

## БИОЛОГИЧЕСКИЕ ИНВАЗИИ: ЕВРОПЕЙСКАЯ КОРЮШКА *OSMERUS EPERLANUS* (L.) И МИКРОСПОРИДИЯ *GLUGEA* *HERTWIGI* WEISSENBERG, 1911

© Аникиева Л.В.<sup>а,\*</sup>, Иешко Е.П.<sup>а</sup>, Стерлигова О.П.<sup>а</sup>, Решетников Ю.С.<sup>б</sup>

<sup>а</sup> Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск 185910, Россия;

<sup>б</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия;  
e-mail: \*lva-45@mail.ru

Поступила в редакцию 24.01.2020. После доработки 14.10.2021. Принята к публикации 08.11.2021

Прослежена феноменология инвазии европейской корюшки *Osmerus eperlanus* и микроспоридии *Glugea hertwigi* в новое место обитания – озеро Сямозеро (Карелия), где ранее оба вида не встречались. Инвазия корюшки проходила в 4 этапа: первый – латентный, с момента проникновения корюшки в озеро до первых единичных случаев встречаемости в уловах (1968–1970 гг.); второй (с 1971 по 1980 г.) – вспышка численности вселенца, корюшка становится доминирующим видом в рыбной части сообщества, аборигенный планктофаг ряпушка *Coregonus albula* переходит в категорию «исчезающий вид»; третий этап (с 1980 по 1991 г.) – популяционный взрыв численности паразита корюшки микроспоридии *Glugea hertwigi*, и развитие эпизоотии; четвёртый этап (с 1991 г. по настоящее время) – падение численности интродуцентов – корюшки и микроспоридии *Glugea hertwigi*, восстановление аборигенного вида ряпушки.

**Ключевые слова:** инвазии, европейская корюшка *Osmerus eperlanus*, микроспоридия *Glugea hertwigi*, эпизоотия.

DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-4-2-14

### Введение

Биологические инвазии – одна из актуальных проблем современной экологии. Негативные последствия вселения чужеродных видов часто определяют как «биологическое загрязнение» [Elliott, 2003]. Примеры инвазий в водные экосистемы изучены преимущественно на представителях свободноживущих гидробионтов [Биологические инвазии..., 2004]. Инвазиям паразитических организмов уделено значительно меньше внимания. Известно, что расселение новых видов рыб сопровождается переносом неспецифичных паразитов и их переходом на аборигенных рыб, что часто приводит к эпизоотиям и наносит значительный экономический ущерб рыбному хозяйству [Лутта, 1941; Догель, 1962; Malmberg, 1989; Molnar et al, 1994; Sures and Knopf, 2004; Granath et al., 2007; Marcogliese, 2008].

В последние десятилетия по северным озёрно-речным системам интенсивно расселяются корюшки рода *Osmerus* – европейская

корюшка *Osmerus eperlanus* (L.) и американская корюшка *Osmerus mordax* (L.), осваивая не только новые водоёмы, но и новые зоогеографические провинции [Mills et al., 1993; Rooney, Paterson, 2009; Корляков, 2011; Стерлигова, Ильмаст, 2012; Решетников и др., 2020]. Вместе с корюшкой в новые места обитания вселяется её специфичный паразит *Glugea hertwigi* Weissenberg 1921 [Lovy et al., 2009; Costa et al., 2016; Kipp et al., 2019].

Микроспоридия *Glugea hertwigi* – облигатный внутриклеточный паразит с прямым циклом развития. Заражение происходит при попадании спор в пищевой тракт хозяина. Паразит развивается в прямом контакте с клеткой хозяина, причём развитие паразитов как в пределах одной клетки, так и в разных клетках хозяина не синхронизировано. Одновременно можно встретить и меронты, и зрелые споры паразита [Исси, Воронин, 2007]. Интенсивно заражая рыбу, *G. hertwigi* вызывает воспаление и нарушение функций большинства её органов, что приводит к зна-

чительному ослаблению, замедлению роста и развития, снижению плодовитости и гибели заражённой рыбы, принимающей подчас массовый характер [Петрушевский, Шульман, 1958].

*G. hertwigi* найдена у проходной и пресноводных форм европейской корюшки *Osmerus eperlanus* в эстуарии р. Эльбы [Costa et al., 2016], озёрах Финляндии [Valtonen et al., 2012], Ладожском оз. [Барышева, Бауер, 1957], р. Неве, озёрах верховья Волги: Селигер, Белое [Хлопина, 1920], Северной Двине [Шульман, Шульман-Альбова, 1953]. Массовое заражение микроспоридией *G. hertwigi* и её патогенность отмечались для снетка *Osmerus eperlanus eperlanus m. spirinchus* – карликовой формы европейской озёрной корюшки в озёрах Селигер, Ильмень, Пестово [Хлопина, 1920; Петрушевский, Шульман, 1958]. Сильное заражение европейской корюшки микроспоридией *G. hertwigi* отмечено в Ладожском оз., озёрах Весиярви и Туусулан (Финляндия) [Барышева, Бауер, 1957; Стерлигова и др., 1992; Рексан-Неким et al., 2005]. В системе Великих озёр *G. hertwigi* широко распространена у американской корюшки *Osmerus mordax* [Kipp et al., 2019].

Эпизоотии интродуцированной американской корюшки, вызванные микроспоридией *Glugea hertwigi*, наблюдались в озёрах Онтарио и Эри [Nepszy, Dechtiar, 1972; Dechtiar, Nepszy, 1988; Mills et al., 1993]. Гибель спонтанно вселившейся в водоём европейской корюшки, вызванная микроспоридией *G. hertwigi*, произошла в оз. Сямозеро (Карелия). Высокая заражённость паразитом сопровождалась снижением биологических показателей европейской корюшки: размеров, темпа линейно-весового роста и плодовитости [Иешко и др., 2000; Стерлигова, Ильмаст, 2017].

При изучении эпизоотий основное внимание отводится динамике заболевания и его патогенному проявлению. Популяционные вопросы взаимодействия паразита и хозяина и паразито-хозяйинных отношений при биологических инвазиях исследуются мало.

В настоящей работе продолжены многолетние наблюдения за биологической инвазией европейской корюшки и её паразита

микроспоридии *Glugea hertwigi* в оз. Сямозеро (Карелия), в котором ранее оба вида не встречались. Целью работы явилось изучение динамики численности и распределения *Glugea hertwigi* для оценки взаимоотношений популяции паразита с популяцией хозяина в процессе их адаптации к новым условиям. Прослежены основные этапы натурализации инвазивного вида хозяина и его специфического паразита, рассмотрены последствия и финал вспышки численности интродуцентов. Полученные данные иллюстрируют возможную экосистемную роль паразитов при интродукции чужеродных видов рыб.

### Материал и методы

Озеро Сямозеро (61°55' с. ш.; 33°11' в. д.) – крупный рыбопромысловый водоём, расположенный в южной части Карелии. Площадь водосбора – 1610 км<sup>2</sup>, наибольшая длина – 24.6 км, ширина – 15.1 км, средняя глубина – 6 м, максимальная – 24 м [Озёра..., 1959]. Один из немногих водоёмов, на котором проводятся долговременные исследования (с 1932 г.) [Труды..., 1959; 1962].

