

Обзор паразитов микижи *Parasalmo mykiss* (*Osteichthyes*, *Salmonidae*) полуострова Камчатка

С.Г. Соколов

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Ленинский пр., 33, Москва 119071, Россия. e-mail: sokolovsg@sevin.ru

РЕЗЮМЕ: Приводятся сведения о 69 видах паразитов, обнаруженных автором у микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) из рек западной Камчатки. Обобщены литературные данные по паразитофауне микижи Камчатского полуострова. Обсуждаются причины нахождения паразитов морской экологической группы у резидентной микижи. Паразитологические данные позволяют подтвердить предположение о близком родстве родов *Parasalmo* и *Oncorhynchus* s. str.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: паразиты, *Parasalmo mykiss*, *Salmonidae*, Камчатка.

A review of parasites of the mikizha *Parasalmo mykiss* (*Osteichthyes*, *Salmonidae*) from Kamchatka peninsula

S.G. Sokolov

A.N. Severtzov Institute of Ecology & Evolution RAS, Leninskij pr., 33, Moscow 119071 Russia. e-mail: sokolovsg@sevin.ru

ABSTRACT: Data on 69 species of parasites found by the author in mikizha *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) from rivers of the Western Kamchatka are provided. In addition, the literature data on the fauna of parasites of the Kamchatkan mikizha is summarized. Possible causes of the presence of parasites of marine ecological group in the resident mikizha are discussed. Parasitological data confirm the the proposed close relationship between genera of *Parasalmo* and *Oncorhynchus* s. str.

KEYWORDS: parasites, *Parasalmo mykiss*, *Salmonidae*, Kamchatka.

Введение

Микижа (= радужная форель, стальноголовый лосось) *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) уже многие годы является объектом пристального изучения ихтиологов и рыбоводов. Этот лосось интродуцирован во многие регионы планеты, где он стал объектом инвазии со стороны большого числа видов паразитических организмов (Buchmann et al., 1995 и др.). Однако только в естественной

части своего ареала данный вид рыб связан с паразитами, которые в облигатной или факультативной форме сопровождают его на протяжении длительного исторического периода. Естественная часть ареала этого лосося охватывает североамериканскую территорию тихоокеанского водосборного бассейна от Аляски до Калифорнии (MacCrimmon, 1971), субарктическую и умеренную зоны Северной Пацифики, и два региона

Азии: Камчатку и Шантарский архипелаг (Савваитова, 2001). В этой связи, разработка адекватных представлений о микиже как биологическом виде немислима без привлечения разносторонней информации о паразитах, инвазирующих микижу на этих территориях. Между тем, разнообразие паразитов “дикой” микижи в Азии изучено недостаточно и территориально неравномерно.

Литература по паразитам микижи Камчатского полуострова основана на материалах из трех речных систем: р. Плотникова (Спаский и др., 1961), р. Утхолок (Ройтман, 1973) и бассейна р. Камчатка (Ахмеров, 1954, 1955; Буторина, 1988, 1990, 1999; Буторина, Куперман, 1981; Коновалов, 1971; Куперман, 1978; Пугачев, 1984; Шедько, 1999, 1999а, 2001; Штейн, 1967). При этом исследованиями была охвачена в основном взрослая туводная микижа. Сведения о паразитах микижи Шантарских островов крайне скудны (Шедько, 2004).

Настоящая работа основана на результатах трехлетних (2001–2003 гг.) исследований разнообразия паразитов микижи разных фенотипических групп из рек охотоморского побережья Камчатки: р. Красная (входит в бассейн р. Коль), Квачина, Сопочная, Снатолваям и Утхолок. В работе приведен также обзор сведений о видовом составе паразитов камчатской микижи, почерпнутых из литературы.

Материал и методика

В общей сложности было обследовано 115 экз. анадромной проходной микижи, 1 экз. рыб речного-эстуарного фенотипа, по 2 экз. микижи эстуарного и речного фенотипов, 24 экз. полуфунтовиков и 150 экз. пестряток в возрасте 0+–3+. В работе использовано обозначение фенотипических групп микижи, предложенное Павловым и др. (1999 и др.).

При составлении оригинального списка паразитов не учитывали не определенные до вида ювенильные формы, относящиеся к родам, представленным в изученной паразитофауне микижи идентифицированными

видами. Не учитывали также паразитов, чье систематическое положение не выяснено из-за плохой сохранности материала. В том случае, когда какой-либо из рассматриваемых паразитов уже был отмечен у камчатской микижи предыдущими авторами под названием, отличным от того, что используется нами, мы приводим это название в скобках после знака “=”.

Названия экологических групп паразитов — “морская” и “пресноводная”, употреблены в широком смысле. В первую из них объединены морские и эстуарно-морские, а во вторую — пресноводные и эстуарно-пресноводные (по классификации Бауера, Шульмана, 1948) виды.

Результаты

У обследованных рыб обнаружено 69 видов паразитов.

КЛАСС ICTHNYOSPOREA

Ichthyophonus sp.

Хозяева и места обнаружения: микижа речного фенотипа — р. Сопочная.

Вид пресноводной группы.

КЛАСС MICROSPORIDIDEA

Microsporididea gen. sp.

Хозяева и места обнаружения: пестрятки — р. Утхолок.

Вид пресноводной группы.

КЛАСС PERITRICHA

Epistylis sp.

Хозяева и места обнаружения: пестрятки — реки Сопочная и Утхолок.

Вид пресноводной группы.

Apiosoma piscicolum piscicolum var. *typica* Blanchard, 1885

Хозяева и места обнаружения: пестрятки — реки Сопочная, Утхолок и Красная.

Вид пресноводной группы.

Trichodina nigra Lom, 1960

Хозяева и места обнаружения: пестрятки — р. Утхолок.

В литературе *T. nigra* (= *T. nigra* f. *kamchatika* G. Stein, 1966) указана для микижи из бассейна р. Камчатка (Коновалов, 1971 и др.).

Вид пресноводной группы.

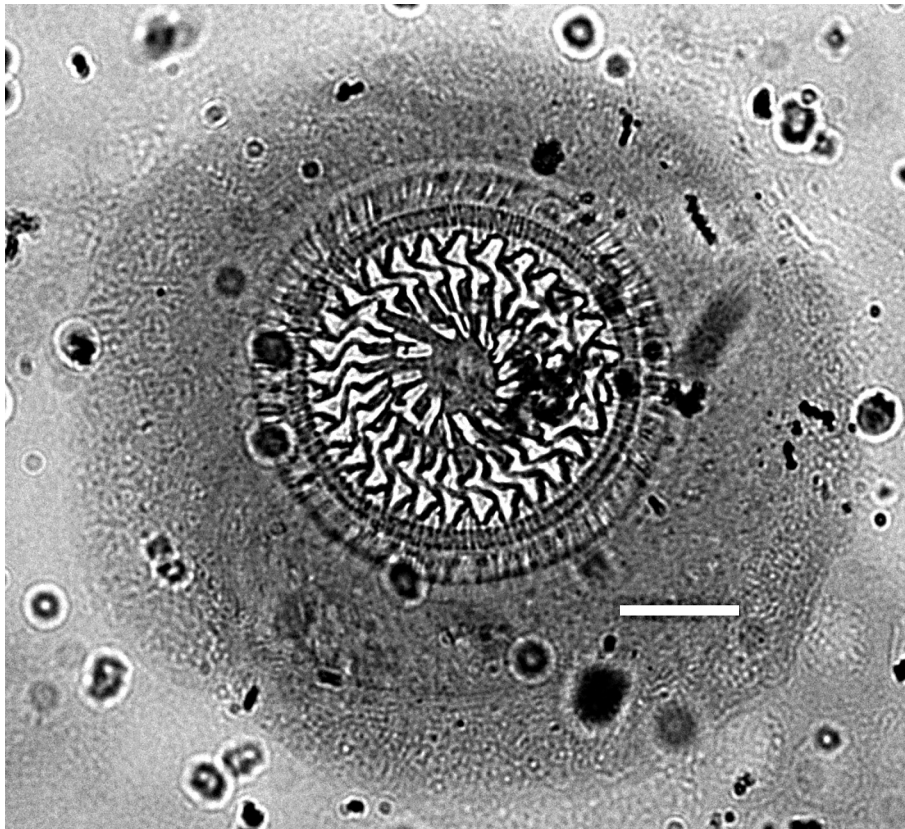


Рис. 1. *Trichodina* sp. I, прикрепительный диск. Масштаб: 0,01 мм
Fig. 1. *Trichodina* sp. I, adhesive disc. Scale bar: 0.01 mm

***Trichodina truttiae* Mueller, 1937**

Хозяева и места обнаружения: пестрятки — р. Красная.

Вид пресноводной группы.

***Trichodina* sp. I**

Хозяева и места обнаружения: пестрятки — р. Утхолок.

Паразит пресноводной группы.

Под данным названием мы указываем одну особь со светлыми, расположенными радиально, палочковидными включениями в центральной части диска; с внутренним диаметром венчика 0,018 мм и наружными отростками зубцов треугольной формы (Рис. 1). Общая длина зубцов 0,005–0,008 мм.

***Trichodina* sp. II**

Хозяева и места обнаружения: пестрятки — р. Утхолок.

Паразит пресноводной группы.

Обнаружен один экземпляр инфузории р. *Trichodina* Ehrenberg, 1830 с центральной частью диска, лишенной включений; с широкими лопастевидными наружными отростками и пластинчатыми, суживающимися к концам, внутренними отростками зубцов (Рис. 2). Общая длина зубцов 0,007–0,008 мм. Наружные отростки зубцов несколько длиннее внутренних.

КЛАСС TREMATODA

***Bucephaloides iskaensis* (Achmerov, 1963) comb. n.**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Утхолок, Квачина, Снатолваям; полуфунтовики — р. Утхолок.

Паразит морской группы.

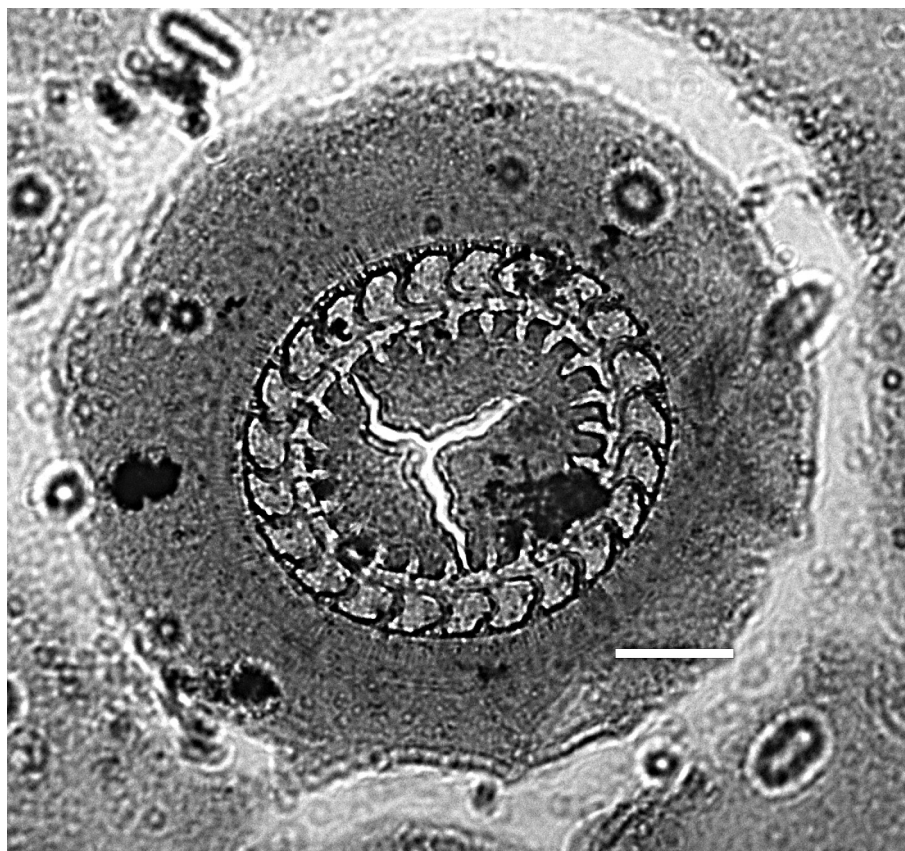


Рис. 2. *Trichodina* sp. II, прикрепительный диск. Масштаб: 0,01 мм
Fig. 2. *Trichodina* sp. II, adhesive disc. Scale bar: 0.01 mm

Данный вид описан по материалу от кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas, 1814) из реки Большая Иска, впадающей в Сахалинский залив Охотского моря. Данных о повторном обнаружении этого вида не появлялось.

Приводим описание *B. iskaensis* по оригинальному и типовому (синтипы из музея ИНПА РАН) материалу. Серия синтипов *B. iskaensis* состоит из нескольких неполовозрелых особей и четырех субимаго с немногочисленными абортивными яйцами. Один из синтипов-субимаго травмирован, другой сильно сдавлен и расположен латерально, и только два находятся в хорошем состоянии. Нами учтены размеры и топография органов, характерные лишь для двух последних типовых экземпляров. Оригинальный мате-

риал составляют 16 вполне развитых особей.

