Известия ТИНРО

2019 **Том 197**

УДК 597.552.511–169:576.895.132

В.В. Поспехов, К.В. Кусенко*
Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,
685000, г. Магадан, ул. Портовая, 18

НЕМАТОДЫ РОДА PHILONEMA (PHILONEMIDAE) ОТ НЕРКИ И КУНДЖИ ОЗЕРА КИСИ (БАССЕЙН Р. ОЛА, ОХОТСКОЕ МОРЕ)

Впервые приводятся морфологические данные по филонемам из кунджи *Salvelinus leucomaenis* и нерки *Oncorhynchus nerka* северного побережья Охотского моря. У нерки обнаружены взрослые особи *Philonema oncorhynchi* Kuitunen-Ekbaum, 1933 и личинки третьей стадии *Philonema* sp. II, у кунджи — взрослые нематоды, обозначенные как *Philonema* sp. I. С помощью электронной микроскопии установлено, что по числу половых сосочков, их распределению, а также по строению кутикулярных выростов на каудальном конце самца *Philonema* sp. I значительно отличается от *Ph. oncorhynchi*. Приводится описание личинок первой стадии развития *Philonema* sp. I и личинок третьей стадии, выявленных у молоди нерки. Полученные сведения помогут в решении вопроса о видовой принадлежности нематод, инвазирующих гольцов (Salvelinus) северо-востока России, которых большинство исследователей идентифицируют как *Ph. oncorhynchi*.

Ключевые слова: Philonema, морфология, кунджа, нерка, озеро Киси, северное побережье Охотского моря.

DOI: 10.26428/1606-9919-2019-197-194-207.

Pospekhov V.V., Kusenko K.V. Nematodes of genus Philonema (Philonemidae) from sockeye salmon and whitespotted char from Lake Kisi (Ola River basin, Okhotsk Sea) // Izv. TINRO. — 2019. — Vol. 197. — P. 194–207.

Morphology of phylonems infesting whitespotted char *Salvelinus leucomaenis* and sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* in Lake Kisi at the northern coast of the Okhotsk Sea is described for the first time. Sockeye was infected with adults of *Philonema oncorhynchi* Kuitunen-Ekbaum, 1933 and larvae of other nematode species (*Philonema* sp. II), and char — with adult dracunculoid nematode designated as *Philonema* sp. I. This *Philonema* sp. I differs considerably from *Ph. oncorhynchi* by number of reproductive papillae, their distribution, and structure of cuticular appendices on the caudal end of males. Larvae of *Philonema* sp. I (1st stage) and *Philonema* sp. II (3rd stage) are described, as well. These new data allow to reconsider the species belonging of nematodes infesting chars (Salvelinus) in North-East of Russia, which are identified now mostly as *Ph. oncorhynchi*.

Key words: Philonema, morphology, whitespotted char, sockeye salmon, Lake Kisi, northern coast of the Okhotsk Sea.

Введение

Нематоды рода Philonema представлены паразитами полости тела лососеобразных рыб. Всего описано 9 видов филонем, однако общепризнаны только три — *Philonema*

* *Поспехов Виталий Виллимович, научный сотрудник, e-mail: vitalijpospehov@gmail.com; Кусенко Ксения Вадимовна, младший научный сотрудник, e-mail: kusenko.kseniya@yandex.ru.*

Pospekhov Vitaly V., researcher, e-mail: vitalijpospehov@gmail.com; Kusenko Ksenia V., junior researcher, e-mail: kusenko.kseniya@yandex.ru.

oncorhynchi Kuitunen-Ekbaum, 1933, *Ph. agubernaculum* Simon et Simon, 1936, *Ph. sibirica* (Bauer, 1946) [Ивашкин и др., 1971; Margolis and Arthur, 1979; Moravec, Nagasawa, 1999; Пугачев, 2004; и др.]. Как правило, идентификация этих видов основана на систематической принадлежности хозяев. Считается, что вид *Ph. agubernaculum* приурочен к американским жилым формам родов Salvelinus и Parasalmo, *Ph. oncorhynchi* — азиатским и североамериканским проходным *Oncorhynchus* spp., а также евразийским *Salvelinus* spp., *Ph. sibiricum* — главным образом к сиговым рыбам Евразии [Ахмеров, 1955; Спасский, Ракова, 1958; Румянцев, 1965; Пугачев, 2004; и др.]. Ряд исследователей находят различия между *Ph. agubernaculum* и *Ph. oncorhynchi* на основании особенностей их жизненных циклов и данных, полученных с помощью генетических методов [Bashirullah, 1966; Adamson et al., 1992; Després et al., 1995]. С.Г. Соколов с соавторами [2017], исследуя филогенетические связи нематод рода Philonema, обнаружили, что генетические различия филонем из *Oncorhynchus nerka* (жилая форма — Камчатка, проходная — Магаданская область) выражены слабо. Молекулярные данные, которые были получены авторами от филонем из *Salvelinus albus* (Камчатка) и *S. leucomaenis* (Магаданская область), напротив, свидетельствовали о видовом уровне различий как между этими нематодами, так и с филонемами из *O. nerka*.

Большинством исследователей детальное морфологическое описание видов филонем с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) не проводилось. По мнению Моравеца и Нагасавы [Moravec, Nagasawa, 1999], без применения СЭМ, особенно при изучении морфологии каудальной части самцов, установление валидности трех видов филонем *Ph. oncorhynchi*, *Ph. agubernaculum* и *Ph. sibiricum* затруднительно.

Исходя из систематической принадлежности хозяев к роду Oncorhynchus и полученных морфологических данных, обнаруженных у проходной формы *O. nerka*, нематод мы отнесли к виду *Ph. oncorhynchi*. Филонем кунджи, видовая принадлежность которых неизвестна, мы обозначили как *Philonema* sp. I.

Исследования Депре с соавторами [Després et al., 1995] показывают, что в озерных ихтиоценозах, где циркулируют несколько видов филонем, у молоди нерки возникают смешанные инвазии. Следовательно, молодь нерки оз. Киси может быть заражена одновременно личинками *Ph. oncorhynchi* и *Philonema* sp. I. В связи с этим личинки третьей стадии развития, инвазирующие данную молодь, были обозначены нами как *Philonema* sp. II.

В настоящем исследовании впервые приводятся результаты морфологического изучения филонем рыб одного из водоемов северного побережья Охотского моря, выполненного с помощью СЭМ. Эти сведения помогут в решении вопроса о видовой принадлежности нематод, инвазирующих гольцов (Salvelinus) северо-востока России, которых большинство исследователей идентифицируют как *Ph. oncorhynchi* [Ахмеров, 1955; Мамаев и др., 1959; Коновалов, 1971; Буторина и др., 1980; Атрашкевич и др., 1991; Атрашкевич, Орловская, 1993; Пугачев, 2004; Бусарова и др., 2016; и др.].

Материалы и методы

Исследования на оз. Киси (59°58′40″ с.ш. 152°36′03″ в.д.) проводились в период 02–11.07.2016 г. (рис. 1). В озере обитает 7 видов рыб: проходная форма нерки *O. nerka*, жилые формы кунджи *S. leucomaenis* и мальмы *S. malma*, хариус восточносибирского подвида *Thymallus arcticus pallasi*, девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*, пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus* и обыкновенный гольян *Phoxinus phoxinus* [Черешнев и др., 2002]. Е.В. Хаменкова [2011] указывает на наличие в озере еще жилой формы нерки, однако в наших уловах она не попадалась. Филонемами были инвазированы кунджа и нерка (производители, молодь) (табл. 1).