Материалом послужили мониторинговые наблюдения, начиная с 1968 г. и по настоящее время, за спонтанно вселившейся в оз. Сямозеро европейской корюшкой и её паразитом – микроспоридией *Glugea hertwigi*. Корюшка исследовалась ежегодно в разные сезоны из опытных и промысловых уловов. Сбор и обработка данных проводились по стандартным методикам [Правдин, 1966; Методическое пособие..., 1974].

Материалы по заражённости корюшки микроспоридией *G. hertwigi* представлены полевыми сборами, проведёнными в 1968–1969, 1973, 1981–1982, 1985, 1987, 1991, 1996, 2004 гг. Методом полного паразитологического вскрытия [Быховская-Павловская, 1985] обследовано более 1 тыс. экз. корюшки разного возраста. Объём выборок в разные годы варьировал от 23 до 50 экз. рыб, за исключением 1991 г. (15 экз. рыб). В 1968 г. вскрыто 200 экз. корюшки. Для характеристики заражённости корюшки *Glugea hertwigi* использовали экстенсивность инвазии, или процент заражения (%), интенсив-

ность инвазии – число ксеном в одной заражённой рыбе и индекс обилия (число ксеном в одной вскрытой рыбе). Изучали локализацию и встречаемость ксеном *Glugea hertwigi* в органах и тканях. Наблюдения за динамикой численности и распределения *G. hertwigi* в корюшке разного возраста были проведены в летний период (с 12 июня по 13 июля 1987 г). Всего обследовано 50 экз. личинок, 49 экз. в возрасте 1+, 96 экз. в возрасте 2+ и 60 экз. в возрасте 3+ и старше. По степени заражённости корюшки *Glugea hertwigi* выделено 4 градации: до 5 ксеном в одной рыбе – слабо заражённые особи, 5–15 экз. – средне зараженные, выше 15 – высоко заражённые, более 200 ксеном – летальные [Delisle, 1969, 1972; Lovy et al., 2009]. Статистические расчёты выполнены в пакете программ Past 4.0 [Hammer et al., 2001].

### Результаты и обсуждение

Анализ многолетних исследований на оз. Сямозеро (более 75 лет) свидетельствует о значительных изменениях в его гидрологическом, гидрохимическом и биологическом режимах. Период, предшествующий появлению в водоёме европейской корюшки, связан с его эвтрофированием. Рост населения, мелиорация, активизация хозяйственной и культурной деятельности человека в 1970-е

гг. увеличили биогенную нагрузку водоёма. Суммарный азот увеличился в 3–5 раз, фосфор, отсутствовавший ранее, к 1980 г. составил 0.027–0.057 мг/л. [Современное состояние..., 1998].

Увеличение поступления фосфора привело к перестройке экосистемы. Интенсивное увеличение фитопланктона способствовало увеличению численности и биомассы зоопланктона и бентоса. Процессы эвтрофирования сделали возможной успешную натурализацию нового для водоёма вида рыбы [Решетников и др., 1982; Стерлигова и др., 2002; Криксунов и др., 2005].

Случайно интродуцированная в водоём европейская корюшка впервые была обнаружена в Сямозере в 1968 г. Уже через 5 лет она стала объектом промыслового лова, а к 1980 г. её вылов был сопоставим с годовым уловом всех рыб в оз. Сямозеро в 1960–1970 гг. Такое резкое многократное увеличение численности за короткий период времени часто наблюдается при интродукции видов и определяется как фаза «популяционного взрыва». Новый для водоёма вид с весенним нерестом и коротким периодом инкубации получил преимущество перед ценными аборигенными видами рыб, в первую очередь планктофагом – ряпушкой *Coregonus albula* L. Заиление нерестилищ нарушило воспроизводство ряпуш-

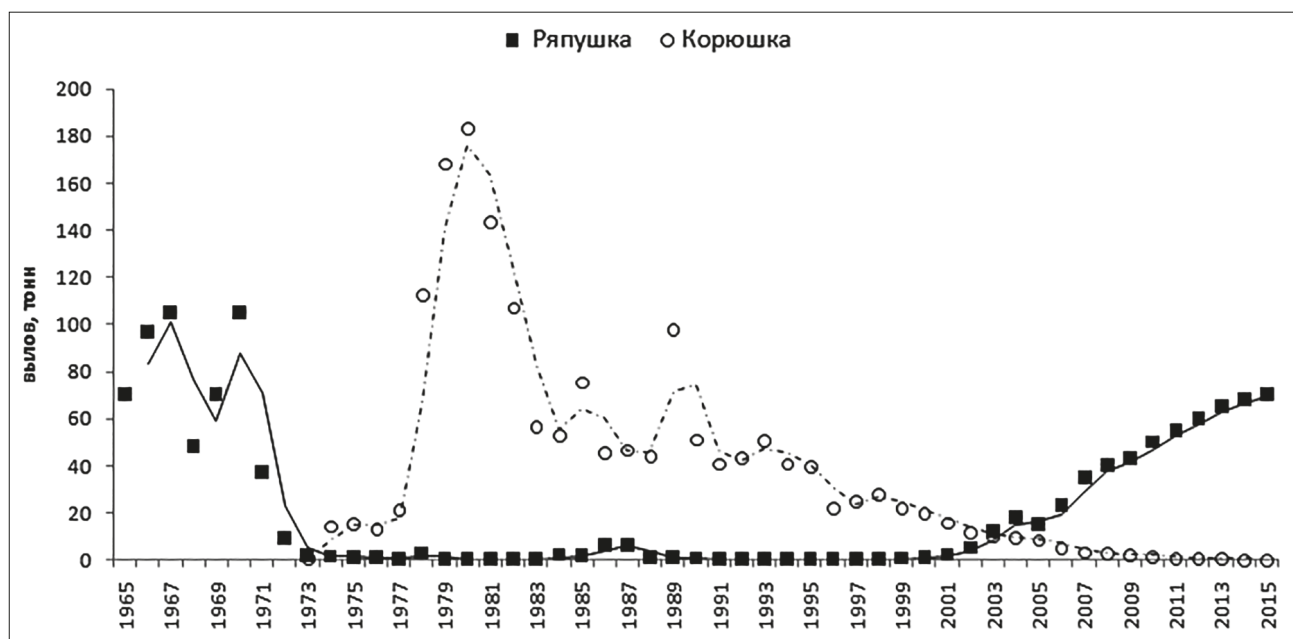
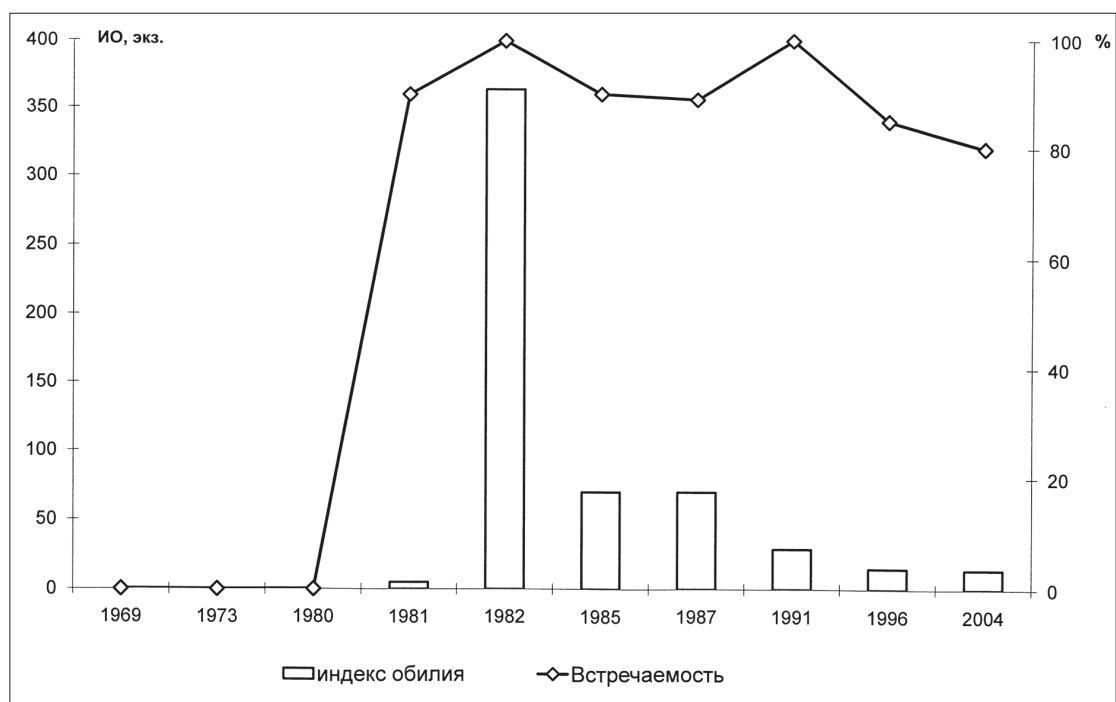