Тело мариит *B. iskaensis* в расслабленном состоянии продолговатой формы (Рис. 3А). Метрическая характеристика рассматриваемых паразитов приведена в таблице (Табл. 1). Тегументальные шипики располагаются двумя зонами (Рис. 3В, С). Первая из них включает 6 рядов шипиков, лежащих непосредственно перед отверстием фиксаторного органа. Расположенный впереди от этой зоны участок тела без ясно выраженного хитиноидного вооружения. Дорсальные и латеральные шипики первой зоны расположены на небольшом, у некоторых особей едва заметном, валикоподобном выступе тела. На вентральной поверхности тела первая зона непосредственно граничит со

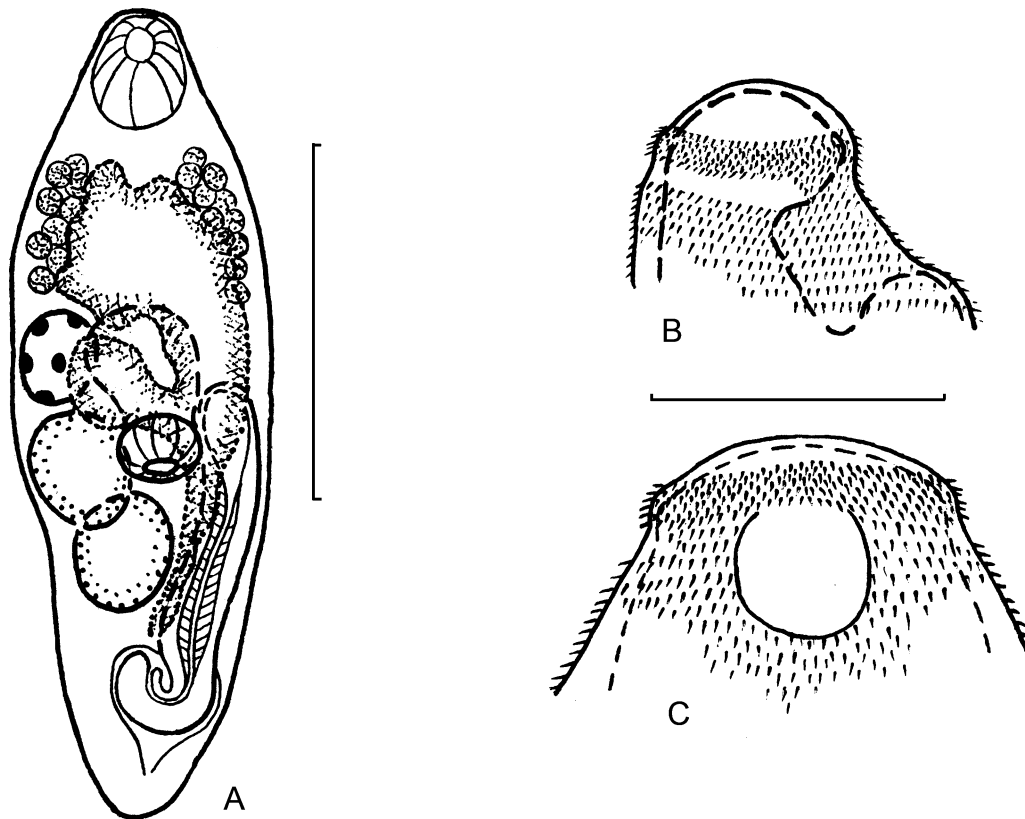


Рис. 3. Марита *Bucephaloides iskaensis*.

A — общий вид, B — передний конец тела, латерально, C — то же, вентрально. Масштаб: A — 0,50 мм, B, C — 0,10 мм.

Fig. 3. Marita of *Bucephaloides iskaensis*.

A — general view, B — anterior end, lateral view, C — anterior end, ventral view. Scale bars: A — 0.50 mm, B, C — 0.10 mm.

второй, включающей все шипики, лежащие позади переднего края отверстия фиксаторного органа (Рис. 3С). Однако на спинной и боковых частях тела эти зоны отделены друг от друга участком тегумента, лишенным шипиков (Рис. 3В).

Бурса цирруса достигает уровня ротового отверстия либо заходит за него. Но, в любом случае, она доходит до уровня середины переднего семенника или продолжается за него. Семенники лежат достаточно разнообразно: более или менее последовательно, несколько диагонально или почти параллельно. Яичник целиком либо, по крайней мере, своей 1/3 частью лежит впереди переднего семенника.

Исследуемый вид вполне соответствует диагнозу рода *Bucephalopsis* sensu Nicoll, 1914 с типовым видом *B. gracilescens* (Rud., 1819). Валидность этой родовой единицы общепризнана в отечественной литературе (Скрябин, Гушанская, 1962; Швецова, Поздняков, 1999 и др.). В состав данного рода *B. iskaensis* помещают Ахмеров (1963) и Быховская-Павловская, Кулакова (1987). Между тем, согласно Hopkins (1954), использование названия *Bucephalopsis* для рода с типовым видом *B. gracilescens* недопустимо. Наименование *Bucephalopsis* впервые было применено к подроду, обоснованному для *Bucephalus haimeanus* Lacaze-Duthiers, 1854. Hopkins (1954) считает, что

B. gracilescens и *B. haimeanus* имеют разную родовую принадлежность. Позднее Matthews (1973), изучивший жизненный цикл *B. haimeanus*, подтвердил эту точку зрения. Hopkins (1954) предложил переименовать род *Bucephalopsis* Nicoll, 1914 псес *Diesing*, 1855 в *Bucephalooides* Hopkins, 1954. Другие исследователи (Srivastava, Chauhan, 1973, цит. по Margolis, Arthur, 1979) заменили родовое имя *Bucephalooides* на *Prosorhynchooides* Dollfus, 1929. В принципе, это согласуется с точкой зрения Nagaty (1937), рассматривавшего *Bucephalopsis* sensu Nicoll и *Prosorhynchooides* как субъективные синонимы. Однако, не имея возможности ознакомиться с работой Srivastava, Chauhan (1973), мы в настоящей публикации для *B. iskaensis* используем родовое имя, предложенное Hopkins (1954).

По размеру тела, фиксаторного органа и яиц, топографии фаринкса, желточников и гонад *B. iskaensis* схож с *Bucephalooides basargini* (Layman, 1930) (Табл. 1). В описании *B. basargini* нет данных о длине бursы цирруса. Нельзя без сомнений установить истинную длину этого органа и по рисунку голо-типа данного вида. По-видимому, передний край бursы цирруса у *B. basargini* находится несколько позади заднего края фаринкса, практически на уровне задней границы переднего семенника. У *B. iskaensis*, как было отмечено выше, bursa имеет несколько иную топографию. *Bucephalooides iskaensis* ненамного отличается от *B. basargini* по размеру гонад и желточных фолликулов (Табл. 1). Нам представляется, что указанные выше различия между *B. iskaensis* и *B. basargini* являются весьма шатким обоснованием систематической состоятельности первого вида. Однако для окончательной оценки таксономического статуса *B. iskaensis* требуются дополнительные сведения об изменчивости морфологических признаков этих трематод.

Согласно мнению Жукова (1960), признанному многими отечественными паразитологами (Швецова, Поздняков, 1999 и др.), *B. basargini* является синонимом *B.*

gracilescens. Однако некоторые специалисты (Скрябин, Гушанская, 1962; Margolis, Arthur, 1979; Yamaguti, 1971) считают эту точку зрения необоснованной. Действительно, по расположению фаринкса, гонад и желточников *B. basargini* отличается от *B. gracilescens* s. str., что пока не позволяет считать эти виды идентичными.

***Hemiurus levinseni* Odhner, 1905**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — р. Сопочная, Квачина и Снатолваям.

Вид морской группы.

***Brachyphallus crenatus* (Rud., 1802)**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Сопочная Утхолок, Квачина и Снатолваям; микижа речного фенотипа и пестрятки — р. Сопочная; полуфунтовики — реки Сопочная и Утхолок.

Вид морской группы.

***Tubulovesicula lindbergi* (Layman, 1930)**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Сопочная и Квачина.

Вид морской группы.

***Lecithaster gibbosus* (Rud., 1802)**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Сопочная, Утхолок, Квачина и Снатолваям.

Вид морской группы.

***Lecithophyllum bothryophoron* (Olsson, 1868)**

(окончание *-on* в видовом названии употреблено в соответствии с требованием ст. 31.2.3. IV издания Межд. кодекса зоол. номенклатуры)

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Сопочная, Квачина и Снатолваям.

Вид морской группы.

В данной работе мы придерживаемся мнения Scott (1969) об идентичности *L. bothryophoron* и *L. anteroporum* Margolis, 1958. Эту точку зрения разделяют Гаевская (1989), а также Margolis, Arthur (1979). В то же время Gibson (2002), а также Gibson, Bray (2003) считают, что второй из названных видов является самостоятельным.

Таблица 1. Метрические признаки мариит *Bucephaloides iskaensis* и *B. basargini*.
Table 1. Metric characters of maritae of *Bucephaloides iskaensis* and *B. basargini*.

Признаки Characters	<i>B. iskaensis</i>		По Ахмерову (1963) After Achmerov (1963)
	Наши данные Our data	Субимато из типовой серии Subimato from type series (n = 2)	
	Половозрелые особи от проходной микижи; рр. Утхолок, Квачина, Снатолваям Adults from anadromous mikizha; Utkholok, Kvachina, Snatolviayam Rivers (n = 16)		<i>B. basargini</i> (по Ляйману, 1930) (after Layman, 1930)
Размер тела, мм Size of body, mm	0,96–1,77 x 0,36–0,47	0,83 x 0,35; 1,04 x 0,38	0,80–1,0 x 0,30–0,40
Размер фиксаторного органа, мм Size of adhesive organ, mm	0,15–0,22 x 0,13–0,19	0,17 x 0,16; 0,18 x 0,14	0,09–0,16 x 0,10–0,16
Размер фаринкса, мм Size of pharynx, mm	0,10–0,12 x 0,11–0,14	0,09 x 0,09; 0,11 x; 0,13	0,10–0,11 x 0,1–0,11
C* (в % от длины тела) C (in % of length of body)	52–60	67; 64	60–73**
Диаметр желточных фолликулов, мм Diameter of vitelline follicles, mm	0,036–0,055	0,036–0,041; 0,034–0,044	0,030–0,050
Размер яичника, мм Size of ovary, mm	0,13–0,15 x 0,09–0,12	0,10 x 0,09; 0,13 x; 0,10	0,11–0,13 x 0,10–0,13
Размер семенника, мм переднего anterior Size of testis, mm заднего posterior	0,15–0,24 x 0,13–0,17 0,15–0,22 x 0,12–0,17	0,14 x 0,13; 0,10 x 0,13 0,13 x 0,15; 0,15 x 0,15	0,14–0,16 x 0,12–0,14 0,14–0,17 x 0,13–0,16
Длина бурсы цирруса, мм Length of cirrus pouch, mm	0,41–0,56	0,36; 0,41	0,45–0,56
Длина бурсы цирруса (в % от длины тела) Length of cirrus pouch (in % of length of body)	32–44	43; 39	47–55**
Размер яиц, мм Size of eggs, mm	0,027–0,029 x 0,016–0,019	–	0,027–0,029 x 0,017–0,019 0,027–0,028 x 0,013–0,021

* C — расстояние от переднего края тела до центра ротового отверстия (distance from anterior edge of body to centre of mouth aperture)
** рассчитано по данным, снятым с рисунков Ахмерова (1963) и Ляймана (1930) (it has been calculated on data taken from Achmerov's (1963) and Layman's (1930) figures).

***Lecithophyllum sphaerolecithum* (Manter, 1925)**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Квачина и Снатолваям.

Вид морской группы.

Согласно Margolis (1958), *L. bothryophoron* (= *L. anteroporum*) и *L. sphaerolecithum* можно дифференцировать друг от друга только по трем признакам: по размеру и взаиморасположению долей желточника и топографии полового отверстия. Между тем, учитывая данные Scott (1969) и Гаевской (1989, рис. а) об изменчивости морфологии желточников у *L. bothryophoron*, можно утверждать, что по первым двум названным признакам оба вида не различимы. Гаевская (1989) сообщает, что *L. bothryophoron* и *L. sphaerolecithum* можно отличить друг от друга по соотношению длин полового атриума и гермафродитной бурсы. Согласно этому автору, у первого из указанных видов половой атриум якобы в 1,2–1,5 раза меньше бурсы, а у второго — в 1,6–2,0 раза. Между тем, еще Margolis (1958) установил, что длина атриума у *L. bothryophoron* составляет от 1/3 до 2/3 длины бурсы, то есть атриум меньше бурсы в 1,5–3 раза, а у *L. sphaerolecithum* в 1,9 раза. Таким образом, по соотношению длин атриума и бурсы эти виды также невозможно дифференцировать друг от друга.

