

УДК 597.552.5–169(265.53)

В.В. Поспехов, Г.И. Атрашкевич, О.М. Орловская*Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,
685000, г. Магадан, ул. Портовая, 18**ПАРАЗИТЫ ХАРИУСОВ (THYMALLIDAE: THYMALLUS)
СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ МАТЕРИКОВОГО ПОБЕРЕЖЬЯ
ОХОТСКОГО МОРЯ**

Впервые приведены обобщенные сведения о паразитах двух подвигов сибирского хариуса (восточносибирского *Thymallus arcticus pallasi* и камчатского *Th. a. mertensi*) в крупнейших лососевых реках северной части материкового побережья Охотского моря — Тауй, Яма и Гижига. Всего отмечено 39 видов паразитов: 38 видов гельминтов, относящихся к 26 родам, 19 семействам, 5 классам и 3 типам — Plathelminthes, Nematelminthes, Acanthocephales, а также 1 вид паразитических копепод класса Crustacea, типа Arthropoda. Наиболее разнообразны трематоды — 19 видов, 8 родов, 6 семейств. В сопоставимой мере по числу видов между собой представлены цестоды (6 видов, 6 родов, 5 семейств), нематоды (8 видов, 8 родов, 5 семейств) и скребни (5 видов, 4 рода, 3 семейства, 2 класса). По экологическим группам паразиты хариусов распределены следующим образом: 29 пресноводных видов (4 цестоды, 16 трематод, 5 нематод, 3 скребня и 1 копепода) и 10 — морских (соответственно 2, 3, 3, 2 вида гельминтов). Наиболее высокое биоразнообразие паразитов отмечено у *Th. a. mertensi* бассейна р. Тауй (32 вида). Камчатский хариус (*Th. a. mertensi*) в р. Гижига и восточносибирский (*Th. a. pallasi*) — в р. Яма по количеству видов паразитов сопоставимы (соответственно 20 и 24). Отмечено 22 вида гельминтов медико-ветеринарного значения и/или портящих товарный вид рыбной продукции.

Ключевые слова: гельминты, ракообразные, хариус, лососевые реки, северное побережье Охотского моря.

DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-965-977.

Pospekhov V.V., Atrashkevich G.I., Orlovskaya O.M. Parasites of graylings (Thymallidae: Thymallus) from the northern continental coast of the Okhotsk Sea // Izv. TINRO. — 2020. — Vol. 200, Iss. 4. — P. 965–977.

For the first time, generalized data on parasites of two subspecies of arctic grayling (*Thymallus arcticus pallasi* and *Th. a. mertensi*) from the largest salmon rivers of the northern coast of the Okhotsk Sea, as the Taui, Yama and Gizhiga, are presented. In total, 39 species of parasites are found including 38 helminth species belonging to 26 genera, 19 families, 5 classes and 3 types (Plathelminthes, Nematelminthes, and Acanthocephales), and 1 parasitic copepod (Crustacea;

* Поспехов Виталий Виллимович, научный сотрудник, e-mail: vitalijpospekhov@gmail.com; Атрашкевич Геннадий Иванович, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, e-mail: gatr@ibpn.ru; Орловская Ольга Михайловна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: gatr@ibpn.ru.

Pospekhov Vitaly V., senior researcher; Institute of Biological Problems of the North FEB RAS, 18, Portovaya Str., Magadan, 685000, Russia, e-mail: vitalijpospekhov@gmail.com; Atrashkevich Gennady I., Ph.D., head of laboratory, Institute of Biological Problems of the North FEB RAS, 18, Portovaya Str., Magadan, 685000, Russia, e-mail: gatr@ibpn.ru; Orlovskaya Olga M., Ph.D., senior researcher, Institute of Biological Problems of the North FEB RAS, 18, Portovaya Str., Magadan, 685000, Russia, e-mail: gatr@ibpn.ru.

Arthropoda). Among the flatworms, trematodes have the highest species diversity — 19 species belonged to 8 genera of 6 families, and cestodes are presented by 6 species (6 genera of 5 families). Nematodes are presented by 8 species (8 genera of 5 families), and acanthocephalans — by 5 species (4 genera, 3 families, 2 classes). The graylings parasites are distributed with 2 ecological groups: the freshwater parasites including 29 species (4 cestodes, 16 trematodes, 5 nematodes, 3 acanthocephalans, and 1 copepod) and the marine parasites including 10 species (2 cestodes, 3 trematodes, 3 nematodes, and 2 acanthocephalans). *Th. a. mertensi* from the Taui River basin is distinguished by the highest diversity of parasites (32 species), their high diversity is observed for the same species from the Gizhiga (20 species), and for *Th. a. pallasi* from the Yama (24 species), as well. More than a half of helminths (22 species) are noted by medical and veterinary importance and/or are able to spoil organoleptic properties of the seafood.