Рис. 1. Динамика уловов корюшки и ряпушки в оз. Сямозеро.



**Рис. 2.** Динамика заражения корюшки микроспоридией *Glugea hertwigi*,  $\diamond$  – встречаемость (%), столбцы – индекс обилия (число ксеном на одной вскрытой рыбе).

ки, а выедание её икры беспозвоночными и рыбами увеличило смертность на ранних стадиях. Численность ряпушки, доминирующей ранее в составе рыбного населения Сязозера, резко снизилась и она перешла в категорию исчезающий вид (рис. 1). Развитие популяции корюшки во многом обеспечивалось наличием свободных пищевых ресурсов. В системе пищевых взаимоотношений рыб произошли коренные изменения. Корюшка заняла ведущее место в рационе хищных рыб – судака *Sander lucioperca* (L.), щуки *Esox lucius* L., окуня *Perca fluviatilis* L. и налима *Lota lota* (L.) [Попова, 1982; Криксунов, 2005].

При первом паразитологическом обследовании корюшки у неё были обнаружены только аборигенные, широко специфичные виды паразитов. В 1969 г. было зарегистрировано 3 вида: нематода *Camallanus lacustris* (Zoega 1776) и метацеркарии трематод *Diplostomum* sp. и *Ichthyocotylurus erraticus* (Rudolphi 1809), а в 1973—1975 гг. к ним добавилась цестода *Dibothriocephalus ditremus* (Creplin, 1825) [Евсеева и др., 1999]. Заражение корюшки микроспоридией *Glugea hertwigi* было обнаружено в 1980 г., то есть через 12 лет после регистрации в водоёме вселившегося хозяина. Увеличение численности па-

разита совпало с повышением численности корюшки (рис. 2). Если в 1980 г. микроспоридия *Glugea hertwigi* была найдена только у 1 из 200 обследованных рыб, то есть заражённость корюшки составила 0.5% с индексом обилия 0.25 экз., то уже в следующем 1981 г. экстенсивность заражения корюшки была 60% в мае и 90% в августе. У заражённых рыб имелись внешние признаки заболевания (вздутия кожи, бугорки и т. п.). В 1982 г. экстенсивность заражения корюшки *Glugea hertwigi* составила 100%. Число ксеном было максимальным за все годы наблюдений. Оно варьировало от 1 до 1600 экз., в среднем – 364 экз. на 1 рыбу.

Паразит поразил практически все органы и системы корюшки. Наиболее распространены были смешанные инвазии основных органов пищеварительной системы: кишечника, печени и почек. Гонады самок не были основным местом локализации паразита, однако число ксеном в гонадах могло быть очень высоким. Специальные наблюдения показали, что более половины веса гонад приходилось на ксеномы. Так, если общий вес икры с микроспоридиями был равен 450 мг, то вес ксеном составлял 240 мг [Иешко и др., 2000].

Наблюдения за распределением глугеа в популяции корюшки показали, что паразит встречался во всех возрастных группах хозяина. Молодь и взрослые половозрелые рыбы основного стада заражены паразитом неодинаково. Молодь, которая обитает в прибрежной более тёплой зоне озера и держится отдельно от половозрелой части популяции, была не сильно заражена паразитом. Личинки (средние размеры 14.5 мм и масса 7.4 мг), исследованные нами 6.07 и 10.07.1987 г., были заражены на 50% с индексом обилия 0.57 ксеном. Годовики также имели невысокие показатели заражённости. Заражённость взрослых рыб, обитающих в центральной части озера на глубине 10–14 м, была значительно выше. Максимальные значения интенсивности и экстенсивности заражения имели рыбы в возрасте 2+. Снижение показателей заражённости для старших возрастных групп указывает, по-видимому, на высокую смертность корюшки при достижении возраста 3+, о чём свидетельствуют более низкие значения максимального числа ксеном на одной рыбе и резкое снижение дисперсии (табл. 1). На основании этого можно предположить, что за первые два года жизни корюшка интенсивно заражалась микроспоридиями, так как росла не только средняя интенсивность заражения, но и отмечались максимальные значения числа ксеном, обнаруженных на одной рыбе.

Расселительная стадия в цикле развития глугеа – спора. Оболочка споры состоит из трёх слоёв: гликопротеиновой экзоспоры, хитиновой эндоспоры и цитоплазматической мембраны. Экзоспора многослойна и имеет придатки. Сложное строение оболочки определяет устойчивость спор к неблагоприятным факторам внешней среды. Споры глугеа могут находиться «в боевой готовности» в течение нескольких лет [Соколова, 2019]. Дол-

говременное сохранение инвазии паразита вне организма хозяина – важный механизм, гарантирующий сохранение популяции паразита в новых условиях. Известны два пути заражения корюшки *Glugea hertwigi*. Первый (прямой) – споры остаются на том же хозяине и заражают другие клетки или выводятся наружу и заражают других особей хозяина. Второй (трансмиссивный) – споры могут передаваться через транзитных хозяев (фильтраторов ракообразных) и при каннибализме. Второй путь более эффективен. Экспериментально показана более высокая приживаемость спор *Glugea hertwigi* и большая успешность их развития при скармливании молоди корюшки рачков, имеющих споры паразита, чем водной суспензией спор [Scarborough, Weidner, 1979].