В итоге, для дифференциации *L. bothryophoron* и *L. sphaerolecithum* мы можем пользоваться только одним признаком — это расположение полового отверстия, а точнее, топография его центра. У *L. bothryophoron* центр полового отверстия находится на уровне ротовой присоски (Margolis, 1958). При этом, как можно судить по материалам Scott (1969, рис. 1 правая часть), крайне задним положением центра отверстия у этого вида является уровень заднего края ротовой присоской (ниже трематоды с таким положением центра отверстия обозначены нами как *L. bothryophoron sensu Scott, 1969*). В то же время у *L. sphaerolecithum* центр отверстия находится на уровне середины фаринкса (Margolis, 1958).

В нашем материале присутствуют особи *L. bothryophoron sensu Scott, 1969* и *L. bothryophoron*, у которых центр полового отверстия расположен на уровне середины ротовой присоски — это форма, описанная Margolis (1958) как *L. anteroporum*. Есть экземпляры, отнесенные нами к виду *L. sphaerolecithum*, у которых центр полового отверстия расположен на уровне середины фаринкса, но передний край отверстия находится на уровне заднего края ротовой присоски. Помимо этого отмечены лецитофиллумы, также отнесенные к виду *L. sphaerolecithum*, у которых половое отверстие находится явно позади уровня заднего края ротовой присоски, а его центр — практически на уровне заднего края фаринкса.

Однако различия между *L. bothryophoron sensu Scott, 1969* и отмеченными нами особями *L. sphaerolecithum*, у которых центр полового отверстия находится на уровне середины фаринкса, весьма условны, что дает повод усомниться в реальности существования вида *L. sphaerolecithum*.

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

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Квачина и Снатолваям.

Вид морской группы.

***Progonus muelleri* (Levinsen, 1881)**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Сопочная, Квачина и Снатолваям.

Вид морской группы.

***Pronoprugna petrowi* (Layman, 1930)**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — р. Квачина.

Вид морской группы.

***Crepidostomum farionis* (Müller, 1784)**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Сопочная, Утхолок, Квачина и Снатолваям; полуфунтовики — реки Сопочная, Утхолок и Квачина; микижа речного, речного-эстуарного и эстуарного фенотипов — р. Утхолок; пестрятки — реки Сопочная и Утхолок.

В литературе *C. farionis* (= *C. ussuriensis* Layman, 1930) указан для микижи из р. Плот-

никова (Спасский и др., 1961) и бассейна р. Камчатка (Коновалов, 1971 и др.).

Вид пресноводной группы.

***Crepidostomum metoecus* (Braun, 1900)**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — р. Квачина.

Вид пресноводной группы.

***Ichthyocotylurus erraticus* (Rud., 1809)**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа, полуфунтовики и пестрятки — р. Сопочная.

Вид пресноводной группы.

***Apatemon* sp. I**

Хозяева и места обнаружения: пестрятки — р. Утхолок.

Вид пресноводной группы.

***Apatemon* sp. II**

Хозяева и места обнаружения: полуфунтовики — р. Утхолок.

Вид пресноводной группы.

Apatemon sp. I и *Apatemon* sp. II паразитируют в глазном яблоке.

У рыб северо-восточной части Азии отмечены метацеркарии трех видов рода *Apatemon* Szidat, 1928: *A. gracilis* (Rud., 1819), *A. fuligulae* Yamaguti, 1933 и *A. annuligerum* (Nordmann, 1832) (Орловская, 2003). Из них в глазах обнаружен только *A. annuligerum*, что соответствует распространенному положению (Шигин, 1996 и мн. др.) о паразитировании в глазах рыб только этого вида рода *Apatemon*. В тоже время Bell, Somerville (2002) считают, что *A. annuligerum* не является действительным видом. Согласно воззрениям этих авторов, основанным на результатах генетического анализа, данный паразит идентичен *A. gracilis*.

Однако сводить всех метацеркарий р. *Apatemon*, паразитирующих в глазах рыб, к одному виду (будь то *A. annuligerum* или *A. gracilis*) пока нет оснований. Ведь в действительности “глазные” метацеркарии этого рода разнообразны по морфологии. При этом в настоящий момент невозможно установить, какая из известных глазных форм метацеркарий рода *Apatemon* соответствует виду *Distomum annuligerum* Nordmann, 1832. Ведь Nordmann (1832) дал крайне скудное

описание этой трематоды по индистированному метацеркариям и извлеченным из цисты, но мацерированным экземплярам.

Нами у микижи отмечены метацеркарии (*Apatemon* sp. I и *Apatemon* sp. II) с разной степенью развития органа Брандеса (Табл. 2). *Apatemon* sp. I (Рис. 4А) по степени развития органа Брандеса сходен с метацеркариями из глаз трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L., 1758 (Табл. 2) (р. Сопочная, наши сборы). У *Apatemon* sp. от трехиглой колюшки орган Брандеса занимает 1/2 или 2/3 объема вентральной впадины. Но в любом случае передний край этого органа отнесен от переднего края вентральной впадины относительно далеко, на расстояние равное не менее чем 1/3 длины органа Брандеса. По-видимому, метацеркарии *Apatemon* sp. I от микижи и *Apatemon* sp. от трехиглой колюшки принадлежат к одному виду.

В то же время *Apatemon* sp. I от микижи и *Apatemon* sp. от трехиглой колюшки по степени развития органа Брандеса сходны с метацеркарией *A. Annuligerum* sensu Odening, 1970. У данного паразита, отмеченного в глазу окуня *Perca fluviatilis* L., 1758, орган Брандеса продлевается вперед лишь до уровня переднего края брюшной присоски (Odening, 1970). Однако две первые формы метацеркарий отличаются от *A. annuligerum* sensu Odening, 1970 по размеру тела.

Между тем, *Apatemon* sp. I от микижи, *Apatemon* sp. от трехиглой колюшки и *A. annuligerum* sensu Odening, 1970 по степени развития органа Брандеса и другим признакам ярко отличаются от метацеркарий *A. annuligerum* sensu Sokolov, 2000 (Рис. 4В; Табл. 2), отмеченных в глазу окуня из бассейна Верхней Волги (Соколов, 2000).

Apatemon sp. II от микижи (Табл. 2) имеет крупный (в относительном выражении) орган Брандеса, который заполняет собой практически всю вентральную впадину. Этот паразит по степени развития органа Брандеса сходен с отмеченной нами формой от окуня.

Особняком от рассмотренных метацеркарий стоит *A. annuligerum*, обнаруженный

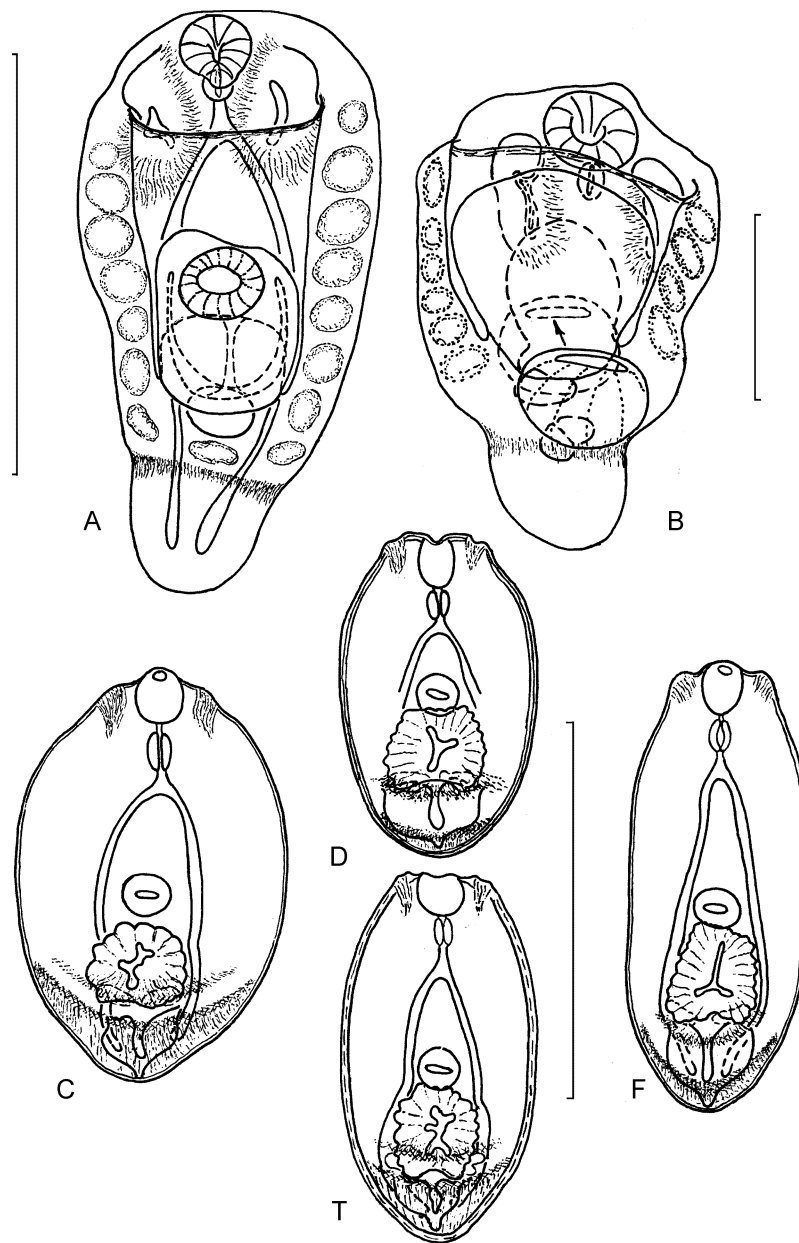


Рис. 4. Метациркарии, общий вид.

A, B — *Apatemon* spp. (A — *Apatemon* sp. I от микижи; B — *A. annuligerum* sensu Sokolov, 2000 от окуня [положение брюшной присоски изменено из-за травмы, пунктиром указана предполагаемая топография органа]); C — *Diplostomum* sp. I; D — *Diplostomum* sp. II; E — *Diplostomum* sp. III; F — *Diplostomum* sp. IV. Масштаб: A — 0,45 мм; B — 0,20 мм; C–F — 0,40 мм.

Fig. 4. Metacercariae, general view.

A, B — *Apatemon* spp. (A — *Apatemon* sp. I from the mikizha; B — *A. annuligerum* sensu Sokolov, 2000 from the perch [position of the ventral sucker has been changed because of trauma, supposed topography of the organ is indicated by the dotted line] C — *Diplostomum* sp. I; D — *Diplostomum* sp. II; E — *Diplostomum* sp. III; F — *Diplostomum* sp. IV. Scale bars: A — 0.45 mm; B — 0.20 mm; C–F — 0.40 mm.

Таблица 2. Метрические признаки метациррарий р. *Apatemon* из глаз рыб.
Table 2. Metric characters of metacercariae of the genus *Apatemon* from the eye of the fish.

Признаки Characters	<i>Apatemon</i> spp. от микижи; р. Утхолук from mikizha; Utkholok River		<i>Apatemon</i> sp. от трехиглой колюшки; р. Солочная from three-spined stickleback; Sopochnaya River		<i>A. annuligerum</i> sensu Sokolov, 2000 от окуня; р. Тьмака (бас. В. Волги) from perch; Тьмака River (Upper Volga basin)	
	<i>Apatemon</i> sp. I (n = 1)	<i>Apatemon</i> sp. II (n = 3)	<i>Apatemon</i> sp. (n = 3)	<i>Apatemon</i> sp. (n = 2)	<i>Apatemon</i> sp. (n = 2)	<i>Apatemon</i> sp. (n = 2)
Размер тела, мм Size of body, mm	0,63 × 0,32	0,50 × 0,27	0,61–0,71 × 0,28–0,36	0,49 × 0,35; 0,50 × 0,34		
Ширина тела (в % от длины тела) Width of body (in % of length of body)	51,2	54,4	41,5–59,0	70,1; 67,6		
О* (в % от длины тела) (in % of length of body)	48,2	51,5	53,0–66,7	-		
Длина переднего сегмента тела, мм Length of forebody, mm	0,48	0,38	0,49–0,57	0,35; 0,35		
Длина заднего сегмента тела, мм Length of hindbody, mm	0,15	0,12	0,11–0,15	0,14; 0,15		
Отношение длин переднего и заднего сегментов тела Ratio of the length of forebody to the length of hindbody	3,3	3,3	3,6–5,4	2,5; 2,3		
Ширина ротовой присоски, мм Breadth of oral sucker, mm	0,073	0,080	0,088–0,098	0,100; 0,100		
Размер фаринкса, мм Size of pharynx, mm	- × 0,029	- × 0,039	0,035 × 0,026–0,035	0,037 × 0,029; 0,043 × 0,031		
Размер брюшной присоски, мм Size of ventral sucker, mm	0,075 × 0,090	0,090 × 0,098	0,095 × 0,107–0,113	- × 0,147; - × 0,139		
Размер органа Брандеса, мм Size of Brandes's organ, mm	0,192 × 0,151	0,207 × 0,166	0,192–0,211 × 0,147–0,200	0,215 × 0,234; 0,226 × 0,215		
AB** тела /AB органа Брандеса AB of body /AB of Brandes's organ	6,9	4,0	5,8–6,1	3,4; 3,5		

* О — расстояние от переднего края тела до центра брюшной присоски (distance from anterior edge of body to centre of ventral sucker);
 ** АВ — произведение длины и ширины (product of length by breadth).

