участков с разнообразным режимом увеличивает число экологических ниш и опять-таки способствует разнообразию фауны.

3. Неспециализированные олиготрофные водоемы с хорошим кислородным режимом, хотя и не создают оптимальных условий для очень высокой численности каких-нибудь отдельных видов, все же обеспечивают существование большого количества видов животных с самыми различными требованиями (Лепнева, 1950).

4. Большое разнообразие фауны создает возможность для образования большого количества трофических связей, что облегчает существование паразитов с различными циклами развития.

Характерной особенностью этих озер является также большое количество оксифильных реликтовых ракообразных и связанных с ними паразитов.

Переходим к характеристике паразитофауны водоемов бассейна р. Шуи.

Пертозеро и Кончезеро (Кончезерская группа) имеют сходную, сравнительно богатую видами паразитофауну. Как уже отмечалось, в этих озерах сохранились реликтовые ракообразные и связанные с ними паразиты: *Cyathocephalus truncatus*, *Cystidicola farionis*, *Metechinorhynchus salmonis*, *Echinorhynchus borealis*. Наличие данных видов — следствие общего богатства фауны амфипод.

Вместе с тем отсутствуют некоторые южные виды, представленные в Сязозерской и отчасти в Шотозерской группах: *Camallanus truncatus*, *Caryophyllaeus laticeps*, *Dactylogyrus cornu*, *D. auriculatus*, *D. zandti*, *D. falcatus* и др. Сравнительно богато представлен веслоногий рак *Ergasilus sieboldi*.

В обоих озерах ни разу не отмечен типичный северный вид *Triaenophorus crassus*, несмотря на ясно выраженный северный характер паразитофауны и наличие всех трех хозяев этого паразита (циклопов, сигов, щук). Как уже упоминалось выше, по нашему мнению, это связано с пищевой разобщенностью хозяев: сиги, находясь в ямах, питаются в основном амфиподами и редко становятся добычей щук.

Наряду с этими общими чертами данные озера в отдельных деталях отличаются друг от друга. В олигогумозном Кончезере в меньшем числе представлены паразиты, связанные с оксифильными реликтовыми ракообразными. С другой стороны, фауна паразитов рыб Кончезера более богата видами, развивающимися со сменой хозяев. Это, по-видимому, связано со следующими причинами. Во-первых, Кончезеро имеет большие размеры, заметно большую изрезанность береговой линии и большее число островов. Это способствует большему разнообразию режимов в отдельных участках озера и соответственно большему разнообразию фауны. Во-вторых, на Кончезере богаче представлены рыбадные птицы, в связи с чем здесь наблюдается большее число и видовое разнообразие паразитов, окончательными хозяевами которых служат птицы (в Пертозере, например, не обнаружены *Neascus brevicaudatus*, *Ligula intestinalis*).

Особое место среди озер бассейна р. Шуи занимает Сязозеро (Сязозерская группа) — самый крупный водоем Южной Карелии после Ладожского и Онежского озер (рис. 12). Обилие губ с самым разнообразным режимом способствует богатству и разнообразию фауны. Несмотря на большие размеры, озеро сравнительно мелководное (наибольшая глубина 23.5 м, средняя — 6.7 м). Это обстоятельство, а также полное перемешивание воды обеспечивает хорошее прогревание водной массы. В ихтиофауне на первый план выходят карповые, содержащие много южных элементов: синец, голавль, густера и др. Сиги и ряпушка играют меньшую роль. Реликтовые ракообразные отсутствуют.

Как уже отмечалось, отдельные губы этого олиготрофного водоема заметно продвинулись в сторону эвтрофикации, а некоторые, расположенные на севере, под влиянием притока гуминовых вод дистрофировались.

Паразитофауна рыб в разных участках озера также неоднородна. Здесь трудно говорить об общей картине состава паразитов рыб всего озера. Можно лишь сказать об отсутствии северных реликтовых элементов — *Cystidicola farionis*, *Metechinorhynchus salmonis*, *Echinorhynchus borealis*, *Cyathocephalus truncatus*. Первые же два вида заносятся в Сямозеро проходными симами из Онежского. Возможно, заносная форма и *Cucullanus truttae*, более присущая речным водоемам. Имеется ряд южных форм, не встречающихся в озерах Кончезерской группы: специфичные моногенетические сосальщики леща и густеры, скребень *Acanthocephalus anguillae*, нематода *Camallanus truncatus* и др. Следует отметить также сильную зараженность щук *Triaenophorus crassus*, обусловленную интенсивным питанием этих рыб лососевыми.

Для центральной части Сямозера характерна сравнительно слабая зараженность рыб *Ergasilus sieboldi*, паразитами, связанными с пластинчатожаберными моллюсками из рода *Anodonta*, а также паразитами *Acanthocephalus lucii*, *A. anguillae* и др., промежуточным хозяином которых служит водяной ослик. Поскольку режим центральной части озера более или менее однороден, больших различий в паразитофауне рыб из отдельных его участков нет. Это обусловило слабое различие в паразитофауне локальных стад рыб, проводящих большую часть жизни в центральном плесе. Сравнительно мозаично распределены паразиты, окончательные хозяева которых — птицы. Так как один из этих видов — *Tetracotyle variegata* — распространен более или менее равномерно по всей центральной части озера, можно предполагать, что мозаичное распределение других видов (*Diplostomum* sp., *D. clavatum*) связано не с птицами, а с распространением их первых промежуточных хозяев (*Limnea stagnalis*, *Galba palustris*, *Radix ovata*). Обращает на себя внимание многочисленность круглых червей из рода *Camallanus* и ленточного червя *Eubothrium rugosum* в восточной части озера. Связано ли это с большей численностью их промежуточных хозяев или с тем, что последние в большем числе употребляются рыбами в пищу, пока неясно.

В различных губах характер паразитофауны рыб заметно меняется. Рыбы, взятые из Куха-губы, были очень слабо заражены *Ergasilus sieboldi*, причиной чему служит влияние гуминовых кислот, приносимых р. Судак. В Лахтинской, Чуйнаволоцкой, Курмойльской и Кишкойльской губах имеет место противоположная картина: усиление зараженности *E. sieboldi*, что связано с сильной эвтрофикацией этих губ. Самая сильная зараженность рыб *E. sieboldi* наблюдалась в двух наиболее эвтрофированных губах: Лахтинской и Курмойльской. Интересно отметить, что, несмотря на сильную эвтрофикацию, в Кишкойльской губе, расположенной в непосредственной близости от Курмойльской, интенсивность заражения *E. sieboldi* значительно ниже, чем в последней. По-видимому, здесь сильное зарастание снижает численность этих паразитов.

В Кишкойльской, Курмойльской и особенно в Лахтинской губах, а также в близких к ним районах наблюдалось сравнительно большое число паразитов, связанных в своем развитии с водяными осликами. Рыбы многих губ сильно заражены глосидиями, что указывает на сравнительно большое число пластинчатожаберных моллюсков из рода *Anodonta*. В связи с тем, что отдельные губы Сямозера заметно отличаются друг от друга по своему режиму, хорошо выраженные отличия наблюдаются и в паразитофауне приуроченных к ним локальных стад рыб.

Несколько иной характер имеют озера Шотозерской группы. Самое крупное из них Шотозеро сравнительно неглубокое (максимальная глубина 10 м, средняя — 3.1 м), с мало изрезанной береговой линией, со слабо развитой высшей водной растительностью и значительным притоком гумифицированных вод. 41.1% площади дна покрыта рудными отложе-

ниями, что сильно мешает развитию донной фауны. 21.3% площади дна заняты мощным слоем ила, толщиной до 2 м, что способствует согреванию придонных слоев воды зимой и, по мнению К. Д. Машканцевой (1959), содействует существованию теплолюбивых южных придонных рыб, в том числе такого редкого для Карелии реликта, как сом. Для Шотозера характерна еще одна особенность — его проточность.