В оз. Сямозеро корюшка является одновременно планктофагом и хищником [Бушман, 1982]. Личинки и годовики питаются планктоном и могут заражаться спорами из толщи воды и при питании беспозвоночными – фильтраторами, несущими споры. Взрослые рыбы частично переходят на хищное питание. В качестве главного объекта питания они используют собственную молодь [Стерлигова, Ильмаст, 2017]. Взрослые рыбы могут заражаться *Glugea hertwigi* прямым путём – через аутоинвазию и через трансмиссию при питании ракообразными со спорами паразита и каннибализме. Для некоторых видов микроспоридий показана и трансовариальная передача инвазии [Исси, 2002]. Трансовариальная паразитарная трансмиссия известна для *Pleistophora ovariae* – паразита золотого шайнера *Notemigoneus crysoleucas* [Summerfelt, Wagner, 1970]. Скарборо наблюдала выстреливание (выталкивание) ксеном из яичника во время нереста корюшки. В этом случае повышается вероятность прямой пере-

**Таблица 1.** Возрастные особенности встречаемости и интенсивности заражения корюшки оз. Сямозеро микроспоридией *Glugea hertwigi*

Возраст корюшки	Исследовано рыб (экз.)	Встречаемость (%)	Среднее число ксеном/рыба	Min число ксеном, экз.	Max число ксеном, экз.	Дисперсия
1+	30	63.3	27.57	1	150	2665
2+	139	92.8	56.4	1	500	6598
3+	22	81.8	23.95	1	183	2065

дачи спор личинкам корюшки [Scarborough, Weidner, 1979].

Важный фактор для развития микроспоридий – температура. Она оказывает двоякое воздействие: прямое – определяя продолжительность жизненного цикла, и опосредованное – под влиянием изменений физиологии хозяина. Оз. Сямозеро – метатермический умеренно тёплый водоём. Водные массы Сямозера обладают небольшой тепловой инерцией и быстро реагируют на изменения, происходящие в климате района. Ото льда озеро освобождается в конце мая. В поверхностном слое центральной части озера среднемесячная температура в мае 9.8 °С. По всей вертикали – 4.1 °С. Май характеризуется значительными колебаниями температуры, часто бывает весеннее похолодание. Ветровое перемешивание является основным фактором формирования летнего теплового состояния. Средняя продолжительность летнего сезона 2.5 месяца. Самый тёплый месяц – июль. Плавное увеличение тепла продолжается до середины июля, в горизонте 0–2 м озеро прогревается до 19–20 °С. Осень начинается в конце августа. Переход через 4 °С происходит в середине октября [Фрейндинг, 1964].

Наблюдения за динамикой заражения показали, что встречаемость паразита и интенсивность заражения взрослой корюшки в летние месяцы были высокие. Индекс обилия и дисперсия у корюшки 2+ постепенно увеличивались, а в возрасте 3+ в течение двух

недель (с 12.06 по 24.06) значительно снизились (табл. 2). Показано [Olson, 1981], что оптимальная температура для развития *Glugea hertwigi* 20 °С. Ксеномы со сформированными спорами развиваются в течение двух недель [Scarborough, Weidner, 1979]. Проведённые нами исследования позволяют считать, что тепловой режим озера вполне благоприятен для развития микроспоридии *Glugea hertwigi*. Её жизненный цикл в оз. Сямозеро может завершиться за относительно короткое время. В условиях относительно невысоких летних температур успеет развиваться только одна генерация паразита.

Для понимания эпидемиологии процесса большое значение имеет время нахождения паразита при низких температурах. На примере близкородственного вида *Glugea stephani* установлено, что с понижением температуры воды (ниже 10 °С) развитие паразита задерживается на стадии преспорогонии – метаболическом состоянии покоя. После повышения температуры спорогония возобновляется [Olson, 1976, 1981]. Это позволяет предположить, что в условиях оз. Сямозеро в зимний период инвазия сохраняется, развитие паразита возобновляется с повышением температуры.

Полученные нами материалы сходны с опубликованными наблюдениями возрастной и сезонной динамики заражения корюшек микроспоридией *Glugea hertwigi*. Канадские исследователи показали, что заражённость

**Таблица 2.** Сезонная динамика заражённости разновозрастных групп корюшки *Glugea hertwigi* в оз. Сямозеро

Показатели	1+		2+					3+	
	АС 7.6–8.5 см		АС 8.6–11 см					АС 11.1–14 см	
	3 июля	6 июля	12 июня	24 июня	1 июля	2 июля	13 июля	12 июня	24 июня
N	24	23	14	14	25	25	18	44	15
Минимум	1	1	1	1	1	2	1	1	1
Максимум	32	6	400	400	400	400	400	504	68
Среднее	3.0	1.2	72.9	123.1	120.0	175.6	263.2	66.3	10.9
Стандартная ошибка	1.5	0.4	31.9	41.7	29.6	35.0	35.4	16.9	4.7
Дисперсия	52.1	2.9	14272	24344	21949	30593	22560	12585	328

*Примечание.* N – число исследованных рыб; АС – длина тела по Смитту (расстояние от вершины рыла до конца средних лучей хвостового плавника корюшки).