Kozicka (1972) в глазу окуня. По степени развития органа Брандеса *A. annuligerum sensu Kozicka*, 1972 занимает промежуточное положение между метацеркариями описанными Odening (1970) и нами (от окуня, микижи и трехиглой колюшки).

Известны еще две формы метацеркарий р. *Apatemon* из глаз рыб — *A. annuligerum sensu Lukjanzeva*, 1976 и *A. annuligerum sensu Bell et al.*, 2002. Однако по сведениям, приведенным в работах Лукьянцевой (1976) и Bell с соавторами (Bell et al., 2002), нельзя разобраться в деталях строения данных паразитов.

Diplostomum volvens Nordmann, 1832

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Сопочная, Квачина и Снатолваям; полуфунтовики и пестрятки — реки Сопочная и Утхолок; микижа эстуарного фенотипа — р. Утхолок.

Вид пресноводной группы.

Diplostomum chromatophorum (Brown, 1931)

Хозяева и места обнаружения: полуфунтовики — р. Утхолок.

В литературе данный вид указан для микижи из бассейна р. Камчатка (Шедько, 2001).

Вид пресноводной группы.

Diplostomum huronense (La Rue, 1927)

Хозяева и места обнаружения: полуфунтовики и пестрятки — р. Утхолок.

Вид пресноводной группы.

Diplostomum sp. I

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Сопочная, Квачина и Снатолваям; полуфунтовики и пестрятки — реки Сопочная и Утхолок.

Паразит пресноводной группы.

Паразиты донной части глазного яблока. Очень широкие метацеркарии с нетолстым (порядка 0,002 мм) оптически однородным покровом тела.

Описание по 1 экз. (уксуснокислый кармин, условные обозначения признаков даны по Шигину, 1986) (Рис. 4С). А×В тела — 0,44×0,29 мм; А×В брюшной присоски — 0,045×0,053 мм; А×В ротовой присоски — 0,059×0,049 мм; А×В фаринкса — 0,039×

0,021 мм; А×В органа Брандеса — 0,090×0,106 мм; В тела (в % от А тела) — 66,1; О (в % от А тела) — 55,9.

Diplostomum sp. II

Хозяева и места обнаружения: пестрятки — р. Сопочная.

Паразит пресноводной группы.

Паразиты донной части глазного яблока. Метацеркарии с относительно толстым (порядка 0,004 мм) двухслойным, четко разделенным на слои покровом тела.

Описание по 1 экз. (Рис. 4D). А×В тела — 0,35×0,21 мм; А×В брюшной присоски — 0,041×0,047 мм; А×В ротовой присоски — 0,059×0,039 мм; А×В фаринкса — 0,029×0,020 мм; А×В органа Брандеса — 0,088×0,104 мм; В тела (в % от А тела) — 59,6; О (в % от А тела) — 51,1.

Diplostomum sp. III

Хозяева и места обнаружения: пестрятки — р. Сопочная.

Паразит пресноводной группы.

Замечания. Паразиты донной части глазного яблока. Метацеркарии с весьма толстым (порядка 0,005 мм) покровом тела, имеющим едва заметное разделение на два слоя.

Описание по 1 экз. (Рис. 4E). А×В тела — 0,39×0,21 мм; А×В брюшной присоски — 0,043×0,045 мм; А×В ротовой присоски — 0,043×0,049 мм; А×В фаринкса — 0,032×0,018 мм; А×В органа Брандеса — 0,100×0,092 мм; В тела (в % от А тела) — 55,2; О (в % от А тела) — 53,3.

Ранее (Соколов, Кузищин, 2004) метацеркарии *Diplostomum sp. II* и *Diplostomum sp. III* были отнесены нами к виду *D. gasterostei* Williams, 1966. Однако, ознакомившись с препаратами метацеркарий *D. gasterostei* из коллекции А. А. Шигина (материал от *Coregonus albula* (L., 1758) из оз. Остер, Карелия, сборы 1990г.), мы выяснили, что особи на этих препаратах отличаются от отмеченных нами паразитов. Между тем, морфология метацеркарий на препаратах А. А. Шигина не соответствует приводимому этим автором описанию *D. gasterostei*.

Согласно Шигину (2002; Shigin et al., 2000), тело метацеркарий *D. gasterostei* имеет слабо выраженный задний сегмент и покрыто тонкой цистой, так что покровы паразита выглядят двухслойными. Последняя из указанных морфологических черт ясно отмечена на рисунке метацеркарии *D. pseudobaeri* Razmashkin et Andrejuk, 1978, приведенном в работе Шигина (1986). По данным Шигина (1993), данный вид идентичен *D. gasterostei*.

Однако метацеркарии на указанных выше препаратах А.А. Шигина, рассматриваемые им как *D. gasterostei*, имеют нетолстый (порядка 0,002 мм) оптически однородный покров тела, лишенный слоистости. Некоторые особи имеют выраженный задний сегмент.

Таким образом, вопрос о морфологии метацеркарий *D. gasterostei* становится абсолютно не ясным. От метацеркарий *D. pseudobaeri* отмеченные нами *Diplostomum* sp. II и *Diplostomum* sp. III отличаются более крупными размерами.

***Diplostomum* sp. IV**

Хозяева и места обнаружения: пестрятки — р. Сопочная.

Паразит пресноводной группы.

Паразиты донной части глазного яблока. Относительно узкие метацеркарии с нетолстым (порядка 0,002 мм) оптически однородным покровом тела.

Описание по 1 экз. (Рис. 4F). А×В тела — 0,49×0,19 мм; А×В брюшной присоски — 0,043×0,051 мм; А×В ротовой присоски — 0,057×0,043 мм; А×В фаринкса — 0,033×0,020 мм; А×В органа Брандеса — 0,102×0,090 мм; В тела (в % от А тела) — 39,4; О (в % от А тела) — 54,5.

КЛАСС MONOGENEA

***Salmonchus alaskensis* (Price, 1937)**

Хозяева и места обнаружения: пестрятки — реки Сопочная и Красная; полуфунтовика — р. Утхолок.

Вид пресноводной группы.

***Laminiscus strelkowi* (Bychowsky et Poljansky, 1953)**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — р. Сопочная.

Вид морской группы.

КЛАСС CESTODA

***Bothriocephalus scorpii* (Müller, 1776)**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — р. Квачина.

Вид морской группы.

***Eubothrium salvelini* Schrank, 1790**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Сопочная, Утхолок, Квачина и Снатолваям; микижа речного фенотипа и пестрятки — р. Сопочная.

В литературе данный вид указан для микижи из р. Плотникова (Спасский и др., 1961), р. Утхолок (Ройтман, 1973) и бассейна р. Камчатка (Коновалов, 1971 и др.).

Вид пресноводной группы.

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

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Утхолок, Квачина и Снатолваям.

В литературе *D. dendriticum* (= *Diphyllobothrium* sp. in Butorina et Kuperman, 1981 part.) указан для микижи из бассейна р. Камчатка (Буторина, 1999 и др.).

Вид пресноводной группы.

***Diphyllobothrium luxi* Rutkevich, 1937**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — р. Утхолок.

Вид морской группы.

***Pyramicocephalus phocarum* (Fabricius, 1780)**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — р. Утхолок.

Вид морской группы.

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

Хозяева и места обнаружения: пестрятки — р. Красная.

Вид пресноводной группы.

В литературе данный вид указан для микижи из бассейна р. Камчатка (Буторина, Куперман, 1981).

***Pseudophyllidea* gen. sp. larva II Schulmam et Schulmam-Albova, 1953**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Сопочная, Квачина и Снатолваям.

Вид морской группы.

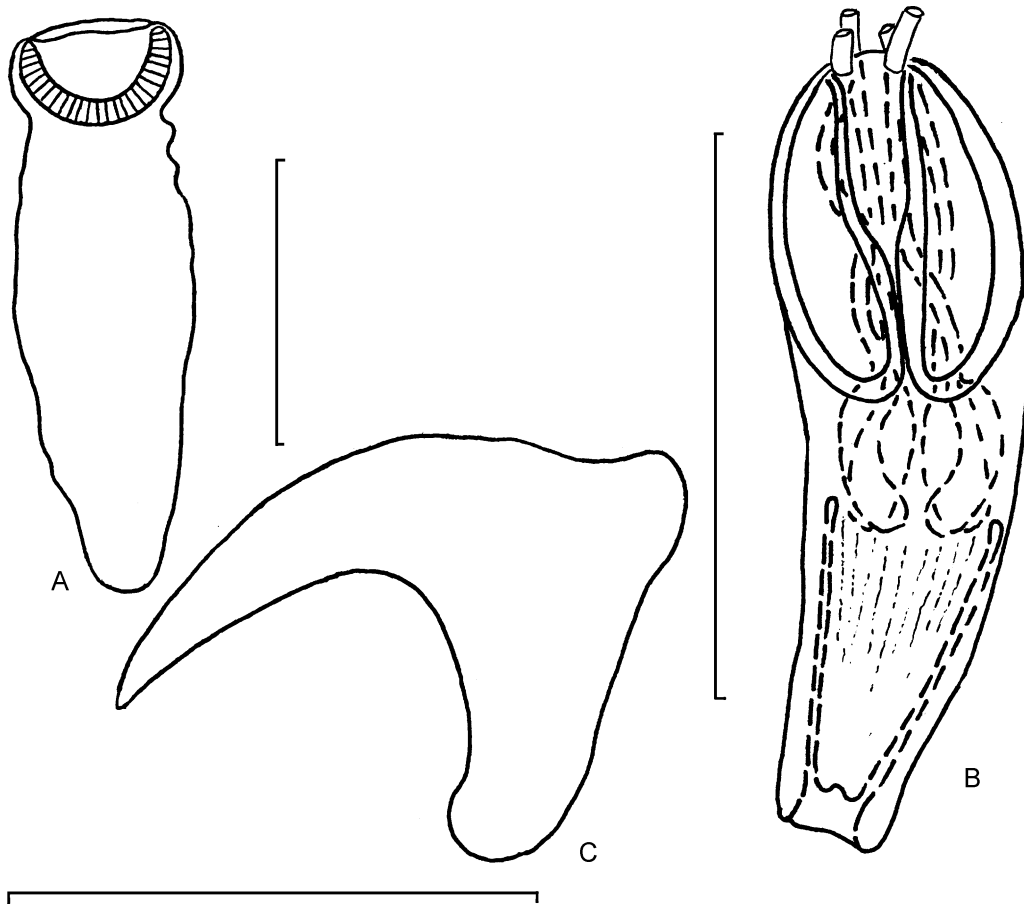


Рис. 5. Плероцеркоиды.

A — *Tetrabothriidae* gen. sp., общий вид; B, C — *Nybelinia* sp. (B — общий вид; C — с рединный крючок хоботка).
Масштаб: A — 0,30 мм; B — 3,00 мм; C — 0,40 мм.

Fig. 5. Plerocercoids.

A — *Tetrabothriidae* gen. sp., general view; B, C — *Nybelinia* sp. (B — general view; C — medial hook of proboscis).
Scale bars: A — 0.30 mm; B — 3.00 mm; C — 0.40 mm.

***Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800)**

Хозяева и места обнаружения: пестрятки — р. Красная

В литературе *P. longicollis* (= *P. exiguus* La Rue, 1911) указан для микижи из р. Плотникова (Спасский и др., 1961) и бассейна р. Камчатка (Коновалов, 1971).

Вид пресноводной группы.

***Tetrabothriidae* gen. sp.**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Сопочная, Утхолок, Квачина и Снатолваям.

Вид морской группы.

Плероцеркоиды с одной терминальной, глубоко погруженной, широко раскрытой присоской размером 0,10–0,11 × 0,15–0,17 мм (Рис. 5А). Тело в расслабленном состоянии имеет длину 0,5–0,6 мм. Локализация — кишечник. Согласно Hoberg (1987), подобные паразиты принадлежат к семейству *Tetrabothriidae*.

***Nybelinia lingualis* (Cuvier, 1817)**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Сопочная и Квачина.

Вид морской группы.

***Nybelinia* sp.**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Квачина и Снатолваям.

Отмечены три плероцеркоида (Рис. 5В, С). Длина тела 4,1–5,0 мм, ширина в области ботридиев 1,3–1,8 мм. Длина ботридиев 1,6–2,2 мм. Хоботки длиной 0,97–1,0 мм. Диаметр базальной части хоботка 0,11 мм. Длина базальных крючьев хоботка 0,020–0,023 мм, срединных и верхушечных крючьев — 0,041–0,045 мм. Длина бульб хоботков 0,82–0,87 мм.