Key words: helminth, copepod, grayling, salmon river, northern coast of the Okhotsk Sea.

Введение

В реках и озерах северо-востока Азии обитают три подвида сибирского хариуса (*Thymallus arcticus* (Pallas, 1776)), из которых два — восточносибирский (*Th. a. pallasi* Vallenciennes, 1848) и камчатский (*Th. a. mertensi* Vallenciennes, 1848) — характерны для водоемов северной части бассейна Охотского моря. Камчатский хариус (эндемик северо-востока России) распространен мозаично — только в двух речных бассейнах Тауйской губы (в реках Тауй и Яна) и далее на северо-восток после большого разрыва в ареале отмечен в реках Гижига (зал. Шелихова), Таловка, Парень, Пенжина и Большая (Пенжинская губа) бассейна Охотского моря. Во всех остальных водоемах региона, включая крупнейшие лососевые реки Армань, Ола и Яма, обитает восточносибирский хариус [Черешнев и др., 2002; Волобуев и др., 2005]. Тем не менее достоверные сведения о паразитах, представляющих потенциальную угрозу для здоровья человека и домашних животных, имеют выраженное практическое значение.

Промысловое значение хариусов в охотоморском бассейне невелико, в основном они служат объектами местного рыболовного промысла, являясь излюбленными объектами потребительского и любительского лова [Волобуев и др., 2005].

В противоположность этому все подвиды сибирского хариуса, как типично пресноводные рыбы, имеют большое научное значение, поскольку чрезвычайно перспективны в качестве биогеографических индикаторов для реконструкции генетических связей пресноводных ихтиофаун и населяемых ими речных бассейнов [Черешнев, 1998; Черешнев и др., 2002]. В связи с этим особый интерес представляет изучение паразитофауны хариусов северо-востока Азии как отражение их филогенетических и экологических связей.

Имеется немало публикаций, посвященных паразитофауне (гельминтам, паразитическим ракам) пресноводных рыб северного побережья Охотского моря [Трофименко, 1962; Коновалов, 1971; Пугачев, 1984; Атрашкевич и др., 2005; Поспехов и др., 2010, 2013; и др.]. Однако специально хариусовым рыбам, в отличие от лососевых [Поспехов и др., 2014], до настоящего времени в этом плане не уделялось должного внимания. Некоторые сведения о гельминтах хариусов рек бассейна Тауйской губы были приведены Г.И. Атрашкевичем с соавторами [2005]. И только в нескольких работах, касающихся паразитофауны рыб р. Гижига [Поспехов и др., 2010], а также оз. Чукча (бассейн р. Кава) [Поспехов, 2013], был наиболее полно рассмотрен состав паразитов хариусов этих водоемов. Наконец, в работе, посвященной комплексному исследованию камчатского подвида хариуса в бассейне р. Тауй [Грушинец и др., 2019], был приведен и анализ его паразитофауны.

Цель настоящей работы — обобщить все имеющиеся литературные сведения о многоклеточных паразитах (гельминтах и ракообразных) хариусов, обитающих в пресных водах северной части охотоморского бассейна, уделив первостепенное внимание эколого-фаунистическому анализу собственных материалов по паразитам хариусов лососевых рек его материкового побережья.

Материалы и методы

Паразитологические исследования хариусов проводились в течение 10 лет (2001–2010 гг.) стационарным способом в бассейнах крупнейших лососевых рек северной части материкового побережья Охотского моря — Тауя (включая притоки Кава и Челомджа), Ямы и Гижиги (рис. 1). Краткая иллюстрированная физико-географическая характеристика исследованных рек и состав их ихтиоценозов приведены в книге о паразитических червях проходных лососевых рыб Северного Охотоморья [Поспехов и др., 2014], поэтому здесь кратко освещены лишь вопросы практического характера.



Рис. 1. Карта-схема паразитологического исследования хариусов в бассейнах лососевых рек Северного Охотоморья. Точками отмечены места стационарного сбора материала

Fig. 1. Scheme of parasitological sampling of graylings in the basins of salmon rivers on the northern coast of the Okhotsk Sea (dots)

Паразитологические исследования в бассейне р. Тауй (2001–2002, 2010 гг.) велись на слиянии рек-притоков Кава и Челомджа (около 73 км от устья) и несколько ниже по течению, а также от слияния последних вверх по рекам на участках протяженностью около 100 км. На р. Яма (2003–2005 гг.) отлов хариусов проводился в 5–10 км от ее устья. Хариусы р. Гижига (2006–2008 гг.) были отловлены примерно в 5 км от устья, в районе рыболовной базы «Арестово» и на участке от рыболовной базы до р. Турумча (34 км от устья р. Гижига). На всех исследованных реках (табл. 1) хариусы отлавливались в период с июля по август как неводами и ставными сетями, так и удобными орудиями лова.