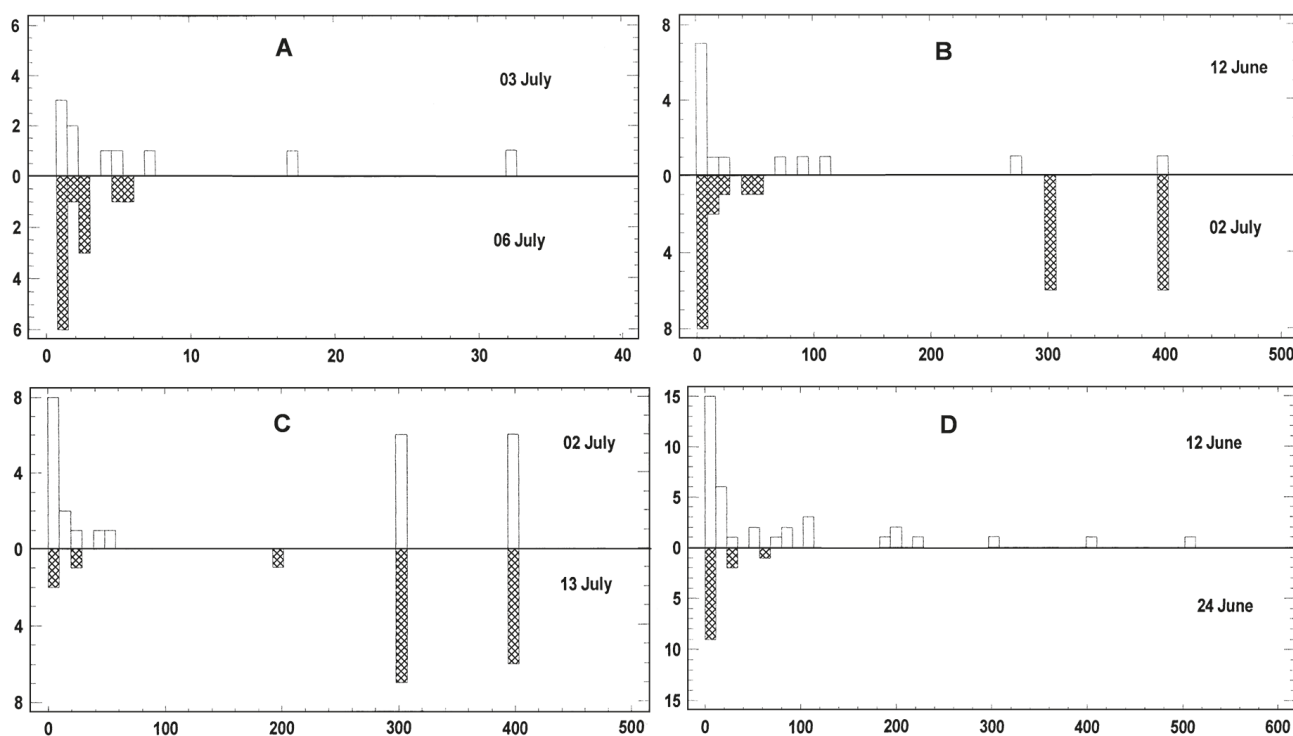
*Glugea hertwigi* личинок американской корюшки увеличивается с 6.7 до 93.2% (июнь – сентябрь). Среднее число ксеном за это время увеличилось с 0.08 до 57.4 экз. Заражённость взрослой корюшки в течение года изменялась от 53 до 76% [Delisle, 1969, 1972; Chen, Power, 1972; Nepszy et al., 1978]. В оз. Туусула (Южная Финляндия) ксеномы *Glugea hertwigi* были обнаружены у годовиков европейской корюшки в начале августа – конце августа [Рексан-Неким et al., 2005]. При ежемесячном исследовании европейской корюшки в р. Эльбе (с июля 1985 г. по май 1986 г.) *Glugea hertwigi* была найдена только у молоди длиной меньше 10 см. Сезонная динамика заражённости изменялась от 2.5% в январе до 11.8% в июле [Costa et al., 2016].

Анализ частот встречаемости ксеном в исследованных выборках корюшки в оз. Сямозеро выявил различия в характере распределения паразита в популяции корюшки. Гистограмма распределения числа ксеном глюгеа в двух выборках годовиков, собранных в сжатые сроки, достоверно менялась (рис. 3 А), сопровождаясь заметным увеличением доли слабо заражённых особей (тест

Колмогорова – Смирнова  $DN = 0.58$  при  $p < 0.05$ ).

Распределение численности глюгеа в выборках корюшки в возрасте 2+ , собранных 12.06 и 24.06 (рис. 3 В), имело отличия в сравнении с годовиками. Однако они были не достоверны (тест Колмогорова – Смирнова  $DN = 0.41$  при  $p > 0.05$ ). Критическим по характеру заражения оказался период с 02 по 13 июля, когда было отмечено заметное возрастание заражённости рыб. При этом наблюдалось не только увеличение интенсивности заражения (табл. 2), но и изменение распределения численности паразита в популяции корюшки (рис. 3 С). Распределение численности ксеном глюгеа в этот период имело достоверные отличия (тест Колмогорова – Смирнова  $DN = 0.48$  при  $p < 0.05$ ). Агрегированное распределение (Гамма-закон) стало нормальным, характеризуя тем самым период активного нарастания численности как эпизоотический уровень заражённости корюшки.

Частотное распределение ксеном глюгеа в выборках корюшки в возрасте 3+ , собранных 12.06 и 24.06 (рис. 3 D), достоверно не различалось (тест Колмогорова – Смирнова  $DN =$



**Рис. 3.** Гистограммы распределения числа ксеном глюгеа у корюшки в возрасте: А – 1+ (верхняя 3 июля / нижняя 6 июля); В – возрасте 2+ с 12.06 по 2.07 (верхняя 12 июня / нижняя 2 июля), С – 2+ с 2.07 по 13.07 (верхняя 2 июля / нижняя 13 июля); D – 3+ (верхняя 12 июня / нижняя 24 июня) (где по оси X – число ксеном, по Y – частота).

**Таблица 3.** Динамика неоднородности популяции корюшки по уровню заражения *Glugea hertwigi*, в %

Возраст 2+					
Уровень заражения рыб	12.06	24.06	1.07	2.07	13.07
Слабо заражённые – до 5 ксеном	20	31	18	12	6
Средний уровень заражения (от 5 до 15 ксеном)	33	23	14	24	6
Высокий уровень заражения (более 15 ксеном)	33	16	23	16	6
Летальный уровень заражения (более 200 ксеном).	13	38	41	48	82
Возраст 3+					
Уровень заражения рыб	12.06	24.06	1.07	2.07	13.07
Слабо заражённые – до 5 ксеном	11	42	–	–	–
Средний уровень заражения (от 5 до 15 ксеном)	34	33	–	–	–
Высокий уровень заражения (более 15 ксеном)	42	25	–	–	–
Летальный уровень заражения (более 200 ксеном).	13	0	–	–	–

0.37 при  $p > 0.05$ ). При сохранении единого агрегированного характера распределения, отличия исследованных периодов связаны с полным отсутствием в конце июня особей, имеющих интенсивность заражения выше 70 ксеном (рис. 3 D).

Анализ ранжирования корюшки по степени заражённости глугеа показал, что популяция корюшки неоднородна и представлена особями с разным уровнем заражённости: слабым, средним, высоким и летальным (табл. 3). С увеличением паразитарной нагрузки (численности микроспоридий) доля рыб с летальным уровнем заражения неуклонно увеличивалась и через месяц достигла максимальных величин. Отсутствие рыб в возрасте 3+ с летальной дозой заражения служит доказательством наиболее высокой смертности в этой возрастной группе.

Полученные нами данные по изменению частотного распределения ксеном в разновозрастных выборках корюшки и динамике соотношения рыб с разным уровнем заражения показывают, что в оз. Сямозеро заражённость *Glugea hertwigi* сопровождается высокой смертностью корюшки. Канадские исследователи также связывают большие потери американской корюшки в оз. Эри с высокой смертностью заражённой молоди, а высокую смертность взрослых корюшек – с физиологическим истощением в течение нереста, которое усиливается под воздействием паразита. В сравнении с любым другим паразитом *Glugea hertwigi* представляет наибольшую

угрозу рыбному хозяйству в оз. Эри [Nepszy, Dechtiar, 1972; Dechtiar, Nepszy, 1988].