Вид морской группы.

***Phyllobothrium caudatum* (Zschokke et Heitz, 1914)**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Сопочная, Утхолок, Квачина и Снатолваям; микижа речного фенотипа — р. Сопочная; полуфунтовики — реки Сопочная и Утхолок; пестрятки — реки Сопочная и Утхолок.

В литературе *P. caudatum* (= *P. speciosum*) отмечен для микижи из бассейна р. Камчатка (Буторина, Куперман, 1981).

Вид морской группы.

Согласно распространенному мнению, данный описанный по плероцеркоидам вид идентичен *Pelichnibothrium speciosum* Monticelli, 1889 (Дубинина, 1971; Yamaguti, 1934 и др.). Однако Scholz с соавторами (Scholz et al., 1998), изучив строение половозрелых *P. speciosum*, считают эту точку зрения ошибочной.

***Phyllobothrium* sp.**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Сопочная, Снатолваям.

Вид морской группы.

В коллекции представлены три плероцеркоида (монолокулярных с дополнительными присосками), имеющих складчатые ботридии, прикрепленные к сколексу по всей их длине.

Ранее (Соколов и др., 2005) данные паразиты были указаны нами под названием *Monorygma* sp.

***Tetraphyllidea* gen. sp.**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — р. Сопочная, Квачина и Снатолваям.

Вид морской группы.

Мелкие плероцеркоиды (длина тела 0,15–0,18 мм), сходные с личинками, описанными Anantaraman, Krishnaswamy (1958).

КЛАСС NEMATODA

***Anisakis simplex* (Rud., 1809)**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Сопочная Утхолок, Квачина и Снатолваям; полуфунтовики — р. Сопочная; пестрятки — реки Сопочная и Утхолок.

В литературе *H. aduncum* (= *Contracecum g. aduncum* (Rud., 1802)) указан для микижи из бассейна р. Камчатка (Ахмеров, 1954, 1955). По-видимому, именно к этому виду относятся нематоды *Contracecum* sp., обнаруженные Ройтманом (1973) у микижи из р. Утхолок.

Вид морской группы.

Ранее (Соколов, Кузицин, 2004; Соколов и др. 2005) эти паразиты были указаны нами под названием *Anisakis* sp.

В литературе данный вид указан для микижи из бассейна р. Камчатка (Ахмеров, 1955). По-видимому, именно к этому виду относятся личинки *Anisakis* sp., обнаруженные Коноваловым (1971) и Пугачевым (1984) у микижи из этого же бассейна.

***Hysterothylacium gadi aduncum* (Rud., 1802)**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Сопочная, Утхолок, Квачина и Снатолваям; полуфунтовики — реки Утхолок и Квачина; пестрятки — реки Сопочная и Утхолок. У пестряток встречены как взрослые особи *H. g. aduncum*, так и личинки III возраста (последние у рыб из р. Утхолок).

H. g. aduncum может реализовывать свой жизненный цикл как в морских, так и в пресноводных условиях (Moravec, Nagasawa, 1986 и др.).

***Hysterothylacium* sp. I**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Сопочная, Квачина и Снатолваям.

Вид морской группы.

Отмечены личинки III возраста (Рис. 6А–С). Описание по 9 экз. Длина тела 3,2–4,7 мм. Головной конец с зачатками трех губ и вентральным сверлильным зубом. Внешне зачатки губ не выделены. Они представлены антерио-дорсальным и двумя антерио-латеро-вентральными скоплениями гиподермы — предшественниками губной пульпы. Сверлильный зуб с массивным основанием. Боковые части зуба переходят в склеротизированную пластинку, которая опоясывает переднюю поверхность головного конца. Головных сосочков две пары: два латеро-дорсальных и два латеро-вентральных. Экскреторная пора на уровне нервного кольца. Длина кишечного отростка 0,27–0,48 мм, желудочного отростка 1,8–2,8 мм. Отношение длин желудочного и кишечного отростков — 4,7–7,1. Дистальный отдел хвоста истончен и округлен на конце. Локализация — кишечник.

***Hysterothylacium* sp. II**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — р. Снатолваям.

Вид морской группы.

Отмечены личинки III возраста (Рис. 6D–F). Описание по 4 экз. Длина тела 1,20–1,95 мм. Головной конец с зачатками трех губ и вентральным сверлильным зубом пирамидальной формы. Головных сосочков две пары: два латеро-дорсальных и два латеро-вентральных. Экскреторная пора на уровне нервного кольца. Длина кишечного отростка 0,075–0,142 мм, желудочка 0,017–0,027 мм, желудочного отростка 0,481–0,749 мм. Отношение длин желудочного и кишечного отростков — 5–7. Хвост с пятью субапикальными шипиками, образующими геометрически правильную корону. Локализация — кишечник.

***Hysterothylacium* sp. III**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — р. Квачина.

Вид морской группы.

Отмечен всего один экземпляр личинки III возраста. Длина тела 1,68 мм. Длина кишечного отростка — 0,035 мм, длина желудочного — 0,69 мм. Отношение длин желу-

дочного и кишечного отростков — 19. Строение головного и хвостового концов тела такое же, как и у описанных выше личинок *Hysterothylacium* sp. I.

Данная особь по строению хвостового конца тела, абсолютным и относительным размерам желудочного и кишечного отростков сходна с личинкой самцом (личинка в период III линьки) *H. fabri* sensu Janiszewska, 1949, но отличается от нее по абсолютной длине тела, которая примерно в 6 раз меньше, чем у формы, отмеченной Janiszewska (1949).

Между тем, истинная видовая принадлежность личинки самца (личинка в период III линьки) *H. fabri* sensu Janiszewska, 1949 не ясна. По данным Шеенко, Позднякова (1981), Chai с соавторами (Chai et al., 1986) и других исследователей, для личинок *H. fabri* (= *Contraecum* sp. type A sensu auct.) характерно значение признака “отношение длин желудочного и кишечного отростков”, равное 4–8. Однако личинке, описанной Janiszewska (1949), свойственно иное значение данного признака, равное примерно 22. По этому признаку указанный паразит сходен с личинкой *H. fabri*, описанной Moravec (1994). Однако личинки *H. fabri* sensu Janiszewska, 1949 и *H. fabri* sensu Moravec, 1994 сильно отличаются друг от друга по строению хвостового конца. В целом, рассмотренные факты подтверждают справедливость ранее высказанного мнения (Deardorff, Overstreet, 1980) о том, что статус вида *H. fabri* (Rud., 1819) должен стать предметом особого рассмотрения.

С другой стороны, по строению хвостового конца тела, степени выраженности кишечного отростка и по соотношению длин желудочного и кишечного отростков отмеченная нами *Hysterothylacium* sp. III сходна с личинками *Hysterothylacium* (= *Contraecum*) sp. type V Yamaguti, 1935. Однако абсолютная длина желудочного и кишечного отростков у *Hysterothylacium* sp. type V намного больше, чем у рассматриваемой особи (Chai et al., 1986). В то же время первые из названных паразитов длиннее описывае-

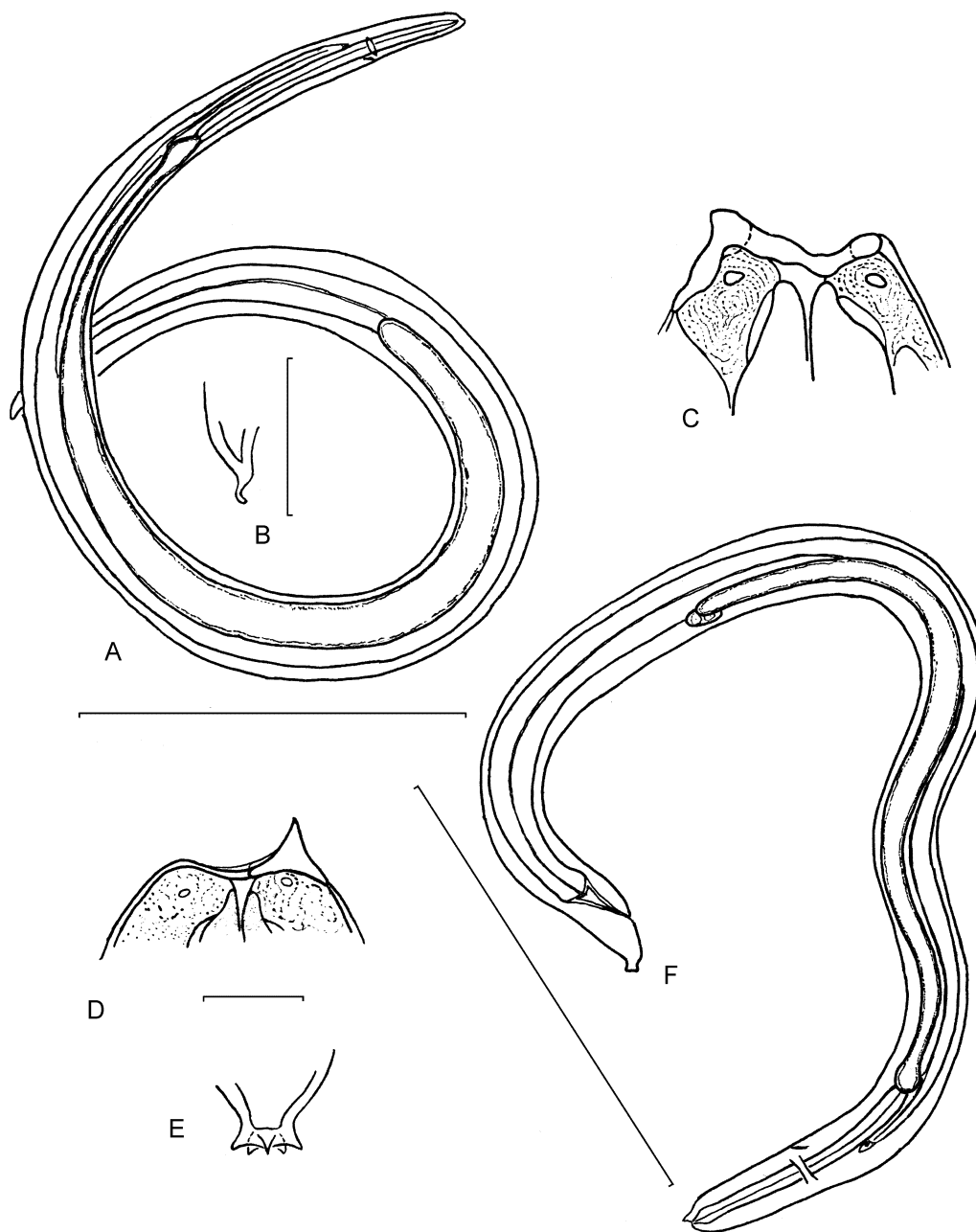


Рис. 6. Личинки нематод.

A–C — *Hysterothylacium* sp. I (A — общий вид; B — кончик хвоста; C — передний конец тела, латерально); D–F — *Hysterothylacium* sp. II (D — передний конец тела, латерально; E — кончик хвоста; F — общий вид. Масштаб: A — 0,80 мм; B — 0,04 мм; C, D, E — 0,01 мм; F — 0,45 мм.

Fig. 6. Nematode larvae.

A–C — *Hysterothylacium* sp. I (A — general view; B — tip of tail; C — cephalic end, lateral view); D–F — *Hysterothylacium* sp. II (D — cephalic end, lateral view; E — tip of tail; F — general view). Scale bars: A — 0.80 mm; B — 0.04 mm; C, D, E — 0.01 mm; F — 0.45 mm.

мой нами *Hysterothylacium* sp. III более чем в 6 раз. Не исключено, что *Hysterothylacium* sp. III является ранней стадией развития *Hysterothylacium* sp. type V Yamaguti, 1935.

***Lappetascarini* gen. sp.**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Квачина и Снатолваям.

Отмечены личинки III возраста. Их описание опубликовано в отдельной статье (Соколов, 2004).

Вид морской группы.

***Cucullanus truttae* Fabricius, 1794**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Сопочная, Утхолок, Квачина и Снатолваям; микижа речного-эстуарного и эстуарного фенотипов — р. Утхолок; микижа речного фенотипа — реки Сопочная и Утхолок; полуфунтовики — реки Сопочная, Утхолок и Квачина; пестрятки — реки Сопочная, Утхолок и Красная.

В литературе *C. truttae* (= *Dacnitis truttae* (Fab., 1794), *Bulbodacnitis globosa* (Zeder, 1800)), указан для микижи из р. Плотникова (Спаский и др., 1961) и бассейна р. Камчатка (Коновалов, 1971 и др.). По-видимому, именно к этому виду относятся нематоды *Cucullanus* sp., обнаруженные Ройтманом (1973) у микижи из р. Утхолок.

