

УДК 576. 895. 1: [597.552.5+597.552.3] (282.247.211)

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГЕЛЬМИНТОВ РЯПУШКИ И КОРЮШКИ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА

Л. В. Аникиева¹, Е. П. Иешко¹, Е. А. Румянцев²

¹ Институт биологии Карельского научного центра РАН

² Петрозаводский государственный университет

Изучена фауна паразитов ресурсных видов рыб Онежского озера – ряпушки *Coregonus albula* L. и корюшки *Osmerus eperlanus* L. Установлена встречаемость, распределение численности и возрастная структура цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) у ряпушки. Прослежена сезонная динамика зараженности ряпушки цестодой *Eubothrium crassum* (Bloch, 1779) и выявлена роль ряпушки в жизненном цикле этого паразита. Проведен сравнительный анализ изменений паразитофауны ряпушки и корюшки за многолетний период. Показано, что видовое разнообразие гельминтов и его структура сохраняют относительную стабильность. Основные изменения проявляются в интенсивности заражения рыб. Данные позволяют считать, что два основных планктофага – ряпушка и корюшка успешно сосуществуют в условиях Онежского озера.

Ключевые слова: паразиты рыб; *Coregonus albula*; *Osmerus eperlanus*.

L. V. Anikieva, E. P. Ieshko, E. A. Rumyantsev. ECOLOGICAL ANALYSIS OF HELMINTHS IN VENDACE AND SMELT FROM LAKE ONEGO

The parasite fauna of Lake Onego commercial fish species – vendace, *Coregonus albula* L., and smelt, *Osmerus eperlanus* L., was studied. The prevalence, abundance distribution and age structure of the cestode *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) in vendace were determined. Seasonal variations of *Eubothrium crassum* (Bloch, 1779) infection in vendace were traced, and the role of vendace in the life cycle of this cestode was identified. A comparative analysis of long-term changes in the parasite fauna of vendace and smelt was carried out. The species diversity of helminths and its structure proved to be relatively stable. Changes were mainly observed in the intensity of infection. These results suggest that the two major plankton-feeders, vendace and smelt, quite successfully co-inhabit Lake Onego.

Keywords: fish parasites; *Coregonus albula*; *Osmerus eperlanus*.

Введение

Паразиты рыб представляют интерес как один из тестов для оценки экологии хозяев и состояния водоемов. Фауна паразитов рыб

складывается в определенных условиях внешней среды и представляет собой динамический биологический комплекс. Состав паразитов определяется не только видовой спецификой хозяина, но и целым рядом экологических

факторов (тип водоема, сезон года, видовое разнообразие гидробионтов и др.). Пищевые связи между хозяевами паразитов со сложным циклом развития дают основание использовать их в качестве индикаторов питания рыб.

Онежское озеро – крупнейший водоем Европы. Ему принадлежит ведущая роль в водоснабжении и судоходстве на Северо-Западе России, в нем сконцентрирована основная часть биоресурсов региона. В ихтиофауне озера встречаются почти все виды рыб, характерные для пресных водоемов указанной территории. Специфику Онежского озера, как и всех крупных олиготрофных водоемов Европейского Севера, составляет наличие лососевых и сиговых рыб. Строительство Беломорско-Балтийского канала в 1933–1934 гг. и создание глубоководного Волго-Балтийского пути увеличили интенсивность судоходства и объем грузоперевозок и вызвали усиление антропогенной нагрузки на водоем (загрязнение промышленными и бытовыми стоками, увеличение рыбного промысла и др.). Резкую структурную перестройку в макрозообентосе вызвал вселенец – байкальская амфипода *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), которая успешно натурализовалась в озере и освоила все типы литорали. Негативные последствия антропогенного воздействия привели к сокращению запасов и резкому падению численности ценных видов рыб. Лосось, паляя, сиги, хариус стали составлять незначительную долю в величине общего улова. Основными промысловыми рыбами в озере являются ряпушка и корюшка [Бабий, 2007; Биоресурсы..., 2008; Кухарев и др., 2008].

Паразитофауна рыб Онежского озера, включая ряпушку и корюшку, подробно изучена [Петрушевский, 1940; Куперман, 1979; Пермяков, Румянцев, 1984; Румянцев и др., 1984; Румянцев, 2007]. Установлен видовой состав паразитов рыб, дана характеристика паразитофауны отдельных видов хозяев и выявлены особенности их заражения. Полученные материалы послужили основой для характеристики и разработки типологии озер [Румянцев, 1996, 2004].

Сравнительный анализ паразитофауны рыб Онежского озера за полувековой промежуток времени [Румянцев и др., 1984, Румянцев, 2004, 2013] выявил существенные изменения встречаемости паразитов. У многих видов, адаптированных к обитанию в чистых холодноводных водоемах (*Rhabdochona denudata*, *Chloromyxum thymalli*, *Ch. truttae*, *Gyrodactylus thymalli*, *G. cotti*, *G. limneus*, *Dactylogyrus borealis*), отмечена тенденция к снижению зараженности рыб. Уменьшилась интенсивность

заражения гольяна трематодой *Diplostomum phoxini*. Не обнаружена пиявка *Acanthobdella peledina*. Зараженность рыб паразитами, связанными с зоопланктоном (*Proteocephalus*, *Triaenophorus*, *Camallanus*, *Philometra*), за этот период усилилась. У многих паразитов, связанных с бентосом, также выражена тенденция к увеличению численности (трематоды *Bunoderia luciopercae*, *Allocreadium isoporum*, *Diplostomum spathaceum*, *Tylodelphys clavata*, *Ichthyocotylurus pileatus*). Особенно заметно повысилась инвазированность рыб личинками трематод, которые заканчивают свой жизненный цикл в рыбающих птицах.

В данной работе предпринят анализ гельминтов двух доминирующих ресурсных видов рыб Онежского озера – ряпушки и корюшки – для оценки особенностей их экологии.

Материалы и методы

Рыбу брали из промысловых уловов в северо-восточной части Онежского озера (Кузрандское Онего). Исследовали пищеварительный тракт рыб. Методом неполного паразитологического вскрытия в 2013 г. исследовано три выборки ряпушки: 63 экз. в мае, 15 экз. в июне, 15 экз. в сентябре, а также две выборки корюшки: 32 экз. в начале июня и 15 экз. в конце. Кроме того, в октябре 2012 г. было исследовано 95 экз. ряпушки для изучения распределения численности и возрастной структуры *Proteocephalus longicollis* в разных возрастных группах хозяина, в июне 2013 г. – дополнительно 50 экз. ряпушки для изучения возрастной структуры *Eubothrium crassum*. Статистический анализ распределения численности *Proteocephalus longicollis* проводили с использованием программы Quantitative Parasitology [Rozsa et al., 2000].

Сбор и обработка паразитологического материала проводились стандартными методами [Быховская-Павловская, 1985]. Определяли вид паразита, стадию развития и число гельминтов на каждой стадии развития.

Для количественной характеристики зараженности рыб использовались следующие показатели:

1. Экстенсивность инвазии (E), или процент заражения (%).

