

УДК 597–169:627.8

РАЗВИТИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ОЧАГОВ ГЕЛЬМИНТОЗОВ ПРИ ТРАНСФОРМАЦИИ ВОДОЕМОВ НА ПРИМЕРЕ КРАСНОЯРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Ю. К. Чугунова

Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов,
Красноярск, Россия

Антропогенная трансформация биоты рек в результате создания водохранилищ приводит к серьезным и необратимым изменениям гидрологического режима, структуры сообществ всех групп гидробионтов, начиная от фитопланктона и заканчивая рыбами и их паразитами. В результате эвтрофирования в формируемом водохранилище увеличивается роль зоопланктона в питании рыб и, как следствие, возрастает их зараженность гельминтами. На примере зарегулирования р. Енисея и создания Красноярского водохранилища рассмотрены условия возникновения и функционирования очага дифиллоботриоза рыб и человека, вызываемого широким лентецом *Dibothriocephalus latus* (Linnaeus, 1758) Lühe, 1899 (syn. *Diphyllobothrium latum*). В водохранилище плероцеркоиды *D. latus* обнаружены у трех видов хозяев: окуня (*Perca fluviatilis* L., 1758), ерша (*Gymnocephalus cernuus* L., 1758) и щуки (*Esox lucius* L., 1758). Показано, что в устойчивости и динамике очага дифиллоботриоза ведущую роль выполняет окунь, доминирующий в структуре рыбного населения образовавшегося водохранилища. Вследствие преимущественного питания планктоном и каннибализма в его популяции заражены плероцеркоидами не только младшие (возраст 2+, 3+, 4+), но и старшие возрастные группы (5+ и старше). Показана зональность зараженности окуня в водохранилище. Наиболее высокие значения встречаемости и средней численности гельминтов зарегистрированы у рыб, обитающих в верховьях, где преобладают места с мелководными заливами. В средней и нижней более глубоководных частях водохранилища зараженность окуня оказалась несколько ниже.

Ключевые слова: эвтрофирование; рыбы; плероцеркоид; *Dibothriocephalus latus*; гельминтозы.

Ju. K. Chugunova. DEVELOPMENT OF HELMINTHIASIS PESTHOLES OF ANTHROPOGENIC ORIGIN DURING TRANSFORMATION OF WATER BODIES, EXAMPLE OF KRASNOYARSKOYE STORAGE RESERVOIR

Man-made impoundment-induced transformation of river biota leads to profound and irreversible changes in the hydrological regime, the structure of communities of all groups of aquatic organisms, from phytoplankton to fish and their parasites. The transformation of river communities following impoundment is accompanied by intensive eutrophication. Due to this fact, the role of zooplankton in the fish diet grows, and stable foci of helminthiasis form. One typical example is the fish and human diphyllobothriasis caused by cestodes *Dibothriocephalus latus* (Linnaeus, 1758) Lühe, 1899 (syn. *Diphyllobothrium latum*). The conditions in which the diphyllobothriasis pesthole has originated and developed are

considered using the regulation of the Yenisei River and creation of Krasnoyarskoye storage reservoir as the example. *D. latus* plerocercoids were found in three species from the reservoir: perch, ruffe and pike, acting as second intermediate hosts, the primary role belonging to the perch, and to a smaller degree to the ruffe. Perch of both younger (2+, 3+, 4+ years) and older age groups (5+ and older) are infected with plerocercoids due to the prevalence of plankton in their diet. A zonal pattern was observed in the plerocercoid infection in perch. The highest prevalence and mean abundance of helminthes were recorded from the fish living in the upper reaches, where habitats with shallow bays prevail; the infection rate in perch from in the middle and lower parts of the reservoir was somewhat lower.

Key words: eutrophication; fish; plerocercoid; *Dibothriocephalus latus*; helminthiasis.

Введение

Экологические последствия создания объектов гидроэнергетики являются свидетельством влияния деятельности человека на природные сообщества. Сформированные и эволюционно сложившиеся речные экосистемы со своим русловым ложем, гидрологией, трофикой, бентосными и планктонными комплексами в кратчайшие сроки перестают существовать после строительства плотины и превращения реки в водохранилище [Изюмова, 1977; Митенев и др., 2010].