Вид пресноводной группы.

***Salvelinema salmonicola* (Isii, 1916)**

Хозяева и места обнаружения: полуфунтовики и пестрятки — р. Утхолок.

Скорее всего, именно к этому виду относятся нематоды *Salvelinema* sp., обнаруженные Ройтманом (1973) у микижи из р. Утхолок.

Вид пресноводной группы.

***Sterliadochona ephemeridarum* (Linstow, 1872)**

Вид пресноводной группы.

Хозяева и места обнаружения: полуфунтовики и микижа речного фенотипа — р. Сопочная; пестрятки — реки Сопочная и Красная.

В литературе *S. ephemeridarum* (= *S. tenuissima* (Zeder, 1800), *Cystidicoloides tenuissima* (Zeder, 1800)), указан для микижи из р. Плотникова (Спаский и др., 1961) и

бассейна р. Камчатка (Коновалов, 1971 и др.).

***Ascarophis* sp.**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — р. Утхолок.

Вид морской группы.

***Tetrameres* sp.**

Вид пресноводной группы.

Хозяева и места обнаружения: пестрятки — р. Утхолок.

Отмечена личинка III возраста.

***Philonema oncorhynchi* Kuitunen-Ekbaum, 1933**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Утхолок и Снатолваям.

В литературе данный вид указан для микижи из р. Плотникова (Спаский и др., 1961) и бассейна р. Камчатка (Коновалов, 1971 и др.).

Вид пресноводной группы.

КЛАСС ACANTHOCEPHALA

***Neoechinorhynchus crassus* Van Cleave, 1919**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Утхолок и Снатолваям.

В литературе данный вид указан для микижи из бассейна р. Камчатка (Ахмеров, 1954, 1955).

Вид пресноводной группы.

***Neoechinorhynchus salmonis* Ching, 1984**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Сопочная, Квачина и Снатолваям; полуфунтовики — р. Утхолок.

Вид пресноводной группы.

***Rhadinorhynchus trachuri* Harada, 1935**

Вид морской группы.

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Сопочная и Утхолок.

Отмеченные скребни р. *Rhadinorhynchus* Lühe, 1911 совмещают в себе признаки двух морфологически сходных видов: *R. trachuri* и *R. cololabis* Laurs, McCauley, 1964 (Табл. 3). В частности, все исследованные самцы имеют семенники длиной не менее 1,1 мм — признак, характерный для *R. cololabis*. В то же время большей части (6 из 7 экз.) самцов свойственны 12 продольных рядов хобот-

Таблица 3. Некоторые морфологические признаки *Rhadinorhynchus trachuri* и *R. cololabis*.
Table 3. Some morphological characters of *Rhadinorhynchus trachuri* and *R. cololabis*.

Признаки Characters	<i>R. trachuri</i>		<i>R. trachuri</i> (по (after) Golvan, 1969)		<i>R. cololabis</i> (по (after) Laurs, McCauley, 1964)	
	самцы males (n = 7)	самки females (n = 8)	самцы males	самки females	самцы males	самки females
Число продольных рядов хоботковых крючков Number of longitudinal rows of proboscis hooks	11–12	11–13	12	12	10	10–12
Число хоботковых крючков в продольном ряду Number of proboscis hooks in longitudinal row	18–22	19–23	22–24	22–24	20–21	–
Длина ventральных срединных хоботковых крючков, мм Length of ventral medial proboscis hooks, mm	0,066–0,078	0,076–0,090	} 0,070		0,055–0,064	0,080–0,081
Длина дорсальных срединных хоботковых крючков, мм Length of dorsal medial proboscis hooks, mm	0,059–0,070	0,068–0,078			0,041–0,055	0,064–0,078
Размер переднего семенника, мм Size of anterior testis, mm	1,20–1,78 × 0,38–0,81	–	} 0,70 × 0,40	–	1,20–1,76 × 0,40–0,70	–
Размер заднего семенника, мм Size of posterior testis, mm	1,10–1,70 × 0,42–0,73	–	–	–	0,80–2,20 × 0,35–0,60	–

ковых крючков — признак *R. trachuri* (Табл. 3).

Тем не менее, всех отмеченных паразитов р. *Rhadinorhynchus* мы относим к виду *R. trachuri*. При принятии данного решения мы опираемся на исследования Shostak с соавторами (Shostak et al., 1986), продемонстрировавших на примере видов р. *Echinorhynchus* Zoega in Müller, 1776 значительную вариабельность морфологических признаков скребней. При этом встает вопрос о валидности *R. cololabis*.

***Echinorhynchus gadi* Zoega in Müller, 1776**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Сопочная, Утхолок, Квачина и Снатолваяя; пестрятки — р. Сопочная.

Вид морской группы.

***Echinorhynchus leidy* Van Cleave, 1924**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Утхолок, Квачина и Снатолваяя; микижа речного, речного-эстуарного и эстуарного фенотипов, полуфунтовики и пестрятки — р. Утхолок.

По-видимому, именно к этому виду относятся скребни *Metechinorhynchus* sp., обнаруженные Ройтманом (1973) у микижи из р. Утхолок.

Данный паразит отнесен нами к формам с неясным экологическим статусом (Соколов и др., 2005).

Вид описан от лососевых из пресных вод Северной Америки. Относительно недавно выявлен у рыб других систематических групп из Японского и Охотского морей (Коваленко, 1987; Диденко, 1994). У изученных нами *Ech. leidy* (Рис. 7) значения морфологических признаков соответствуют таковым, отмеченным ранее (см. Shostak et al., 1986) у этого вида в Северной Америке (Табл. 4).

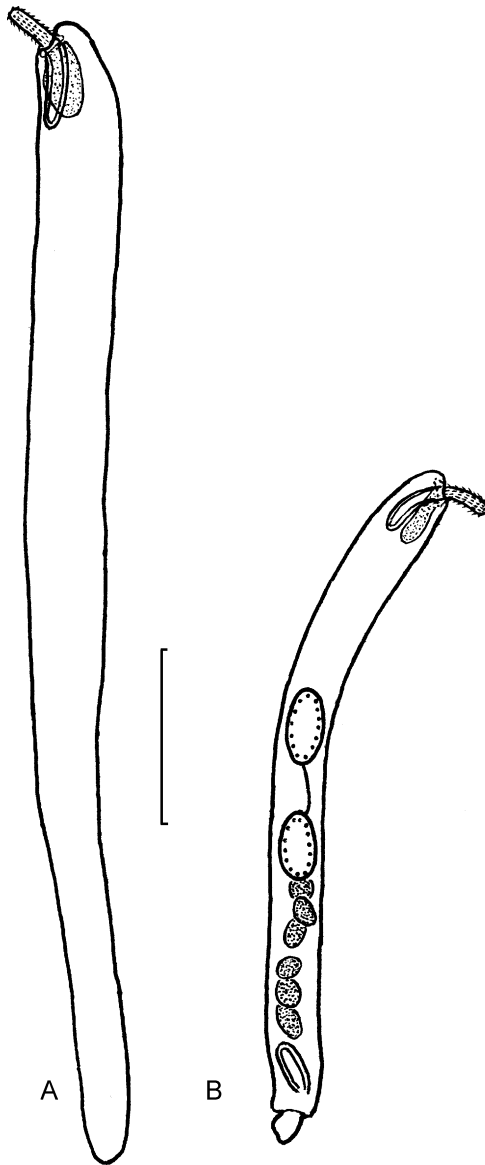


Рис. 7. *Echinorhynchus leidyi*, общий вид: А — самка, В — самец. Масштаб: 3,00 мм.

Fig. 7. *Echinorhynchus leidyi*, general view: А — female, В — male. Scale bars: 3.00 mm.

***Bolbosoma nipponicum* Yamaguti, 1939**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Сопочная, Утхолок, Квачина и Снатолваям.

Вид морской группы.

***Corynosoma strumosum* (Rud., 1802)**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — р. Квачина.

Вид морской группы.

КЛАСС BIVALVIA

***Unionoidea* gen. sp.**

Хозяева и места обнаружения: пестрятки — р. Сопочная.

Вид пресноводной группы.

КЛАСС HIRUDINEA

***Paracanthobdella livanowi* (Epstein, 1966)**

Хозяева и места обнаружения: пестрятки — р. Красная.

Вид пресноводной группы.

КЛАСС CRUSTACEA

***Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer, 1837)**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Сопочная, Утхолок и Квачина.

Вид морской группы.

***Salmincola californiensis* (Dana, 1853)**

Хозяева и места обнаружения: проходная микижа — реки Сопочная, Утхолок, Квачина и Снатолваям; микижа речного, речного-эстуарного и эстуарного фенотипов — р. Утхолок; полуфунтовика — реки Сопочная и Утхолок; пестрятки — р. Сопочная.

В литературе данный вид указан для микижи из бассейна р. Камчатка (Пугачев, 1984 и др.).

Вид пресноводной группы.

По литературным данным, у камчатской микижи отмечено еще 23 вида паразитических организмов, из которых мы принимаем только 16 (Табл. 5). Мы не учитываем:

Diplostomum gasterostei (данные Шедько, 2001) и ***Neoechinorhynchus rutili*** (Müller, 1780) (данные Буториной, 1990; Коновалова, 1971), достоверность определения которых вызывает у нас сомнения;

Salmincola carpionis* (Krøyer, 1837)** [= *S. smirnovi* Markewitsch, 1940] (данные Коновалова, 1971; Шедько, 1999a) и ***S. edwardsii (Olsson, 1869) [= *S. bicauliculata* (Wilson, 1908)] (данные Ахмерова 1954, 1955), в

Таблица 4. Некоторые морфологические признаки *Echinorhynchus leidyi*.
Table 4. Some morphological characters of *Echinorhynchus leidyi*.

Признаки Characters	Наши данные (проходная микижа; р. Утхолок) Our data (anadromous mikizha; Utkholok River)		По (After) Shostak et al., 1986	
	самки females (n = 44)	самцы males (n = 17)	самки females	самцы males
Длина тела, мм Length of body, mm	15,0–30,0	10,0–15,5	3,9–31,6	5,1–19,7
Длина хоботка, мм Length of proboscis, mm	0,95–1,00	0,78–0,90	0,73–1,34	0,66–1,20
Число продольных рядов хоботковых крючьев Number of longitudinal rows of proboscis hooks	15–21	16–20	14–23	12–22
Число хоботковых крючьев в продольном ряду Number of proboscis hooks in longitudinal row	12–15	14–15	10–17	10–16
Длина хоботкового крючка, мм Length of proboscis hook, mm	0,067–0,078*	0,063–0,067	0,052–0,084	0,045–0,082
	0,059–0,070**	0,055–0,061		

* верхушечный крючок (apical hook), ** срединный крючок (medial hook).

Таблица 5. Паразиты микижи Камчатского полуострова, известные по литературным источникам и не обнаруженные при оригинальном исследовании.

Table 5. Parasites of mikizha from Kamchatka peninsula, known from the literature, but not found in this study.

Вид паразита Species	ЭГ*	Место обнаружения Locality	Источник Reference
Класс (Class) Parasitomonada			
<i>Hexamita truttae</i> (Schmidt, 1920) (= <i>H. salmonis</i> (Moore, 1923))	п	Бас. р. Камчатка	Коновалов, 1971
Класс (Class) Myxosporrea			
<i>Myxidium salvelini</i> Konovalov et Schulman, 1966	п	Бас. р. Камчатка	Коновалов, 1971
<i>Zschokkella orientalis</i> Konovalov et Schulman, 1966	п	Бас. р. Камчатка	Коновалов, 1971
<i>Leptotheca krogiusi</i> Konovalov et Schulman, 1966	п	Бас. р. Камчатка	Коновалов, 1971
<i>Myxobolus arcticus</i> Pugatschov et Chochlov, 1979	п	Бас. р. Камчатка	Шедько, 1999
<i>M. neurobius</i> Schuberg et Schröder, 1905	п	Бас. р. Камчатка	Шедько, 1999
Класс (Class) Suctorina			
<i>Capriniana piscium</i> (Bütschli, 1889) (= <i>Trichophrya piscium</i> Büt., 1889)	п	Бас. р. Камчатка	Коновалов, 1971
Класс (Class) Peritricha			
<i>Scyphidia</i> sp.	п	Бас. р. Камчатка	Коновалов, 1971
Класс (Class) Trematoda			
<i>Diplostomum commutatum</i> (Diesing, 1850)	п	Бас. р. Камчатка	Шедько, 2001
<i>D. spathaceum</i> (Rud., 1819)	п	Бас. р. Камчатка	Шедько, 2001
<i>D. helveticum</i> (Dubois, 1929)	п	Бас. р. Камчатка	Шедько, 2001
Класс (Class) Cestoda			
<i>Diphyllobothrium ditremum</i> (Creplin, 1825)	п	Бас. р. Камчатка	Шедько, 1999
Класс (Class) Nematoda			
<i>Cystidicola farionis</i> Fischer, 1798	п	Бас. р. Камчатка	Коновалов, 1971 и др.
Класс (Class) Acanthocephala			
<i>Echinorhynchus salmonis</i> Müller, 1780 (= <i>Metechinorhynchus salmonis</i> (Müller, 1780))	п	р. Плотникова Бас. р. Камчатка	Спасский и др., 1961 Коновалов, 1971 и др.
<i>E. borealis</i> Linstow, 1901 (= <i>Pseudoechinorhynchus flavula</i> (Dujardin, 1845))	п	Бас. р. Камчатка	Коновалов, 1971
<i>Corynosoma villosum</i> Van Cleave, 1953	м	Бас. р. Камчатка	Пугачев (1984)

* ЭГ — экологическая группа: п — пресноводная; м — морская (ЭГ — ecological group: п — fresh-water, м — marine).