Отлов рыб осуществлялся ставными сетями, сачком и удебными орудиями лова. Паразитологические исследования проводились по известным общепринятым методикам [Быховская-Павловская, 1985]. Нематод фиксировали в 70 %-ном этаноле. Для работы на световом микроскопе они просветлялись в глицерине, часть зрелых червей и личинок предварительно подкрашивалась полихромной синью. Замеры и рисунки

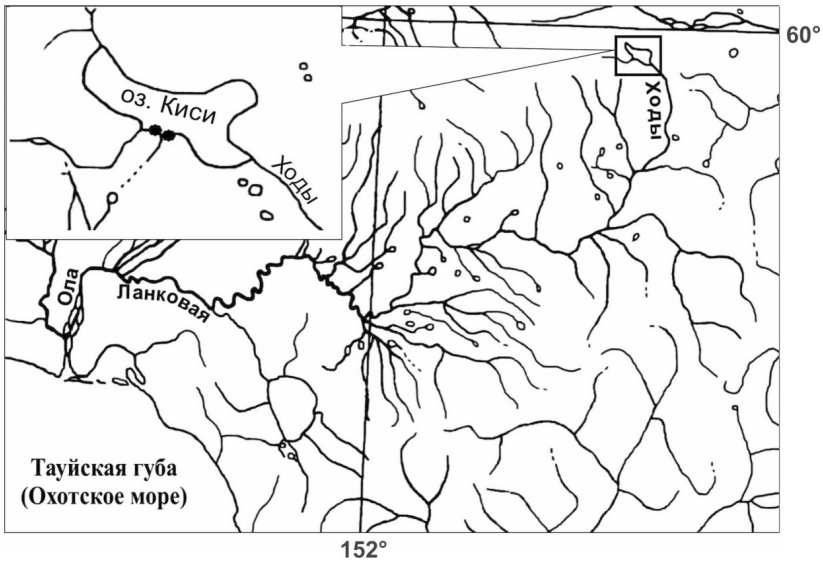

Рис. 1. Карта-схема района паразитологических исследований (на врезке точками отмечены места сбора оригинального материала)

Fig. 1. Scheme of the studied area (sampling sites are shown by dots)

Таблица 1

Рыбы оз. Киси, инвазированные филонемами

Table 1

Fish from Lake Kisi infested by philonemes

Вид	n, экз.	AS*, см	Q, кг	Показатели зараженности		
				ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.
O. nerka, ad.	3	49,5–50,0	0,98–1,29	3 экз.	2–16	–
O. nerka, juv. 1+	18	7,0–10,7	0,004–0,011	94,4	5–89	18,6
S. leucomaenis	31	29,5–63,0	29,5–63,0	54,8	1–39	6,2

* AS (размер по Смитту).

Примечание. ЭИ — экстенсивность инвазии; ИИ — интенсивность инвазии; ИО — индекс обилия.

филонем были сделаны с помощью микроскопа Микмед-2 и рисовального аппарата РА-7У 4.2. Материал обработан с помощью программы MS Excel. В тексте все размеры, если не указаны иные величины, даны в миллиметрах. Полученные фотографии обрабатывали с использованием пакета программ Corel DRAW Graphics Suite 12.

Для СЭМ образцы обезвоживали через серию спиртов и ацетона, а также используя метод критической точки. Затем на них наносился сверхтонкий слой золота. Исследование подготовленных образцов проводилось на сканирующем электронном микроскопе JSM-6510LV при ускоряющем напряжении 30 KV. Строение каудальной части самца *Philonema* sp. I изучалось с помощью светового микроскопа и СЭМ.

Результаты и их обсуждение

Нематоды *Ph. oncorhynchi*, обнаруженные у нерки, были живые, локализовались в полости тела. Спайки внутренних органов вследствие инвазии филонемами были незначительные. Ряд исследователей указывают на отсутствие их у крупных и зрелых рыб, пришедших на нерест, и напротив, интенсивный процесс образования висцеральных спаек наблюдался у незрелых лососей [Platzer and Adams, 1967; Margolis, 1982; Nagasava, 1985].

Выборка кунджи оз. Киси, вскрытая в тот же период, что и нерка, состояла из незрелых, пропускающих и готовящихся к нересту рыб. Большая их часть оказалась инвазирована нематодами *Philonema* sp. I. Филонемы как локализовались в полости тела (в просвете между брюшной стенкой и внутренними органами), так и перепле-

тались с элементами желудочно-кишечного тракта, в сердечной сумке (1–5 экз.) и в ретробульбарном пространстве (1 экз.). Часть обнаруженных нематод состояла из живых экземпляров, находящихся в свободном состоянии и капсулах (0,5–1,0 см), другая — из червей, частично или полностью мацерированных, которые были как инкапсулированными, так и вросшими в различные внутренние органы.

Живые *Philonema* sp. I выявлены у 54,8 % кунджи, но у всех исследованных рыб наблюдались признаки присутствия филонем (воспаленные внутренние органы хозяина, мацерированные остатки филонем). Вскрытия показали сильную воспалительную реакцию организма рыбы на инвазию *Philonema* sp. I. Все висцеральные органы были плотно связаны и уплотнены между собой спайками, с трудом подвергались разделению руками. Снаружи они были окружены толстым слоем соединительной ткани, местами приросшей к брюшной стенке тела. Полость некоторых самок кунджи была заполнена невыметанной прошлогодней икрой. Подобную картину у гольцов, зараженных филонемами, наблюдали и другие исследователи [Meyer, 1960; Moles, 2003; Шульман и др., 2016].

Моравецом и Нагасавой [Moravec, Nagasawa, 1999] *Ph. oncorhynchi* уже хорошо переописана по образцам от тихоокеанских лососей из северной части Тихого океана, Камчатки и Японии, поэтому мы не даем рисунки и описание *Ph. oncorhynchi* от нерки оз. Киси, а указываем только результаты промеров этих нематод (табл. 2).

***Philonema* sp. I**

Нематоды *Philonema* sp. I, обнаруженные у кунджи, были светло-бежевого цвета с плотной, гладкой кутикулой. Головной конец округлый с простым ртом. Головные сосочки еле заметные, расположены в два круга. Наружный круг образован 4 парами сосочков, внутренний — 4 одиночными. Латеральные амфиды не просматриваются. Пищевод состоит из короткой и узкой мышечной части и длинной и значительно более толстой, оптически темной железистой части. Непосредственно от места перехода мышечной в железистую часть пищевода последняя резко утолщается (рис. 2).

Самцы. Тело длиной 13,07–30,10, шириной 0,183–0,432. Общая длина пищевода 1,53–2,14; мышечной части пищевода — 0,491–0,715, ее ширина в передней части 0,051–0,065, в средней — 0,030–0,046; длина железистой части пищевода — 1,01–1,57, ее ширина 0,141–0,310 (рис. 2, D; табл. 2). Расстояние от переднего конца тела до нервного кольца 0,267–0,330. Экскреторная пора не просматривается. В хвостовой, спирально свернутой, части тела находятся две равные, изогнутые, склеротизированные, с заостренными концами спикулы длиной 0,280–0,364, рулек отсутствует. Анус расположен на расстоянии 0,260–0,343 от вершины хвоста (рис. 2, F). Хвост конический с заостренной вершиной, вентрально изогнут. Имеются 9 пар сидячих субвентральных преанальных и одна пара аданальных половых сосочков. На передней губе клоаки локализуются два крупных (около 3,0 мкм) кутикулярных выроста пирамидальной формы (рис. 3). Между ними находится примерно такого же размера одиночный медиальный сосочек с раздвоенной вершиной. В стороны от крупных кутикулярных выростов, вдоль края губы, располагаются 8–10 аналогичных выростов, но гораздо меньшего размера (рис. 3, C). Постанальные половые сосочки представлены 9 парами сосочков и одиночным сосочком, расположенным ближе к хвостовой части. Третья пара (считая от клоаки) образована двойными, более погруженными в кутикулу сосочками (см. рис. 2, G, 4). В области преанальных и постанальных сосочков вентральная и боковая поверхности нематоды покрыты небольшими, расположенными на некотором расстоянии друг от друга гребневидными кутикулярными выростами (ширина — 0,2–0,8, высота — 0,12–0,40), ориентированными вдоль тела (рис. 4, B). На дорсальной стороне нематоды видна поперечная исчерченность кутикулы (рис. 4, A).