Трансформация зарегулированных рек и их превращение в стоячие водоемы сопровождается изменением видового состава рыбного населения, происходит утрата ценных аборигенных видов, снижается доля реофилов и возрастает численность лимнофильных видов рыб [Ольшанская, 1975; Стрельников и др., 1984].

На начальных этапах становления и в последующие периоды существования водохранилища преимущество сохраняется за планктонным комплексом. В связи с этим планктонный тип питания рыб становится основным путем преобразования энергии в сформированном водоеме. Этому способствуют возрастающее поступление биогенов с затопленных площадей и застойный характер динамики водных масс. При формировании ихтиофауны Красноярского водохранилища в преимущественном положении оказались малоценные виды, обладающие высокой экологической валентностью – окунь, ерш, плотва [Чугунова, Вышегородцев, 2012].

В данной работе представлен анализ заражения рыб плероцеркоидами широкого лентеца *Dibothriocephalus latus* и структуры очага дифиллоботриоза в условиях трансформации речного сообщества, связанного с созданием Красноярского водохранилища. Исследована роль окуня, доминирующего в сформированном составе рыбного населения, в поддержании и функционировании очага дифиллобот-

риоза. Рассмотрены зональные особенности заражения окуня плероцеркоидами широкого лентеца в различных частях водохранилища.

Материалы и методы

Анализ зараженности рыб Красноярского водохранилища выполнен по результатам исследований 2008 и 2010 гг., частично опубликованным [Чугунова, Вышегородцев, 2009]. Методом неполного паразитологического вскрытия [Быховская-Павловская, 1985] исследовано 176 экз. рыб. Объем материала и характеристика хозяев представлены в табл. 1. Видовое название широкого лентеца приведено в соответствии с работой А. Вашенбаха с соавторами [Waeschenbach et al., 2017].

В структуре популяции исследованных окуней преобладали особи в возрасте 3+ (36,5 %) и 4+ (27,5 %) лет, у ерша – 6+ (28,5 %), в возрастных группах 5+ и 8+ по 19,0 %, а выборка щуки состояла из неполовозрелых рыб в возрасте 1+ (10 %), 2+ (70 %) и 3+ (20 %) лет.

Для количественной оценки зараженности рыб использовали показатели экстенсивности инвазии (E, %) и индекса обилия (M, экз.). Агрегированность паразитов в популяции хозяев оценивалась отношением дисперсии S^2 к средней численности M. Проверка гипотезы о соответствии полученных данных негативному биномиальному распределению и об однородности выборок (отсутствие статистически значимых различий), полученных для разных популяций и видов хозяев, проводилась с использованием критерия Колмогорова – Смирнова (D) в пакете Statgraphics.

Результаты и обсуждение

Плероцеркоиды широкого лентеца встречались у окуней в целом по всей акватории водохранилища. При этом зараженность рыб из различных участков водохранилища име-

Таблица 1. Характеристика исследованных рыб Красноярского водохранилища

Table 1. Characteristics of the studied fish of the Krasnoyarsk reservoir

| Вид рыбы Fish Species | Число вскрытых рыб, экз. Number of examined fish, exemp. | Возраст рыб, лет Age of fish, years | Длина тела, мм Body length, mm | Масса тела, г Body mass, g |
|--------------------------|-------------------------------------------------------------------|----------------------------------------|-----------------------------------|-------------------------------|
| Окунь Perch | 145 | 2+ – 6+ | 120–292* (177,4 ± 2,3)** | 16–308 (66,4 ± 2,8) |
| Ерш Ruff | 21 | 5+ – 10+ | 100–133 (115,2 ± 1,9) | 12–34 (20,0 ± 1,37) |
| Щука Pike | 10 | 1+ – 3+ | 342–540 (432,1 ± 22,7) | 202–994 (515,7 ± 113,1) |

Примечание. Здесь и в табл. 3: * – пределы варьирования, ** – средняя и ошибка средней.

Note. Here and in Tab. 3: * – variation limits, ** – mean and standard error of the mean.