правильности определения которых сомневается Шедько (2004);

***Schistocephalus* sp.** (данные Буториной, Купермана, 1981) и *Pseudophyllidea* gen sp. (данные Коновалова, 1971) — плероцеркоидов с неестественной кишечной локализацией, попавших в микижу вместе с заглоченной рыбой-жертвой;

***Diphyllobothrium* sp.** [= *Dibothriocephalus* sp.] (данные Буториной, Купермана, 1981; Коновалова, 1971; Спасского и др., 1961 и Шедько, 1999) — плероцеркоидов, скорее всего, принадлежащих к отмеченным у микижи и банальным для северо-восточной части Азии видам *D. ditremum* (Streplin, 1825) и/или *D. dendriticum*.

Таким образом, у микижи Камчатского полуострова обнаружено 85 видов паразитических организмов. Из них 33 вида принадлежат к морской и 50 видов — к пресноводной экологической группе. Особое место занимают нематода *Hysterothylacium g. aduncum* и скребень *Echinorhynchus leidyi*, не включенные нами ни в ту, ни в другую группу.

Обсуждение

Виды паразитов морской и пресноводной экологических групп отмечены у микижи как с мигрантным (проходная форма и полуфунтовики), так и резидентным (пестрятки и микижа речного фенотипа) типом поведения. Присутствие паразитов обеих групп у проходной микижи и полуфунтовиков — это закономерное следствие свойственного данным рыбам проходного и полупроходного образа жизни. Поэтому и морские, и пресноводные виды являются стандартными паразитами микижи с мигрантным типом поведения. Для резидентной микижи типичны только паразиты пресноводной группы. Морские виды чужеродны для пресноводных гидроценозов, поэтому они не являются характерными паразитами этих рыб. Морские паразиты переходят на резидентную микижу от своих истинных хозяев — проходных рыб, что обусловлено хищным поведением микижи.

Возможны как минимум два пути передачи морских паразитов микиже в речных условиях. Первый — это заглатывание отдельных особей паразитов, высвобожденных из проходных рыб. Отмеченные нами у пестряток-сеголеток микижи из р. Утхолок плероцеркоиды *Phyllobothrium caudatum* могли попасть в них только таким путем. Эти плероцеркоиды могут выползть из кишечника умершего хозяина (проходной рыбы), что делает их доступными для речной молоди микижи. В частности, нам удалось наблюдать, что при разложении трупа горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792)) присутствующие в нем *P. caudatum* выходят в воду и лежат в прибрежной полосе отдельными особями или небольшими скоплениями, некоторое время сохраняясь в живом состоянии. Другой путь — это передача морских паразитов резидентной микиже вместе с заглоченными внутренностями проходных рыб. Внутренности могут попадать в воду при разделке рыб, добытых в ходе промысла, в том числе браконьерского (имеющего громадные масштабы на Дальнем Востоке). Случай передачи морских паразитов микиже подобным путем отмечен нами при исследовании пестряток микижи из реки Сопочная (Соколов, Кузичин, 2004).

Среди обнаруженных паразитов нет ни одного вида, свойственного исключительно роду *Parasalmo* Vladykov, 1972. В то же время имеются 1 вид — *Laminiscus strelkowi*, отмеченный только у рыб родов *Parasalmo* и *Oncorhynchus* Suckley, 1861 s. str. (Мамаев и др., 1959 и др.), и два вида — *Paracanthobdella livanowi* и *Salmincola californiensis*, отмеченных, помимо названных рыб, еще и у тихоокеанских гольцов р. *Salvelinus* Richardson, 1836 (Willson, 1920 цит. по Hoffman, 1967; Kabata, 1969; Коновалов, 1971; Карманова, 1998 и др.). Все остальные паразиты (с установленной видовой принадлежностью), отмеченные у микижи Камчатки, имеют более широкий круг хозяев.

Для указанных трех видов паразитов микижа, скорее всего, играет неравнозначные

гостальные роли. Пиявка *P. livanowi* в большинстве случаев обнаружена у гольцов (Бурторина, 1980; Коновалов, 1971; Эпштейн, 1987 и др.). По-видимому, данный паразит приурочен именно к этой группе рыб и использует микижу (а это единственный вид из р. *Parasalmo*, у которого он отмечен) и рыб р. *Oncorhynchus s. str.* в качестве факультативного хозяина.

Гостальный статус микижи по отношению к *Laminiscus strelkowi* неясен. Данный паразит отмечен у микижи (равно как и у р. *Parasalmo*) впервые. Он встречен нами у одного экземпляра проходной микижи в количестве 57 экз. Однако в большинстве случаев получалось так, что мы обследовали уснувших рыб, которые около полусуток пролежали в проточной пресной воде. Шансы сохраниться у *L. strelkowi* на такой рыбе были минимальны.

Микижа является облигатным хозяином для *S. californiensis*. Такой вывод обосновывают данные Шедько (1999а), которая считает микижу основным хозяином этого рачка в бассейне р. Камчатка. Наши данные о зараженности микижи *S. californiensis* также свидетельствуют об облигатности хозяинно-паразитарной связи между рассматриваемыми видами. Так, интенсивность инвазии проходной микижи данным рачком может достигать значительных величин (до 271 экз. — р. Квачина).

По-видимому, микижа исполняет роль облигатного хозяина данного паразита вместе с лососем Кларка *P. clarkii* (Richardson, 1836) — еще одним видом р. *Parasalmo*, у которого этот рачок отмечен (Kabata, 1969 и др.). И уж точно микижа делит эту роль с рыбами р. *Oncorhynchus s. str.*, поскольку именно они являются хозяевами *S. californiensis* в гидроценозах, где рыбы р. *Parasalmo* отсутствуют. Судя по малому числу находок *S. californiensis* на тихоокеанских гольцах (Nishimura, Hoshina, 1977 цит. по Nagasawa, Urawa, 2002; Willson, 1920 цит. по Hoffman, 1967), рыбы р. *Salvelinus* не являются облигатным хозяином данного паразита. Более того, не исключено, что све-

дения о нахождении *S. californiensis* на этих рыбах ошибочны. В частности, Nagasawa, Urawa (2002) считают, что данные о паразитировании этого рачка на кундже (см. Nishimura, Hoshina, 1977, цит. по Nagasawa, Urawa, 2002) нуждаются в подтверждении.

Отмеченная картина гостального распределения *S. californiensis*, на наш взгляд, подтверждает точку зрения Медникова (2001), Осина (2004), Berg, Ferris (1984) и других авторов о близком родстве родов *Parasalmo* и *Oncorhynchus s. str.* Согласно воззрениям Медникова (2001), основанным на данных генетического анализа, роды *Parasalmo* и *Oncorhynchus s. str.* имеют общего предка, который выделился в роде *Salmo* L., 1758 после обособления видов *S. salar* L., 1758 и *S. trutta* L., 1758 (либо их предковых форм).

Сейчас трудно установить, с какими конкретно рыбами *S. californiensis* имеет конформную (по Ройтману, 1993) связь. С равной вероятностью можно предполагать, что данный вид является или конформным паразитом общего предка родов *Parasalmo* и *Oncorhynchus s. str.*, или таковым паразитом какого-либо из последних названных родов.

Работа выполнена при финансовой поддержке The Wild Salmon Center (USA) — Центра Дикого Лосося (США).

Благодарности

Автор искренне благодарит А.П. Золотуева, М.И. Самохвалова, М.А. Груздеву и В.А. Турышева за неоценимую помощь в сборе материала; К.В. Кузицина за помощь в сборе материала и ценные советы по ихтиологической составляющей данной работы; Д.С. Павлова, К.А. Савваитову и руководство The Wild Salmon Center, предоставивших возможность провести данное исследование, а также зарубежных коллег (А. Bell, R. Bray, K. Buchmann, J.-Y. Chai, D. Gibson, T. Scholz), приславших отписки своих работ.

Литература

Ахмеров А.Х. 1954. О паразитофауне рыб реки Камчатки // Труды проблемных и тематических совещаний ЗИН АН СССР. Вып.4. (VII Совещание по паразитологическим проблемам). С.89–98.

- Ахмеров А.Х. 1955. Паразитофауна рыб р. Камчатки // Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Т.43. С.99–137.
- Ахмеров А.Х. 1963. Два новых дальневосточных вида буцефалид (Trematoda, Vucephalidae) // Гельминты человека, животных и растений и борьба с ними. М.: Изд. АН СССР. С.126–129.
- Бауер О.Н., Шульман С.С. 1948. К вопросу экологической классификации паразитов рыб // Известия Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства. Т.27. С.239–243.
- Буторина Т.Е. 1980. Экологический анализ паразитофауны гольцов (*Salvelinus*) реки Камчатки // Популяционная биология и систематика лососевых. Владивосток. С.65–81.
- Буторина Т.Е. 1988. О роли миног в жизненном цикле нематод лососевых рыб на Камчатке // Биология моря. №4. С.66–67.
- Буторина Т.Е. 1990. О биологии скребней лососевых рыб озера Азабачье (Камчатка) // IX Всесоюзное совещание по паразитам и болезням рыб (Петрозаводск. Март 1991 г.). Тезисы докладов. Л.: ЗИН АН СССР. С.15–17.
- Буторина Т.Е. 1999. Класс Cestoda // Паразитические черви рыб дальневосточных морей и сопредельных акваторий Тихого океана. Владивосток: ТИПРО-центр. С.10–23.
- Буторина Т.Е., Куперман Б.И. 1981. Экологический анализ зараженности цестодами рыб пресных вод Камчатки // Биология и систематика гельминтов животных Дальнего востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.86–100.
- Быховская-Павловская И.Е., Кулакова А.П. 1987. Класс Трематоды - Trematoda // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т.3. Л.: Наука. С.77–193.
- Гаевская А.В. 1989. Ревизия трематод рода *Lecithophyllum* (Trematoda, Lecithasteridae) // Зоологический журнал. Т.68. С.130–133.
- Диденко Е.М. 1994. Рациональное использование минтая в связи с его зараженностью // Паразиты морских и проходных рыб бассейна Тихого океана (Известия ТИПРО. Т. 117). Владивосток. С.74–85.
- Дубинина М.Н. 1971. Ленточные черви рыб бассейна Амура // Паразитологический сборник. Т.25. Л.: Наука. С.77–119.
- Жуков Е.В. 1960. Эндопаразитические черви рыб Японского моря и Южно-Курильского мелководья // Материалы по паразитологии рыб Дальневосточных морей (Труды ЗИН АН СССР. Т. 28). М. - Л.: Изд. АН СССР. С.1–146.
- Карманова И.В. 1998. Паразиты тихоокеанских лососей в эпизоотической обстановке паразитозов в бассейне реки Паратунки (Камчатка). Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. П.–Камчатский. 23 с.
- Коваленко Л.М. 1987. Скребни рыб дальневосточных морей // Гельминты и вызываемые ими заболевания. Владивосток: Изд. ДВНЦ АН СССР. С.62–65.
- Коновалов С.М. 1971. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Л.: Наука. 229 с.
- Куперман Б.И. 1978. Особенности жизненного цикла и биологии цестод из Камчатских лососей // Биология моря. № 4. С.53–60.
- Лукьянцева Е.Н. 1976. О распространении и биологии *Apatemon annuligerum* (Nordmann, 1832) Odening, 1970 (Trematoda, Strigeidida) // Паразитология. Т.10. С.374–376.
- Ляйман Э.М. 1930. Паразитические черви рыб залива Петра Великого // Известия Тихоокеанской научно-промысловой станции. Т.3. Вып.3. С.1–120.
- Мамаев Ю.Л., Парухин А.М., Баева О.М., Ошмарин П.Г. 1959. Гельминтофауна дальневосточных лососевых в связи с вопросом о локальных стадах и путях миграций этих рыб. Владивосток. 73 с.
- Медников Б.М. 2001. Проблема родового статуса тихоокеанских лососей и форелей (геносистематический анализ по данным такоспринта ДНК) // Д.С. Павлов, К.А. Савваитова и др. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Научн. мир. С.86–92.
- Осинов А.Г. 2004. Лососевые рыбы (Salmonidae, Salmoniformes): происхождение, эволюция, филогения, систематика, охрана. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. М. МГУ. 48 с.
- Орловская О.М. 2003. Метацеркарии стригейдид (Trematoda: Strigeidida) в пресноводных гидроценозах Охотско-Колымского края // Паразиты рыб: Современные аспекты изучения. Конференция, посвященная памяти д.б.н., профессора Б. И. Купермана (п. Борок 18–22 августа 2003 г.). Борок. С.40–41.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. 1999. К проблеме формирования эпигенетических вариаций жизненной стратегии у вида Красной книги — камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Salmonidae, Salmoniformes) // Доклады Российской Академии наук. Т.367. С.709–713.
- Пугачев О.Н. 1984. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. Л.: Изд. ЗИН АН СССР. 156 с.
- Ройтман В.А. 1973. Гельминтофауна семги // К.А. Савваитова, В.А. Максимов и др. Камчатские благородные лососи (систематика, экология, перспективы использования как объекта фореливодства и акклиматизации). Воронеж: Изд. ВГУ. 47 с.
- Ройтман В.А. 1993. Гельминты лососевидных рыб и их коэволюция с хозяевами. Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук в форме научного доклада. М.: ВИГИС. 63 с.
- Савваитова К.А. 2001. Характеристика вида в Азии // Д. С. Павлов, К. А. Савваитова и др. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Научн. мир. С.32–34.
- Скрябин К.И., Гушанская Л.Х. 1962. Отряд Vucephalidida (Odening, 1960) Skryabin et Guschanskaja, 1962 // К.И. Скрябин (ред.). Трематоды животных и человека. М.: Изд. АН СССР. Т.20. С.167–559.
- Соколов С.Г. 2000. Паразиты рыб бассейна Верхней Волги (таксономическое и экологическое разнообразие, зоогеография). Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. М.: ИНПА РАН. 22 с.
- Соколов С.Г. 2004. Новый морфологический тип личинок нематод семейства Anisakidae (Ascaridida)