Самки. Тело длиной 44,0–106,0, шириной — 0,60–1,49. Общая длина пищевода 1,59–2,75; мышечной части пищевода — 0,49–0,79, ее ширина в передней части 0,09–1,12, в средней — 0,06–0,12; длина железистой части пищевода — 0,98–2,05, ее ширина 0,21–0,37 (см. рис. 2, A, табл. 2). Расстояние от переднего конца тела до нервного кольца 0,25–0,36. Экскреторная пора не просматривается. У большинства самок анус и вульва атрофированы. У некоторых удалось замерить расстояние от переднего

Таблица 2

Размерные характеристики нематод *Ph. oncorhynchi* и *Philonema* sp. I оз. Киси, мм

Table 2

Size parameters of nematodes *Philonema oncorhynchi* and *Philonema* sp. I from Lake Kisi, mm

Показатель	*Ph. oncorhynchi*		*Philonema* sp. I		
	♂♂ n = 6	♀♀ n = 15	♂♂ n = 8	♀♀ larva I* n = 26	♀♀ embryo n = 20
Длина тела	28,20 ± 0,94 (21,94–31,70)**	130,1 ± 6,5 (78,0–164,0)	19,70 ± 1,83 (13,07–30,10)	75,42 ± 2,69 (52,0–106,0)	72,2 ± 3,6 (44,0–100,0)
Ширина тела	0,430 ± 0,008 (0,41–0,46)	1,11 ± 0,05 (0,52–1,36)	0,33 ± 0,03 (0,183–0,432)	1,02 ± 0,03 (0,631–1,387)	0,99 ± 0,05 (0,60–1,49)
Длина пищевода	2,41 ± 0,10 (2,04–2,68)	2,52 ± 0,07 (2,10–3,05)	1,82 ± 0,08 (1,53–2,14)	2,17 ± 0,04 (1,66–2,75)	1,94 ± 0,05 (1,59–2,44)
Длина мышечной части пищевода	0,72 ± 0,04 (0,55–0,83)	0,700 ± 0,028 (0,55–0,87)	0,58 ± 0,03 (0,491–0,715)	0,69 ± 0,01 (0,613–0,763)	0,661 ± 0,018 (0,489–0,792)
Ширина мышечной части пищевода					
средняя часть	0,047 ± 0,004 (0,037–0,059)	0,076 ± 0,002 (0,060–0,086)	0,038 ± 0,002 (0,030–0,046)	0,098 ± 0,002 (0,085–0,120)	0,082 ± 0,003 (0,061–0,100)
передняя часть	0,062 ± 0,003 (0,054–0,074)	0,093 ± 0,002 (0,07–0,11)	0,057 ± 0,002 (0,051–0,065)	0,152 ± 0,044 (0,089–1,120)	0,099 ± 0,003 (0,086–0,130)
Длина железистой части пищевода	1,69 ± 0,07 (1,49–1,86)	1,820 ± 0,043 (1,49–2,19)	1,240 ± 0,065 (1,01–1,57)	1,480 ± 0,041 (0,98–2,05)	1,280 ± 0,043 (1,0–1,76)
Ширина железистой части пищевода	0,224 ± 0,015 (0,181–0,275)	0,195 ± 0,009 (0,14–0,24)	0,227 ± 0,021 (0,141–0,310)	0,287 ± 0,009 (0,22–0,37)	0,250 ± 0,007 (0,21–0,30)
Расстояние от переднего конца тела до нервного кольца	0,321 ± 0,009 (0,30–0,35)	0,316 ± 0,007 (0,27–0,35)	0,298 ± 0,008 (0,267–0,330)	0,324 ± 0,005 (0,270–0,359)	0,316 ± 0,006 (0,241–0,361)
Длина хвоста	0,444 ± 0,007 (0,432–0,471)	–	0,306 ± 0,009 (0,260–0,343)	–	–
Длина спикул	0,366 ± 0,005 (0,353–0,390)	–	0,328 ± 0,011 (0,280–0,364)	–	–
Размеры эмбрионов		n = 190			n = 189
I	–	0,030 x 0,035	–	–	0,026 x 0,032
II	–	0,039 x 0,048	–	–	0,036 x 0,041
III	–	0,046 x 0,063	–	–	0,045 x 0,058
IV	–	–	–	–	0,049 x 0,091
V	–	–	–	–	0,044 x 0,152
Отношение длины тела к длине пищевода	11,78 ± 0,49 (10,1–13,3)	51,89 ± 2,69 (32,5–62,4)	10,860 ± 0,961 (7,9–16,7)	35,09 ± 1,18 (24,9–47,3)	37,61 ± 2,03 (21,6–59,2)

* Размеры larva I представлены в отдельной таблице.

** Перед скобкой даны средние значения (Xср.), в скобках — Xmin–Xmax.

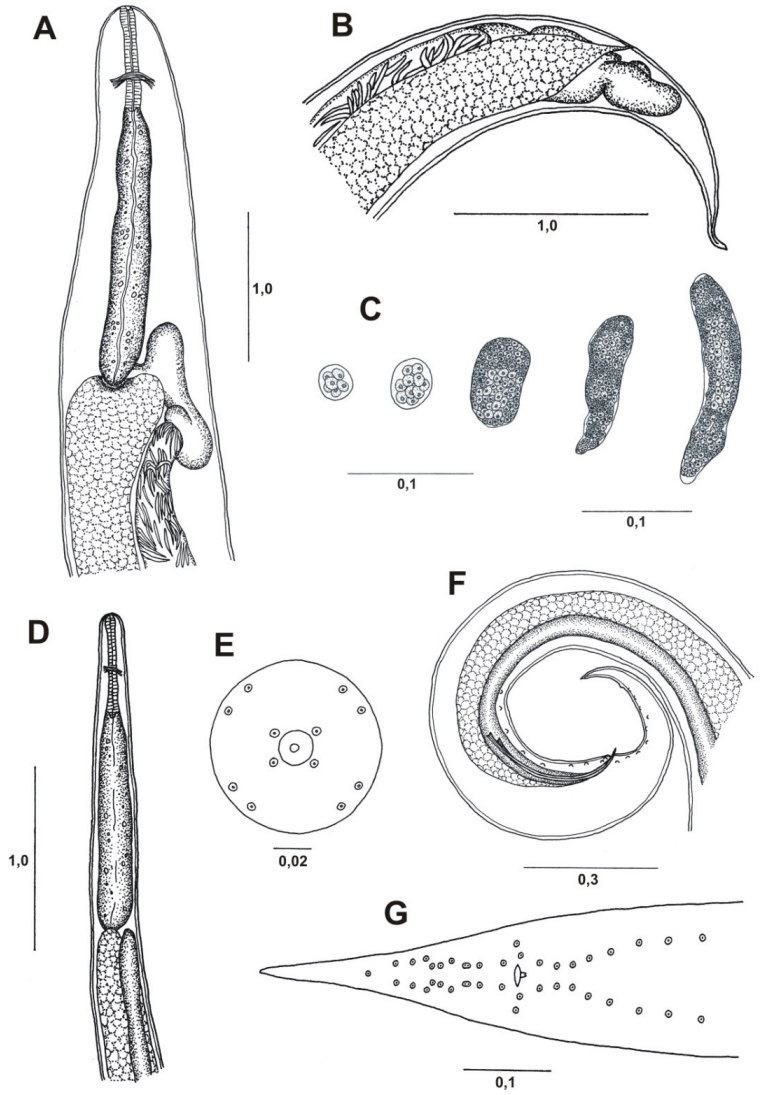

Рис. 2. *Philonema* sp. I: **A** — передний конец самки с личинками в матке; **B** — задний конец самки; **C** — эмбрионы на разных стадиях развития; **D** — передний конец самца; **E** — головной конец самца апикально; **F** — задний конец самца; **G** — каудальный конец самца, вентральный вид, схема распределения половых сосочков. Масштаб в миллиметрах

Fig. 2. *Philonema* sp. I: **A** — female, frontal end with larvae in uterus; **B** — female, posterior end; **C** — embryos at different stages of development; **D** — male, frontal end; **E** — male head end, apical view; **F** — male, back end; **G** — male caudal end, ventral view with genital papillae. Scale in millimeters

конца тела до вульвы — 16,2–26,0. Самки были на разной стадии зрелости, содержали как эмбрионы, так и личинок первой стадии развития. Размеры самок с эмбрионами и личинками даны в табл. 2, эмбрионы представлены 5 размерными группами (рис. 2). Половые органы парные. Матка занимает большую часть тела. В передней части нематоды яичник или матка, как правило, расположены ниже пищевода или доходят до его основания. В некоторых случаях заходят на ¼ длины пищевода.