Таблица 2. Характеристика параметров встречаемости и численности плероцеркоидов *Dibothriocephalus latus* в рыбах Красноярского водохранилища

Table 2. Characteristics of the parameters of prevalence and mean abundance of plerocercoids *Dibothriocephalus latus* in the fish of the Krasnoyarsk reservoir

| Вид рыбы Fish Species | Участок водохранилища Reservoir area | E, % | M | S ² | S ² /M | k | df | chi ² |
|--------------------------|------------------------------------------------|------|------|----------------|-------------------|-----|-----|------------------|
| Окунь Perch | Верхний Upper | 52,2 | 1,6 | 6,0 | 3,7 | 0,6 | 4,0 | 6,5 |
| | Средний Middle | 41,2 | 0,8 | 1,3 | 1,7 | 0,9 | 3,0 | 4,7 |
| | Нижний Lower | 31,5 | 0,4 | 0,7 | 1,4 | 1,0 | 1,0 | 0,3 |
| Ерш Ruff | Средний Middle | 19,5 | 0,2 | 0,2 | 0,8■ | – | – | – |
| Щука Pike | В целом по водохранилищу Whole reservoir | 100 | 13,4 | 42,9 | 3,2■ | – | – | – |

Примечание. ■ – проверка на согласование с законами Пуассона, негативно-биномиальным и Гамма не проводилась; E – встречаемость, M – средняя численность, S² – дисперсия; S²/M – агрегированность; k – параметр НБР; df – число степеней свободы; chi² – хи².

Note. ■ – test for agreement with Poisson's distribution, negative binomial and Gamma distribution has not been performed; E – prevalence, M – mean abundance, S² – variance, S²/M – aggregation, k – the NBR parameter, df – the number of degrees of freedom, chi² – chi².

ла выраженные отличия. У окуней, обитающих в верховье, экстенсивность инвазии плероцеркоидами *D. latus* была самой высокой – 52,2 %, интенсивность заражения варьировала от 1 до 11 экз. при средней численности 1,6 экз. на рыбу (табл. 2). В среднем участке водохранилища параметры заражения были ниже – 41,2 % (1–5 экз.), а средняя численность составила 0,8 экз. на рыбу. Минимальная зараженность окуня зарегистрирована в нижней, самой глубоководной, части водохранилища: 31,5 % (1–3 экз.), средняя интенсивность составила 0,4 экз. на рыбу.

Распределение численности плероцеркоидов *D. latus* в популяции окуня Красноярского водохранилища моделировалось негативным биномиальным распределением (НБР). Относительно высокая агрегированность отмечена в популяции рыб, обитающих в верхнем участке, и она постепенно снижалась в среднем и нижнем районах водохранилища (см. табл. 2).

Распределение численности плероцеркоидов в популяции окуня в низовье и средней части водохранилища достоверно отличалось (значения критерия Колмогорова – Смирнова $D = 0,69$ при $p < 0,05$). Также достоверны были отличия распределения плероцеркоидов в рыбах верхнего участка от окуней нижнего и среднего районов – $D = 0,63$ (верхний и средний участки) и $D = 0,69$ (верхний и нижний) при $p < 0,05$.

Особенности зараженных и незараженных окуней оценивались кривыми зависимости массы от длины (AB) тела в различных участках водохранилища (рис.). Длина (AB) и масса тела зараженных и незараженных окуней в исследованных районах не имели достоверных отличий ($p > 0,05$) (табл. 3). В верхних участках водохранилища максимальные значения зараженных плероцеркоидами рыб были несколько выше в сравнении с незараженными, что, видимо, обусловлено наличием в выборке особей старших возрастных групп (5+ и 6+), тогда как воз-

Таблица 3. Вариабельность массы тела окуней, незараженных и зараженных плероцеркоидами *Dibothriocephalus latus*, в различных участках Красноярского водохранилища

Table 3. Variability of body mass of uninfected perches and those infected with plerocercoids *Dibothriocephalus latus* in various parts of the Krasnoyarsk reservoir