Паразитофауна рыб Шотозера качественно богата. Этот водоем по числу видов стоит на втором месте после Сямозера. Однако зараженность рыб нельзя считать значительной. Прежде всего качественное богатство паразитофауны Шотозера связано с тем, что существование здесь сома прибавило к списку паразитов еще три вида: *Ancylodiscoides siluri*, *A. venustus*, *Gangezia siluri*, а наличие синца — *Dactylogyrus chranilovi*. Многие виды хотя и числятся в списках паразитов, населяющих Шотозеро, встречаются крайне редко. Так, *Ergasilus sieboldi*, плохо переносящий гумификацию и течение, отмечен по 1 экз. у 3 рыб. Все остальные 205 экз. обследованных рыб были свободны от этого паразита. Сравнительно редки паразиты, связанные в своем жизненном цикле с брюхоногими моллюсками. Малочисленны скребни из рода *Acanthocephalus*, связанные с водяными осликами. Более полно представлены дигенетические сосальщики из рода *Phyllodistomum*, первые промежуточные хозяева которых — двустворчатые моллюски *Pisidium*. Обеднение затрагивает также паразитов, связанных с планктоном. Так, сравнительно редки ленточные черви из родов *Proteocephalus* и *Eubothrium*, а также *Triaenophorus crassus*. Исключение составляют только *T. nodulosus* и *Camallanus lacustris*. Возможно, это связано с тем, что их промежуточные хозяева (*Cyclops strenuus* и другие веслоногие раки), несмотря на общее количественное обеднение планктона озера, все же достаточно многочисленны. По нашему же мнению, это в большей степени связано с тем, что веслоногие раки именно из-за обеднения планктона играют большую роль в питании окуня, а это обеспечивает ему высокую зараженность *Camallanus lacustris* и плероцеркоидами *Triaenophorus nodulosus*. В свою очередь щука в большом количестве поедает окуня, что способствует сильному заражению ее взрослыми стадиями *T. nodulosus*.

Ихтиопаразитофауна Вагатозера, сохраняя в общем характерные черты таковой Шотозера, имеет ряд особенностей. Они обусловлены более слабой дистрофикацией, что приводит к меньшему развитию рудной корки, большему развитию ила (62.5% площади дна) и песчаного грунта (32.5% площади дна), а также большой проточностью.

В Вагатозере еще сильнее проявляется количественное обеднение состава дигенетических сосальщиков, развитие которых связано с брюхоногими моллюсками (*Allocreadium isoporum*, *Bunodera luciopercae*, *Diplostomum* sp. и *D. clavatum*). Рыбы Вагатозера еще слабее заражены паразитами, промежуточные хозяева которых — планктонные копеподы и водяные ослики. В то же время паразиты, связанные с пластинчатожаберными моллюсками, представлены более полно. Особенно широкое распространение получили виды, прямо или косвенно связанные с родами *Unio* и *Anodonta* (глохидии и *Rhipidocotyle illense*). Все это согласуется с устным сообщением С. П. Китаева о сравнительно большом числе видов и численности моллюсков *Anodonta anodonta anatina*, *A. anodonta piscinalis*, *Unio tumidus*.

Мы уже упоминали об интересном явлении сноса паразитов, при котором заражение рыб плероцеркоидами широкого лентеца и, по-видимому, раков процеркоидами этого паразита происходит не около населенных пунктов, а намного ниже их по течению.

Все это — отражение полуречного характера режима Вагатозера.

Заметно отличаются от предыдущих двух озер два других небольших озера Шотозерской группы: Миккельское и Крошнозеро. Являясь наиболее эутрофированными водоемами Карелии, они обладают своеобразной паразитофауной рыб. Ввиду слабой проточности в них совершенно отсутствует реофильная *Rhabdochona denudata*. Не найдены и такие широко распространенные паразиты, как *Rhaphidascaris acus*, *Camallanus truncatus*, *Acanthocephalus anguillae*. Это обстоятельство трудно объяснимо, так как промежуточные хозяева двух последних видов богато представлены в обоих озерах. Обращает на себя внимание отсутствие не только двух этих южных видов паразитов, но и целого ряда рыб южного происхождения: сома, густеры, отчасти синца. Соответственно не найдены все их специфичные паразиты. Не найдены моногенетические сосальщики редкого в этих водоемах язя, а у судака и окуня не обнаружены специфичные для них анцироцефалюсы (окунь отмечен в обоих озерах, судак — лишь в Крошнозере).

В то же время Миккельское озеро и Крошнозеро чрезвычайно богаты паразитическими раками *Ergasilus sieboldi*, предпочитающими эутрофированные водоемы с незначительным течением. При этом в Крошнозере *E. sieboldi* распространен больше, чем в Миккельском озере. Это вызвано, во-первых, более слабым течением в Крошнозере (показатели водообмена соответственно 1 и 7); во-вторых, тем, что Миккельское озеро значительно сильнее зарастает. В Крошнозере выше зараженность рыб круглым червем *Camallanus lacustris*. Для Крошнозера характерны небольшая численность *Bunodera luciopercae* и очень малое число находок *Allocreadium isoporum*. Последнее обстоятельство стоит в связи с малочисленностью первого промежуточного хозяина этого паразита — моллюска из рода *Sphaerium*. Хотя донная фауна Крошнозера и богата в количественном отношении, она не отличается видовым разнообразием (Александров, 1951; Соколова, 1956). Это находит отражение не только в малом числе вышеназванных дигенетических сосальщиков, но и в сравнительно слабой зараженности рыб Крошнозера скребнями. Промежуточный хозяин скребней — водяной ослик — сравнительно слабо представлен в донной фауне водоема. Поскольку в Крошнозере широко представлены олигохеты, лещи из этого озера больше, чем в каких-либо других водоемах, заражены *Caryophyllaeus laticeps*.

Донная фауна Миккельского озера более разнообразна. В ней богато представлены водяные ослики, благодаря чему сильнее распространен *Acanthocephalus lucii*. Обилие моллюсков из рода *Sphaerium* вызывает соответственно сильную зараженность рыб Миккельского озера *Bunodera luciopercae*. Характерна для рыб Миккельского озера также и сильная инвазия эктопаразитами, что обусловлено значительной скученностью рыб в сравнительно небольшом водоеме, площадь которого всего 6,6 км². Эта скученность рыб в сочетании с незначительной глубиной озера создает предпосылки для высокой зараженности рыб миксоспоридиями. Благодаря небольшому количеству *Anodonta* и отсутствию *Unio* на рыбах редко встречаются гложидии, а также *Rhipidocotyle illense*.

К последним двум озерам очень близко небольшое по размерам Святозеро (Святозерская группа). Как уже отмечалось, это озеро относится к типу мезотрофных. Как и предыдущие озера, оно обладает высокими показателями биомассы и в то же время отличается от них меньшим разнообразием фауны. Видовой же состав паразитофауны рыб Святозера заметно отличается. Обеднение качественного состава фауны паразитов рыб в данном водоеме проявляется еще сильнее: обнаружено всего 73 вида паразитов. По неизвестным причинам встречались в заметно меньшем количестве, чем в предыдущих водоемах, паразиты с прямым циклом развития. Полностью отсутствуют паразиты лососевых. Из паразитов,

связанных с бентосом, обеднение сказалось только на тех видах, промежуточными хозяевами которых являются пластинчатожаберные моллюски. Так, из пяти видов *Phyllodistomum*, известных для бассейна р. Шуи, здесь обнаружен только один вид — *Ph. simile*, что стоит также в связи с малочисленностью моллюсков рода *Sphaerium*. Богато представлены *Acanthocephalus lucii*. Как и в предыдущих мезотрофных водоемах, *A. anguillae* отсутствует. В большом числе встречался *Caryophyllaeus laticeps*, что указывает на богатство бентоса олигохетами. Обеднение почти не коснулось паразитов, связанных с брюхоногими моллюсками, во всяком случае число их видов было такое же, как в Миккельском и Пертозере, и лишь на 1 вид меньше, чем во всех других озерах (исключая Кончезеро). Что касается паразитов, связанных с планктоном, то здесь их количество значительно больше, чем в других мезотрофных водоемах. Особенно распространена *Ligula intestinalis*, сильно заражающая плотву. По-видимому, веслоногие раки, служащие в отличие от кладоцер промежуточными хозяевами паразитов рыб, играют в питании рыб Святозера большую роль, чем в других озерах. *Ergasilus sieboldi* распространен сравнительно слабо, чему способствует зарастание водоема.