Помимо половозрелых нематод были обнаружены также две молодые самки. Их размеры: длина тела 17,7 и 17,9, ширина — 0,229 и 0,237. Общая длина пищевода 1,49 и 1,44. Длина его мышечной части — 0,50 и 0,55, железистой — 0,99 и 0,89, их ширина 0,15 и 0,16. Расстояние от переднего конца тела до нервного кольца 0,31–0,35. Расстояние от переднего конца тела до вульвы 6,5–7,1. Анус расположен на расстоянии 0,387–0,424 от вершины хвоста. Матка слабо развита, не содержит яиц.

Личинки первой стадии развития. Форма и размеры личинок варьируют в широких пределах. Тело длиной 0,308–0,728, шириной 0,023–0,033 (рис. 5, табл. 3). Наибольшая ширина тела регистрируется в области перехода пищевода в кишечник. Головной конец закругленный, у некоторых личинок на нем видны головные сосочки. Имеется кутикулярный выступ в виде треугольного зубца, расположенного дорсально. Общая длина пищевода 0,083–0,175. Четкого разделения на мышечную и железистую части нет. Однако часть пищевода, берущая начало от головного конца, образована бо-

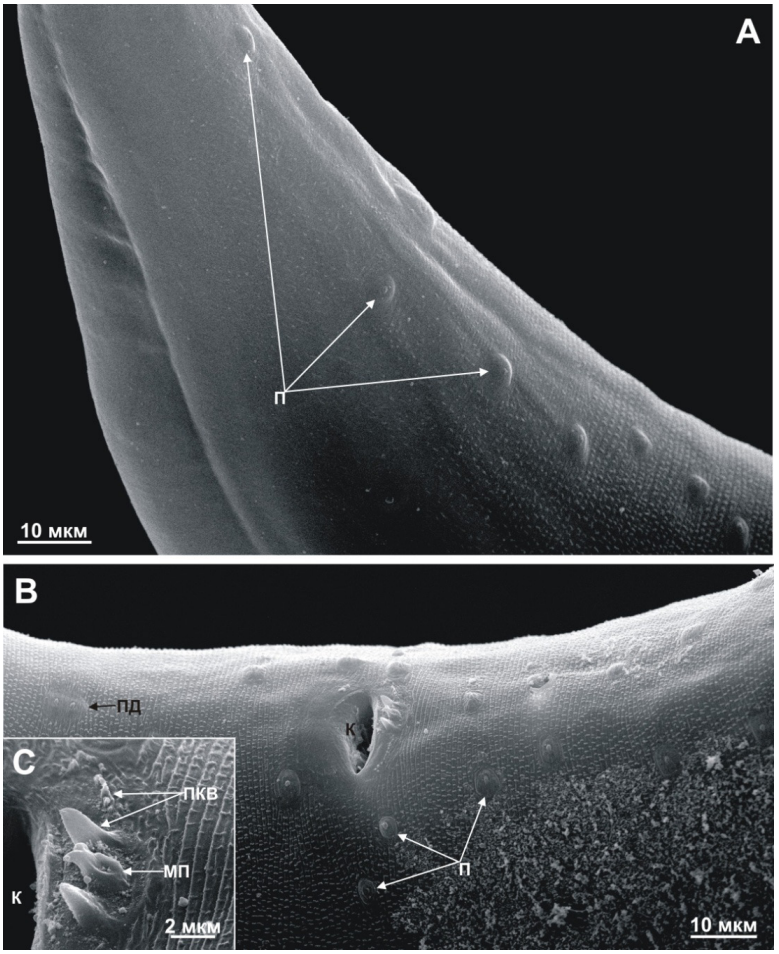

Рис. 3. Каудальный конец самца *Philonema* sp. I: **A** — постанальные папиллы (*п*); **B** — средняя часть каудального конца с клоакой (*к*) в центре, одинарными (*п*) и двойными (*пд*) папиллами; **C** — пирамидальные кутикулярные выросты (*пкв*) с медиальной папиллой (*мп*)

Fig. 3. Caudal end of male *Philonema* sp. I: **A** — postanal papillae (*п*); **B** — middle part of caudal end with cloaca (*к*) in the center, single (*п*) and double (*пд*) papillae; **C** — pyramidal cuticular outgrowths (*пкв*) with medial papilla (*мп*)

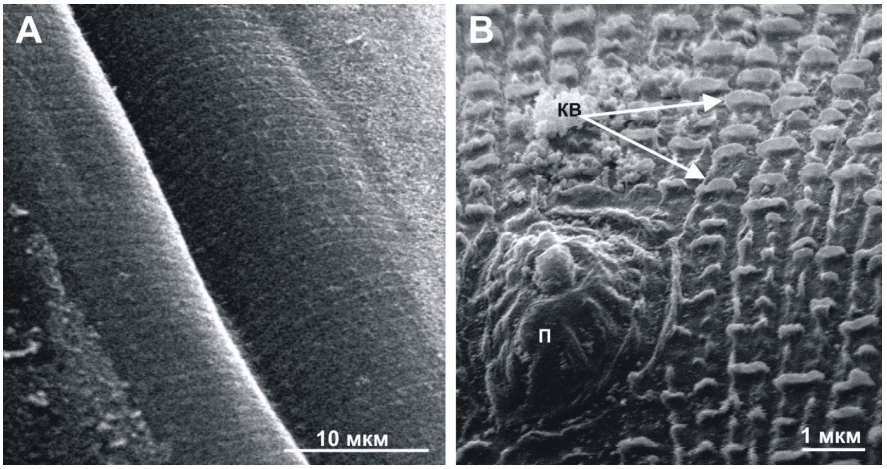

Рис. 4. Самец *Philonema* sp. I: **A** — исчерченность дорсальной стороны каудального конца; **B** — кутикулярные выросты (*кв*) на вентральной стороне каудального конца

Fig. 4. Male *Philonema* sp. I: **A** — striation of the dorsal side of caudal end; **B** — cuticular outgrowths (*кв*) on the ventral side of caudal end

лее мелкими клетками и почти на всем протяжении имеет примерно равную толщину. Постепенно расширяясь, она переходит в другую часть, образованную более крупными клетками и имеющую большую толщину. Условно эти части мы обозначили как соответственно переднюю и заднюю.