- // Паразитология. Т.38. С.566–569.
- Соколов С.Г., Кузицин К.В. 2004. Анализ зараженности пестряток камчатской микижи *Parasalmonykiss mykiss* (Osteichthyes, Salmoniformes: Salmonidae) паразитами в р. Сопочная (Западная Камчатка) // Успехи общей паразитологии (Труды Института паразитологии РАН. Т.44). М.: Наука. С.382–388.
- Соколов С.Г., Кузицин К.В., Груздева М. А. 2005. Предварительное исследование разнообразия паразитов проходной камчатской микижи *Parasalmonykiss mykiss* (Osteichthyes: Salmoniformes: Salmonidae) // Паразитология. Т. 39. С.38 – 49.
- Спасский А.А., Ройтман В.А., Шагаева В.Г. 1961. К гельминтофауне рыб бассейна р. Плотникова Камчатской области // Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР. Т.11. М.: Изд. АН СССР. С.270–285.
- Швецова Л.С., Поздняков С.Е. 1999. Класс Trematoda // Паразитические черви рыб Дальневосточных морей и сопредельных акваторий Тихого океана. Владивосток: Изд. ТИНРО-центр. С.23–50.
- Шедько М.Б. 1999. Новые данные о паразитофауне рыб реки Камчатки // Тезисы докладов Всероссийской научной конференции “История развития и современные проблемы гельминтологии в России” (26–28 окт. 1999 г., Москва). М. С.46
- Шедько М.Б. 1999а. Сведения о рачках рода *Salmincola* (Copepoda: Lernaeopodidae) — паразитах лососевых рыб Камчатки и Приморья // Тезисы докладов Всероссийской научной конференции “История развития и современные проблемы гельминтологии в России” (26–28 окт. 1999 г., Москва). М. С.45.
- Шедько М.Б. 2001. Трематоды отряда Strigeidida в биоценозах бассейна оз. Азабачье (Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Материалы II научной конференции 9–10 апреля 2001 г. П.-Камчатский. С.109–111.
- Шедько М.Б. 2004. Видовой состав паразитических копепод родов *Basanistes* и *Salmincola* (Lernaeopodidae) рыб на Дальнем востоке России // Основные достижения и перспективы развития паразитологии. Материалы международной конференции, посвященной 125-летию К.И. Скрябина и 60-летию Лаборатории гельминтологии АН СССР — Института паразитологии РАН (14–16 апреля 2004 г. Москва) М. С.364–367.
- Шеенко П.С., Поздняков С.Е. 1981. О систематике и номенклатуре некоторых нематод рода *Contraesum* sensu lato (Ascaridata: Anisakidae) Северо-Западной Пацифики // Биология и систематика гельминтов животных Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.82–85.
- Шигин А.А. 1986. Трематоды фауны СССР. Род *Diplostomum*. Метацеркарии. М.: Наука. 253 с.
- Шигин А.А. 1993. Трематоды фауны России и сопредельных регионов. Род *Diplostomum*. Мариты. М.: Наука. 208 с.
- Шигин А.А. 1996. Биологическое разнообразие и микротопическое распределение глазных гельминтов у пресноводных рыб // Вопросы популяционной биологии паразитов. М.: ИИПА РАН. С.131–149.
- Шигин А.А. 2002. Род *Diplostomum* Nordmann, 1832 // В.Е. Судариков, А.А. Шигин и др. Метацеркарии трематод — паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России (Метацеркарии трематод — паразиты гидробионтов России. Т.1.). М.: Наука. С.25–46.
- Штейн Г.А. 1967. Паразитические инфузории (Peritricha, Urceolariidae) некоторых рыб Камчатки // Acta Protozoologica. Vol.4. P.291–306.
- Эпштейн В.М. 1987. Класс Пиявки — Hirudinea // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т.3. Л.: Наука. С.340–372.
- Anantaraman S., Krishnaswamy S. 1958. Tetrathylliden larvae in the marine copepod, *Eucalanus pseudattenuatus* Swell, from the Madras Coast // Journal of the Zoological Society of India. Vol.10. P.1–3.
- Bell A., Sommerville C. 2002. Molecular evidence for the synonymy of two species of *Apatemon* Szidat, 1928, *A. gracilis* (Rudolphi, 1819) and *A. annuligerum* (von Nordmann, 1832) (Digenea: Strigeidae) parasitic as metacercariae in British fishes // Journal of Helminthology. Vol.76. P.193–198.
- Bell A., Sommerville C., Gibson D. 2002. Multivariate analyses of morphometrical features from *Apatemon gracilis* (Rudolphi, 1819) Szidat, 1928 and *A. annuligerum* (v.Nordman, 1832) (Digenea: Strigeidae) metacercariae // Systematic Parasitology. Vol.51. P.121–133.
- Berg W., Ferris S. 1984. Restriction endonuclease analysis of salmonid mitochondrial DNA // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. Vol.41. P.1041–1047.
- Buchmann K., Uldal A., Lyholt H. 1995. A checklist of metazoan parasites from rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Acta Veterinaria Scandinavica. Vol.36. P.299–318.
- Chai J.-Y., Chu Y., Sohn W.-M., Lee S.-H. 1986. Larval anisakids collected from the Yellow Corvina in Korea // Korean Journal of Parasitology. Vol.24. P.1–11.
- Deardorff T., Overstreet R. 1980. Review of *Hysterothylacium* and *Iheringascaris* (both previously = *Thynnascaris*) (Nematoda: Anisakidae) from the northern Gulf of Mexico // Proceedings of the Biological Society of Washington. Vol.93. P.1035–1079.
- Gibson D. 2002. Family Lecithasteridae Odhner, 1905 // D. Gibson, A. Jones, R. Bray (eds.). Keys to the Trematoda. Vol. 1. London: CAB International and The Natural History Museum. P.381–396.
- Gibson D., Bray R. 2003. *Lecithophyllum euzeti* n. sp. (Digenea: Lecithasteridae) from notacanthid fishes in the deep-waters of Porcupine Sea Bight, North-East Atlantic // Taxonomie, écologie et évolution des métabozoaires parasites. [Taxonomy, ecology and evolution of metazoan parasites.] (Livre hommage a Louis Euzet) T.1. Perpignan: Press Universitaire de Perpignan. P.347–358.
- Golvan Y. 1969. Systématique des acanthocéphales (Acanthocephala Rudolphi 1801). L'ordre des Palaecanthocephala Meyer, 1931. La super-famille des Echinorhynchoidea (Cobbold 1876) Golvan et Houin, 1963 // Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle. Nouvelle Serie. Serie A. Zoologie. T.57. P.1–373.
- Hoberg E. 1987. Recognition of larvae of the Tetrabothriidae (Eucestoda): implications for the origin of tapeworms in marine homeotherms // Canadian Journal of Zoology. Vol.65. P.997–1000.

- Hoffman G. 1967. Parasites of North American freshwater fishes. University of California Press, Berkeley and Los Angeles. 486 p.
- Hopkins S.H. 1954. The american species of trematode confused with *Bucephalus* (*Bucephalopsis*) *haimeanus* // Parasitology. Vol.44. P.353–370.
- Janiszewska J. 1949. Some fish nematodes from the Adriatic Sea // Zoologica Polonica. Vol.5. P.7–30.
- Kabata Z. 1969. Revision of the genus *Salmincola* Wilson, 1915 (Copepoda: Lerneopodidae) // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. Vol.26. P.2987–3041.
- Kozicka J. 1972. Metacercaria of *Apatemon annuligerum* (Nordmann, 1832) Odening, 1970 and metacercaria of *Apatemon* sp. (= *Tetracotyle* sp. Kozicka, 1958, from the brain of cyprinid fry), their morphology and occurrence in the Mazurian lakes // Acta Parasitologica Polonica. Vol.20. P.509–515.
- Lauris M., McCauley J. 1964. A new acanthocephalan from the Pacific saury // Journal of Parasitology. Vol.50. P.569–571.
- MacCrimmon H. 1971. World distribution of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. Vol.28. P.663–704.
- Margolis L. 1958. A new species of *Lecithophyllum* from North Pacific fishes with a consideration of the taxonomy of the genera *Lecithophyllum*, *Aponurus*, and *Brachadera* (Trematoda: Hemiuridae) // Canadian Journal of Zoology. Vol.36. P.893–904.
- Margolis L., Arthur J. 1979. Synopsis of the parasites of fishes of Canada // Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada. Bull.199. P.1–269.
- Matthews R.A. 1973. The life-cycle of *Bucephalus haimeanus* Lacaze-Duthiers, 1854 from *Cardium edule* L. // Parasitology. Vol.67. P.341–350.
- Moravec F. 1994. Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe. Academia Praha. 474 p.
- Moravec F., Nagasawa K. 1986. New records of amphipods as intermediate hosts for salmonid nematode parasites in Japan // Folia Parasitologica Vol.33. P.45–49.
- Nagasawa K., Urawa S. 2002. Infection of *Salmincola californiensis* (Copepoda: Lernaepodidae) on juvenile masu salmon (*Oncorhynchus masou*) from a Stream in Hokkaido // Bulletin of the National Salmon Resources Center. No.5. P.7–12.
- Nagaty H. 1937. Trematodes of fishes from the Red Sea. Part 1. Studies on the family Bucephalidae Poche, 1907. Cairo: Egyptian University (Faculty of Medicine, publication No. 12.). 172 p.
- Nordmann A. 1832. Mikrographische Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere. H.1. Berlin. 118 S.
- Odening K. 1970. *Distomum annuligerum* Nordmann, 1832 — die Metazerkarie einer *Apatemon*-Art // Biologische Rundschau. Bd.8. S.189–190.
- Scholz T., Euzet L., Moravec F. 1998. Taxonomic status of *Pelichnibothrium speciosum* Monticelli, 1889 (Cestoda: Tetraphyllidea), a mysterious parasite of *Alepisaurus ferox* Lowe (Teleostei: Alepisauridae) and *Prionace glauca* (L.) (Euselachii: Carcharinidae) // Systematic Parasitology. Vol.41. P.1–8.
- Scott J. 1969. Morphology and morphometric variation in *Lecithophyllum botryophorum* (Trematoda: Hemiuridae) in *Argentina silus* // Canadian Journal of Zoology. Vol.47. P.213–216.
- Shostak A., Dick T., Szalai A., Bernier L. 1986. Morphological variability in *Echinorhynchus gadi*, *E. leidyi*, and *E. salmonis* (Acanthocephala: Echinorhynchidae) from fishes in northern Canadian waters // Canadian Journal of Zoology. Vol.64. P.985–995.
- Shigin A.A., Pronina S.V., Pronin N.M., Selgeby J.H., Baldanova D.R. 2000. Eye parasites of sculpins (Cottidae) of Lake Superior, Wisconsin waters, USA // Проблемы общей и региональной паразитологии. Улан-Удэ: Изд. Бурят. гос. сельхоз. акад. С.84–96.
- Yamaguti S. 1934. Studies on the helminth fauna of Japan. Part 4. Cestodes of fishes // Japanese Journal of Zoology. Vol.6. No.1. P.1–112.
- Yamaguti S. 1971. Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates. Tokyo: Keigaku publ. Vol.I. 1074 p.