| Участки водохранилища Reservoir area | Верхний Upper | | Средний Middle | | Нижний Lower | |
|----------------------------------------------------------|----------------------------|-------------------------|----------------------------|--------------------------|----------------------------|------------------------|
| | Незараженные Uninfected | Зараженные Infected | Незараженные Uninfected | Зараженные Infected | Незараженные Uninfected | Зараженные Infected |
| Показатели Indexes | | | | | | |
| Исследовано рыб, экз. Number of examined fish, exemp. | 11 | 12 | 40 | 28 | 37 | 17 |
| Масса, г Body mass, g | 38–178* (62,9 ± 12,0)** | 38–308 (94,7 ± 22) | 32–110 (51,6 ± 3,2) | 30–114 (64,7 ± 4,9) | 40–114 (68,3 ± 3,7) | 46–132 (86,4 ± 7,4) |
| Длина (АВ), мм Body length, mm | 155–255 (178,9 ± 8,3) | 150–292 (199,0 ± 14) | 140–215 (166 ± 3,1) | 140–220 (178,8 ± 4,8) | 150–213 (180,4 ± 3,5) | 138–255 (195 ± 7,5) |

раст незараженных особей варьировал от 2+ до 4+. В целом по водоему плероцеркоиды *D. latus* были найдены у рыб всех возрастных групп. При этом в верхнем и нижнем участках водохранилища все окуни максимальных размеров оказались зараженными (см. рис., а, с). По-видимому, в данном случае заражение крупных рыб происходит в результате поедания зараженной собственной молоди.

Наряду с окунем плероцеркоиды широкого лентеца в Красноярском водохранилище обнаружены у ерша, зараженность которого была значительно ниже – 19,5 %, при средней интенсивности инвазии, равной 0,2 экз. на особь хозяина. Распределение численности паразитов в популяции ерша имело низкую агрегированность ($S^2/M = 0,8$) и достоверно отличалось от такового в популяциях окуня, со значением критерия Колмогорова – Смирнова 0,81 при $p < 0,05$. Проверка гипотезы о соответствии полученных данных закону Пуассона, негативному биномиальному и Гамма-распределению численности паразитов в популяции ерша дала отрицательный результат.

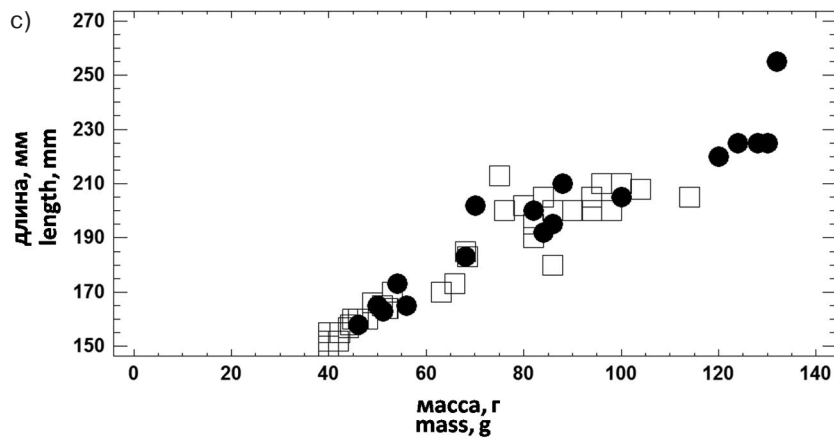
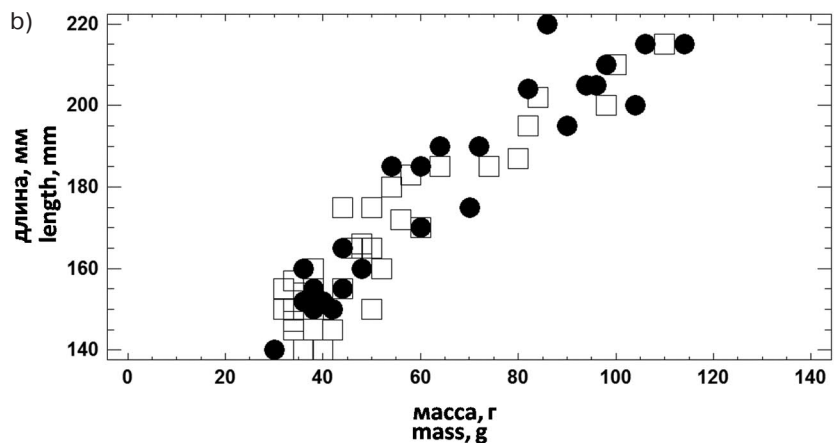
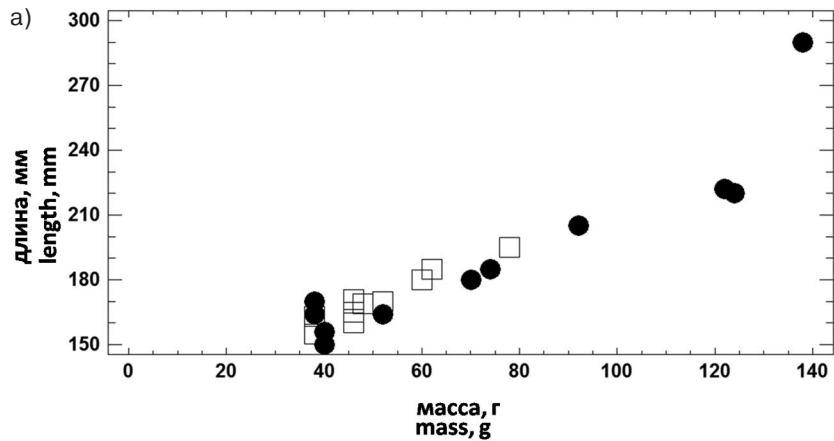
Кроме окуневых рыб плероцеркоидами *D. latus* в водохранилище заражена щука, причем все обследованные особи (от 1+ до 3+) были с паразитами. Интенсивность инвазии щук, в сравнении с окунем, значительно выше, варьируя от 7 до 28 экз., индекс обилия – 13,4 экз. на рыбу. Преимущественная локализация гельминтов в щуке отмечена в мускулатуре и стенке желудка.