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

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

2. Интенсивность инвазии – число паразитов в одной зараженной рыбе.

3. Средняя интенсивность заражения (экз. на одну вскрытую рыбу), или индекс обилия (M).

$$M = \Sigma n/N,$$

где N – количество исследованных рыб, Σn – сумма всех паразитов, обнаруженных на исследованных рыбах.

Использованы архивные материалы лаборатории паразитологии животных и растений Института биологии КарНЦ РАН.

Результаты и обсуждение

Всего было изучено 6 видов гельминтов: цестоды *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781), *Eubothrium crassum* (Bloch, 1779), *Diphyllbothrium ditremum* (Creplin, 1825), *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800), *P. tetrastomus* (Rudolphi, 1810) и скребень *Echinorhynchus salmonis* (Müller, 1780).

У ряпушки найдено 3 вида гельминтов: *Eubothrium crassum*, *Diphyllbothrium ditremum*, *Proteocephalus longicollis*. Набор гельминтов отражает специфику питания ряпушки как типичного планктофага. Все они имеют сложный цикл развития с участием ракообразных – промежуточных хозяев паразитов. В роли промежуточных хозяев выступают широко распространенные северные виды копепод – обычные компоненты олиготрофных водоемов.

Наиболее сильно ряпушка заражена цестодой *Proteocephalus longicollis* – широко распространенным паразитом лососевидных рыб. Зараженность ряпушки в Онежском озере в разные сезоны года варьировала от 64,5 до 86 %, интенсивность заражения от 1 до 65 экз., индекс обилия от 3,5 до 6,4 экз. Типичные хозяева паразита – сиговые рыбы-планктофаги. В Онежском озере *P. longicollis* зарегистрирован у четырех видов хозяев – палии, ряпушки, кильца, сига. Наиболее высокие показатели зараженности отмечены у сига и ряпушки (100 % с индексом обилия до 40 экз.). Палия и килец заражены значительно слабее (соответственно 13 и 70 %, индекс обилия 2 и 3,5 экз.) [Петрушевский, 1940; Румянцев и др., 1984; Румянцев, Иешко, 1997]. Показатели зараженности ряпушки Онежского озера *P. longicollis* отражают тесные трофические связи между копеподами – промежуточными хозяевами паразита и ряпушкой – окончательным хозяином. По встречаемости паразита и интенсивности заражения ряпушка Онежского озера не отличается от ряпушки других озер Карелии. Однако по сравнению с крупной формой ряпушки, обитающей в малых эвтрофированных водоемах Вохтозерско-Вендюрской группы (Урос,

Вендюрское, Насоновское и Риндозеро), интенсивность заражения ряпушки Онежского озера на порядок ниже [Аникиева и др., 1983]. По морфологическим данным внутривидовая структура гельминта в разных водоемах относительно устойчива и образована доминирующими фенотипами с ядровидной формой сколекса, квадратной и субквадратной формой члеников и уплощенной формой лопастей яичника. Фенотипы с иными вариациями полиморфных признаков редки и малочисленны. Популяция *P. longicollis* из онежской ряпушки по морфологическому разнообразию сходна с популяциями паразита из ряпушки других озер Карелии [Аникиева и др., 2004; Аникиева, 2008].

Зараженность ряпушки *P. longicollis* в разные сезоны исследования характеризовалась высокой встречаемостью паразита в рыбе и невысокими колебаниями значений интенсивности ее заражения. Сравнительно невысока зараженность гельминтом осенью, в преднерестовый период в годовом жизненном цикле ряпушки (табл. 1). В это время интенсивность питания ряпушки снижается. Чаще встречаются рыбы с пустым желудком. Пищевой спектр сужается за счет выпадения теплолюбивых форм зоопланктона [Мальцева, 1983]. Сезонный ход динамики численности *P. longicollis* в Онежском озере сходен с установленным ранее для *P. longicollis* из Вендюрских озер. Он связан с характером и интенсивностью питания ряпушки, которые определяются динамикой кормовой базы в водоеме и изменяются по сезонам года [Потапова, 1978; Мальцева, 1983; Аникиева и др., 1983].

Изучение встречаемости *P. longicollis* в зависимости от возраста хозяина выявило различия в показателях зараженности разных возрастных групп ряпушки. Наиболее сильно заражены младшие возрастные группы рыб. С возрастом зараженность рыб *P. longicollis* снижается (табл. 1). Анализ характера распределения численности цестод *P. longicollis* в популяции ряпушки показал, что только у рыб в возрасте 0+ и 1+ вариабельность интенсивности инвазии имеет закономерный характер и моделируется негативным биномиальным распределением (НБР). При этом распределение численности более агрегировано у сеголетков при минимальной величине параметра *k* (табл. 1). Для сеголетков характерно более равномерное заражение, а у рыб старших возрастов зараженность цестодой имеет случайный характер.

Важную информацию о физиологическом состоянии ряпушки и активности ее питания дают материалы о возрастной структуре

Таблица 1. Показатели зараженности разновозрастных групп ряпушки цестодой *Proteocephalus longicollis* (октябрь)

Возраст ряпушки	Исследовано, экз.	Заражено, экз.	Встречаемость, %	Интенсивность, мин. – макс.	Индекс обилия, экз.	Параметр НБР, k
0+	50	20	40,0	1–65	2,8	0,175
1+	15	13	86,6	1–11	2,8	2,443
2+, 3+	15	6	40,0	1–2	0,53	-
4+, 5+	15	2	13,2	1–1	0,13	-

паразита. Нами установлено, что разные возрастные группы ряпушки различаются не только численностью гельминта, но и структурой его возрастного состава. У рыб младших возрастных групп обнаружены гельминты на всех выделенных нами стадиях развития (плероцеркоидной, неполовозрелой и половозрелой). Основу возрастной структуры паразита составляют пререпродуктивные стадии: плероцеркоиды и неполовозрелые особи. Встречаемость и численность половозрелых и зрелых особей была невысока. С возрастом ряпушки возрастная структура паразита упрощается. У трех-четырёхлетних рыб не обнаружены молодые неполовозрелые цестоды и цестоды с яйцами. У рыб старшего возраста возрастная структура гельминта включает только особей на ранних стадиях развития. Полученные данные свидетельствуют о том, что с возрастом ряпушки не только снижается доля копепод за счет расширения ее спектра питания, но и повышается устойчивость к паразиту.

Зараженность ряпушки цестодой *Diphyllbothrium ditremum* составила 1,6 %, интенсивность – 1 экз., индекс обилия 0,01 экз. Рыбы – вторые промежуточные хозяева *D. ditremum*. В Онежском озере паразит обнаружен у лосося, ряпушки и корюшки [Румянцев, Иешко, 1997]. Основной и типичный хозяин *D. ditremum* – ряпушка. Однако его численность в северных водоемах, как правило, низка [Аникиева, Румянцев, 2005]. Первыми промежуточными хозяевами служат пелагические виды копепод родов *Eudiaptomus*, *Cyclops*.