В конце 1980-х и начале 1990-х гг. мелиоративные и сельскохозяйственные работы в бассейне Сямозера были прекращены. Содержание биогенов в озере стабилизировалось. Содержание кислорода составило 8.1–9.5 мг/л (90–98%), биомасса зоопланктона – 1.8 г/м<sup>3</sup>. Подъём численности корюшки в 1978–1980 гг. сменился резким спадом, и к 1989 г. её вылов составил 3 кг/га. Высокая смертность корюшки от микроспоридиоза дополнялась прессом хищников (судак, окунь, налим, щука), которые ежегодно съедали до 74% годовой продукции корюшки. Выживаемость интродуцента на личиночной фазе онтогенеза снижала и сама корюшка, которая поедала икру, личинок и собственную молодь. До 50% в питании корюшки приходилось на собственную молодь [Попова, 1982]. В уловах преобладали трёх- и четырёхлетки длиной 9–10 см и массой 7–10 г, рыбы старше 5 лет встречались единично. В связи с уменьшением массы рыб снизилась абсолютная плодовитость (с 7200 икринок до 6000) и диаметр икринок с 0.7–0.9 (в среднем 0.8) в 1977–1978 гг. до 0.5–0.7 (0.6) мм в 1982–1988 гг.

В начале 2000-х гг. началось восстановление численности аборигенного вида ряпушки, которая вселялась в оз. Сямозеро на личиночной стадии ежегодно с 1976 по 1989 г. Ряпушка с коротким жизненным циклом и ранними сроками созревания начала быстро наращивать численность и вновь стала ведущим ком-



понентом в структуре рыбного населения Сямозера [Стерлигова, Ильмаст, 2017]. В последние годы корюшка в промысловых уловах практически не встречается. В опытных уловах она немногочисленна и представлена преимущественно двумя возрастными группами 2+ и 3+ длиной 10–12 см, массой 8–10 г. Заражённость рыб микроспоридией сохраняется на высоком уровне (80%), интенсивность заражения широко варьирует (1–295 ксеном), индекс обилия относительно низкий – 16 экз. Большая часть ксеном локализуется на стенках кишечника, почках и гонадах. Другие органы инвазированы в меньшей степени. Распределение численности глугеа соответствует негативному биномиальному [Новохацкая, 2008].

Длительные наблюдения за европейской корюшкой *Osmerus eperlanus* и микроспоридией *Glugea hertwigi* позволили выделить в развитии двойной инвазии в оз. Сямозеро 4 этапа. Первый – латентный этап (скрытый) с момента проникновения корюшки в озеро до первых единичных случаев встречаемости в уловах (1968–1970 гг.). Широко специфичные аборигенные виды паразитов начинают осваивать интродуцента в качестве нового хозяина. Вселение корюшки не оказывает заметного воздействия на экосистему водоёма.

Второй этап (с 1971 по 1981 г.) – подъём численности корюшки и трансформация структуры рыбного населения. Корюшка находит в Сямозере благоприятные условия для нереста и нагула. Рост продуктивности водоёма и заметное повышение биомассы зоопланктона обеспечивают свободные пищевые ресурсы и обуславливают успешность натурализации корюшки [Криксунов и др., 2005]. Короткий жизненный цикл, высокая плодовитость, быстрый рост и раннее созревание способствуют росту численности корюшки в водоёме. Она становится доминирующим видом в составе рыбной части сообщества и оказывает давление на другие компоненты рыбного населения [Стерлигова, Ильмаст, 2017]. Аборигенный вид планктофаг ряпушка переходит в категорию «исчезающий вид». Натурализация корюшки приводит к трансформации трофической структуры водоёма. Основной поток энергии, который шёл через

зоопланктон – ряпушку – хищных рыб, изменяется на зоопланктон – корюшка – судак. При этом основная доля зоопланктона используется на поддержание биомассы и создание продукции корюшки. Паразитофауна интродуцента характеризуется бедностью. Видовой состав паразитов корюшки дополняется специфичным паразитом ряпушки цестодой *Proteocephalus longicollis* (Zeder 1800).

Третий этап (с 1980 по 1990 г.) – регистрация у корюшки микроспоридии *Glugea hertwigi* и развитие эпизоотии микроспориоза. Отсутствие у хозяина защитных реакций на проникновение паразита в клетку, короткий жизненный цикл микроспоридии и задержка спорогонии при низких температурах среды, высокая устойчивость расселительной стадии к абиотическим факторам среды и разнообразие путей передачи инвазии определяют высокий биологический потенциал *Glugea hertwigi*. Одновременный рост численности обоих вселенцев – паразита *Glugea hertwigi* и хозяина – корюшки, снижение популяционных показателей хозяина и увеличение численности паразита направлены на стабилизацию и сохранение относительно равновесного состояния системы паразит – хозяин. Эпизоотическая фаза продолжается около трёх лет. На этом этапе происходит падение численности корюшки и интенсивности её заражения при сохраняющейся высокой встречаемости *Glugea hertwigi*. Последствием заражения корюшки *Glugea hertwigi* является высокая смертность, изменение размерно-возрастной структуры популяции и снижение репродукции. Эпизоотия в Сямозере раскрывает роль специфичного паразита микроспоридии *Glugea hertwigi* как регулятора численности корюшки и поддержания структуры природных сообществ.

Четвёртый этап (с 1991 г. по настоящее время) – восстановление численности ряпушки, низкий уровень численности корюшки и *Glugea hertwigi*. Снижение биогенного загрязнения и сокращение поступления общего фосфора в оз. Сямозеро приводят к снижению продукции фито- и зоопланктона и численности всех видов рыб, в том числе и корюшки. Как в водоёме, так и в питании хищных рыб корюшка отмечается крайне

редко. Преимущество в водоёме получают окуневые и карповые – рыбы с весенним нерестом и коротким периодом инкубации. Хищные рыбы выступают как стабилизирующий фактор, который поддерживает сбалансированную структуру сообщества. Основной хищник в Сямозере – судак уже в первый год жизни переходит на питание молодью корюшки [Попова, 1979]. Начинается восстановление популяции ряпушки.

Таким образом, в оз. Сямозеро корюшка прошла ряд стадий и несколько циклов изменения численности. Она включилась в трофические сети сообщества [Криксунов и др., 2005]. Антропогенное эвтрофирование Сямозера предопределило успешную натурализацию интродуцента. Эпизоотия корюшки, вызванная её специфичным паразитом микроспоридией *G. hertvigi*, и пресс хищников стабилизировали численность вселенца. Снижение антропогенной нагрузки на водоём способствовало началу самовосстановления исходной озёрной биоты.

### Заключение

Проведённые исследования показали, что эпизоотия, вызванная микроспоридией *Glugea hertvigi*, стала важным популяционным механизмом регуляции численности интродуцента – корюшки. Массовая эпизоотия сопровождается смертностью сильно заражённых рыб, но при этом нет данных, свидетельствующих о селективном влиянии микроспоридии на корюшку. Снижение численности корюшки происходит не только как следствие влияния паразита, но и действия хищников в изменившемся состоянии экосистемы Сямозера. После вспышки заражённости корюшки *G. hertvigi*, встречаемость паразита ещё долго поддерживается на относительно высоком уровне, тогда как интенсивность заражения существенно сокращается. Равновесное состояние популяции паразита и популяции хозяина характеризуется относительно низкой плотностью хозяина.