Таблица 1

Характеристика исследованных хариусов из бассейнов рек Тауй, Яма и Гижига

Table 1

Description of the graylings specimens sampled from the Taiu, Yama and Gizhiga river basins

Речной бассейн	Подвид хариуса	Количество исследованных рыб	Длина рыб по Смитту, мм
Тауйский	Камчатский	92 экз., в том числе: 10 — из р. Тауй, 40 — из р. Кава и 42 — из р. Челомджа	100–440
Гижигинский	Камчатский	40 экз.	180–495
Ямский	Восточносибирский	23 экз.	235–540

Паразитологические вскрытия рыб и камеральное исследование паразитов осуществлялись общепринятыми в паразитологии и гельминтологии методами и приемами

[Быховская-Павловская, 1985]. Во внимание не брались паразитические простейшие и моногенеи, требующие для изучения специальных прижизненных методик. В эколого-фаунистическом анализе использованы широко известные, традиционные показатели зараженности хозяев паразитами: экстенсивность инвазии (ЭИ, %, экз.), интенсивность инвазии (ИИ, экз.) и индекс обилия (ИО). Для определения паразитов и в качестве литературных ссылок использованы, как правило, известные работы обобщающего характера (определители и сводки) и лишь по мере необходимости — отдельные тематические публикации.

Сведения о паразитах изложены в систематическом порядке, принятом нами ранее [Атрашкевич и др., 2005; Поспехов и др., 2014] и базирующемся главным образом на сводках О.Н. Пугачева [2002, 2003, 2004].

Результаты и их обсуждение

Выполненные многолетние исследования позволили составить аннотированный таксономический список из 39 видов паразитов хариусов в бассейнах трех основных лососевых рек северной части материкового побережья Охотского моря (см. Приложение*).

Паразитофауна хариусов в изученных нами реках Северного Охотоморья характеризуется относительно высоким таксономическим разнообразием и насчитывает 39 видов: 38 видов гельминтов, относящихся к 26 родам, 19 семействам, 5 классам и 3 типам — Plathelminthes, Nemathelminthes, Acanthocephales, а также 1 вид паразитических копепод класса Crustacea, типа Arthropoda. Наиболее разнообразны трематоды — 19 видов, 8 родов, 6 семейств, в том числе 3 новых для региона вида (*Allocreadium dogieli*, *A. elongatum* и *Crepidostomum* sp., adult.). В сопоставимой мере по числу видов представлены цестоды (6 видов, 6 родов, 5 семейств), нематоды (8 видов, 8 родов, 5 семейств) и скребни (5 видов, 4 рода, 3 семейства, 2 класса).

Распределение паразитов хариусов по экологическим группам показывает закономерное доминирование 29 пресноводных видов (4 цестоды, 16 трематод, 5 нематод, 3 скребня и 1 копепода) над 10 морскими (соответственно 2, 3, 3, 2 вида гельминтов).

Отмечено 22 вида гельминтов, в той или иной мере имеющих выраженное практическое значение — медико-ветеринарное и (или) портящих товарный вид рыбной продукции, характеристика большинства из которых для Северного Охотоморья приведена нами ранее [Поспехов и др., 2014].

Распространение установленных видов паразитов, связанное с основными параметрами зараженности хариусов по речным бассейнам, обнаруживает значительное разнообразие (табл. 2).

Таблица 2
Состав паразитов и параметры инвазии хариусов в бассейнах лососевых рек северной части материкового побережья Охотского моря

Table 2
Species composition of parasites and parameters of their invasion for graylings from the basins of salmon rivers on the northern coast of the Okhotsk Sea

Класс и вид паразитов	Показатели зараженности								
	Тауйский бассейн n = 92			Ямский бассейн n = 23			Гижигинский бассейн n = 40		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
CESTODA									
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	1,1	3	0,03	—			—		
<i>Diplocotyle olrikii</i>	—			—			17,5	1–13	1,10
<i>Pelichnibothrium speciosum</i> , pl.	5,4	1–63	0,70	8,7	2; 37	1,70	—		

* Приложение размещено на странице статьи на сайте журнала (<http://izvestiya.tinro-center.ru>) как дополнительный файл.