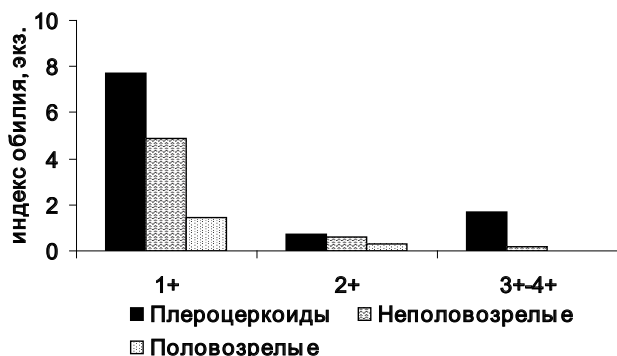


Рис. 1. Возрастная структура *P. longicollis* в ряпушке разного возраста

Окончательный хозяин – рыбацкие птицы чайки. Низкая зараженность ряпушки плероцеркоидами *Diphyllbothrium ditremum* свидетельствует о территориальном разобщении и слабых трофических контактах ряпушки с рыбацкими птицами.

Цестода *Eubothrium crassum* обнаружена у 6,6–14,3 % ряпушки с интенсивностью 1 экз., индексом обилия 0,14–0,6 экз. У ряпушки других озер Северо-Запада России она отмечена только в Ладожском озере (зараженность составила 7 %, индекс обилия 0,1) [Румянцев, Иешко, 1997]. Видовая идентификация цестод рода *Eubothrium* у лососевидных рыб в течение длительного периода была затруднена в связи с отсутствием надежных дифференциальных признаков и данных о морфологической изменчивости отдельных видов. В настоящее время установлено, что *Eubothrium crassum* включает три расы (одну пресноводную и две морские), которые различаются распространением, специфичностью и биологией. Основным хозяином пресноводной расы – кумжа *Salmo trutta*, обитающая в водоемах Европы. Атлантическая раса (морская) распространена в Северной Атлантике у лосося *Salmo salar*, тихоокеанская (также морская) – у *Oncorhynchus* spp. Ганзелова с соавторами [Hanzelova et al., 2005] сравнили основные морфометрические признаки *Eubothrium crassum* из форели, *E. salvelini* из гольца и цестод рода *Eubothrium* из ряпушки и установили, что цестоды из ряпушки морфологически ближе к *Eubothrium crassum* из форели, чем к *E. salvelini* из гольца.

Цестоды *Eubothrium crassum* обнаружены нами во всех выборках ряпушки. В сентябре они находились на плероцеркоидной стадии. В мае и июне обнаружены особи на разных стадиях развития, преимущественно встречались плероцеркоиды (67 % от общего числа найденных особей), молодые цестоды составили 17 %, половозрелые также 17 % (рис. 2). Наличие половозрелых особей свидетельствует о том, что ряпушка является одним из окончательных хозяев паразита. Низкая численность половозрелых особей *E. crassum* позволяет определить роль ряпушки в жизненном цикле паразита как второстепенного окончательного

хозяина. Основной окончательный хозяин паразита в Онежском озере – лосось, зараженность которого достигает 100 % при индексе обилия 450 экз. [Румянцев, 2007]. Высокая зараженность лосося *E. crassum*, постоянное присутствие в ряпушке плероцеркоидов и их доминирование в возрастной структуре паразита показывают, что ряпушка занимает ведущее место в питании лосося и участвует в жизненном цикле паразита как второй промежуточный и резервуарный хозяин. Полученные нами данные согласуются с материалами Купермана [1979], который также находил половозрелые стадии паразита в кишечнике ряпушки Онежского озера. Таким образом, для прохождения жизненного цикла в Онежском озере *E. crassum* использует два пути: с двумя промежуточными хозяевами (первый промежуточный хозяин – копепода, второй – ряпушка) и с одним промежуточным хозяином. В этом случае плероцеркоидные и взрослые стадии паразита совмещены в одном виде хозяина (ряпушке).

У корюшки изучено 5 видов гельминтов.

Четыре вида (цестоды *Triaenophorus nodulosus*, *Diphyllobothrium ditremum*, *Proteocephalus longicollis* и *P. tetrastomus*) связаны с планктоном, скребень *Echinorhynchus salmonis* – с реликтовыми рачками-бокоплавами *Pontoporeia affinis*. Наиболее частый паразит корюшки – цестода *Proteocephalus longicollis*. Зараженность корюшки составила 74 % с интенсивностью 1–69 экз. и индексом обилия 6,3 экз. Как известно, систематика цестод рода *Proteocephalus*, несмотря на большое число исследований, остается сложной. Протеоцефалюсы из корюшки неоднократно описывались под разными названиями или определялись как паразиты сиговых и хариусовых рыб, в связи с чем границы вида оказались размыты, а список хозяев и данные о его географическом распространении нуждались в дальнейшей проверке [Фрезе, 1965]. Виллемс [Willemse, 1969] впервые

установил, что у корюшки в Нидерландах могут обитать одновременно два морфологически различающихся вида. Один из них – специфичный паразит корюшки *P. tetrastomus* (Rudolphi, 1810). Другой вид – паразит лососевидных рыб *P. longicollis* (Zeder, 1800). Позднее оба вида были дифференцированы у европейской корюшки в бассейне Балтийского моря (Ботнический залив, озера Ладожское и Онежское) [Аникиева, 1998]. Гостальные группировки *P. longicollis* из корюшки и ряпушки отличаются специфическими параметрами морфометрических признаков (размерами сколекса, присосок и половозрелых члеников) [Аникиева, Иешко, 2010]. В Онежском озере показатели зараженности корюшки и ряпушки *P. longicollis* сходны. Однако изучение популяционной биологии *P. longicollis* в этих двух видах хозяев Онежского озера показало, что гостальные группировки паразита различаются сезонной динамикой численности, размерно-возрастной структурой и соотношением пререпродуктивных и репродуктивных стадий в период созревания гельминта [Аникиева и др., в печати].

Зараженность корюшки цестодой *P. tetrastomus*, специфичным паразитом семейства Osmeridae, низка: 6,6 % с интенсивностью 1 экз. и индексом обилия 0,06 экз. На территории России *P. tetrastomus* найден в Ладожском озере и оз. Голубом (бас. р. Печоры) – на северо-восточной периферии ареала хозяина. Экстенсивность инвазии корюшки *P. tetrastomus* в Ладожском озере составила 13,3 %, индекс обилия 1,3 экз. [Аникиева, 1998], в оз. Голубом – 100 %, интенсивность – от 2 до 283 экз., индекс обилия – 39,9 экз. [Аникиева, Доровских, 2009]. *P. tetrastomus* обнаружен также в Японии у малоротой корюшки *Hypomesus transpacificus nipponensis* из оз. Сюва и в Канаде у зубатой корюшки *Osmerus mordax* из залива Св. Лаврентия [Scholz et al., 2004]. Современная диагностика вида *P. tetrastomus* базируется на типовом материале из Нидерландов. Ключевыми признаками *P. tetrastomus* являются членики трапециевидной формы, неполовозрелые членики короткие и очень широкие, краспедотные, апикальная присоска редуцирована. Изучение внутривидовой изменчивости *P. tetrastomus* выявило гетероморфизм вида и наличие внутривидовых форм, не имеющих самостоятельного таксономического статуса [Аникиева, Доровских, 2009]. Паразит Osmeridae *P. tetrastomus* – пятый вид рода *Proteocephalus* с циркумбореальным (голарктическим) распространением [Scholz, Hanzelova, 1998]. По сравнению с другими видами цестод рода *Proteocephalus* (*P. torulosus*, *P. longicollis*,