Как было показано ранее [Чугунова, Вышегородцев, 2012], трансформация ихтиофауны в Красноярском водохранилище идет по пути увеличения численности мелких, короткоцикловых рыб. Доминирующими видами стали

плотва, окунь и мелкий лещ. Удельный вес этих рыб в общем вылове в водоеме составляет 95–97 %. Создание водохранилища и наблюдающиеся колебания уровня воды (до 21 м) привели к резкому снижению разнообразия и продуктивности бентоса и возрастанию роли зоопланктона в питании рыб. Ухудшение пищевой обеспеченности обусловило смену пищевой специализации, в силу чего ранее однородная популяция окуня в водохранилище образовала две экологические формы – крупную и мелкую. При этом доминирование зоопланктона в питании (до 90 %) привело в целом к снижению размеров рыб, в уловах 2007 г. средняя длина окуня составляла 14,7 см.

В силу отмеченных изменений в рыбном сообществе Красноярского водохранилища можно говорить о том, что формирование и устойчивость очага дифиллоботриоза поддерживается именно окунем. Установленный агрегированный характер распределения численности плероцеркоидов в популяции окуня моделируется негативно-биномиальным распределением, свидетельствующим об устойчивости этой паразито-хозяйинной системы [Crofton, 1971a, б]. Полученные данные соответствуют предположению ряда авторов о возникновении агрегированности в результате неравномерности распределения паразитических личинок в планктоне (первых промежуточных хозяевах) при заражении хозяина [Bohan, 2000; Hansen et al., 2004; Karvonen et al., 2004].

Ерш в водохранилище значительно уступает по численности окуню [Вышегородцев и др., 2005]. При этом, как показали наши исследования, ерш характеризуется низкой зараженностью *D. latus*. Его инвазия носит случайный



Зависимость массы тела от длины (AB) зараженных (●) и незараженных (□) окуней, обитающих в верхней (a), средней (b) и нижней (c) частях Красноярского водохранилища

Relation of the body mass to the length (AB) of infected (●) and uninfected (□) perch in the upper (a), middle (b) and lower (c) parts of the Krasnoyarsk reservoir

характер, так как распределение плероцеркоидов в исследованной выборке не описывалось ни одним из известных распределений. Из 21 особи только четыре имели по одному паразиту. Таким образом, именно окунь, заражаясь при поедании инвазированного зоопланктона, является основным промежуточным хозяином

паразита, обеспечивая тем самым существование инвазионного начала в водоеме. Заражение хищных рыб – щуки, налима и крупного окуня – происходит при поедании главным образом зараженной молоди окуня, что способствует циркуляции диботрицефалюса. Преимущественно крупная рыба (щука, налим

и крупный окунь) становится причиной заражения человека широким лентецом.