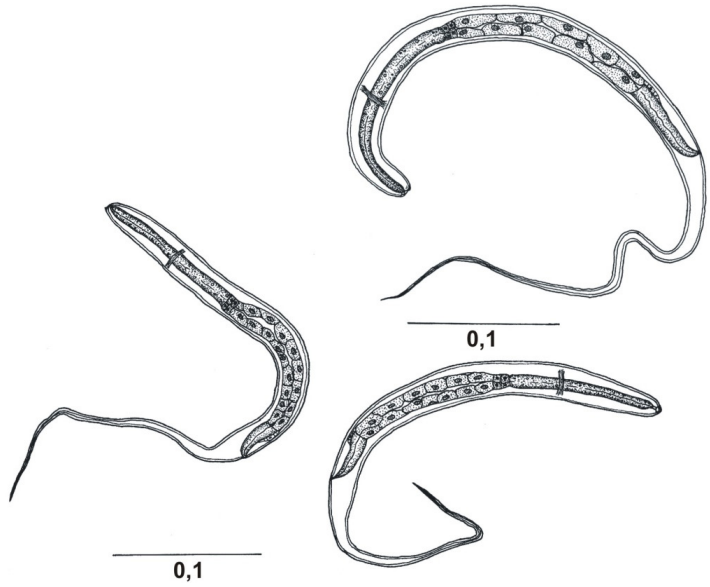

Рис. 5. *Philonema* sp. I. Личинки первой стадии развития. Масштаб в миллиметрах

Fig. 5. *Philonema* sp. I larvae on 1st stage of development. Scale in millimeters

Таблица 3

Размерные характеристики личинок первой стадии (n = 98) нематод *Philonema* sp. I

Table 3

Size parameters of *Philonema* sp. I larvae on 1st stage of development (n = 98)

Показатель	Среднее	Min	Max
Длина тела	0,518 ± 0,010	0,308	0,728
Ширина тела	0,0280 ± 0,0003	0,023	0,033
Длина пищевода	0,130 ± 0,002	0,083	0,175
Длина передней части пищевода	0,054 ± 0,001	0,037	0,073
Длина задней части пищевода	0,076 ± 0,002	0,046	0,113
Расстояние от переднего конца тела до нервного кольца	0,066 ± 0,001	0,048	0,087
Длина кишечника	0,123 ± 0,003	0,080	0,173
Место соединения пищевода и кишечника	0,0110 ± 0,0005	0,008	0,017
Длина ректума	0,049 ± 0,002	0,031	0,084
Расстояние от ануса до вершины хвоста	0,280 ± 0,007	0,186	0,373
Отношение длины тела к длине пищевода	4,410 ± 0,089	2,700	6,160

Длина передней части пищевода 0,037–0,073, задней — 0,046–0,113. Расстояние от переднего конца тела до нервного кольца 0,048–0,087. Экскреторную пору и железу рассмотреть не удалось. В месте соединения пищевода и кишечника имеется переход, образованный 4 клетками. Кишечник длиной 0,080–0,173, с толстыми стенками, состоящими из 10–16 клеток. Длина ректума — 0,031–0,084. Половой зачаток расположен вентрально в районе перехода кишечника в ректум и состоит из 3–5 клеток. Анус четко выражен. Расстояние от ануса до вершины хвоста 0,186–0,373. Хвост конусовидно-нитевидный. В некоторых самках хвост личинок сильно скручен, поэтому большинство их сцеплены друг с другом. Зафиксированные личинки изогнуты на дорсальную сторону.

***Philonema* sp. II**

Личинки третьей стадии развития. Живые, очень подвижные личинки были обнаружены в стенке плавательного пузыря молоди нерки. Тело нитевидное с конической головой, у некоторых заметны амфиды. Длина личинок 1,04–1,20, ширина 0,019–0,023 (рис. 6, табл. 4). Расстояние от переднего конца тела до нервного кольца 0,098–0,132. Длина пищевода — 0,671–0,818, мышечной части — 0,193–0,290, железистой части — 0,42–0,56. Пищеводно-кишечный клапан имеется. Длина кишечника — 0,169–0,288.

Расстояние от ануса до вершины хвоста 0,098–0,126. Кончик хвоста имеет вид шипа (рис. 6, D).

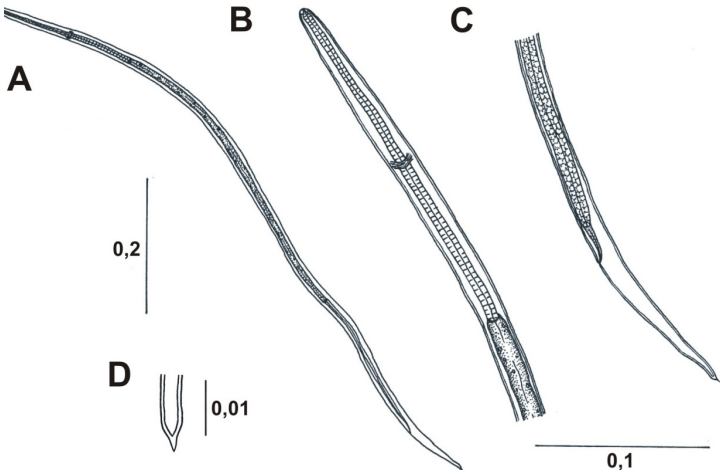

Рис. 6. *Philonema* sp. II. Личинки третьей стадии развития: **A** — общий вид; **B** — передний конец; **C** — задний конец; **D** — кончик хвоста личинки. Масштаб в миллиметрах

Fig. 6. *Philonema* sp. II larvae on 3rd stage of development: **A** — general view; **B** — frontal end; **C** — posterior end; **D** — tip of the tail. Scale in millimeters

Таблица 4

Размерные характеристики личинок третьей стадии (n = 20) нематод *Philonema* sp. II

Table 4

Size parameters of *Philonema* sp. II larvae on 3rd stage of development (n = 20)

Показатель	Среднее	Min	Max
Длина тела	1,104 ± 0,010	1,040	1,200
Ширина тела	0,0200 ± 0,0002	0,019	0,023
Длина пищевода	0,741 ± 0,009	0,671	0,818
Длина мышечной части пищевода	0,248 ± 0,007	0,193	0,290
Длина железистой части пищевода	0,491 ± 0,008	0,420	0,557
Расстояние от переднего конца тела до нервного кольца	0,116 ± 0,002	0,098	0,132
Длина кишечника	0,216 ± 0,006	0,169	0,288
Расстояние от ануса до вершины хвоста	0,115 ± 0,002	0,098	0,126
Отношение длины тела к длине пищевода	1,490 ± 0,019	1,300	1,700

Все экземпляры нерки, вскрытой нами в начале июля, были 4-й стадии зрелости, а самки *Ph. oncorhynchi*, обнаруженные у них, содержали эмбрионы на ранних стадиях развития. В процессе дозревания тихоокеанских лососей уровень гормонов у них изменяется, что, в свою очередь, стимулирует созревание самок филонем, у которых к моменту нереста хозяев появляются зрелые личинки первой стадии [Bashirullah, 1966; Platzer and Adams, 1967; Bashirullah, Adams, 1983].

У части выборки кунджи оз. Киси, вскрытой в тот же период, что и нерка, обнаружены молодые самки нематод *Philonema* sp. I и самки, содержащие как эмбрионы на разных стадиях развития (размеры самок 44–100), так и зрелых личинок (52–106). Вероятно, это связано с тем, что на протяжении всей жизни кунджи ее инвазия филонемами постоянно подпитывается новыми поступлениями нематод за счет промежуточных (различные циклопиды) и, возможно, паратенических хозяев. Ими могут быть девятииглая колюшка, молодь нерки и гольцов [Bangham, Adams, 1954; Meyer, 1960; Спасский и др., 1961; Vik, 1964; Braicovich et al., 2015]. Нерка же заражается филонемами только в пресноводный период на стадии молоди. К сожалению, в оз. Киси нам не удалось обнаружить циклопид, а в питании рыб обнаружены только остракоды, другие какие-либо ракообразные отсутствовали. Аналогичные результаты получила Е.В. Хаменкова [2011] при изучении трофических связей рыб этого озера.

Основные различия между *Ph. oncorhynchi* и *Philonema* sp. I заключаются в строении и распределении постанальных половых сосочков и кутикулярных выростов хвостовой части у самцов. У *Philonema* sp. I присутствуют 8 пар одинарных, 1 пара сдвоенных постанальных сосочков, а также непарный медианный сосочек, лежащий в конце постанального ряда. У *Ph. oncorhynchi* Моравец и Нагасава [Moravec, Nagasawa, 1999] описывают только 9 пар одиночных постанальных сосочков. Общим для этих

нематод является наличие на передней губе клоаки двух крупных кутикулярных выростов пирамидальной формы, однако у *Philonema* sp. I по бокам от них, вдоль края губы, располагаются 8–10 аналогичных выростов меньшего размера. Вентральная сторона каудальной части самцов *Ph. oncorhynchi* в зоне половых сосочков покрыта плотно посаженными пальцевидными кутикулярными выростами [Moravec, Nagasawa, 1999]. У *Philonema* sp. I они имеют гребневидную форму и расположены на некотором расстоянии друг от друга. Кроме этого, длина хвоста (0,432–0,471) и спикул (0,353–0,390) самцов *Ph. oncorhynchi* превышает таковую у *Philonema* sp. I (соответственно 0,260–0,343 и 0,280–0,364) (см. табл. 2).