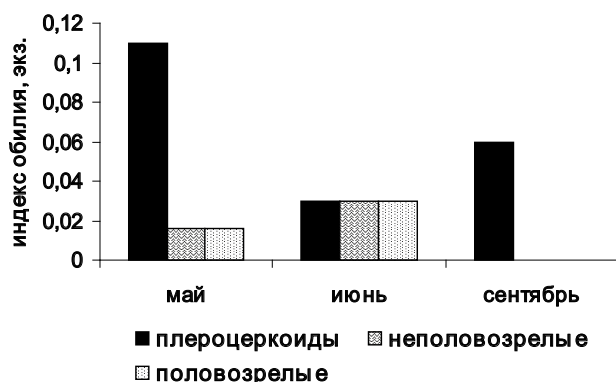


Рис. 2. Возрастная структура *Eubothrium crassum* в ряпушке

P. percae) паразит корюшек *P. tetraostomus* характеризуется меньшим числом полиморфных признаков и их вариаций. Он также отличается более узким диапазоном изменчивости пластических, счетных и относительных признаков [Аникиева, Доровских, 2009].

Triaenophorus nodulosus широко распространен у корюшки Онежского озера, однако показатели зараженности рыбы невысокие: экстенсивность 37 %, интенсивность 1–2 экз., индекс обилия 0,4 экз. Жизненный цикл паразита хорошо изучен. Окончательный хозяин – щука. Различные веслоногие раки являются первыми промежуточными хозяевами. Вторыми промежуточными хозяевами служат многие виды рыб [Куперман, 1973]. В Онежском озере гельминт найден у лосося, хариуса, корюшки, язя, налима, судака, окуня, ерша. Основные промежуточные хозяева *T. nodulosus* в Онежском озере – окунь, ерш, составляющие основу кормового рациона щуки, которая придерживается прибрежной мелководной зоны и питается преимущественно плотвой, окунем и ершом. На питание корюшкой щука переходит при ее нерестовых подходах. Близкие показатели зараженности корюшки и окуня *T. nodulosus* (соответственно 40 и 53 %, индекс обилия 0,4 и 0,8 экз.) показывают, что корюшка является одним из основных промежуточных хозяев цестоды. Однако, поскольку корюшка обитает преимущественно в открытой части озера, а период ее нереста относительно короткий (2 недели), ее участие в передаче инвазии окончательному хозяину (щуке) значительно меньше, чем участие окуня.

Скребень *Echinorhynchus salmonis* был найден нами в одной особи корюшки с интенсивностью 1 экз. В Онежском озере основной хозяин этого вида – сиг (100 %, индекс обилия 150 экз.). Сравнительно высоко заражены этим видом озерный лосось (73 %, индекс обилия 3,7 экз.) и килец (80 %, индекс обилия 2,4 экз.) [Румянцев, 2007].

Известно, что корюшка и ряпушка обладают значительным экологическим сходством. Оба вида – планктофаги с коротким жизненным циклом и ранней половозрелостью, холодолюбивы и требовательны к содержанию кислорода в воде. Ряпушка в Онежском озере представлена двумя формами (мелкая форма и крупная – килец). Наиболее многочисленна мелкая форма ряпушки, которая распространена по всему озеру. В водоеме имеются локальные стада ряпушки, каждое из которых характеризуется принадлежностью к определенному району. Наиболее многочисленным является стадо ряпушки северо-восточной

части Онежского озера. Корюшка также широко распространена по акватории Онежского озера, встречается во всех его районах. В водоеме она представлена двумя экологическими формами (озерно-речная и озерная). Озерно-речная форма нерестится в реках Шуе, Андоме, Водле, Вытегре и др. Основу промысла в водоеме составляет мелкая озерная форма, которая живет и размножается в озере. Выделяют три относительно самостоятельных стада корюшки с различными местами размножения [Кудерский, 1984; Биоресурсы..., 2008]. Основу стада корюшки составляют особи в возрасте 3–4 лет, ряпушки – 2–3 лет. В питании трехлетней корюшки и ряпушки обнаружено большое сходство – 50 % [Мальцева, 1983]. Сходные эколого-биологические характеристики ряпушки и корюшки и значительное совпадение их пищевых спектров, в состав которых входят и промежуточные хозяева паразитов, определяют сходную зараженность ряпушки и корюшки типичными паразитами сиговых рыб – цестодами *P. longicollis* и *Diphilobothrium ditremum*.

Различия в видовом составе паразитов в значительной степени определяются особенностями биологии и экологической дифференциацией хозяев, позволяющей им использовать разные экологические комплексы планктона. Корюшка во время нагула предпочитает более глубоководные зоны озера (мета-гиполимнион) с холодноводным комплексом зоопланктона. Ряпушка в большей мере привязана к эпилимнической зоне (менее глубоководной), в которой обитает тепловодный комплекс зоопланктона. В период нагула она придерживается верхнего 5–10-метрового слоя воды и только с приближением нереста опускается в придонные слои. Нерест ряпушки приходится на осенне-зимние месяцы. Нерестилища расположены на песчаных, песчано-галечных и каменистых участках на глубине 3–20 м. Корюшка – весенненерестующая рыба. Нерест корюшки происходит в мае–июне. Весенние концентрации корюшки связаны с размножением в прибрежной зоне. В течение лета она держится открытой пелагиали озера на глубине 20–30 м при температуре воды не выше 12 градусов. Осенью, в конце октября – начале ноября, когда температура воды снижается до 8–13 градусов, корюшка вместе с нерестующей ряпушкой вновь подходит к береговой зоне. В этот период она обычно пребывает в поверхностных слоях воды. Доминирующий тип питания корюшки – планктонный. Основными объектами в спектре ее питания являются *Eudiaptomus*, *Cyclops*, *Daphnia*, *Bosmina* и молодь рыб. Летом в питании старших возрастных групп часто

Таблица 2. Изменения зараженности ряпушки и корюшки некоторыми видами паразитов за многолетний период

Вид паразита	Ряпушка						Корюшка					
	1978 г. (по Пермяков, Румянцев, 1984)			2012–2013 г. (наши данные)			1978 г. (по Пермяков, Румянцев, 1984)			2012–2013 г. (наши данные)		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
<i>Triaenophorus crassus</i>	13,3	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	-	-	-	-	-	-	50	1–2	0,8	43,8	1–2	0,44
<i>Eubothrium crassum</i>	13	1–3	0,3	12,6	1	0,13	10	2–4	0,4	-	-	-
<i>Diphylobothrium ditremum</i>	3	1	0,1	1,6	1	0,01	5	1	0,1	11,6	1	0,11
<i>Proteocephalus longicollis</i>	67	1–15	4,0	64,5	1–62	6,4	100	1–75	14	96,9	1–25	7,0
<i>P. tetrastomus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6,2	1	0,06
<i>Raphidascaris acus</i>	13	-	2	-	-	-	25	-	3	-	-	-
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	-	-	-	-	-	-	5	1	0,1	3,1	1	0,03

Примечание. I – встречаемость, %; II – интенсивность, экз; III – индекс обилия, экз.