Окончание табл. 2
Table 2 finished

Класс и вид паразитов	Показатели зараженности								
	Тауйский бассейн n = 92			Ямский бассейн n = 23			Гижигинский бассейн n = 40		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
<i>Eubothrium salvelini</i>	2,2	1; 1	0,02	–	–	–	–		
<i>Eubothrium</i> sp., juv.	3,3	1–2	0,04	4,4	2	0,10	–		
<i>Trienophorus nodulosus</i> , pl.	–			–			30,0	1–20	1,30
<i>Proteocephalus thymalli</i>	25,0	1–10	0,80	–			10,0	1–3	0,20
<i>Proteocephalus</i> spp., juv.	15,2	1–11	0,50	–			5,0	2; 2	0,10
TREMATODA									
<i>Diplostomum chromatophorum</i> , met.	83,70	1–68	9,90	100,0	10–71	43,50	52,5	1–20	2,80
<i>D. gavium</i> , met.									
<i>D. rutili</i> , met.									
<i>D. volvens</i> , met.									
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i> , met.	23,90	1–156	2,70	8,70	1; 1	0,10	–		
<i>I. pileatus</i> , met.	1,10	17	0,20	+			–		
<i>Bucephaloides iskaensis</i>	2,20	1; 3	0,04	–			–		
<i>Hemiurus levinseni</i>	1,10	2	0,02	–			–		
<i>Brachyphallus crenatus</i>	1,10	1	0,01	–			–		
<i>Allocreadium isoporum</i>	13,04	1–21	1,20	13,04	3–12	1,04	–		
<i>A. dogieli</i>	1,10	2	0,02	–			–		
<i>A. elongatum</i>	1,10	2	0,02	–			–		
<i>A. transversale</i>	7,61	3–9	0,22	26,10	4–11	1,78	–		
<i>Crepidostomum farionis</i>	51,10	1–28	2,50	87,0	1–38	5,20	90,0	1–46	4,60
<i>C. metoecus</i>	58,70	1–50	3,40	100,0	2–94	35,50	20,0	1–4	0,30
<i>Crepidostomum</i> sp., ad.	–			–			5,0	2–7	0,23
<i>Crepidostomum</i> spp., juv.	6,50	1–9	0,40	+			10,0	5–20	1,10
<i>Phyllodistomum folium</i>	1,10	3	0,03	+			–		
<i>Phyllodistomum simile</i>	2,20	1; 1	0,02	+			–		
<i>Ph. umblae</i>	5,40	1–3	0,09	+			–		
NEMATODA									
<i>Pseudocapillaria salvelini</i>	56,5	1–44	5,00	91,0	2–47	17,50	75,0	1–65	9,80
<i>Eustrongylides</i> spp., l.	8,7	1–2	0,09	4,4	2	0,10	2,5	1	0,03
<i>Raphidascaris acus</i> , l.	–			–			7,5	2–2	0,20
<i>Hysterothylacium aduncum</i>	1,1	1	0,01	4,4	2	0,10	2,5	1	0,03
<i>Anisakis simplex</i> , l.	5,4	1–2	0,09	8,7	1; 5	0,30	–		
<i>Pseudoterranova decipiens</i> , l.	–			–			20,0	1–5	0,10
<i>Cucullanus truttae</i>	1,1	4	0,04	–			–		
<i>Salmonema ephemeridarum</i>	48,9	1–90	7,70	13,0	1–4	0,30	–		
PALAEACANTHOCEPHALA									
<i>Acanthocephalus tenuirostris</i>	50,0	1–3474	58,40	87,0	1–24	6,00	–		
<i>Echinorhynchus gadi</i>	–			–			50,0	1–103	9,70
<i>Corynosoma strumosum</i> , l.	–			–			2,5	1	0,03
EOACANTHOCEPHALA									
<i>Neoechinorhynchus salmonis</i>	16,3	1–62	1,40	8,7	1; 1	0,09	5,0	1; 2	0,08
<i>N. beringianus</i>	10,7	1–19	0,40	4,4	1	0,04	2,5	1	0,03
CRUSTACEA									
<i>Salmincola</i> cf. <i>thymalli</i>	32,0 n = 97	1–18	0,90	26,7 n = 30	1–5	0,60	7,5	1–11	0,30

Примечание: n — количество обследованных рыб; «—» — вид не выявлен у хариуса в бассейне реки; «+» — вид достоверно отмечен у хариуса в бассейне реки без цифровых показателей зараженности.

Паразитофауна хариусов изученных водоемов северной части материкового побережья Охотского моря характеризуется высоким не только таксономическим, но и экологическим разнообразием, связанным как с особенностями биологии конкретных видов паразитов (принадлежность к экологической группе — пресноводной или морской — как следствие характера жизненных циклов), так и с экологическими особенностями их хозяев-хариусов в биогеографически различающихся речных бассейнах.

Бассейн р. Тауй с притоками Кава и Челомджа. Всего у камчатского подвида хариуса в бассейне р. Тауй отмечено 32 вида паразитов, включая 31 вид гельминтов (5 видов цестод, 18 — трематод, 6 — нематод, 3 — скребней) и 1 вид паразитической копеподы *Salmincola* cf. *thymalli* (табл. 3). Из них только 6 видов гельминтов (3 — трематод, 2 — нематод и 1 — цестод) относятся к морским паразитам, а остальные 27 видов — к пресноводной экологической группе.