Единственное из обследованных нами водоемов Суоярвской группы озер — Салонъярви — наиболее отличается от всех других водоемов как по своему режиму, так и по характеру паразитофауны. Сильная дистрофикация привела к обеднению почти всех групп паразитов. Полностью отсутствуют паразитические раки. Из паразитов, связанных в своем развитии с моллюсками, по-настоящему сохранились только *Bunodera luciopercae* и *Allocreadium isoporum*. Находки в щуке единичных экземпляров *Azygia lucii*, *Diplostomum* sp. и *D. clavatum* нельзя принимать во внимание, так как промежуточные хозяева этих паразитов найдены только в устье ручья, впадающего в Салонъярви. Щука могла заразиться названными паразитами лишь в этом ручье во время нереста. Заметно меньше в водоеме и видов, связанных с планктоном. Отсутствуют *Ligula*, *Schistocephalus*, *Eubothrium rugosum*, *Triaenophorus crassus* и др. Из рода *Proteocephalus* сохранились только 2 вида — *P. percae* и *P. torulosus*. Полностью отсутствует оксифильная и реофильная *Rhabdochona denudata*.

В то же время показатели зараженности рыб некоторыми из сохранившихся видов паразитов в Салонъярви достаточно высоки. Сравнительно богато представлены представители сем. *Caryophyllaeidae* и скребни. По пока совершенно непонятным причинам встречены 2 экз. *Echinorhynchus borealis*. Особенно удивляет высокая зараженность рыб в Салонъярви и такими паразитами, как *Triaenophorus nodulosus*, *Proteocephalus percae*, *P. torulosus* и др. Она намного выше, чем в мезотрофных водоемах, где число промежуточных хозяев этих паразитов — веслоногих раков — несравненно больше. Причиной этому, как уже указывалось, послужило избирательное питание рыб, предпочитающих питаться ветвистоусыми раками даже тогда, когда веслоногих раков очень много. В мезотрофных озерах, где много и кладоцер, и копепод, последние играют обычно меньшую роль в питании рыб. В дистрофном водоеме при общем обеднении рачкового планктона копепод все же больше, чем кладоцер. В связи с этим они имеют заметно больший удельный вес в питании рыб. Отсюда и большая зараженность планктофагов в тех водоемах, где планктон обеднен.

Обзор паразитофауны рыб обследованных нами озер показывает исключительную зависимость ее от режима водоемов, который в основном определяется размерами водоема, химизмом воды, скоростью течения, характером берегов и грунта. Сочетание этих факторов определяет характер флоры, фауны и связанную с этим принадлежность к тому или иному типу, что в свою очередь обуславливает состав паразитофауны.

Итак, в условиях Карелии наиболее богаты видами паразитов рыб крупные олиготрофные водоемы типа Ладожского и Онежского озер. Как уже отмечалось, Ладожское озеро насчитывает свыше 130 видов паразитов, Онежское — около 120.

Несмотря на утрату некоторых оксифильных видов, крупный олиготрофный водоем бассейна р. Шуи — Сямозеро, отдельные губы которого в большей или меньшей степени продвинулись в сторону эутрофикации и дистрофикации, сохраняет еще видовое богатство паразитофауны рыб — 108 видов (табл. 60).

Т А Б Л И Ц А 60

Состав фауны паразитов (число видов) рыб озер Карелии

Озеро	Общее число видов	Виды с прямым циклом	Виды, развивающиеся со сменой хозяев			
				связанные с планктоном	связанные с бентосом	с нерасшифрованным циклом
Сямозеро	108	62	46	18	26	2
Вагатозеро.	88	51	37	16	19	2
Шотозеро	96	55	41	16	23	2
Кончезеро	86	45	41	15	24	2
Пертозеро	82	45	37	12	23	2
Крошнозеро	85	47	38	15	21	2
Миккельское	77	51	36	14	21	1
Святозеро	73	34	39	13	25	1
Салонъярви	55	33	22	9	13	—

Влияние таких факторов, как большая проточность, приток болотных вод и образование на дне рудной корки, вызвали некоторое качественное обеднение паразитофауны в Шотозере и Вагатозере, имеющих в общем сходную с Сямозером фауну. Наряду с качественным наблюдалось и значительное количественное обеднение некоторых сохранившихся видов паразитов. Следует отметить, что в Вагатозере в большей степени проявляется воздействие проточности, а в Шотозере — гумификации и образования рудной корки. Всего в Вагатозере отмечено 88 видов паразитов, а в Шотозере — 96. Это небольшое превышение происходит за счет паразитов сома и некоторых других южных форм. Если же принимать во внимание только паразитов, развивающихся со сменой хозяев, то в Шотозере окажется 41 вид, а в Вагатозере — 37.

Сравнительно много паразитов и в олиготрофных озерах Кончезерской группы. В относительно крупном, с изрезанными берегами, Кончезере насчитывается 86 видов, в более однообразном, с несколько обедненной ихтиофауной Пертозере — 82 вида.

Все эти данные дают нам возможность говорить о том, что для олиготрофных водоемов характерно большое видовое разнообразие паразитофауны (табл. 60).

Что касается наиболее эутрофированных водоемов Карелии — мезотрофных озер Крошнозера, Миккельского и Святозера, то их фауна паразитов рыб имеет меньшее качественное разнообразие: соответственно 85, 77, 73 видов (а связанных с промежуточными хозяевами — 38, 36, 39). Это качественное обеднение обусловлено, с одной стороны, тем, что в условиях Карелии эутрофикации подвергаются только небольшие водоемы с менее богатой фауной, с другой — специализацией водоемов, ибо возрастание их биомассы происходит за счет создания оптимальных условий для одних видов, а это соответственно вызывает угнетение других. Явления качественного обеднения эутрофных и эутрофированных водоемов отмечалось и для свободноживущей фауны (Лепнева, 1950; Александров,

1962). При этом в разных эутрофированных водоемах могут создаваться оптимальные условия для различных групп животных, в связи с чем фауна их может не совпадать. В зависимости от того, служат ли животные или группа животных, получивших большую численность в эутрофированном водоеме, промежуточными хозяевами паразитов или не являются ими, увеличение биомассы будет или не будет сопровождаться увеличением количества сохранившихся паразитов. Даже в случаях обилия промежуточных хозяев возрастания численности паразитов, связанных с ними, не наступит, если по каким-либо причинам эти хозяева не станут массовой пищей для рыб.

Работы польских исследователей (Wisniewski, 1955, 1958, и др.) на оз. Друзно подтверждают, что далеко зашедший процесс эутрофикации озера приводит к качественному обеднению паразитофауны населяющих его рыб.

Наибольшее обеднение паразитофауны рыб наступает в дистрофированных водоемах, что хорошо видно на примере Салонъярви, где обнаружено всего 55 видов паразитов, из которых только 22 развиваются со сменой хозяев. Если не считать видов, заражение которыми происходит в устье ручья, впадающего в Салонъярви, то эти цифры будут еще ниже — соответственно 52 и 19. Некоторые из сохранившихся видов паразитов могут встречаться в больших количествах, поскольку из-за недостатка пищи их даже малочисленные хозяева могут играть большую роль в питании рыбы.

ИЗМЕНЕНИЯ ПАРАЗИТОФАУНЫ РЫБ ВОДОЕМОВ ЗА ДЛИТЕЛЬНЫЙ ПРОМЕЖУТОК ВРЕМЕНИ

Принадлежность водоемов к тому или иному типу есть результат определенного исторического процесса, при котором возможен переход водоема от одного типа к другому. В связи с этим мы вправе ожидать, что ихтиопаразитофауна водоема в процессе длительного времени должна меняться.

Сравнения исследований, проведенных на Кончезере и Пертозере в 1931—1935 гг. Г. К. Петрушевским и И. Е. Быховской (1935), М. Н. Горбуновой (1936), И. Е. Быховской-Павловской (1940), с исследованиями Р. П. Малаховой (1961), С. С. Шульмана и В. Ф. Рыбак (1961), проведенными в 1953—1958 гг. на тех же озерах, показали, что здесь за четверть века произошли заметные изменения паразитофауны рыб.