встречаются реликтовые ракообразные – мизиды. Ряпушка в отличие от корюшки специализированный планктонофаг. В рационе ряпушки ведущую роль играют ветвистоусые и веслоногие ракообразные. Их соотношение в пищевом спектре зависит от сезона года и определяется динамикой кормовой базы и температурным режимом водоема [Гуляева, Покровский, 1983; Мальцева, 1983; Николаев, 1983; Биоресурсы..., 2008].

Сопоставление полученных нами данных с известными материалами по паразитофауне рыб Онежского озера [Петрушевский, 1940; Аникиева и др., 1983; Румянцев и др., 1984; Румянцев, 1996, 2007; Аникиева, 1998] показало, что видовой состав типичных компонентов и структура видового разнообразия паразитов ряпушки и корюшки за последние годы сохраняют относительную стабильность (табл. 2). У обоих видов рыб доминирует цестода *P. longicollis*. Ее устойчивость поддерживается исторически сложившимися тесными трофическими связями между промежуточными (веслоногими ракообразными) и окончательными хозяевами (ряпушкой и корюшкой). Остальные виды гельминтов малочисленны и редки.

За многолетний период наименьшие изменения в видовом составе гельминтов обнаружены у ряпушки. Варьируют только показатели ее заражения. Так, Петрушевский [1940] обнаружил 100-процентное заражение ряпушки цестодой *P. longicollis* с индексом обилия 7,7 экз. По данным Пермякова и Румянцева [1984], ряпушка в Кодачгубе заражена *P. longicollis* сильнее, чем в районе Шалы (100 % с индексом обилия 40 экз. и 67 % с интенсивностью 1–15 экз. и индексом обилия 4,0 экз. соответственно). Однако нами не обнаружен паразит сиговых рыб *Triaenophorus crassus*,

окончательным хозяином которого, как и хозяином *T. nodulosus*, является щука. Более значимо изменилась паразитофауна корюшки. В ходе наших исследований у корюшки не встречены редкие и малочисленные для нее виды гельминтов *Eubothrium crassum* (?), *Raphidascaris acus*, *Camallanus lacustris* – паразиты других систематических групп рыб.

Видовой состав паразитов и особенности зараженности рыб в большой степени определяются статусом водоема – разнообразием его фауны и флоры, показателями биомассы планктона и бентоса, численностью и видовым составом рыб [Быховская, 1935; Шульман и др., 1974; Казаков, 1980; Румянцев, 1996, 2007; Иешко, Новохацкая, 2008 и др.]. Полученные нами материалы об относительной стабильности состава паразитов, ассоциированных с ряпушкой и корюшкой, согласуются с данными гидробиологов о стабильности существования сообществ в Онежском озере. По показателям первичной продукции Онежское озеро сохраняет статус олиготрофного водоема [Тимакова, 2008]. Зоопланктон центральной части озера и некоторых его глубоководных районов практически не изменился с 1960 г. Сезонная динамика численности и биомассы рачкового планктона очень устойчивы. Также неизменным остается состав доминантного комплекса видов и соотношение основных групп [Куликова, Сярки, 1999]. Видовое и внутривидовое разнообразие рыб в течение последних лет сохранилось на прежнем уровне [Решетников, Лукин, 2006]. Признаки эвтрофирования в настоящее время наблюдаются только в уровне развития фитопланктона – первичного продуцента в трофической цепи озера [Биоресурсы..., 2008]. Основные изменения проявились в структуре рыбного населения. Преимущество получили

короткоцикловые раносозревающие виды-планктофаги – ряпушка и корюшка. Их основные биологические показатели сохранились на прежнем уровне [Биоресурсы..., 2008].

Заключение

Экологический анализ гельминтов ряпушки и корюшки Онежского озера показал, что видовое разнообразие паразитов и его структура за многолетний период времени сохраняют относительную стабильность. Основные изменения проявляются в интенсивности заражения рыб. Полученные данные позволяют считать, что два основных планктофага ряпушка и корюшка успешно сосуществуют в современных условиях Онежского озера.

Исследования выполнены на средства федерального бюджета в рамках государственного задания (№ темы 51.4, № г. р. 01201358738) и программы «Биологические ресурсы России».