Рассмотрение паразитологических событий, связанных с интродукцией корюшки в Сямозеро, показывает сходство с интродукцией американской корюшки в североамери-

канские Великие озёра, которая вызвала значительные изменения в экосистеме [Rooney, Paterson, 2009]. Расселение корюшки в Великих озёрах так же проходит на фоне роста антропогенного эвтрофирования. Увеличение продуктивности водоёмов создаёт условия, снижающие конкурентные отношения между аборигенными представителями рыбного сообщества, и способствующие успешному проникновению чужеродных видов.

### Финансирование работы

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0075; 0218-2019-0081) и частично за счёт РФФИ (проект № 17-04-1004; проект № 15-29-2772).

### Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных авторами.

### Литература

- Барышева А.Ф., Бауер О.Н. Паразиты рыб Ладожского озера // Изв. ВНИОРХ. 1957. Т. 42. С. 175–226.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Бушман Л. Г. Изменения в структуре рыбного населения и в питании рыб-планктофагов // В кн.: Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоёма / Отв. ред. М.И. Шатуновский. М.: Наука, 1982. С. 63–105.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб: Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 124 с.
- Догель В.А. Общая паразитология / Переработано и дополнено Ю.И. Полянским, Е.М. Хейсиным. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1962. 460 с.
- Евсеева Н.В., Иешко Е.П., Шульман Б.С. Роль акклиматизации в формировании паразитофауны европейской корюшки *Osmerus eperlanus* (L.) в условиях Сямозера (Карелия) // Паразитология. 1999. Т. 33, вып. 5. С. 404–409.
- Иешко Е.П., Евсеева Н.В., Стерлигова О.П. Роль паразитов рыб в пресноводных экосистемах на примере паразитов корюшки (*Osmerus eperlanus*) // Паразитология. 2000. Т. 34, вып. 2. С. 118–124.

- Исси И.В. Паразитарные системы микроспоридий. Описание и вопросы терминологии // Паразитология. 2002. Т. 36, вып. 6. С. 479–492.
- Исси И.В., Воронин В.Н. Тип Microsporidia – Микроспоридии // В кн.: Протисты = Protista: Рук-во по зоологии / Под ред. А.Ф. Алимова. СПб.: РАН, 2007. С. 994–1045.
- Корляков К.А. Чужеродные короткоциклового рыбы в водоёмах Южного Зауралья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2011. 23 с.
- Криксунов Е.А., Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Павлов В.Н., Ильмаст Н.В., Стерлигова О.П. Балансовая модель биотического сообщества Сямозера. Серия: Оперативно-информационные материалы. Петрозаводск: Карельский научный центр, 2005. 54 с.
- Лутта А.С. О заражении аральского шипа (*Acipenser nudiiventris*) жаберным сосальщиком *Nitzschia sturionis* // Тр. Ленингр. общ. естествоисп. 1941. Т. 18, вып. 4. С. 40–60.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Новохацкая О.В. Изучение динамики эпизоотического процесса на примере паразита корюшки – *Glugea hertwigi* (Microsporidia) // Мат. IV Всерос. Съезда Паразитологического общества при Российской академии наук. СПб.: Лемая, 2008. Т. 3. С. 13–16.
- Озёра Карелии. Природа, рыбы и рыбное хозяйство: Справочник. Петрозаводск: Карелия, 1959. 618 с.
- Петрушевский Г.К., Шульман С.С. Паразитарные заболевания рыб в промысловых водоёмах СССР // В кн.: Основные проблемы паразитологии рыб / Отв. ред. Ю.И. Полянский. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1958. С. 301–320.
- Попова О.А. Питание хищных рыб Сямозера после вселения корюшки // В кн.: Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоёма / Отв. ред. М.И. Шатуновский. М.: Наука, 1982. С. 106–145.
- Попова О.А. Роль хищных рыб в экосистемах // В кн.: Изменчивость рыб пресноводных экосистем / Отв. ред. Б.В. Кошелев, Ю.С. Решетников. М.: Наука, 1979. С. 13–47.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищев. пром-сть, 1966. 376 с.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. и др. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоёма / Отв. ред. М.И. Шатуновский. М.: Наука, 1982. 234 с.
- Решетников Ю.С., Стерлигова О.П., Аникиева Л.В., Королёва И.М. Проявление необычных свойств у рыб в новой ситуации // Вопросы ихтиологии. 2020. Т. 60. № 3. С. 352–363.
- Современное состояние водных объектов Республики Карелия. По результатам мониторинга 1992–1997 гг. / Отв. ред. Н.Н. Филатов, Т.П. Куликова, П.А. Лозовик. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. С. 139–145.
- Соколова Ю.Я. Биология клетки и биоразнообразии микроспоридий: Автореф. дис. ... доктора биол. наук. СПб., 2019. 39 с.
- Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В. Состояние популяций корюшки *Osmerus eperlanus* Выгозера и Сямозера, сформировавшихся в результате саморасселения // Вопросы ихтиологии. 2012. Т. 52. № 3. С. 358–364.
- Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В. Динамика популяции инвазийного вида корюшки *Osmerus eperlanus* в Сямозере (южная Карелия) // Вопросы ихтиологии. 2017. Т. 57. № 5. С. 576–584.
- Стерлигова О.П., Кето Ю., Каукаранта М. Биология корюшки *Osmerus eperlanus* озера Весиярви (Финляндия) // Вопросы ихтиологии. 1992. Т. 32, вып. 3. С. 166–168.
- Стерлигова О.П., Павлов В.Н., Ильмаст Н.В., Павловский С.А., Комулайнен С.Ф., Кучко Я.А. Экосистема Сямозера (биологический режим, использование) / Отв. ред. С.П. Китаев. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2002. 119 с.
- Труды Сямозерской комплексной экспедиции. Петрозаводск. 1959. Т. 1. 238 с. Петрозаводск. 1962. Т. 2. 270 с.
- Фрейндлинг В.А. О температурном режиме озера Сямозера // Тр. Карельского филиала АН СССР. Вопросы гидрологии, озераведения и водного хозяйства Карелии. Петрозаводск. 1964. Вып. 36. С. 100–123.
- Хлопина Н.П. К вопросу о паразитических заболеваниях снетков // Изв. Отд. Рыбоводства. Л.: Ленснабтехиздат, 1920. Вып. 2. С. 92–95.
- Шульман С.С., Шульман-Альбова Р.Е. Паразиты рыб Белого моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 198 с.
- Chen M., Power G. Infection of American smelt in Lake Ontario and Lake Erie with the microsporidian parasite *Glugea hertwigi* // Can. J. Zool. 1972. 50: 1183–1188.
- Costa G., Melo-Moreira E., de Carvalho M.A.P. Occurrence of microsporidians *Glugea hertwigi* and *Pleistophora ladogensis*, in smelt *Osmerus eperlanus* from German rivers, North Sea coast // Diseases of aquatic organisms. 2016. Vol. 121. No. 1. P. 49–57. DOI:10.3354/dao03040. Corpus ID: 25765610
- Dechtiar A.O., Nepszy S.J. Survey of the parasite fauna of selected fish species from Lake Erie, 1970–1975. Great Lakes Fisheries Commission // Technical Report. 1988. Vol. 51. P. 49–65.
- Delisle C. Bimonthly progress of non-lethal infection by *Glugea hertwigi* in young-of-the-year smelt, *Osmerus mordax* // Can. J. Zool. 1969. Vol. 47. No. 3. P. 871–876.
- Delisle C. Monthly variations of *Glugea hertwigi* (Sporozoa: Microsporidia) in different tissues and organs of the freshwater smelt and the consequences of this infection on the annual massive mortality of this fish // Can. J. Zool. – Dec. Vol. 1972. 50/12. P. 1589–1600.
- Elliott M. Biological pollutants and biological pollution – an increasing cause for concern // Marine Pollution Bull. 2003. Vol. 46. P. 275–280.
- Granath W.O., Gilbert M.A., Wyatt-Pescador E.J., Vincent E.R. Epizootology of *Myxobolus cerebralis*, the causative agent of salmonid whirling disease in the Rock Creek drainage of West-Central Montana // J. Parasitol. 2007. Vol. 93. P. 104–119.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4, issue 1. 9 pp.