Таблица 3
Состав паразитов и параметры инвазии хариусов в реках Кава и Челомджа
Table 3
Species composition of parasites and parameters of their invasion for graylings
from the Kava and Chelomdzha Rivers

Класс и вид паразитов	Показатели зараженности					
	Р. Кава n = 40*			Р. Челомджа n = 42*		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
CESTODA						
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	2,5	3	0,08	—	—	—
<i>Pelichnibothrium speciosum</i> , pler.	5,0	1; 63	1,60	—	—	—
<i>Eubothrium salvelini</i>	5,0	1; 1	0,05	—	—	—
<i>Eubothrium</i> sp., juv.	2,5	1	0,03	—	—	—
<i>Proteocephalus thymalli</i>	47,5	1–9	1,50	9,5	1–4	0,2
<i>Proteocephalus</i> spp., juv.	12,5	1–6	0,50	7,1	2–11	0,4
TREMATODA						
<i>Diplostomum chromatophorum</i> , met.	100,0	1–68	16,40	73,8	1–29	3,8
<i>D. gavium</i> , met.						
<i>D. rutili</i> , met.						
<i>D. volvens</i> , met.						
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i> , met.	45,0	1–157	9,50	—	—	—
<i>I. pileatus</i> , met.	2,50	17	0,40	—	—	—
<i>Bucephaloides iskaensis</i>	2,20	1; 3	0,04	—	—	—
<i>Hemiurus levinseni</i>	1,10	2	0,02	—	—	—
<i>Brachyphallus crenatus</i>	2,50	1	0,03	—	—	—
<i>Allocreadium isoporum</i>	13,04	1–21	1,20	—	—	—
<i>A. dogieli</i>	1,10	2	0,02	—	—	—
<i>A. elongatum</i>	1,10	2	0,02	—	—	—
<i>A. transversale</i>	7,61	3–9	0,22	—	—	—
<i>Crepidostomum farionis</i>	40,0	1–18	1,70	66,7	1–28	3,6
<i>C. metoecus</i>	45,0	1–25	2,30	59,5	1–50	3,6
<i>Crepidostomum</i> spp., juv.	2,50	6	0,20	26,2	1–9	1,0
<i>Phyllodistomum folium</i>	2,50	3	0,08	—	—	—
<i>Ph. simile</i>	2,50	1	0,03	—	—	—
<i>Phyllodistomum umblae</i>	12,50	1–3	0,30	—	—	—
NEMATODA						
<i>Pseudocapillaria salvelini</i>	62,5	1–25	6,1	59,5	1–44	5,7
<i>Eustrongylides</i> spp., l.	20,0	1–2	0,2	—	—	—
<i>Anisakis simplex</i> , l.	—	—	—	4,8	1; 2	0,07

Окончание табл. 3
Table 3 finished

Класс и вид паразитов	Показатели зараженности					
	Р. Кава n = 40*			Р. Челомджа n = 42*		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
<i>Cucullanus truttae</i>	2,5	4	0,1	—	—	—
<i>Salmonema ephemeridarum</i>	15,0	1–8	0,4	78,6	1–90	15,5
PALAEACANTHOCEPHALA						
<i>Acanthocephalus tenuirostris</i>	72,5	1–359	20,5	21,4	1–4	0,4
EOACANTHOCEPHALA						
<i>Neoechinorhynchus salmonis</i>	27,5	1–62	2,2	7,1	3–10	0,4
<i>N. beringianus</i>	15,0	1–19	0,8	7,1	1–2	0,1
CRUSTACEA						
<i>Salmincola</i> cf. <i>thymalli</i>	32,5	1–4	0,6	38,1	1–27	2,0

* n — количество обследованных рыб.

Отличительной особенностью р. Тауй от Ямы и Гижиги является ее образование двумя разными по гидрологии и протяженности притоками — Кавой (306 км), практически равнинной рекой, и Челомджой (228 км), типично горной рекой, что обуславливает характер биоразнообразия их гидробионтов, включая паразитов [Попсехов и др., 2014]. В связи с этим целесообразно остановиться на анализе паразитов хариуса именно тауйского бассейна с учетом новых, дополнительных сведений к работе В.А. Грушинца с соавторами [2019] (табл. 3).

Соотношение количества видов паразитов в бассейнах сравниваемых рек показывает, что паразитофауна хариусов в р. Кава таксономически намного разнообразнее, чем в р. Челомджа. У кавинских хариусов обнаружено 30 видов паразитов: 4 вида цестод, 18 — трематод, 4 — нематод, 3 — скребней и копепода *S. cf. thymalli*, в то время как список паразитов челомджинских хариусов вдвое меньше — 14 видов: 1 вид цестод, 6 — трематод, по 3 вида нематод и скребней и копепода. Только 9 видов паразитов являются общими для обеих рек: цестода *Proteocephalus thymalli*, трематоды *Crepidostomum farionis* и *C. metoecus*, нематоды *Pseudocapillaria salvelini* и *Salmonema ephemeridarum*, все 3 вида скребней и копепода.