Литература

- Аникиева Л. В. Цестоды рода *Proteocephalus* из корюшки *Osmerus eperlanus* // Паразитология. 1998. Т. 32, вып. 2. С. 134–140.
- Аникиева Л. В. Популяционная изменчивость *Proteocephalus longicollis* (Cestoda: Proteocephalidea) из европейской ряпушки *Coregonus albula* L. озер Карелии // Паразитология. 2008. Т. 42, вып. 1. С. 3–12.
- Аникиева Л. В., Доровских Г. Н. Полиморфизм и внутривидовая изменчивость специфичного паразита корюшек – цестоды *Proteocephalus tetrastomus* (Rudolphi, 1810) (Cestoda, Proteocephalidea) // Паразитология. 2009. Т. 43, вып. 4. С. 309–316.
- Аникиева Л. В., Иешко Е. П. Микроэволюционные аспекты морфологической изменчивости и специфичности цестод на примере паразита сиговых рыб цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Proteocephalidae) // Паразитология. 2010. Т. 44, вып. 3. С. 217–225.
- Аникиева Л. В., Иешко Е. П., Ильмаст Н. В. Распределение численности и структура популяции *Proteocephalus longicollis* (Zeder 1800) (Cestoda: Proteocephalidea) – паразита корюшки и сиговых рыб // Паразитология. 2016 (в печати).
- Аникиева Л. В., Румянцев Е. А. Цестоды рыб озер Карелии // Проблемы цестодологии. СПб. 2005. Вып. III. С. 40–62.
- Аникиева Л. В., Малахова Р. П., Иешко Е. П. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л.: Наука, 1983. 168 с.
- Аникиева Л. В., Харин В. Н., Спектор Е. Н. Полиморфизм и структура популяции *Proteocephalus longicollis* Zeder, 1800 (Cestoda: Proteocephalidae) из европейской ряпушки *Coregonus albula* L. // Паразитология. 2004. Т. 38, вып. 5. С. 438–447.
- Бабий А. А. Рыбохозяйственная система Онежского озера: прошлое и настоящее // Рыбное хозяйство. 2007. № 6. С. 83–87.
- Барская Ю. Ю., Иешко Е. П., Лебедева Д. И. Паразиты лососевидных рыб Фенноскандии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. 168 с.
- Биоресурсы Онежского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. 272 с.
- Быховская И. Е. О влиянии размеров водоема на паразитофауну рыб // Уч. зап. Ленинград. гос. ун-та. Сер. биол. 1935. Вып. 3. С. 163–166.
- Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.
- Иешко Е. П., Новохацкая О. В. Закономерности сукцессии паразитофауны рыб эвтрофируемых водоемов // Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48, № 5. С. 696–701.
- Гуляева А. М., Покровский В. В. Биология и промысел ряпушки Онежского озера // Рыбы Онежского озера и их хозяйственное использование: Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. Л.: ГосНИОРХ. НПО Промрыбвод, 1983. Вып. 205. С. 33–58.
- Казаков Б. Е. Опыт гельминтологической оценки ситуации озер в зависимости от их типа трофности // Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР. 1980. Т. 30. С. 25–29.
- Кудерский Л. А. Локальные стада корюшки в Онежском озере // Биологические основы рационального использования рыбных ресурсов Онежского озера и повышения его рыбопродуктивности: Сб. научн. трудов ГосНИОРХ. Л.: ГосНИОРХ, 1984. Вып. 216. С. 86–97.
- Куликова Т. П., Сярки М. Т. Особенности структуры и функционирования биологических сообществ под влиянием природных и антропогенных факторов. Структура и количественные показатели зоопланктона // Онежское озеро. Экологические проблемы / Отв. ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: Карельский научн. центр РАН, 1999. С. 191–211.
- Куперман Б. И. Ленточные черви рода *Triaenophorus* – паразиты рыб. Л.: Наука, 1973. 208 с.
- Куперман Б. И. Экологический анализ цестод рыб водоемов Волго-Балтийской системы (Рыбинское, Шекснинское водохранилища, Белое, Онежское, Ладожское озера) // Тр. ИБВВ АН СССР: Физиология и паразитология пресноводных животных. Л., 1979. Вып. 38, № 41. С. 133–159.
- Кухарев В. И., Полякова Т. Н., Рябинкин В. В. Современное состояние сообществ макрозообентоса литоральной зоны Онежского озера // Труды КарНЦ РАН. Серия Биогеография. 2008. Вып. 12. С. 118–126.
- Николаев И. И. Экологическая гетерогенность зоопланктона Онежского озера и ее значение в динамике численности основных планктофагов этого водоема – ряпушки и корюшки // Рыбы Онежского озера и их хозяйственное использование: Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. Л.: ГосНИОРХ. НПО Промрыбвод, 1983. Вып. 205. С. 67–79.
- Мальцева В. В. Питание ряпушки и корюшки северо-восточной части Онежского озера // Рыбы Онежского озера и их хозяйственное использование: Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. Л.: ГосНИОРХ. НПО Промрыбвод, 1983. Вып. 205. С. 79–91.

Петрушевский Г. К. Материалы по паразитологии рыб Карелии. II. Паразиты рыб Онежского озера // Учен. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та. 1940. Т. 30. С. 133–186.

Пермяков Е. В., Румянцев Е. А. Паразитофауна лососевых (Salmonidae) и сиговых (Coregonidae) рыб Онежского озера // Биологические основы рационального использования рыбных ресурсов Онежского озера и повышения его рыбопродуктивности: Сб. научн. Трудов ГосНИИОРХ. Л., 1984. Вып. 216. С. 112–116.

Потапова О. И. Крупная ряпушка *Coregonus albula* L. Л.: Наука, 1978. 133 с.

Решетников Ю. С., Лукин А. А. Современное состояние разнообразия сиговых рыб Онежского озера и проблемы определения их видовой принадлежности // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46. № 6. С. 732–746.

Румянцев Е. А. Эволюция фауны паразитов в озерах. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1996. 186 с.

Румянцев Е. А. Экологическая сукцессия фауны паразитов рыб в озерах // Паразитология. 2004. Т. 38, вып. 2. С. 180–185.

Румянцев Е. А. Паразиты рыб в озерах Европейского Севера. Петрозаводск: ПетрГУ, 2007. 252 с.

Румянцев Е. А. Об использовании паразитологических данных при изучении типологического статуса озер Европейского Севера // Принципы экологии. 2013. Т. 2, № 4. С. 4–9.

Румянцев Е. А., Иешко Е. П. Паразиты рыб водоемов Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1997. 119 с.

Румянцев Е. А., Пермяков Е. В., Алексеева Е. Л. Паразитофауна рыб Онежского озера и ее много-

летние изменения // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1984. Вып. 216. С. 117–133.

Тимакова Т. М. Бактериопланктон как пищевой ресурс для развития зоопланктона // Биоресурсы Онежского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. С. 43–54.

Фрезе В. И. Протеоцефалы – ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. М.: Наука, 1965. 538 с.

Шульман С. С., Малахова Р. П., Рыбак В. Ф. Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озер Карелии. Л.: Наука, 1974. 107 с.

Hanzelova V., Kuchta R., Scholz T., Shinn A. P. Morphometric analysis of four species of *Eubothrium* (Cestoda: Pseudophyllidae) parasites of salmonid fish: An interspecific and intraspecific comparison // Parasitology International. 2005. No. 54. P. 207–214.

Rozsa L., Reiczigel J., Majoros G. Quantifying parasites in samples of host // J. Parasitol. 2000. Vol. 86. P. 228–232.

Scholz T., Hanzelova V. Tapeworms of the genus *Proteocephalus* Weinland, 1858 (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of fishes in Europe. 1998. 118 p.

Scholz T., Marcogliese D. J., Bourque J.-F., Skerikova A., Dodson J. J. Occurrence of *Proteocephalus tetraostomus* (Rudolphi, 1810) (Cestoda: Proteocephalidae) in Larval Rainbow Smelt (*Osmerus mordax*) in North America: Identification of a Potential Pathogen Confirmed // J. Parasitol. 2004, 90 (2): 425–427.

Willemse J. J. The genus *Proteocephalus* in the Netherlands // Journal of Helminthology. 1969. Vol. 42. P. 395–410.

Поступила в редакцию 22.09.2015

References

Anikieva L. V. Tsestody roda *Proteocephalus* iz koryushki *Osmerus eperlanus* [Cestodes of the genus *Proteocephalus* from the European smelt *Osmerus eperlanus*]. *Parazitologiya*. 1998. Vol. 32, iss. 2. P. 134–140.

Anikieva L. V. Populyatsionnaya izmenchivost' *Proteocephalus longicollis* (Cestoda: Proteocephalidae) iz evropeiskoi ryapushki *Coregonus albula* L. ozer Karelii [Populational variability of *Proteocephalus longicollis* (Cestoda: Proteocephalidae) in the vendace *Coregonus albula* L. from lakes of Karelia]. *Parazitologiya*. 2008. Vol. 42, iss. 1. P. 3–12.

Anikieva L. V., Dorovskikh G. N. Polimorfizm i vnutrividovaya izmenchivost' spetsifichnogo parazita koryushki – tsestody *Proteocephalus tetraostomus* (Rudolphi, 1810) (Cestoda, Proteocephalidae) [Polymorphism and intraspecific variability in the cestode *Proteocephalus tetraostomus* (Rudolphi, 1810) (Cestoda, Proteocephalidae), a specific parasite of smelt (*Osmeridae*)]. *Parazitologiya*. 2009. Vol. 43, iss. 4. P. 309–316.