Привлекают внимание различия в ширине железистой части пищевода *Ph. oncorhynchi* и *Philonema* sp. I, особенно проявляющиеся у самок — соответственно 0,14–0,24 и 0,21–0,37 (табл. 2). Отмечено, что в передней части зрелых *Ph. oncorhynchi* яичник или матка, как правило, доходят до середины пищевода или основания его мышечной части, иногда заходят на ¼ ее длины. У *Philonema* sp. I яичник или матка расположены ниже пищевода или доходят до его основания, в редких случаях заходят на ¼ длины железистой части пищевода.

Фудзитой [Fujita, 1939] из кунджи была описана нематода *Ph. salvelini*. Учитывая систематическую принадлежность хозяина нематоды и ширину железистой части пищевода самца *Ph. salvelini* 0,24 при длине тела 13,27, она близка к *Philonema* sp. I оз. Киси. В то же время количество пре- и постанальных папилл указывает на сходство с *Ph. oncorhynchi*. Многие паразитологи рассматривают *Ph. salvelini*, как и другие виды филонем, описанные Фудзитой [Fujita, 1939, 1940], в качестве синонимов *Ph. oncorhynchi* [Ахмеров, 1955; Румянцев, 1965; Ивашкин и др., 1971; Moravec, Nagasawa, 1999].

Моравец и Нагасава [Moravec, Nagasawa, 1999] отмечают, что имеющиеся данные по морфологии *Ph. agubernaculum* и *Ph. sibiricum* не позволяют провести сравнение их с *Ph. oncorhynchi*. По этой же причине мы не можем надлежащим образом сравнить *Philonema* sp. I со взрослыми *Ph. agubernaculum* и *Ph. sibiricum*.

При сравнении строения личинок первой стадии развития *Philonema* sp. I с таковым *Ph. oncorhynchi* и *Ph. agubernaculum* [Platzer and Adams, 1967; Ko and Adams, 1969; Moravec, Nagasawa, 1999] существенных различий мы не обнаружили. Ранее Ко и Адамс [Ko and Adams, 1969], изучая личиночное развитие *Ph. oncorhynchi* и *Ph. agubernaculum*, основное внимание уделили лярвогенезу первой, поясняя это тем, что личинки первых трех стадий *Ph. agubernaculum* не отличаются от таких же личинок *Ph. oncorhynchi*.

В работе Е.А. Коренченко [1993] приводятся подробные сведения о морфологии личинок первой стадии развития *Ph. sibiricum*. Анализ параметров личинок *Ph. sibiricum* и аналогичных личинок *Philonema* sp. I показал, что последние по своим средним размерным показателям значительно больше.

Личинки третьей стадии развития *Philonema* sp. II отличаются от аналогичных личинок *Ph. oncorhynchi* и *Ph. agubernaculum* несколько большими размерами [Platzer and Adams, 1967; Ko and Adams, 1969]. Кроме того, кончик хвоста личинок *Philonema* sp. II имеет вид шипа, и у некоторых на голове видны амфиды, тогда как у таких же личинок *Ph. oncorhynchi* и *Ph. agubernaculum* хвост заканчивается пальцевидным выростом, а амфиды не отмечены [Ko and Adams, 1969]. У личинок третьей стадии развития *Ph. sibiricum* кончик хвоста раздвоен, а на голове заметны амфиды. Их размеры значительно меньше, чем у личинок *Philonema* sp. II, — соответственно длина 0,790 (0,597–0,880) и 1,104 (1,040–1,200), ширина 0,014 (0,011–0,019) и 0,020 (0,019–0,023) [Коренченко, 1993].

Заключение

Наши исследования показали значительные различия в строении *Philonema* sp. I и *Ph. oncorhynchi*. Наиболее сильно они выражены в строении каудальной части самцов. Сравнение морфологических признаков личинок первой стадии развития *Philonema* sp. I с таковыми трех видов рода показало большое сходство этих личинок. У личинок

третьей стадии развития *Philonema* sp. II, напротив, обнаружились некоторые отличия от аналогичных личинок *Ph. oncorhynchi*, *Ph. agubernaculum* и *Ph. sibiricum* в размере и строении кончика хвоста.

Попытки обнаружить промежуточных хозяев филонем оз. Киси не дали результатов, что указывает на необходимость изучения циклов развития этих нематод, в особенности *Philonema* sp. I, и роли в них паратенических хозяев.

Сильнейшая ответная реакция организма кунджи на инвазию *Philonema* sp. I свидетельствует о наличии у них более сложного характера паразито-хозяинных отношений, в отличие от отношений *Ph. oncorhynchi* и нерки.

Полученные сведения о филонемах кунджи оз. Киси позволяют сделать вывод о важности дальнейшего изучения нематод рода Philonema, инвазирующих гольцов северо-востока России, как с помощью СЭМ, так и генетическими методами.

Благодарности

Выражаем признательность к.б.н. С.Г. Соколову (ИПЭЭ РАН, Москва) и Г.В Быкову (ИБВВ РАН, Борок) за ценные консультации и помощь в обработке материала.

Финансирование работы

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 15-04-01418.

Соблюдение этических стандартов

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что данный обзор литературы не содержит собственных экспериментальных данных, полученных с использованием животных или с участием людей. Библиографические ссылки на все использованные в обзоре данные других авторов оформлены в соответствии с ГОСТом.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Информация о вкладе авторов

К.В. Кусенко проводила исследование образцов с использованием электронно-микроскопических методов, а также редактировала статью.

Список литературы

Атрашкевич Г.М., Орловская О.М. Паразитические черви рыб озера Эльгыгытгын (Анадырское плоскогорье) // Природа впадины озера Эльгыгытгын (Проблемы изучения и охраны). — Магадан : СВКНИИ ДВО РАН, 1993. — С. 128–148.

Атрашкевич Г.М., Орловская О.М., Регель К.В. Гельминтофауна озерных гольцов рода Salvelinus (Salmonidae) бассейна реки Амгуэма (Чукотский полуостров) // Биология гольцов Дальнего Востока. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1991. — С. 133–164.

Ахмеров А.Х. Паразитофауна рыб р. Камчатки // Изв. ТИНРО. — 1955. — Т. 43. — С. 99–137.

Бусарова О.Ю., Кнудсен Р., Маркевич Г.Н. Паразитофауна гольцов (Salvelinus) озера Кроноцкое, Камчатка // Паразитология. — 2016. — Т. 50, № 6. — С. 409–425.

Буторина Т.Е., Пугачев О.Н., Хохлов П.П. Некоторые вопросы экологии и зоогеографии гольцов рода Salvelinus тихоокеанского бассейна // Популяционная биология и систематика лососевых. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1980. — С. 82–95.

Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб: руководство по изучению. — Л. : Наука, 1985. — 123 с.

Ивашкин В.М., Соболев А.А., Хромова Л.А. Камалланаты животных и человека и вызываемые ими заболевания. — М. : Наука, 1971. — 388 с. (Основы нематодологии; Т. 22.)

Коновалов С.М. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) : моногр. — Л. : Наука, 1971. — 229 с.

Коренченко Е.А. Первые сведения о биологии *Philonema sibirica* (Nematoda: Philometridae) — полостного паразита сиговых рыб // Паразитология. — 1993. — Т. 27, № 5. — С. 385–390.

Мамаев Ю.Л., Парухин А.М., Баева О.М., Ошмарин П.Г. Гельминтофауна дальневосточных лососей в связи с вопросом о локальных стадах и путях миграций этих рыб : моногр. — Владивосток : Примиздат, 1959. — 74 с.