- Kipp R.M., Bogdanoff A.K., Fusaro A., Sturtevant R. *Glugea hertwigi* Weissenberg, 1911: U.S. Geological Survey, Nonindigenous Aquatic Species Database, Gainesville, FL, and NOAA Great Lakes Aquatic Nonindigenous Species Information System, Ann Arbor, MI, 2019. // (<https://nas.er.usgs.gov/queries/greatLakes/FactSheet.aspx?SpeciesID=2368&Potential=N&Type=0&HUCNumber=DGreatLakes>, Revision Date: 9/13/2019). Access Date: 6/2/2020.
- Lovy J., Kostka M., Dykova I., Arsenault G., Peckova H., Wright G.M., Speare D.J. Phylogeny and morphology of *Glugea hertwigi* from rainbow smelt *Osmerus mordax* found in Prince Edward Island, Canada // Diseases of Aquatic organisms. 2009. Vol. 86. P. 235–243. doi: 10.3354/dao02133.
- Malmberg G. Salmonid transports, culturing and *Gyrodactylus* infections in Scandinavia // Parasites of Freshwater Fishes of North-West Europe. Petrozavodsk. 1989. P. 88–104.
- Marcogliese D. J. First Report of the Asian Fish Tapeworm in the Great lakes // J. Great Lakes Res. 2008. 34. P. 566–569.
- Mills E.L., Leach J.H., Carlton J.T., Secor C.L. Exotic Species in the Great Lakes: A History of Biotic Crises and Anthropogenic Introductions // Journal Great Lakes Research. 1993. Vol. 19. P. 1–54. [http://dx.doi.org/10.1016/S0380-1330\(93\)71197-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0380-1330(93)71197-1)
- Molnar K., Szekely Cs., Perenyi M. Dynamics of *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoida) infection in eels of Lake Balaton, Hungary // Folia Parasitol. 1994. Vol. 41. P. 193–202.
- Nepszy S.J., Budd J., Dechtiar A.O. Mortality of young of the year rainbow smelt *Osmerus mordax* in Lake Erie associated with the occurrence of *Glugea hertwigi* // Journal of Wildlife Diseases. 1978. 14 (2). P. 233–239.
- Nepszy S.J., Dechtiar A.O. Occurrence of *Glugea hertwigi* in Lake Erie rainbow smelt (*Osmerus mordax*) and associated mortality of adult smelt // J. Fish. Res. Board Can. 1972. Vol. 29. P. 1639–1641.
- Olson R. Laboratory and Field Studies on *Glugea stephani* (Hagenmuller), a microsporidian parasite of pleuronectid flat-fishes // J. Protozool. 1976. 23 (1). P. 158–164.
- Olson R. Effects of low temperature on the development of the microsporidian *Glugea stephani* in English sole (*Parophrys vetulus*) // J. Wildl Dis. 1981. 17 (4). P. 559–562. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-17.4.559>
- Pekcan-Hekim Z., Rahkonen R., Horppila J. Occurrence of the parasite *Glugea hertwigi* in young-of-the-year smelt in Lake Tuusulanjärvi // Journal of Fish Biology. 2005. Vol. 66. No. 2. P. 583–588. DOI: 10.1111/j.0022-1112.2005.00617.x
- Rooney R.C., Paterson M.J. Ecosystem effects of Rainbow Smelt (*Osmerus mordax*) invasions in inland lakes: a literature review // Fisheries and Oceans Canada. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences. 2009. 2845.
- Scarborough A., Weidner E. Field and laboratory studies of *Glugea hertwigi* microsporidia in the rainbow smelt *Osmerus mordax* // Biological Bulletin (Woods Hole). 1979. 157(2): 334–343.
- Summerfelt R.C., Wagner M.C. Incidence and intensity of *Plistophora ovariae*, a microsporidian parasite of the Golden Shiner *Notemigoneus crysoleucas* // A Symposium on Diseases of Fishes and Shellfishes / Ed. S.F. Snieszko. Am. Fish. Soc., Washington, D. C. 1970. Special Publication. No. 5. P. 142–160.
- Sures B., Knopf K. Parasites as a threat to freshwater eels? // Science. 2004. 304. P. 209–211.
- Valtonen E.T., Sirén T.H., Karvonen A., Pulkkinen K. Suomen Kalojen Loiset. Gaudeamus. 2012. Painopaikka: Tammerprint Oy. Tampere. 540 p.

# BIOLOGICAL INVASIONS: THE EUROPEAN SMELT *OSMERUS EPERLANUS* (L.) AND THE MICROSPORIDIAN *GLUGEA HERTWIGI* WEISSENBERG, 1911

© Anikieva L.V.<sup>a,\*</sup>, Ieshko E.P.<sup>a</sup>, Sterligova O.P.<sup>a</sup>, Reshetnikov Yu.S.<sup>b</sup>

<sup>a</sup>Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk 185910, Republic of Karelia, Russia

<sup>b</sup>A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia  
e-mail: \*lva-45@mail.ru

The paper presents the phenomenology of the smelt *Osmerus eperlanus* and the microsporidian *Glugea hertwigi* invasion into a new habitat – Lake Syamozero (Karelia), where neither of the species occurred before. The invasion history falls into 4 phases. The first, latent phase started with a spontaneous invasion of the lake by smelt and lasted until the first fish showed up in catches (1968–1970). The second phase (1971 to 1980) was the invader number outbreak. The smelt became the dominant species in the fish community, while the native plankton-feeder, the vendace *Coregonus albula*, became an endangered species. The third phase (1980 to 1991) was the population outbreak of the microsporidian *Glugea hertwigi*, and development of an epizootic. The fourth phase (since 1991 until present) is the decreasing of the number of the invasive species – the smelt and the microsporidian *Glugea hertwigi* and the recovery of the native vendace population.

**Key words:** invasion, smelt *Osmerus eperlanus* (L.), microsporidian *Glugea hertwigi*, epizootic.