Anikieva L. V., Ieshko E. P. Mikroevolyutsionnye aspekty morfologicheskoi izmenchivosti i spetsifichnosti tsestod na primere parazita sigovykh ryb tsestody *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Proteocephalidae) [Microevolutionary aspects of morphological variability and specificity of cestodes by the example of

Proteocephalus longicollis (Zeder, 1800) (Proteocephalidae), a parasite of coregonids]. *Parazitologiya*. 2010. Vol. 44, iss. 3. P. 217–225.

Anikieva L. V., Ieshko E. P., Il'mast N. V. Raspre-delenie chislennosti i struktura populyatsii *Proteocephalus longicollis* (Zeder 1800) (Cestoda: Proteocephalidae) – parazita koryushki i sigovykh ryb [Distribution and structure of the population of *Proteocephalus longicollis* (Zeder 1800) (Cestoda: Proteocephalidae), a parasite of smelt and whitefish]. *Parazitologiya*. 2016 (in press).

Anikieva L. V., Rumyantsev E. A. Tsestody ryb ozer Karelii [Cestodes in fishes from lakes of Karelia]. *Problemy tsestodologii* [The problems of cestodology]. St. Petersburg. 2005. Iss. III. P. 40–62.

Anikieva L. V., Malakhova R. P., Ieshko E. P. Ekologicheskii analiz parazitov sigovykh ryb [Ecological analyses of parasites of coregonid fish]. Leningrad: Nauka, 1983. 168 p.

Anikieva L. V., Kharin V. N., Spektor E. N. Polimorfizm i struktura populyatsii *Proteocephalus longicollis* Zeder, 1800 (Cestoda: Proteocephalidae) iz evropeiskoi ryapushki *Coregonus albula* L. [Polymorphism and structure of the population of *Proteocephalus longicollis* Zeder, 1800 (Cestoda: Proteocephalidae) in the vendace

Coregonus albula L.]. *Parazitologiya*. 2004. Vol. 38, iss. 5. P. 438–447.

Babii A. A. Rybokhozyaistvennaya sistema Onezhskogo ozera: proshloe i nastoyashchee [Fisheries management of Lake Onega: past and present]. *Rybnoe khozyaistvo [Fisheries]*. 2007. No. 6. P. 83–87.

Barskaya Yu. Yu., Ieshko E. P., Lebedeva D. I. Parazity lososevidnykh ryb Fennoskandii [Parasites of Salmonidae fish of Fennoscandia]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2008. 168 p.

Bioresursy Onezhskogo ozera [Bioresources of Lake Onega]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2008. 272 p.

Bykhovskaya I. E. O vliyaniy razmerov vodoema na parazitofaunu ryb [On the effect of size of water body on the parasite fauna of fishes]. *Uch. zap. Leningrad. gos. un-ta. Ser. biol. [Proc. Leningrad State Univ. Biol. Ser.]*. 1935. Iss. 3. P. 163–166.

Bykhovskaya-Pavlovskaya I. E. Parazity ryb. Rukovodstvo po izucheniyu [Fish parasites. A study guide]. Leningrad: Nauka, 1985. 121 p.

Ieshko E. P., Novokhatskaya O. V. Zakonomernosti suksessii parazitofauny ryb evtrofiruemnykh vodoemov [Regularities in the succession of parasite fauna of fish in eutrophic water bodies]. *Voprosy ikhtiologii [Journal of Ichthyology]*. 2008. Vol. 48, no. 5. P. 696–701.

Gulyaeva A. M., Pokrovskii V. V. Biologiya i promysel ryapushki Onezhskogo ozera [Biology and fishery of vendace of Lake Onega]. Ryby Onezhskogo ozera i ikh khozyaistvennoe ispol'zovanie: Sb. nauchn. tr. GosNIORKh [Fishes of Lake Onega and their commercial use. Collect. sci. papers GosNIORKh]. Leningrad: GosNIORKh. NPO Promrybvod, 1983. Iss. 205. P. 33–58.

Kazakov B. E. Opyt gel'mintologicheskoi otsenki situatsii ozer v zavisimosti ot ikh tipa trofnosti [Helminthological assessment of lakes based on their trophic type]. *Tr. Gel'mintol. lab. AN SSSR [Proc. Helminth. Lab. USSR Ac. Sci.]*. 1980. Vol. 30. P. 25–29.

Kuderskii L. A. Lokal'nye stada koryushki v Onezhskom ozere [Local herds of vendace in Lake Onega]. Biologicheskie osnovy ratsional'nogo ispol'zovaniya rybnikh resursov Onezhskogo ozera i povysheniya ego ryboproduktivnosti: Sb. nauchn. trudov GosNIORKh [Biological bases of sustainable use of fish resources of Lake Onega and development of its fish productivity. Collect. Sci. papers GosNIORKh]. Leningrad: GosNIORKh, 1984. Iss. 216. P. 86–97.

Kulikova T. P., Syarki M. T. Osobennosti struktury i funktsionirovaniya biologicheskikh soobshchestv pod vliyaniem prirodnykh i antropogennykh faktorov. Struktura i kolichestvennyye pokazateli zooplanktona [Specific features of the structure and functioning of biological communities under the impact of natural and anthropogenic factors. Structure and quantitative characteristics of zooplankton]. Onezhskoe ozero. Ekologicheskie problemy [Lake Onega. Environmental problems]. Ed. N. N. Filatov. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 1999. P. 191–211.

Kuperman B. I. Lentochnye chervi roda Triaenophorus – parazity ryb [Cestodes of the genus Triaenophorus, parasites of fish]. Leningrad: Nauka, 1973. 208 p.

Kuperman B. I. Ekologicheskii analiz tsestod ryb vodoemov Volgo-Baltiiskoi sistemy (Rybinskoe, Sheksninskoe vodokhranilishcha, Beloe, Onezhskoe, Ladozhskoe ozera) [Ecological analysis of fish cestodes in the Volga-Baltic

waterway (Rybinsk and Sheksna Reservoirs, Lakes White, Onega, and Ladoga)]. *Tr. IBV AN SSSR: Fiziologiya i parazitologiya presnovodnykh zhivotnykh [Proc. IBV USSR Ac. Sci. Physiology and parasitology of freshwater animals]*. Leningrad, 1979. Iss. 38, no. 41. P. 133–159.

Kukharev V. I., Polyakova T. N., Ryabinkin V. V. Sovremennoe sostoyanie soobshchestv makrozoobentosa litoral'noi zony Onezhskogo ozera [Modern state of macrozoobenthos communities in the littoral zone of Lake Onega]. *Trudy KarNTs RAN. Seriya Biogeografiya [Transactions of KarRC of RAS. Series Biogeography]*. 2008. Iss. 12. P. 118–126.