Заключение

В настоящее время в Красноярском крае отмечается высокий уровень заболеваемости дифиллоботриозом, ежегодно регистрируется свыше 1000 случаев заболеваний людей. Самый крупный из очагов связан с Красноярским водохранилищем [О состоянии..., 2015].

До создания водохранилища в нижнем течении реки Енисей широкий лентец отмечался как очень редкий паразит рыб [Бауер, 1948], а на участке Верхнего Енисея обнаружен не был [Артамошин, 1972; Плющева, Герасимов, 1995]. На первом этапе существования Красноярского водохранилища (1970 г.) плероцеркоиды *D. latus* отсутствовали [Артамошин, 1972], а спустя 10 лет зараженность щуки этим видом в отдельных заливах достигала почти 95 %, окуня – от 3,6 % (в приплотинной части) до 17,5 % (в верховьях) [Плющева и др., 1989]. В 2004 г. экстенсивность инвазии щуки *D. latus* сохранилась на прежнем уровне (90 %), у окуня возросла до 44 % [Вышегородцев и др., 2005].

Появление и поддержание диботриоцефалеза связано главным образом с человеком (дефинитивным хозяином паразита). Основным промежуточным хозяином диботриоцефалюса в Красноярском водохранилище является окунь, зараженность которого увеличивается по направлению к верховьям.

Важным условием улучшения эпизоотической ситуации является соблюдение санитарных норм сбрасываемых в водоем хозяйственно-бытовых стоков, контроль продажи свежельвленной рыбы, лечение больных диботриоцефалезом и обязательная профилактика заболевания, включающая проведение просветительской работы среди местного населения.

Литература

Артамошин А. С., Павленко М. И. Обследование рыб и населения на дифиллоботриоз в районе верховья Енисея // Зоологические проблемы Сибири: Мат. докл. IV совещ. зоологов Сибири. Новосибирск, 1972. С. 510–511.

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

Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 122 с.

Вышегородцев А. А., Космаков И. В., Ануфриева Т. Н., Кузнецова О. А. Красноярское водохранилище. Новосибирск: Наука, 2005. 212 с.

Изюмова Н. А. Паразитофауна рыб водохранилищ СССР и пути ее формирования. Л.: Наука, 1977. 284 с.

Митенев В. К., Шульман Б. С., Карасев А. Б., Пономарев С. В. Пример антропогенной сукцессии в экосистеме Верхнетуломского водохранилища (бассейн р. Туломы, Кольский регион) // Паразитология. 2010. Т. 44, вып. 4. С. 356–363.

Ольшанская О. Л. Основные черты формирования ихтиофауны Красноярского водохранилища в период его наполнения // Биологические исследования Красноярского водохранилища. Новосибирск: Наука, 1975. С. 147–156.

О состоянии санитарно-эпидемиологического благополучия населения в Красноярском крае в 2015 году: Государственный доклад / Управление Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека по Красноярскому краю. 2015. 319 с.

Плющева Г. Л., Клебановский В. А., Герасимов И. В. и др. Распространение и оценка возможностей формирования новых очагов описторхоза и дифиллоботриоза в бассейне Енисея // Мед. паразитол. 1989. № 6. С. 54–60.

Плющева Г. Л., Герасимов И. В. Становление очага дифиллоботриоза на Саяно-Шушенском водохранилище // Мед. паразитол. 1995. № 1. С. 20–22.

Стрельников А. С., Володин В. М., Сметанин М. М. Формирование ихтиофауны и структура популяций рыб в водохранилищах // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 161–204.

Чугунова Ю. К., Вышегородцев А. А. Паразитофауна рыб Красноярского водохранилища (видовой состав, эпизоотическая ситуация) // Проблемы и перспективы использования водных биоресурсов Сибири в XXI веке: Тезисы докл. всерос. конф. (Красноярск, 8–12 дек. 2008 г.). Красноярск, 2009. С. 366–370.

Чугунова Ю. К., Вышегородцев А. А. Современное состояние ихтиофауны и паразитофауны Красноярского водохранилища // Вестник Томского государственного университета. 2012. № 365. С. 218–222.

Bohan D. A. Spatial structuring and frequency distribution of the nematode *Steinernema feltiae* Filipjev // Parasitology. 2000. Vol. 121. P. 417–425.