Пугачев О.Н. Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи : Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии : Тр. ЗИН РАН. — 2004. — Т. 304. — 250 с.

Румянцев Е.А. Нахождение *Philonema sibirica* (Bauer, 1946) (Nematoda, Dracunculidae) у ряпушки озер Карелии // Зоол. журн. — 1965. — Т. 44, № 7. — С. 1082–1083.

Соколов С.Г., Малышева С.В., Поспехов В.В. Филогенетические связи нематод рода *Philonema* (Dracunculoidea, Philonematidae) от лососевых рыб Дальнего Востока России // Лососевые рыбы: биология, охрана и воспроизводство : мат-лы Междунар. конф. — Петрозаводск, 2017. — С. 130–131.

Спасский А.А., Ракова В.М. К фауне нематод рыб Тихого океана // Работа экспедиций гельминтологической лаборатории АН СССР (1945–1957 гг.) : сб. статей под ред. акад. К.И. Скрябина. — М. : ГЕЛАН, 1958. — С. 121–140.

Спасский А.А., Ройтман В.А., Шагаева В.Г. К гельминтофауне рыб бассейна р. Плотникова Камчатской области // Тр. ГЕЛАН. — 1961. — Т. 11. — С. 270–285.

Хаменкова Е.В. Трофические взаимоотношения рыб оз. Киси бассейна реки Ола (Магаданская область) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2011. — Вып. 5. — С. 563–570.

Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2002. — 496 с.

Шульман Б.С., Щуров И.Г., Широков В.А. Некоторые особенности биологии и паразитофауны арктического гольца (*Salvelinus alpinus* Linnaeus) оз. Мушталампи (Северная Карелия) // Паразитология. — 2016. — Т. 50, № 4. — С. 325–330.

Adamson M.L., Clease D.F., Margolis L. Differentiation of *Philonema* spp. (Nematoda; Philometridae) in British Columbia salmonid fishes using DNA restriction fragment length differences // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1992. — Vol. 49, № 8. — P. 1650–1656. DOL: 10.1139/f92-184.

Bangham R.V., Adams J.R. A survey of the parasites of freshwater fishes from the mainland of British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. — 1954. — Vol. 11, № 6. — P. 673–708. DOI: 10.1139/f54-043.

Bashirullah A.K.M. The development and maturation of Philonema species (Nematoda: Philometridae) in salmonid hosts with different life histories : Ph.D. thesis. — Vancouver : Univ. of British Columbia, 1966. — 116 p.

Bashirullah A.K.M., Adams J.R. Philomena oncorhynchi: Effect of hormones on maturation in anadromous sockeye *Oncorhynchus nerka* // Int. J. Parasitol. — 1983. — Vol. 13, Iss. 3. — P. 261–265. DOI: 10.1016/0020-7519(83)90037-1.

Braicovich P.E., Kuhn J.A., Amundsen P.-A., Marcogliese D.J. Three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*, as a possible paratenic host for salmonid nematodes in a subarctic lake // Parasitol. Res. — 2015. — Vol. 115, Iss. 3. — P. 1335–1338. DOI: 10.1007/s00436-015-4854-8.

Després L., Adamson M.L., McDonald T.E. Development of a diagnostic molecular marker for *Philonema* spp. (Nematoda; Dracunculoidea) infecting salmonids in British Columbia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1995. — Vol. 52, Suppl. 1. — P. 129–133. DOI: 10.1139/f95-518.

Fujita T. Further notes on nematodes of salmonoid fishes in Japan // Japan. J. Zool. — 1940. — Vol. 8, № 4. — P. 377–394.

Fujita T. On the nematoda-parasites of the pacific salmon // J. Fac. Agric., Hokkaido. Imp. Univ. — 1939. — Vol. 42, № 3. — P. 239–266.

Ko R.C. and Adams J.R. The development of *Philonema oncorhynchi* (Nematoda: Philometridae) in *Cyclops bicuspidatus* in relation to temperature // Can J. Zool. — 1969. — Vol. 47, № 3. — P. 307–312. DOI: 10.1139/z69-062.

Margolis L. Parasitology of Pacific salmon — an overview // Aspects of parasitology : A Festschrift dedicated to the fiftieth anniversary of the Institute of Parasitology of McGill University. — Montreal : McGill. Univ., 1982. — P. 135–226.

Margolis L. and Arthur J.R. Synopsis of the Parasites of Fishes of Canada : Bull. Fish. Res. Board Can. — 1979. — № 199. — 269 p.

Meyer M.C. Notes on *Philonema agubernaculum* and other related dracunculid nematode infecting salmonids // Libro Homenaje al Dr. Eduardo Caballero Jubileo 1930–1960. — 1960. — P. 487–492.

Moles A. Effect of parasitism by *Philonema agubernaculum* (Nematoda: Philometridae) on the ability of Dolly Varden to capture prey in fresh and salt water // Alaska Fish. Res. Bull. — 2003. — Vol. 10, № 2. — P. 119–123.

Moravec F., Nagasawa K. New data on the morphology of *Philonema oncorhynchi* Kuitunen-Ekbaum, 1933 (Nematoda: Dracunculoidea) from the abdominal cavity of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) // Systematic Parasitology. — 1999. — Vol. 43, Iss. 1. — P. 67–74.

Nagasawa K. Prevalence of visceral adhesions in sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in the central North Pacific Ocean // Fish Pathology. — 1985. — Vol. 20. — P. 313–321.

Platzer E.G. and Adams J.R. The life history of a drancunculoid, *Philonema oncorhynchi*, in *Oncorhynchus nerka* // Can. J. Zool. — 1967. — Vol. 45, № 1. — P. 31–43. DOI: 10.1139/z67-004.

Vik R. Notes on the life history of *Philonema agubernaculum* Simon et Simon, 1936 (Nematoda) // Can. J. Zool. — 1964. — Vol. 42, № 3. — P. 511–512. DOI: 10.1139/z64-043.

References

Atrashkevich, G.M. and Orlovskaya, O.M., Parasitic worms of fish from Lake Elgygytgyn (Anadyr Plateau), in *Priroda vpadiny ozera El'gygytgyn (Problemy izucheniya i okhrany)* (The Nature of the Depression of Lake Elgygytgyn (Problems of Study and Conservation)), Magadan: Sev.-Vost. Kompleksny Nauchno-Issled. Inst., Dal'nevost. Otd., Ross. Akad. Nauk, 1993, pp. 128–148.

Atrashkevich, G.M., Orlovskaya, O.M., and Regel', K.V., Helminthofauna of lacustrine char of the genus *Salvelinus* (Salmonidae) from the Amguema River basin (Chukchi Peninsula), in *Biologiya gol'tsov Dal'nego Vostoka* (Biology of Char of the Far East), Vladivostok: Dal'nevost. Otd. Akad. Nauk SSSR, 1991, pp. 133–164.

Akhmerov, A.Kh., Parasitic fauna of fishes from the Kamchatka River, *Izv. Tikhookean. Nauchno–Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1955, vol. 43, pp. 99–137.

Busarova, O.Yu., Knudsen, R., and Markevich, G.N., Parasites fauna of the Lake Kronotskoe charrs (*Salvelinus*), Kamchatka, *Parazitologiya*, 2016, vol. 50, no. 6, pp. 409–425.

Butorina, T.E., Pugachev, O.N., and Khokhlov, P.P., Some issues of ecology and zoogeography of char of the genus *Salvelinus* in the Pacific basin, in *Populyatsionnaya biologiya i sistematika lososevykh* (Population Biology and Taxonomy of Salmon), Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr Akad. Nauk SSSR, 1980, pp. 82–95.

Bykhovskaya-Pavlovskaya, I.E., *Parazity ryb: rukovodstvo po izucheniyu* **(**Fish Parasites: A Study Guide), Leningrad: Nauka, 1985.