Nikolaev I. I. Ekologicheskaya geterogenost' zooplankona Onezhskogo ozera i ee znachenie v dinamike chislennosti osnovnykh planktofagov etogo vodoema – ryapushki i koryushki [Environmental heterogeneity of zooplankton of Lake Onega and its role in population dynamics of the main planktophagous fishes of the water body – vendace and smelt]. Ryby Onezhskogo ozera i ikh khozyaistvennoe ispol'zovanie: Sb. nauchn. tr. GosNIORKh [Fishes of Lake Onega and their commercial use. Collect. sci. papers GosNIORKh]. Leningrad: GosNIORKh. NPO Promrybvod, 1983. Iss. 205. P. 67–79.

Mal'tseva V. V. Pitanie ryapushki i koryushki severovostochnoi chasti Onezhskogo ozera [Nutrition of vendace and smelt in the north-eastern part of Lake Onega]. Ryby Onezhskogo ozera i ikh khozyaistvennoe ispol'zovanie: Sb. nauchn. tr. GosNIORKh [Fishes of Lake Onega and their commercial use. Collect. sci. papers GosNIORKh]. Leningrad: GosNIORKh. NPO Promrybvod, 1983. Iss. 205. P. 79–91.

Petrushevskii G. K. Materialy po parazitologii ryb Karelii. II. Parazity ryb Onezhskogo ozera [Data on fish parasitology in Karelia. Part II. Fish parasites in Lake Onega]. *Uchen. zap. Leningr. gos. ped. in-ta [Proc. Leningrad State Pedagogical Univ.]*. 1940. Vol. 30. P. 133–186.

Permyakov E. V., Rumyantsev E. A. Parazitofauna lososevykh (Salmonidae) i sigovykh (Coregonidae) ryb Onezhskogo ozera [Parasitofauna of salmon (Salmonidae) and whitefish (Coregonidae) of Lake Onega]. Biologicheskie osnovy ratsional'nogo ispol'zovaniya rybnikh resursov Onezhskogo ozera i povysheniya ego ryboproduktivnosti: Sb. nauchn. Trudov GosNIORKh [Biological bases of sustainable use of fish resources of Lake Onega and development of its fish productivity. Collect. Sci. papers GosNIORKh]. Leningrad, 1984. Iss. 216. P. 112–116.

Potapova O. I. Krupnaya ryapushka *Coregonus albula* L. [Large vendace *Coregonus albula* L.]. Leningrad: Nauka, 1978. 133 p.

Reshetnikov Yu. S., Lukin A. A. Sovremennoe sostoyanie raznoobraziya sigovykh ryb Onezhskogo ozera i problemy opredeleniya ikh vidovoi prinadlezhnosti [Modern state of the diversity of Coregonids from Lake Onega and the problems of their species identification]. *Voprosy ikhtiologii [Journal of Ichthyology]*. 2006. Vol. 46, no. 6. P. 732–746.

Rumyantsev E. A. Evolyutsiya fauny parazitov v ozerakh [Evolution of the parasite fauna in lakes]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 1996. 186 p.

Rumyantsev E. A. Ekologicheskaya suksessiya fauny parazitov ryb v ozerakh [Ecological succession

of fishes' parasite fauna in lakes]. *Parazitologiya*. 2004. Vol. 38, iss. 2. P. 180–185.

Rumyantsev E. A. Parasity ryb v ozerakh Evropeiskogo Severa [Fish parasites in the lakes of European North]. Petrozavodsk: PetrGU, 2007. 252 p.

Rumyantsev E. A. Ob ispol'zovanii parazitologicheskikh dannyx pri izuchenii tipologicheskogo statusa ozer Evropeiskogo Severa [On the usage of the data on the parasites of fishes in exploring typological status of the lakes in the North of Europe]. *Printsipy ekologii* [Principles of the Ecology]. 2013. Vol. 2, no. 4. P. 4–9.

Rumyantsev E. A., Ieshko E. P. Parazity ryb vodomov Karelii [Fish parasites in Karelian water bodies]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 1997. 119 p.

Rumyantsev E. A., Permyakov E. V., Alekseeva E. L. Parazitofauna ryb Onezhskogo ozera i ee mnogoletnie izmeneniya [Parasite fauna of fishes of Lake Onega and its long-term changes]. *Sb. nauch. tr. GosNIORKh* [Collect. sci. papers GosNIORKh]. 1984. Iss. 216. P. 117–133.

Timakova T. M. Bakterioplankton kak pishchevyy resurs dlya razvitiya zooplanktona [Bacterioplankton as a food resource for zooplankton development]. *Bioresursy Onezhskogo ozera* [Bioresources of Lake Onega]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2008. P. 43–54.

Freze V. I. Proteotsefalyaty – lentochnye gel'minty ryb, amfibii i reptilii [Proteocephalata in fish, amphibians and reptiles]. Moscow: Nauka, 1965. 538 p.

Shul'man S. S., Malakhova R. P., Rybak V. F. Sravnitel'no-ekologicheskii analiz parazitov ryb ozer Karelii [Comparative ecological analysis of fish parasites in the Karelian lakes]. Leningrad: Nauka, 1974. 107 p.

Hanzelova V., Kuchta R., Scholz T., Shinn A. P. Morphometric analysis of four species of *Eubothrium* (Cestoda: Pseudophyllidea) parasites of salmonid fish: An interspecific and intraspecific comparison. *Parasitology International*. 2005. No. 54. P. 207–214.

Rozsa L., Reiczigel J., Majoros G. Quantifying parasites in samples of host. *J. Parasitol.* 2000. Vol. 86. P. 228–232.

Scholz T., Hanzelova V. Tapeworms of the genus *Proteocephalus* Weinland, 1858 (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of fishes in Europe. 1998. 118 p.

Scholz T., Marcogliese D. J., Bourque J.-F., Skerikova A., Dodson J. J. Occurrence of *Proteocephalus tetraostomus* (Rudolphi, 1810) (Cestoda: Proteocephalidae) in Larval Rainbow Smelt (*Osmerus mordax*) in North America: Identification of a Potential Pathogen Confirmed. *J. Parasitol.* 2004, 90 (2): 425–427.

Willemse J. J. The genus *Proteocephalus* in the Netherlands. *Journal of Helminthology*. 1969. Vol. 42. P. 395–410.

Received September 22, 2015

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Аникиева Лариса Васильевна

ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: anikieva@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706

Иешко Евгений Павлович

заведующий лабораторией паразитологии животных
и растений, д. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: ieshko@mail.ru
тел.: (8142) 762706

Румянцев Евгений Алексеевич

профессор кафедры зоологии и экологии
эколого-биологического факультета, д. б. н.
Петрозаводский государственный университет
ул. Красноармейская, 31, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: rumyantsevea@mail.ru
тел.: (8142) 781741

CONTRIBUTORS:

Anikieva, Larisa

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: anikieva@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762706

Ieshko, Evgeny

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ieshko@mail.ru
tel.: (8142) 762706

Rumyantsev, Evgeny

Petrozavodsk State University
31 Krasnoarmeiskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: rumyantsevea@mail.ru
tel.: (8142) 781741