Если даже не принимать во внимание изменения зараженности некоторых рыб паразитами, связанными с планктоном (*Camallanus lacustris*, *Triaenophorus nodulosus*, *Proteocephalus torulosus*), поскольку они часто бывают противоречивыми и зависят от экологии отдельных видов рыб, то и в этом случае мы заметим большие сдвиги в численности отдельных видов паразитов рыб. Сильно сократилась численность *Rhipidocotyle illense*, что связано с заметным уменьшением количества *Anodonta*; резко возросло число представителей рода *Ergasilus* (табл. 61).

В 1931—1932 гг. в Пертозере было обнаружено 5 экз. *E. sieboldi* на жабрах одной щуки, в то время как в Кончезере он не был обнаружен. В 1935 г. М. Н. Горбунова, исследовавшая 84 экз. щуки из Кончезера, нашла этого рака у 18 щук; при этом интенсивность заражения только один раз достигла 11 экз. на 1 рыбу, во всех других случаях она была единичной. В 1935 г. И. Е. Быховская обнаружила 1 экз. *E. sieboldi* у одного из 210 обследованных окуней Пертозера. Таким образом, общее число *E. sieboldi*, найденных в Пертозере, равно 6 экз., а в Кончезере — 28. В 1953—1954 гг. *E. sieboldi* оказался одним из самых распространенных паразитов рыб этих озер: он был встречен на 5 видах рыб. В Конч-

Изменение численности *Ergasilus sieboldi* в озерах за 20—25 лет

Озеро	Число рыб		Максимальная интенсивность заражения, экз.	Число паразитов	
	вскрытых	зараженных		общее	на 1 рыбу
Пертозеро					
1931—1935 гг.	361	2	5	6	0.02
1953—1958 гг.	158	40	252	3583	22.6
Кончезеро					
1931—1935 гг.	293	18	11	28	0.09
1953—1958 гг.	1258	34	629	27537	21.9

езере этим раком были заражены все 16 обследованных щук (при интенсивности заражения, достигающей до 379 экз. на 1 рыбу, и средней интенсивности 126 экз.). Общее число паразитов, обнаруженных только на щуках, составило 2012 экз. В Пертозере из 25 обследованных щук зараженными оказались 23. Максимальная интенсивность заражения достигала 252 экз. на 1 рыбу при средней интенсивности 87 экз. Общее число паразитов, обнаруженных только на щуках, достигало 2005 экз.

В 1957—1958 гг. картина зараженности рыб *E. sieboldi* не изменилась. По данным Р. П. Малаховой (1961), этот паразит встретился у щуки, налима и окуня всего на 317 экз. рыб Кончезера. В общем в 30-е годы в Кончезере число раков на 1 рыбу составляло 0.09, а в 50-е — 21.9; в Пертозере — соответственно 0.02 и 22.6, что указывает на значительное увеличение зараженности рыб раком *E. sieboldi*.

Заметное, хотя и не столь значительное, увеличение численности наблюдалось и у *E. brianii*.

Из обзора паразитофауны рыб озер мы видели, что большее количество *Ergasilus* встречается в эвтрофированных озерах или их губах. В связи с этим можно предположить, что режим Пертозера и Кончезера за четверть века продвинулся в сторону эвтрофикации.

По аналогии с Кишкойльской губой и с данными о лимитирующем воздействии высшей водной растительности на массовое развитие *Ergasilus*, можно предположить, что дальнейшая эвтрофикация, сопровождаемая зарастанием водоемов, приведет к снижению численности раков.

В связи с вырубкой лесов и гидростроительством на реках Карелии может в некоторых случаях наблюдаться заболачивание и связанная с ним гумификация водоемов. Это может привести к заметному уменьшению численности *Anodonta* во многих озерах. По-видимому, именно с этим связано слабое распространение глосидий и *Rhipidocotyle illense* во многих озерах Карелии. Дальнейшая дистрофикация может привести к сокращению численности не только этих паразитов, но и эргазилид и других видов, а также вызовет ряд изменений паразитофауны рыб, аналогичных тому, что мы наблюдали в Салонъярви.

Таким образом, паразитофауна рыб водоемов, чутко реагируя на все изменения окружающего мира, развивается в том или ином направлении.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Со времени проведения работ в бассейне р. Шуи прошло более 10 лет. За это время результаты исследований были частично опубликованы в отдельных статьях. Мы получили возможность оценить актуальность направления этих исследований, проверить правильность выводов, а в ряде случаев существенно уточнить и дополнить их.

Многочисленные исследования, проведенные в экологическом аспекте, не только в еще большей степени подтвердили исключительную зависимость паразитофауны рыб от состава их пищи и способа ее приема, но и показали большую лабильность рыб в этом отношении. Под влиянием различных конкретных условий акватории рыбы могут расширить, сузить или совсем изменить свой спектр питания, что сразу же отражается на их паразитофауне. Таким образом, паразиты могут служить точным индикатором питания рыб.

В процессе изучения возрастной динамики паразитофауны рыб, проведенного Ю. И. Полянским и С. С. Шульманом (1956), было высказано мнение, что в соответствии со вторым правилом В. А. Догеля мы вправе ожидать наиболее сильных изменений в паразитофауне рыб в первый год их жизни. Действительно, серьезные и углубленные исследования возрастной динамики паразитофауны рыб на первом году их жизни, проведенные Е. А. Румянцевым (1966а), В. В. Кашковским (1966а), О. Д. Любарской (1965), И. В. Кулеминой (1969) и О. Н. Юнчисом (1971, 1972а, 1972б), показали исключительную перспективность такого рода исследований. Удалось установить следующее: целый ряд видов паразитов характерен только для личиночного периода жизни рыб; каждому этапу развития молоди рыб свойственна своя картина зараженности паразитами; в некоторых случаях имеют место определенные различия в морфологии между представителями одного и того же вида, паразитирующими на молоди и на взрослых рыбах.

Выяснено также, что возрастная динамика паразитофауны рыб на первом году их жизни, подчиняясь общим закономерностям, может в зависимости от микроусловий участка водоема или погодных условий данного года изменяться в том или ином направлении. Научные перспективы работ в этой области еще далеко не исчерпаны. Нельзя при этом забывать, что именно на первом году жизни рыба наиболее чувствительна к неблагоприятным условиям, в том числе и к паразитарным инвазиям.

Более подробное, помесечное изучение сезонной динамики паразитофауны рыб в сочетании со сравнением данных, полученных в разные, следующие друг за другом годы, также нашло свое отражение в работах советских паразитологов (Любарская, 1962, 1965; Румянцев, 1966а; Кашковский, 1966а; Р. Е. Шульман и Гроздилова, 1969; Юнчис, 1971, 1972б; Куперман и Р. Е. Шульман, 1972). Эти исследования, проведенные на разных широтах, показали также большую зависимость сезонных изменений паразитофауны рыб от климатических условий не только данной местности, но и погодных условий каждого года. Соответственно

наблюдаются колебания численности паразитов, сдвиги ее нарастания, а также тех или иных этапов жизненного цикла паразита на более ранние или поздние сроки. Значение этих работ трудно переоценить, ибо они в будущем позволят давать истинную картину паразитологической ситуации в водоемах и составлять эпизоотологические прогнозы в соответствии с прогнозами метеорологов.

Заметно усилилось внимание паразитологов и к проблеме локальных стад рыб. Наблюдения Е. А. Румянцева (1966б), Р. Е. Шульман и Л. К. Богдановой (1969) позволили уточнить уже открытые закономерности и выявить новые. Указано, что существенные различия в паразитофауне могут наблюдаться и у рыб, приуроченных к центральным участкам водоема, если размеры водоема очень велики или если озеро сильно расчленено на отдельные плесы; что различия паразитофауны локальных стад ярче выражены у рыб, питающихся животной пищей (особенно у хищников и бентофагов), чем у растительноядных. Прослежено, что различия в фауне паразитов локальных стад — постоянное явление, хотя иногда в разные годы оно может проявляться по-разному. Наибольших успехов в этом направлении достиг С. М. Коновалов (1966, 1967а, 1967б, 1971): сочетая паразитологические данные с морфологией чешуи и экологическим анализом, он разработал метод дифференциации локальных стад нерки — *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), позволяющий определять состав уловов и проследивать миграции наиболее крупных стад в океанических просторах. В настоящее время под руководством С. М. Коновалова с применением паразитологических данных успешно изучается структура отдельных стад нерки (субизоляты).