В обеих реках у хариусов вполне закономерно доминируют 24 пресноводных вида гельминтов и копепода, и лишь 5 видов относятся к типичным морским паразитам: 4 вида в Каве (цестода *Pelichnibothrium speciosum* и 3 вида трематод — *Bucephaloides iskaensis*, *Hemiurus levinseni*, *Brachyphallus crenatus*) и только 1 вид в Челомдже (нематода *Anisakis simplex*) — единственный паразит, пока не отмеченный у хариусов в р. Кава. В противоположность этому хариусы кавинского бассейна отличаются наличием 17 видов гельминтов (3 вида цестод, 12 — трематод и 2 — нематод), которые не отмечены в р. Челомджа.

Равнинный характер р. Кава и обилие в ее экосистеме разновеликих озер создают оптимальные условия для жизнедеятельности самых разнообразных водных беспозвоночных, в качестве промежуточных хозяев участвующих в реализации жизненных циклов пресноводных гельминтов, что, в свою очередь, обуславливает их большее таксономическое разнообразие и более высокие по сравнению с Челомджой уровни зараженности хариусов некоторыми общими биогельминтами из числа фоновых видов — цестодой *P. thymalli* и скребнями всех 3 видов (табл. 3). С полным основанием можно утверждать, что именно р. Кава определяет в целом общий паразитофаунистический статус хариусов всего тауйского бассейна (32 вида), где отмечено наибольшее число видов гельминтов (9), в том числе имеющие практическое значение цестоды *Cyathocephalus truncatus* и *Eubothrium salvelini*, не обнаруженные в реках Яма и Гижига.

Бассейн р. Яма. Для хариуса восточносибирского подвида р. Яма отмечено 24 вида паразитов (2 вида цестод, 13 — трематод, 5 — нематод, 3 — скребней и 1 вид паразитических раков), из которых только 3 вида морской экологической группы — цестода *P. speciosum*, нематоды *A. simplex* и *Hysterothylacium aduncum* (см. табл. 2). Большинство из выявленных видов — обычные паразиты хариусов рек Северного Охотоморья [Атрашкевич и др., 2005], однако именно в ямском бассейне, что интересно, зараженность хариусов некоторыми фоновыми видами гельминтов, в том числе общими с гельминтами рек Тауй и Гижига, достигает наибольших значений: личинками (метацеркариями) 4 видов рода *Diplostomum* (ЭИ = 100 %, ИИ = 10–71; ИО = 43,5), трематодами *C. metoecus* (ЭИ = 100 %, ИИ = 2–94; ИО = 35,5) и *C. farionis* (ЭИ = 87 %, ИИ = 1–38; ИО = 5,2), нематодой *P. salvelini* (ЭИ = 91 %, ИИ = 2–47; ИО = 17,5) и скребнями *Acanthocephalus tenuirostris* (ЭИ = 87 %, ИИ = 1–24, ИО = 6,0). Примечательно, что гельминты, которые были бы отмечены у хариусов только в ямском бассейне, полностью отсутствуют.

Бассейн р. Гижига. Для хариуса камчатского подвида р. Гижига отмечено 20 видов паразитов (3 вида цестод, 7 — трематод, 5 — нематод, 4 — скребней и 1 вид паразитических раков), имеющих различную экологическую характеристику. Цестода *Diplocotyle olrikii*, скребени *Echinorhynchus gadi* и *Corynosoma strumosum*, нематоды *Pseudoterranova decipiens* и *H. aduncum* — морские паразиты (все имеют практическое значение), остальные же 15 видов гельминтов представляют пресноводную экологическую группу. Отличительной особенностью р. Гижига является присутствие в ее бассейне обыкновенной щуки *Esox lucius* — специфичного дефинитивного хозяина цестоды *Triaenophorus nodulosus* и нематоды *Raphidascaris acus*, что определяет инвазированность гижигинских хариусов личиночными формами этих патогенных паразитов (соответственно ЭИ = 30,0 %, ИИ = 1–20, ИО = 1,3 и ЭИ = 7,5 %, ИИ = 2, ИО = 0,2) (табл. 2). Надо отметить, что ранее [Поспехов и др., 2010] мы отмечали у гижигинских хариусов личиночные формы *Controcaecum* spp. и *Porrocaecum* sp., которые после дополнительного изучения были идентифицированы соответственно как *H. aduncum* и *P. decipiens*. Только в гижигинском бассейне отмечены 7 видов гельминтов, в том числе имеющих практическое значение (цестоды *D. olrikii* и *T. nodulosus*, нематода *P. decipiens*, скребни *E. gadi* и *C. strumosum*), не обнаруженных в реках Тауй и Яма.