Ivashkin, V.M., Sobolev, A.A., and Khromova, L.A., *Kamallanaty zhivotnykh i cheloveka i vyzyvaemye imi zabolevaniya* (Camallanates of Animals and Humans and Diseases Caused by Them), Moscow: Nauka, 1971 [*Osnovy nematodologii* (Basics of Nematology), vol. 22].

Konovalov, S.M., *Differentsiatsiya lokal'nykh stad nerki Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Differentiation of Local Sockeye Salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) Stocks), Leningrad: Nauka, 1971.

Korenchenko, E.A., The first data on the biology of *Philonema sibirica* (Nematoda : Philometridae) — a parasite from body cavity of whitefishes, *Parazitologiya*, 1993, vol. 27, no. 5, pp. 385–390.

Mamaev, Yu.L., Parukhin, A.M., Baeva, O.M., and Oshmarin, P.G., *Gel'mintofauna dal'nevostochnykh lososei v svyazi s voprosom o lokal'nykh stadakh i putyakh migratsii etikh ryb* (Helminthofauna of Far Eastern Salmon in Connection with the Issue of Local Stocks and Migration Routes of These Fish), Vladivostok: Primizdat, 1959.

Pugachev, O.N., Nematoda, acanthocephala, hirudinea, mollusca, crustacea, acari : Checklist of the freshwater fish parasites of the Northern Asia, *Tr. Zool. Inst. Ross. Akad. Nauk*, 2004, vol. 304.

Rumyantsev, E.A., A finding of *Philonema sibirica* (Bauer, 1946) (Nematoda, Dracunculidae) in vendace from Karelia lakes, *Zool. Zh.*, 1965, vol. 44, no. 7, pp. 1082–1083.

Sokolov, S.G., Malysheva, S.V., and Pospekhov, V.V., The phylogenetic relationships within *Philonema* genus (Dracunculoidea, Philonematidae) from salmon fishes of the Far East of Russia, in *Mater. Mezhdunar. konf. "Lososevye ryby: biologiya, okhrana i vosproizvodstvo"* (Proc. Int. Conf. "Salmonids: Biology, Conservation, and Restoration"), Petrozavodsk, 2017, pp. 130–131.

Spassky, A.A. and Rakova, V.M., To the nematode fauna of fishes from the Pacific Ocean, in *Rabota ekspeditsii gel'mintologicheskoi laboratorii AN SSSR (1945–1957 gg.), Sb. statei* (The work of the Expeditions of the Helminthological Laboratory, Academy of Sciences of the USSR (1945–1957), Collection of Papers), Acad. Skryabin K.I., Ed., Moscow: GELAN, 1958, pp. 121–140.

Spassky, A.A., Roitman, V.A., and Shagaeva, V.G., To the helminthofauna of fishes from the Plotnikov River basin, Kamchatka Oblast, *Tr. Gel'mintologicheskoi Lab. Akad. Nauk*, 1961, vol. 11, pp. 270–285.

Khamenkova, E.V., Trophical relations of fishes of Kisi Lake of Ola River basin (Magadan Region), in *Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova* (Vladimir Yakovlevich Levanidov's Biennial Memorial Meetings), Vladivostok: Dal'nauka, 2011, vol. 5, pp. 563–570.

Chereshnev, I.A., Volobuev, V.V., Shestakov, A.V., and Frolov, S.V., *Lososevidnye ryby Severo-Vostoka Rossii* (Salmonids in the North-East of Russia), Vladivostok: Dal'nauka, 2002.

Shulman, B.S., Shurov, I.L., and Shirokov, V.A., Some features of the biology and parasite fauna of the arctic char (*Salvelinus alpinus* L.) in the Lake Mushtalampi (Northern Karelia), *Parazitologiya*, 2016, vol. 50, no. 4, pp. 325–330.

Adamson, M.L., Clease, D.F., and Margolis, L., Differentiation of *Philonema* spp. (Nematoda: Philometridae) in British Columbia salmonid fishes using DNA restriction fragment length differences, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1992, vol. 49, no. 8, pp. 1650–1656. doi 10.1139/f92-184

Bangham, R.V. and Adams, J.R., A survey of the parasites of freshwater fishes from the mainland of British Columbia, *J. Fish. Res. Board Can.*, 1954, vol. 11, no. 6, pp. 673–708. doi 10.1139/f54-043

Bashirullah, A.K.M., The development and maturation of *Philonema* species (Nematoda: Philometridae) in salmonid hosts with different life histories, *Ph.D. Thesis*, Vancouver: Univ. of British Columbia, 1966.

Bashirullah, A.K.M. and Adams, J.R., *Philomena oncorhynchi*: Effect of hormones on maturation in anadromous sockeye *Oncorhynchus nerka*, *Int. J. Parasitol.*, 1983, vol. 13, no. 3, pp. 261–265. doi 10.1016/0020-7519(83)90037-1

Braicovich, P.E., Kuhn, J.A., Amundsen, P.-A., and Marcogliese, D.J., Three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*, as a possible paratenic host for salmonid nematodes in a subarctic lake, *Parasitol. Res.*, 2015, vol. 115, no. 3, pp. 1335–1338. doi 10.1007/s00436-015-4854-8

Després, L., Adamson, M.L., and McDonald, T.E., Development of a diagnostic molecular marker for *Philonema* spp. (Nematoda; Dracunculoidea) infecting salmonids in British Columbia, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.,* 1995, vol. 52, suppl. 1, pp. 129–133. doi 10.1139/f95-518

Fujita, T., Further notes on nematodes of salmonoid fishes in Japan, *Jpn. J. Zool.*, 1940, vol. 8, no. 4, pp. 377–394.

Fujita, T., On the nematoda-parasites of the pacific salmon, *J. Fac. Agric., Hokkaido Imp. Univ.*, 1939, vol. 42, no. 3, pp. 239–266.

Ko, R.C. and Adams, J.R., The development of *Philonema oncorhynchi* (Nematoda: Philometridae) in *Cyclops bicuspidatus* in relation to temperature, *Can J. Zool.*, 1969, vol. 47, no. 3, pp. 307–312. doi 10.1139/z69-062

Margolis, L., Parasitology of Pacific salmon — an overview, in *Aspects of Parasitology: A Festschrift Dedicated to the Fiftieth Anniversary of the Institute of Parasitology of McGill University*, Montreal: McGill Univ., 1982, pp. 135–226.

Margolis, L. and Arthur, J.R., Synopsis of the parasites of fishes of Canada, *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 1979, no. 199.

Meyer, M.C., Notes on *Philonema agubernaculum* and other related dracunculid nematode infecting salmonids, *Libro Homenaje al Dr. Eduardo Caballero Jubileo 1930–1960*, 1960, pp. 487–492.

Moles, A., Effect of parasitism by *Philonema agubernaculum* (Nematoda: Philometridae) on the ability of Dolly Varden to capture prey in fresh and salt water, *Alaska Fish. Res. Bull.*, 2003, vol. 10, no. 2, pp. 119–123.

Moravec, F. and Nagasawa, K., New data on the morphology of *Philonema oncorhynchi* Kuitunen-Ekbaum, 1933 (Nematoda: Dracunculoidea) from the abdominal cavity of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.), *Syst. Parasitol.*, 1999, vol. 43, vol. 1, pp. 67–74.

Nagasawa, K., Prevalence of visceral adhesions in sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in the central North Pacific Ocean, *Fish Pathol.*, 1985, vol. 20, pp. 313–321.

Platzer, E.G. and Adams, J.R., The life history of a drancunculoid, *Philonema oncorhynchi*, in *Oncorhynchus nerka*, *Can. J. Zool.*, 1967, vol. 45, no. 1, pp. 31–43. doi 10.1139/z67-004

Vik, R., Notes on the life history of *Philonema agubernaculum* Simon et Simon, 1936 (Nematoda), *Can. J. Zool.*, 1964, vol. 42, no. 3, pp. 511–512. doi 10.1139/z64-043

Поступила в редакцию 1.03.2019 г.

После доработки 19.03.2019 г.

Принята к публикации 15.05.2019 г.