Продолжаются работы по изучению паразитологической ситуации в водоемах различного типа. А. Д. Алигаджиев (1969) подтвердил применимость правила о влиянии размеров водоема на паразитофауну рыб и для южных водоемов озерного типа, а Р. А. Кротас (1969) и Н. И. Красильникова (1966) — для водоемов речного типа. С. Л. Калецкая (1962) исследовала паразитофауну озер разного типа в условиях Белоруссии, Р. А. Кротас (1963) и А. Д. Рейнсоне (1955) — в условиях Прибалтики. Все же работы в этом направлении не достигли должного размаха.

Еще очень мало работ посвящено изменению фауны паразитов рыб за длительный промежуток времени. Можно отметить только работу У Бао-хуа (1964), показавшую, что в Финском заливе, в отличие от Пертозера и Кончезера, больших изменений за 25 лет в паразитофауне рыб не произошло. Это свидетельствует о том, что в крупных водоемах процессы развития фауны протекают медленнее. Желательно дальнейшее изучение такого рода изменений паразитофауны рыб в самых разнообразных естественных водоемах.

Мы не ставили своей целью дать полный анализ всех эколого-паразитологических исследований последнего десятилетия. Перечислением наиболее важных проблем в этих исследованиях мы хотели, с одной стороны, показать, что паразитологические исследования, не теряя своего практического значения, все больше и больше приобретают ценность как один из методов изучения водоемов; с другой стороны — подчеркнуть актуальность и перспективность паразитологических работ в экологическом направлении, основателем которого в нашей стране был В. А. Догель.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Александров Б. М. 1951. О биомассе донной фауны в озерах южной части Карело-Финской ССР. Тр. Карело-Финск. отд. ВНИОРХа, 3 : 406—412.
- Александров Б. М. 1962. О донной фауне озер Карелии. Тр. Научн. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. М.—Л. 128—129.
- Алигаджиев А. Д. 1969. О влиянии размеров водоема на паразитофауну рыб Дагестана. Паразитология, 3, 4, Л. : 340—345.
- Банина Н. Н. и Л. С. Исаков. 1972. Опыт экологического анализа паразитофауны колюшек. Изв. Гос. научн.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 80 : 89—113.
- Баранов И. В. 1962. Лимнологические типы озер СССР. Л. 1—276.
- Барышева А. Ф. и О. Н. Бауер. 1957. Паразиты рыб Ладожского озера. Изв. Всес. научно-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 40, 2 : 175—226.
- Бауер О. Н. 1950. Паразитофауна оз. Сартлан и причины ее постепенного обеднения. Тр. Барабинск. отд. Всес. научно-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 4, Новосибирск : 53—58.
- Бауер О. Н. и Е. И. Андросова. 1948. Особенности развития сисуна *Vipondia luciorogae* в уловах крайньої півночі. Акад. наук Укр.РСР. Тр. Инст. зоол. Збірн. Праць з паразитол., 1 : 149—151.
- Бауер О. Н. и С. С. Шулман. 1948. К вопросу об экологической классификации паразитов рыб. Изв. Всес. научно-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 27 : 239—243.
- Беляев Г. М. и Э. А. Зелпкман. 1950. Зараженность трематодами некоторых беспозвоночных Белого моря в зависимости от их осморегуляторных способностей. ДАН СССР, 71, 4 : 813—815.
- Быховская И. Е. 1936а. Материалы по паразитологии рыб Карелии. II. Паразитофауна рыб малых водоемов — «лаб». Тр. Бород. биол. ст., 8, 2 : 128—138.
- Быховская И. Е. 1936б. О влиянии размеров водоема на паразитофауну рыб. Уч. зап. ЛГУ, 7, сер. биол., 3 : 163—166.
- Быховская-Павловская И. Е. 1940. Влияние возраста на изменение паразитофауны у окуня. Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 8 : 99—130.
- Быховская-Павловская И. Е. 1941. Паразитофауна окуня (*Perca fluviatilis* Linné) СССР и ее динамика в зависимости от возраста хозяина. Тез. к канд. дисс. Л. : 1—4.
- Быховская-Павловская И. Е. 1949. Паразитофауна окуня и влияние некоторых экологических факторов на ее изменения. Изв. АН СССР, сер. биол., 3, М.—Л. 71—74.
- Быховский Б. Е. 1957. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.—Л. 1—509.
- Впнииченко Л. Н. 1964. Паразиты сиговых (*Coregonus*) некоторых озер Карелии. В сб.: К природной очаговости паразитарных и трансмиссивных заболеваний в Карелии. М.—Л. 21—31.
- Владимиров В. Л. 1971. Иммуниет у рыб при дактилопирозе. Паразитология, 5, 1 : 51—58.
- Гаврилова Н. Г. 1969а. Инфузория *Stentoropsis barbi* — паразит кишечника усачей из водоемов Средней Азии. Паразитология, 3, 5 : 393—398.
- Гаврилова Н. Г. 1969б. Формирование паразитофауны рыб Кайрак-Кумского водохранилища. Автореф. канд. дисс. Л. : 1—17.
- Герд С. В. 1951. Озера Карело-Финской ССР и их рыбные богатства. Петрозаводск : 3—151.
- Герд С. В. 1962. К вопросу о биологических типах озер Карелии. Тр. Научн. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. М.—Л. : 24—28.
- Глухова В. М. 1956. Паразитофауна камбаловых рыб Белого моря. Тр. Карело-Финск. фил. АН СССР, 4, сер. биол. 27—49.
- Горбунова М. Н. 1936. Возрастные изменения паразитофауны щуки и плотвы. Уч. зап. ЛГУ, 7, сер. биол., 3 : 5—30.