Сравнение восточносибирского и камчатского подвигов хариуса по видовому составу их паразитов в трех исследованных речных бассейнах демонстрирует наличие 12 общих видов (так называемое ядро паразитофауны) (рис. 2). В первую очередь это копепода *S. cf. thymalli*, являющаяся специфичным, фоновым паразитом хариусов в реках Тауй и Яма, но демонстрирующая малые показатели зараженности рыб в р. Гижига. В противоположность этому во всех трех бассейнах выявлены высокие значения параметров зараженности хариусов 7 видами гельминтов из числа общих паразитов — трематодами *Diplostomum chromatophorum*, *D. gavium*, *D. rutili*, *D. volvens*, *C. farionis*, *C. metoecus* и нематодой *P. salvelini*. Отдельного упоминания заслуживают скребни, среди которых лишь 2 вида (*Neoechinorhynchus salmonis* и *N. beringianus*) являются общими для всех бассейнов, но только для р. Тауй (точнее, для р. Кава) их можно считать фоновыми паразитами хариусов с достаточно высокими показателями зараженности (табл. 2, 3). В р. Гижига не отмечен скребень *A. tenuirostris* (что не находит пока логического объяснения), который является фоновым и массовым паразитом хариусов в реках Тауй и Яма. С другой стороны, только в р. Гижига у хариуса обнаружены типично морские скребни *E. gadi* и *C. strumosum*, причем первый из них, безусловно, принадлежит к числу массовых паразитов в этом речном бассейне. О возможных путях заражения типично пресноводных рыб морскими гельминтами мы уже имели возможность изложить свою точку зрения [Поспехов, Атрашкевич, 2009; Поспехов и др., 2010].

У хариусов в р. Тауй выявлено 9 видов паразитов, свойственных только этому речному бассейну, у гижигинских — 7 видов, а в р. Яма таковые отсутствуют вовсе.

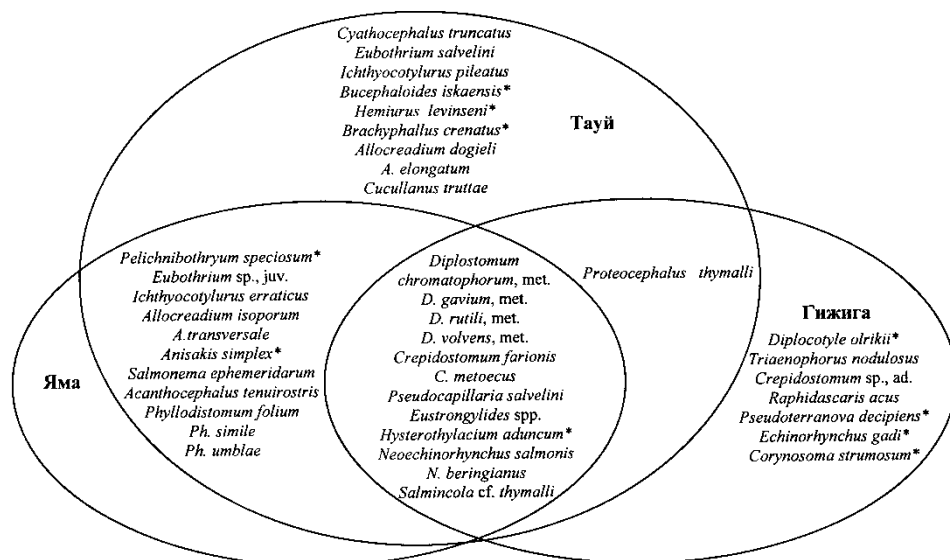


Рис. 2. Распределение видов паразитов у хариусов в бассейнах лососевых рек северной части материкового побережья Охотского моря (звездочка — морской паразит)

Fig. 2. Distribution of parasite species contaminated graylings in the basins of salmon rivers on the northern coast of the Okhotsk Sea (asterisks — marine parasites)

При этом наибольшее сходство паразитофауны (11 общих видов) показывают хариусы бассейнов рек Яма и Тайй, близких по составу ихтиоценозов (рис. 2).

Обобщая сведения по паразитам хариусов пресных вод северной части охотоморского бассейна, нельзя обойти вниманием широко известные публикации по паразитам рыб других охотоморских рек.

Во введении мы отметили монографию О.Н. Пугачева [1984], который впервые для материкового побережья северной части Охотского моря привел сведения о паразитах хариуса бассейна р. Охота, одного из наиболее значимых водотоков так называемой «охотской группы рек» южнее границ Магаданской области, ихтиоценоз которого сходен с таййским бассейном. При исследовании в Охоте лишь одного взрослого восточносибирского хариуса-самки величиной 390 мм были обнаружены гельминты 4 видов: моногенея *Tetraonchus borealis* и 3 вида трематод — *C. farionis*, *Azigia lucii* и *Ichthyocotylurus* sp. [Пугачев, 1984]. Этот результат имеет особую значимость, поскольку тетраонхусов и азигий у хариусов Северного Охотоморья до настоящего времени больше никто не отмечал.