Crofton H. D. A model of host-parasite relationships // Parasitology. 1971a. Vol. 63. P. 343–364.

Crofton H. D. A quantitative approach to parasitism // Parasitology. 1971b. Vol. 62. P. 178–193.

Hansen F., Jeltsch F., Tackmann K., Staubach C., Thulke H.-H. Processes leading to a spatial aggregation of *Echinococcus multilocularis* in its natural intermediate host *Microtus arvalis* // Int. J. Parasitol. 2004. Vol. 34. P. 37–44. doi: 10.1016/j.ijpara.2003.10.003

Karvonen A., Hudson P. J., Seppälä O., Valtonen E. T. Transmission dynamics of a trematode parasite: exposure, acquired resistance and parasite aggregation // Parasitol. Res. 2004. Vol. 92, iss. 3. P. 183–188. doi: 10.1007/s00436-003-1035-y

Waeschenbach A., Brabec J., Scholz T., Littlewood D. T. J., Kuchta R. The catholic taste of broad tapeworms – multiple routes to human infection // Int. J. Parasitol. 2017. Vol. 47, no. 13. P. 831–843. doi: 10.1016/j.ijpara.2017.06.004

Поступила в редакцию 21.06.2017

References

Artamoshin A. S., Pavlenko M. I. Obsledovanie ryb i naseleniya na difillobotrioz v raione verkhov'ya Eniseya [Screening of fishes and human population for diphyllobotriasis on the territory around the upper course of the Yenisey]. *Zool. probl. Sibiri: Mat. dokl. IV soveshch. zoologov Sibiri* [Zool. Problems of Siberia: Proceed. IV Conf. of Zoologists of Siberia]. Novosibirsk, 1972. P. 510–511.

Bauer O. N. Parazity ryb reki Enisei [Parasites of fishes in the Yenisey River]. *Izv. VNIORKh* [Bull. All-Union Res. Inst. Lake and River Fisheries (VNIORKh)]. 1948. Vol. 27. P. 97–156.

Bykhovskaya-Pavlovskaya I. E. Parazity ryb. Rukovodstvo po izucheniyu [Fish parasites: a study guide]. Leningrad: Nauka, 1985. 122 p.

Chugunova Yu. K., Vyshegorodtsev A. A. Parazitofauna ryb Krasnoyarskogo vodokhranilishcha (vidovoi sostav, epizooticheskaya situatsiya) [Parasite fauna of fishes in the Krasnoyarsk reservoir (species composition, epizootic situation)]. *Probl. i perspektivy ispol'z. vod. biores. Sibiri v XXI v.: Tezisy dokl. Vseros. konf. (Krasnoyarsk, 8–12 dek. 2008 g.)* [Problems and Prospects of Siberian Water Resources Use in the XXI Century: Abs. All-Russ. Conf. (Krasnoyarsk, Dec. 8–12, 2008)]. Krasnoyarsk, 2009. P. 366–370.

Chugunova Yu. K., Vyshegorodtsev A. A. Sovremennoe sostoyanie ikhtiofauny i parazitofauny Krasnoyarskogo vodokhranilishcha [The current state of ichthyofauna and parasitofauna of the Krasnoyarsk reservoir]. *Vestnik Tomsk. gos. univ.* [Bull. Tomsk St. Univ.]. 2012. No. 365. P. 218–222.

Izyumova N. A. Parazitofauna ryb vodokhranilishch SSSR i puti ee formirovaniya [Parasite fauna of fishes in reservoirs of the USSR and ways of its formation]. Leningrad: Nauka, 1977. 284 p.

Mitenev V. K., Shul'man B. S., Karasev A. B., Ponomarev S. V. Primer antropogennoi suktseksii v ekosisteme Verkhnetulomskogo vodokhranilishcha (bassein r. Tulomy, Kol'skii region) [An example of anthropogenic succession in the ecosystem of the Upper Tuloma reservoir (the Tuloma River basin, Kola region)]. *Parazitologiya* [Parasitology]. 2010. Vol. 44, no. 4. P. 356–363.