- Догель В. А. 1932. Пресноводные Mухosporidia СССР. Определители организмов пресных вод СССР, 4, Л.: 1—70.
- Догель В. А. 1938. Некоторые итоги работ в области паразитологии. Зоол. журн., 17, 5: 889—904.
- Догель В. А. 1941, 1947, 1962. Курс общей паразитологии. Л. 1941 — изд. 1 1—286, 1947 — изд. 2 1—372, 1962 — изд. 3 1—464.
- Догель В. А. 1948. Итоги и перспективы паразитологических исследований в Ленинградском университете. Вестн. ЛГУ, 3: 31—39.
- Догель В. А. 1958. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб. В сб.: Основные проблемы паразитологии рыб. М.—Л. 9—54.
- Догель В. А. и Б. Е. Быховский. 1934. Фауна паразитов рыб Аральского моря. Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 4: 241—345.
- Догель В. А. и Б. Е. Быховский. 1939. Паразиты рыб Каспийского моря. Тр. комплексн. комиссии по изуч. Каспийского моря, 7 1—150.
- (Догель В. А. и Г. К. Петрушевский) Dogiel V. u. G. Petrushevskiy. 1933a. Die Wirkung des Aufenthaltsorts auf die Parasitenfauna des Lachses während seiner verschiedenen Lebensperioden. Arch. f. Hydrobiol., 26 659—673.
- Догель В. А. и Г. К. Петрушевский. 1933б. Паразитофауна рыб Невской губы. Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт., 62, 3 366—434.
- Догель В. А. и Г. К. Петрушевский. 1935. Опыт экологического исследования паразитофауны беломорской семги. Вопр. экол. и биоценол., 2. Л. 137—169.
- Донец З. С. 1964. Слизистые споровики (Mухosporidia) пресноводных рыб УССР. Автореф. канд. дисс. Л. 1—17.
- Дубинин В. Б. 1948. Влияние осолонения реки Малый Узень на паразитофауну населяющих ее рыб. Зоол. журн., 62, 4: 335—341.
- Енгашев В. 1964. О биологии возбудителя рафидаскариоза рыб. Рыбоводство и рыболовство, 2: 27.
- Захваткин В. А. 1951. Паразиты рыб водоем Закарпатської області. Наук. зап. Львівськ. наук. природозн. музею АН УССР, 1: 119—149.
- Захваткин В. О. і О. П. Кулаківська. 1951. Паразити риб верхівья Дністра. Наук. зап. Львівськ. наук. природозн. музею АН УССР, 1 150—155.
- Изюмова Н. А. 1959. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища, Сообщ. 2. Плотва, ерш. Тр. Инст. биол. водохран., 1, 4 332—342.
- Изюмова Н. А. 1960. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр., 3, 6 283—300.
- Исаков Л. С. 1970. Об устойчивости некоторых специфических эктопаразитов колюшки к изменениям солевого режима. Паразитология, 4, 1 18—24.
- Исаков Л. С. и С. С. Шульман. 1956. К вопросу об устойчивости некоторых эктопаразитов колюшки к изменениям солевого режима. Тр. Карело-Финск. фил. АН СССР, сер. паразитол., 4: 68—73.
- Калецкая С. Л. 1962. Паразиты рыб Витебских и Невельских озер. Автореф. канд. дисс. Минск 1—17.
- Кашковский В. В. 1966а. Паразиты и болезни рыб Ирклинского водохранилища. Автореф. канд. дисс. Л. 1—16.
- Кашковский В. В. 1966б. Паразитофауна молоди леща Abramis brama L. и окуня Perca fluviatilis L. Ирклинского водохранилища в первые месяцы после выклева. Вопр. ихтиол., 6, 1 150—159.
- Коваль В. П. 1955. Материалы до вивчення сезонної динаміки дигенетичних трематод риб р. Дніпра. Наук. зап. Київськ. державн. ун-та, 13, 16 87—94.
- Комарова М. С. 1941. К познанию жизненного цикла Bunodera luciopercae (Trematoda, Digenea). ДАН СССР, 31, 2 184—185.
- Комарова М. С. 1950. К вопросу о жизненном цикле скребня Acanthocephalus lucii. ДАН СССР, 70, 2 359—360.
- Комарова М. С. 1957. Сезонная динамика паразитофауны леща из Северного Донца. Зоол. журн., 36, 5 654—657.
- Комарова Т. И. 1964. Сезонная динамика гельминтофауны некоторых видов рыб дельты Днепра. Тр. Укр. респ. научн. об-ва паразитологов, 3: 90—105.
- Коновалов С. М. 1966. Дифференциация локальных стад красной Oncorhynchus nerca (Walbaum) комплексным методом по паразитам-индикаторам и особенностям строения чешуи. Вопр. ихтиол., 6, 4 619—630.
- Коновалов С. М. 1967а. К вопросу о разграничении локальных стад красной в море с помощью паразитов-индикаторов. Изв. ТИПРО, 61 182—195.
- Коновалов С. М. 1967б. Некоторые данные о распределении локальных стад красной Oncorhynchus nerca (Walbaum) в северной части Тихого океана (на основании анализа паразитологических данных). Вопр. ихтиол., 7, 6 1086—1099.

- К о н о в а л о в С. М. 1971. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerca* (Walbaum). Л. 1—228.
- К о с и н о в а В. Г. 1965. О цикле развития нематод *Raphidascaris asus* (Bloch, 1779) Rilliet et Henry, 1915 паразита рыб. Матер. к научной конф. Всес. об-ва гельминтологов, 2 : 128—131.
- К р а с и л ь н и к о в а Н. И. 1966. Паразиты рыб Верхнего Дона. Автореф. канд. дисс. Л. : 1—17.
- К р о т а с Р. А. 1959. К вопросу о взаимоотношении между *Myxidium lieberkühni* Bütschli, 1889 и *Phyllodistomum folium* (Olters, 1816). Acta parasitol. Lithuanica, 2 : 13—16.
- К р о т а с Р. А. 1963. Паразиты рыб внутренних водоемов Литовской ССР. Автореф. канд. дисс. Вильнюс 1—22.
- К р о т а с Р. А. 1969. Исследования паразитофауны рыб водоемов Литовской республики. В сб.: Гидробиол. и рыбн. хозяйство внутренних водоемов Прибалтики, Таллин : 301—305.
- К у д р я в ц е в а Е. С. 1957. Зависимость паразитофауны рыб р. Сухоны от изменений гидрологических и геоморфологических условий. Тр. Лен. об-ва естествоисп., 73, 4, Л. 193—197.
- К у л а к о в с к а я О. П. 1954. Фауна паразитов рыб різних ділянок верхівія р. Дністра. Пр. Инст. агробіол. АН УРСР, 5 : 48—56.
- К у л а к о в с к а я О. П. 1955. Паразиты рыб бассейна верхнего Днестра. Автореф. канд. дисс. Киев 1—14.
- К у л а к о в с к а я О. П. 1963. Особенности фауны паразитов рыб карпатских и прикарпатских водоемов. Флора и фауна Карпат, 2. Львов : 208—211.
- К у л е м и н а И. В. 1969. Возрастные изменения паразитофауны некоторых рыб озера Селлигер. В сб.: Эколого-паразитологические исследования на озере Селлигер. Л. : 87—137.
- К у п е р м а н Б. И. 1973. Ленточные черви рода *Triaenophorus* — паразиты рыб. Экспериментальная систематика. Экология. М.—Л. : 1—207.
- К у п е р м а н Б. И. и А. В. М о н а к о в. 1972. Первые промежуточные хозяева ленточных червей рода *Triaenophorus* (Pseudophyllidea). Паразитология, 6, 3 : 274—282.
- К у п е р м а н Б. И. и Р. Е. Ш у л ь м а н. 1972. Опыт экспериментального исследования влияния температуры на некоторых паразитов щуки. Вестн. ЛГУ, 3 : 1—15.
- Л е п н е в а С. Г. 1950. Жизнь в озерах. Жизнь пресных вод СССР, 3, Л. 257—552.
- Л и т и н с к и й Ю. Б. 1959. Геоморфология Сязозера. Тр. Сязозерской компл. экспед. Карельск. фил. АН СССР, 1, Петрозаводск : 74—94.
- Л у т т а А. С. 1941. Воспаление жабр у *Acipenser nudiventris*, вызванное моногенетическим сосальщиком *Nitzschia sturionis* Abildg. Зоол. журн., 20, 4—5 : 520—527.
- Л ю б а р с к а я О. Д. 1962. Сезонная динамика паразитофауны щуки *Esox lucius* северной части Куйбышевского водохранилища. Сборник аспирантских работ. Естеств. науки. Изд. Казанск. ун-та : 72—80.
- Л ю б а р с к а я О. Д. 1965. Возрастные изменения паразитофауны молоди плотвы в Свяязском заливе Куйбышевского водохранилища. Симпозиум по паразитам и болезням рыб в водохранилищах. М.—Л. 15—16.
- Л ю б а р с к а я О. Д. 1968. Динамика паразитофауны молоди рыб. В сб.: Вопросы паразитологии. Казань : 49—99.
- Л ю б а р с к а я О. Д. 1970. Сезонная динамика паразитофауны леща (*Abramis brama*) Волжского отрога Куйбышевского водохранилища. В сб.: Вопр. эволюцион. морфол. и биогеогр. Казань 40—49.
- Л я й м а н Э. М. 1940. Новые данные по жизненному циклу сосальщика *Bunodera luciopercae*. Бюлл. Моск. об-ва исп. природы, отд. биол., 69, 3—4 : 173—180.
- М а л а х о в а Р. П. 1960. Сезонные изменения паразитофауны некоторых пресноводных рыб Кончезера. 10-е совещ. по паразитол. пробл. и природн. болезням, 2. Л. 191—192.
- М а л а х о в а Р. П. 1961. Сезонные изменения паразитофауны некоторых пресноводных рыб озер Карелии (Кончезера). Тр. Карельск. фил. АН СССР, 30, Петрозаводск 55—78.
- М а л а х о в а Р. П. 1963. Сезонная изменчивость *Bunodera luciopercae* (O. F. Müller, 1776) и *Sphaerostoma bramae* (O. F. Müller, 1776) (Trematodes) в условиях Карелии. Зоол. журн., 42, 10 : 1453—1461.
- М а л а х о в а Р. П. 1964. Сезонные изменения паразитофауны некоторых рыб озера Кончезера. Автореф. канд. дисс. Л. 1—16.
- М а р к о в а Т. Г. 1958. Сезонные изменения паразитофауны щуки реки Оки. Зоол. журн., 37, 12 : 1801—1807.
- М а ш к а н ц е в а К. Д. 1959. Гидрографический очерк Шотозера и Вагатозера. В сб.: Тр. Сязозерской компл. экспед., 1, Петрозаводск 124—125.
- М и т е н е в В. К. 1971. Новые и малоизученные микроспоридии из рыб Кольского полуострова. Паразитология, 6 : 566—568.