O sostoyanii sanitarno-epidemiologicheskogo blagopoluchiya naseleniya v Krasnoyarskom krae v 2015 godu: Gosudarstvennyi doklad [On the sanitary and epidemiologic situation in Krasnoyarsk Krai in 2015: a state report]. Upravlenie Federal'noi sluzhby po nadzoru v sfere zashchity prav potrebiteli i blagopoluchiya cheloveka po Krasnoyarskomu krayu [The Russian Federal Service for Surveillance on Consumer Rights Protection and Human Wellbeing in Krasnoyarsk Krai]. 2015. 319 p.

Ol'shanskaya O. L. Osnovnye cherty formirovaniya ikhtiofauny Krasnoyarskogo vodokhranilishcha v period ego napolneniya [Main features of fish fauna formation in the Krasnoyarsk reservoir during its filling]. *Biol. issled. Krasnoyarskogo vodokhr.* [Biol. Study of the Krasnoyarsk Reservoir]. Novosibirsk: Nauka, 1975. P. 147–156.

Plyushcheva G. L., Gerasimov I. V. Stanovlenie ochaga difillobotrioz na Sayano-Shushenskom vodokhranilishche [Formation of a diphyllobotriasis focus in the Sayan-Shushensky reservoir]. *Med. parazitol.* [Med. Parasitol.]. 1995. No. 1. P. 20–22.

Plyushcheva G. L., Klebanovskii V. A., Gerasimov I. V. i dr. Rasprostranenie i otsenka vozmozhnosti formirovaniya novykh ochagov opisthorkhoza i difillobotrioz v basseine Eniseya [Distribution and assessment of possible formation of new foci of opisthorchiasis and diphyllobotriasis in the Yenisei River system]. *Med. parazitol.* [Med. Parasitol.]. 1989. No. 6. P. 54–60.

Strel'nikov A. S., Volodin V. M., Smetanin M. M. Formirovanie ikhtiofauny i struktura populyatsii ryb v vodokhranilishchakh [Formation of fish fauna and fish populations structure in reservoirs]. *Biol. resursy vodokhr.* [Biol. Resources of Reservoirs]. Moscow: Nauka, 1984. P. 161–204.

Vyshegorodtsev A. A., Kosmakov I. V., Anufrieva T. N., Kuznetsova O. A. Krasnoyarskoe vodokhranilishche [The Krasnoyarsk reservoir]. Novosibirsk: Nauka, 2005. 212 p.

Bohan D. A. Spatial structuring and frequency distribution of the nematode *Steinernema feltiae* Filipjev. *Parasitology*. 2000. Vol. 121. P. 417–425.

Crofton H. D. A model of host-parasite relationships. *Parasitology*. 1971a. Vol. 63. P. 343–364.

Crofton H. D. A quantitative approach to parasitism. *Parasitology*. 1971b. Vol. 62. P. 178–193.

Hansen F., Jeltsch F., Tackmann K., Staubach C., Thulke H.-H. Processes leading to a spatial aggregation of *Echinococcus multilocularis* in its natural intermediate host *Microtus arvalis*. *Int. J. Parasitol.* 2004. Vol. 34. P. 37–44. doi: 10.1016/j.ijpara.2003.10.003

Karvonen A., Hudson P. J., Seppälä O., Valtonen E. T. Transmission dynamics of a trematode parasite: exposure, acquired resistance and parasite aggregation. *Parasitol. Res.* 2004. Vol. 92, iss. 3. P. 183–188. doi: 10.1007/s00436-003-1035-y

Waeschenbach A., Brabec J., Scholz T., Littlewood D. T. J., Kuchta R. The catholic taste of broad tapeworms – multiple routes to human infection. *Int. J. Parasitol.* 2017. Vol. 47, no. 13. P. 831–843. doi: 10.1016/j.ijpara.2017.06.004

Received June 21, 2017

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Чугунова Юлия Константиновна

научный сотрудник, к. б. н.
Научно-исследовательский институт экологии
рыбохозяйственных водоемов
Красноярск, а/я 17292, Красноярский край, Россия, 660077
эл. почта: jhermann@mail.ru
тел.: 89504186175

CONTRIBUTOR:

Chugunova, Julia

Scientific Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs
p/o box 17292, 660077 Krasnoyarsk, Krasnoyarsk Krai, Russia
e-mail: jhermann@mail.ru
tel.: +79504186175