- Мончадский А. С. 1958. О классификации факторов окружающей среды. Зоол. журн., 37, 5 680—693.
- Мончадский А. С. 1961. Понятие о факторах в экологии. Зоол. журн., 40, 9 1299—1304.
- Мончадский А. С. 1962. Экологические факторы и принципы их классификации. Журн. общ. биол., 23, 5 370—380.
- Морозова М. Е. 1955. Биология разных фаз развития лентеца широкого в условиях Карело-Финской ССР. Канд. дисс. М. : 1—189.
- Мусселиус В. А., С. В. Пташук. 1969. О развитии *Dactylogyrus nobilis* Long et Yu, 1958 — паразита пестрых толстолобиков (*Aristichthys nobilis*). Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 24 192—196.
- Мусселиус В. А., С. В. Пташук. 1970. О развитии и специфичности *Dactylogyrus lamellatus* (Monogenoidea, Dactylogyridae). Паразитология, 4, 2 125—132.
- Озера Карелии. Справочник. 1959. Петрозаводск : 5—619.
- Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. 1962. Из серии определителей по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР, 80, М.—Л. : 1—776.
- Основные проблемы паразитологии рыб. 1958. Под ред. В. А. Догеля, Г. К. Петрушевского и Ю. И. Полянского. Л. 1—364.
- Петрушевская М. Г. 1962. К вопросу о систематике сосальщиков рода *Azygia*, встречающихся в рыбах СССР. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1 79—93.
- Петрушевский Г. К. 1933. О зараженности рыб Онежского озера плероцеркоидами широкого лентеца. Тр. Бород. биол. ст., 6, 2 167—189.
- Петрушевский Г. К. 1940. Материалы по паразитологии рыб Карелии. II. Паразиты рыб Онежского озера. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. Герцена, 30 : 133—184.
- Петрушевский Г. К. 1955а. О взаимоотношениях между некоторыми паразитами рыб. 8-е совещание по паразитол. пробл. Тез. докл. Л. 124.
- Петрушевский Г. К. 1955б. К вопросу о паразитоценозах у рыб. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 21 : 44—52.
- Петрушевский Г. К. и П. Е. Быховская (Павловская). 1933. О распространении личинок широкого лентеца в рыбах Карелии. Тр. Бород. биол. ст., 6, 2 : 4—26.
- Петрушевский Г. К. и П. Е. Быховская (Павловская). 1935. Материалы по паразитологии рыб Карелии. I. Паразиты рыб озер района Кончезера. Тр. Бород. биол. ст., 6, 2 4—26.
- Полянский Ю. И. 1955. Материалы по паразитологии рыб северных морей СССР. Паразиты рыб Баренцева моря. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 19 5—170.
- Полянский Ю. И. 1958. Зоогеографическая характеристика паразитофауны морских рыб. В кн.: Основн. пробл. паразитол. рыб. М.—Л. : 231—246.
- Полянский Ю. И. и С. С. Шулъман. 1956. Возрастные изменения паразитофауны рыб. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 4, сер. паразиты. Петрозаводск 3—26.
- Рейнсоне А. Д. 1955. Паразитофауна промысловых рыб озер Латв. ССР. Автореф. канд. дисс. Латв. гос. ун-та, Рига : 1—19.
- Решетникова А. В. 1954. Паразитофауна некоторых промысловых рыб Черного моря. Автореф. канд. дисс. Л. : 1—13.
- Румянцев Е. А. 1966а. Паразитофауна ряпушки и плотвы озер Куйто и ее динамика в зависимости от возраста хозяина. Уч. зап. Карельск. гос. пед. ин-та, 19, Петрозаводск : 78—91.
- Румянцев Е. А. 1966б. Паразитофауна локальных стад ряпушки и плотвы озера Среднее Куйто. Уч. зап. Новгородск. гос. пед. ин-та, 5, Новгород 175—180.
- Румянцев Е. А. 1966в. Экологическое исследование паразитофауны ряпушки и плотвы озер системы Куйто (Карельская АССР). Автореф. канд. дисс. Л. : 1—15.
- Рылов В. М. 1930. Некоторые наблюдения над захватом планктона у *Diarthomus coeruleus* Fisch. Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт., 9, 2 149—176.
- Сokolova В. А. 1954. Бентос как пища леща Миккельского озера. В кн.: Материалы совещ. по пробл. повышения рыбн. продуктивности внутр. водоемов Карело-Финской ССР. Петрозаводск : 137—138.
- Сokolova В. А. 1956. Кормовые ресурсы бентоса для рыб Миккельского озера и Кропнозера. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 2 125—146.
- Сokolova В. А. 1962. Кормовые ресурсы бентоса Сямозера. Тр. Сямозерской компл. экспед., 2 : 36—55.
- Стрелков Ю. А. и С. С. Шулъман. 1971. Эколого-фаунистический анализ паразитов рыб Амура. Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 25 : 196—292.
- У Бао-хуа. 1961. Об изменении паразитофауны рыб Невской губы за четверть века. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 4 : 62—72.
- Филимонова З. И. 1956. Зоопланктон Миккельского озера и Кропнозера и его значение в питании рыб. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 2 89—124.

- Фрейндинг В. А. 1956. Гидрологическая характеристика озер Миккельского и Крошозера. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 2 32—55.
- Фрейндинг В. А. 1959. Гидрологическая характеристика Сямозера. В кн.: Тр. Сямозерской компл. экспед., 1. Петрозаводск : 5—73.
- Фрейндинг В. А. 1961. Ледовые условия действующих и проектируемых энергетических водохранилищ Карелии. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 31, Петрозаводск : 89—125.
- Фролова Е. Н. 1958. Зараженность моллюсков озера Пертозера партеногенетическими поколениями и личинками трематод. Уч. зап. Ленинград. пед. ин-та им. Герцена, 143 : 217—259.
- Фролова Е. Н. 1961. Эколого-паразитологическое обследование моллюсков озера Сямозера. Тр. Сямозерской компл. экспед., 2, Петрозаводск 245—258.
- Фролова Е. Н. 1964. Моллюски как промежуточные хозяева трематод в озерах Карелии. В сб.: К природной очаговости паразитарных и трансмиссивных заболеваний в Карелии. М.—Л. 58—71.
- Чан Сын Ман. 1961. К систематике рода *Trichodina*. Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 20 : 360—375.
- Шоова Н. Д. 1969. Паразиты рыб бассейна реки Кубани. Автореф. канд. дисс. Л. 1—26.
- Штейн Г. А. 1957. Материалы по паразитологии водных членистоногих некоторых озер Карелии. 2. Дигенетические сосальщики (Trematoda), метацеркарии. Уч. зап. Петрозаводск. гос. ун-та, 8, 3 120—139.
- Штейн Г. А. 1958. Материалы по паразитофауне водных членистоногих некоторых озер Карелии. IV. Личинки ленточных червей. В кн.: Работы по гельминтологии. М. : 407—410.
- Штейн Г. А. 1959а. К вопросу о жизненном цикле и условиях обитания нематод *Rhabdochona denudata* (Dujardin, 1845). ДАН СССР, 127, 6 1320—1321.
- Штейн Г. А. 1959б. Материалы по паразитофауне водных членистоногих некоторых озер Карелии. III. Личинки скребней. В сб.: Экологическ. паразитол. Л. : 195—204.
- Шульман Р. Е. и Л. К. Богданова. 1969. Паразитофауна локальных стад рыб озера Селигер. В сб.: Эколого-паразитологич. исследования на озере Селигер, Л. : 137—167.
- Шульман Р. Е. и Т. А. Гроздилова. 1969. Изменение паразитофауны некоторых рыб озера Селигер в следующие друг за другом годы. В сб.: Эколого-паразитологич. исследования на озере Селигер, Л. : 167—200.
- Шульман С. С. 1950. Паразиты рыб водоемов Латвийской ССР. (тез. дисс.). Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР, 4, М. 278—281.
- Шульман С. С. 1956. Паразитофауна сельди, корюшки и наваги Белого моря. Тр. Карело-Финск. фил. АН СССР, 4, сер. паразитол. 50—67.
- Шульман С. С. 1959. Паразиты рыб восточной части Балтийского моря. Тр. совещ. Ихтиол. комиссии АН СССР, 9, Л. 184—187.
- Шульман С. С. 1961. Паразитофауна рыб Сямозерской группы озер. Тр. Сямозерск. компл. экспед. Карельск. фил. АН СССР, 2. Петрозаводск 173—244.
- Шульман С. С. 1962. Мухосporidia. В кн.: Определитель паразитов пресноводных рыб СССР, 80, из серии определителей, издав. Зоол. ин-том АН СССР. М.—Л. 47—130.
- Шульман С. С. 1966. Микроспоридии фауны СССР. М.—Л. 3—507.
- Шульман С. С., Ю. Н. Берениус, Э. А. Захарова. 1959. Паразитофауна локальных стад некоторых рыб Сямозера. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 14, Вопр. паразитол. Карелии. Петрозаводск : 47—71.
- Шульман С. С. и В. Ф. Рыбак. 1961. Изменения паразитофауны рыб Пертозера и Кончезера за длительный промежуток времени. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 30, Вопр. паразитол. Карелии. Петрозаводск : 24—54.
- Шульман С. С. и В. Ф. Рыбак. 1964. Итоги эколого-паразитологического исследования рыб пресноводных водоемов Карелии. В сб.: К природной очаговости паразитарных и трансмиссивных заболеваний в Карелии. Петрозаводск : 3—20.
- Шульман С. С. и Р. Е. Шульман-Альбова. 1953. Паразиты рыб Белого моря. М.—Л. 1—198.
- Юнчис О. Н. 1971. Паразитофауна молоди плотвы оз. Верхнее Врево Ленинградской области. В сб.: Вопросы прудового рыбоводства, М. : 272—276.
- Юнчис О. Н. 1972а. Формирование паразитофауны плотвы, уклей и язя озера Врево в первый год жизни. Изв. Гос. научн. иссл. ин-та озern. и речн. рыбн. хоз., 80, Л. : 5—26.
- Юнчис О. Н. 1972б. Влияние погодных условий разных лет на зараженность молоди плотвы озера Врево отдельными паразитами. Изв. Гос. научн. иссл. ин-та озern. и речн. рыбн. хоз., 80, Л. : 26—75.
- Gnadeberg W. 1949. Beiträge zur Biologie und Entwicklung des *Ergasilus sieboldi* Nordmann (Copepoda parasitica). Zeitschr. Parasitenkunde, 14 : 1—2.

- Heitz Tr. A. 1920. *Salmo salar* Lin., seine Parasitenfauna und seine Ernährung in Süßwasser. Arch. Hydrobiol., 12 : 485—560.
- Jarecka L. 1961. Morphological adaptations of tapeworm eggs and their importance in the life cycles. Acta Parasitol. Polon., 9, 26 : 409—426.
- Kozicka J. 1959. Parasites of fishes of Druzno Lake. Acta Parasitol. Polon., 7, 1 : 1—72.
- Kudó R. 1919 (1920). Studies on Myxosporidia. A synopsis on genera and species of Myxosporidia. III. Biol. Monogr., 5, 3—4 : 1—265.
- Noble E. R. a. G. A. Noble. 1961, 1964, 1971. Parasitology. The biology of animal parasites. 1961 — 1 ed., London : 3—767; 1964 — 2 ed., Philadelphia 1—712; 1971 — 3d ed., Philadelphia 1—616.
- Scheuring L. 1930. Beobachtungen zur Biologie des Genus *Triaenophorus* und Betrachtungen über das jahrzeitliche Auftreten von Bandwürmern. Zeitschr. Parasitenkunde, 2, 2 : 157—177.
- Wisniewski W. L. 1955. Zagadnienia biocenologiczne w parazitologii. Wiadomosci Parazitologiczne, 1—2 (55) : 7—41.
- Wisniewski W. L. 1958. Characterization of the parasitofauna of an eutrophic lake. Acta Parasitol. Polon., 6, 1 1—61.
- Zandt F. 1924. Fischparasiten des Bodensees. Zentralbl. Bakt. Abt., 1, 92 : 225—271.
- Zandt F. 1938. Die Einwanderung der Coregonen in ihre heutigen Wohnbezirke. Arch. Hydrobiol., 33, 4 688—699.
- Zeller E. 1872. Untersuchungen über die Entwicklung des *Diplozoon paradoxum*. Zeitschr. wiss. Zool., 22 168—180.
- Zschokke F. I. 1889. Erster Beitrag zur Parasitenfauna von *Trutta salar*. Verh. Ges. Basel, 8 : 761—793.
- Zschokke F. I. 1891. Die Parasitenfauna von *Trutta salar*. Zentralbl. Bakt., 10 694—699; 738—745; 792—801; 829—838.
- Zschokke F. L. 1896. Zur Faunistik der parasitischen Würmer von Süßwasserfischen. Zentralbl. Bakt., 19 772—784; 815—825.

О Г Л А В Л Е Н И Е

	Стр.
Введение	3
Глава 1. Обзор паразитов рыб водоемов бассейна р. Шун	6
Глава 2. Эколого-фаунистический анализ паразитов рыб бассейна реки Шун	54
Зависимость паразитофауны рыб от сезона	56
Изменения паразитофауны рыб в годы с разными климатическими условиями	65
Зависимость паразитофауны рыб от течения	68
Зависимость паразитофауны рыб от химического режима водоема	70
Зависимость паразитофауны рыб от степени зарастания водоема	72
Зависимость паразитофауны рыб от размера водоема и состава его фауны	73
Зависимость паразитофауны рыб от характера питания и состава пищи хозяев	75
Зависимость паразитофауны рыб от возраста хозяина	78
Зависимость паразитофауны рыб от миграции хозяина	81
Зависимость паразитофауны рыб от факторов, не имеющих закономерной периодичности	82
Глава 3. Комплексное влияние экологических факторов акватории на паразитофауну рыб	84
Паразитофауна локальных стад рыб	84
Паразитофауна рыб отдельных водоемов	90
Изменения паразитофауны рыб водоемов за длительный промежуток времени	98
Заключение	100
Литература	102

**Соломон Самуилович Шульман, Раиса Петровна Малахова,
Валерия Федоровна Рыбак**

СРАВНИТЕЛЬНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПАРАЗИТОВ РЫБ ОЗЕР КАРЕЛИИ

Утверждено к печати

Институтом биологии Карельского филиала Академии наук СССР

Редактор издательства *Л. Ф. Пухальская*. Художник *И. П. Кремлев*

Технический редактор *Н. И. Каплунова*. Корректоры *Г. Н. Атлас* и *Г. А. Мошкина*

Сдано в набор 3/IV 1974 г. Подписано к печати 26/VII 1974 г. Формат бумаги 70 × 108¹/₁₆. Бумага № 1.

Печ. л. 6³/₄ = 9,45 усл. печ. л., Уч.-изд. л. 9,69. Изд. № 5251. Тип. зак. № 1092. М-08462

Тираж 1100. Цена 97 ко.

Ленинградское отделение издательства «Наука» 199164, Ленинград, В-164,
Менделеевская линия, д. 1