Особенный интерес представляют история и результаты паразитологического изучения рыб пенжинского бассейна — интереснейшего в биогеографическом плане, а также крайне северного и наиболее труднодоступного для исследователей района бассейна Охотского моря, как в прежние годы, так и в настоящее время. Первые сведения по рассматриваемой теме находим у В.Я. Трофименко [1962], исследовавшего из русла Пенжины 48 экз. взрослых хариусов камчатского подвида, 37 из которых были заражены гельминтами 10 видов (в том числе 4 вида, которых нет у нас: *Triaenophorus crassus*, pl., *Proteocephalus exiguus*, *Porrocaecum* sp. l. и *Neoechinorhynchus rutili*).

Позднее С.М. Коновалов [1971] исследовал 15 экз. взрослых хариусов из р. Пенжина, обнаружив у них 8 видов гельминтов (в том числе 2 вида, которых нет у нас: *Proteocephalus longicollis* и *Capillaria coregoni*). Необходимо заметить, что скребней при этом не было отмечено вовсе, однако в двух других районах Камчатки у хариусов зарегистрированы два вида этих гельминтов: *Pseudoechinorhynchus clavula* в р. Николка и *Metechinorhynchus salmonis* в р. Авьяваам [Коновалов, 1971]. Кроме того, у других рыб 5 видов (главным образом пресноводных) пенжинского бассейна зарегистри-

стрировано 8 видов скребней: *N. rutili* — у кунджи, *N. crassus* и *N. tumidus* — у чира; *A. tenuirostris* — у чира и налима, *M. salmonis* — у налима, *C. strumosum* — у щуки; *E. gadi* и *Bolbosoma caenoforme* — у проходного гольца [Коновалов, 1971]. Можно предполагать, что большинство из указанных видов скребней может быть обнаружено и у пенжинских хариусов, что уже отмечено нами ранее для *A. tenuirostris* [Атрашкевич, 2001; Атрашкевич и др., 2016].

В последние годы появился ряд публикаций, посвященных изучению пресноводных рыб нижнего течения р. Пенжина (паразитологическому анализу подвергались замороженные рыбы), в том числе и хариуса камчатского подвида [Бусарова, Коваль, 2017; Бусарова и др., 2019]. Обе работы основаны на одном и том же материале, полученном при вскрытии 27 экз. молоди хариуса при средней длине 149 мм (75,0–254,0), в результате чего отмечены 10 видов паразитов, в том числе 7 гельминтов. Из последних представляют интерес два вида: нематода *C. farionis* — обычный паразит плавательного пузыря пресноводных рыб Камчатки, но впервые обнаруженный в р. Пенжина, и скребень *Echinorhynchus cotti*, впервые отмеченный у рыб Северного Охотоморья и Камчатки [Бусарова, Коваль, 2017; Бусарова и др., 2019]. Однако обнаружение *E. cotti* у пресноводных рыб в регионе требует, на наш взгляд, подтверждения в виде опубликования иллюстрированного описания сделанной находки этого вида скребней.

Таким образом, говоря о паразитах хариусов Северного Охотоморья в целом, к 39 видам из нашего списка можно уверенно добавить еще как минимум 10 видов гельминтов с учетом литературных данных по рекам Охота и Пенжина [Трофименко, 1962; Коновалов, 1971; Пугачев, 1984; Бусарова, Коваль, 2017; Бусарова и др., 2019]. Очевидно, что этот список паразитов может быть еще более увеличен при дальнейших целенаправленных паразитологических исследованиях пресноводных рыб в малоизученных речных бассейнах Северного Охотоморья, в первую очередь Гижиги и Пенжины зал. Шелихова, а также Яны, Армани и Олы Тауйской губы.

Заключение

Несмотря на морфологические различия камчатского и восточносибирского хариусов, состав их паразитов в отдельности не обнаруживает специфических черт, что представляется вполне логичным из-за сходства экологических особенностей и структуры популяций обоих подвидов хозяев [Черешнев и др., 2002]. Паразитофауна североохотоморских хариусов демонстрирует в целом относительно высокое таксономическое и экологическое разнообразие и обнаруживает заметное своеобразие в отдельных биогеографически различающихся речных бассейнах вне зависимости от таксономического статуса хозяев.

Паразитофауна хариусов в лососевых реках материкового побережья северной части Охотского моря насчитывает 39 видов: 38 видов гельминтов, относящихся к 26 родам, 19 семействам, 5 классам и 3 типам — Plathelminthes, Nematelminthes, Acanthocephales, а также 1 вид паразитических копепод класса Crustacea, типа Arthropoda. Наиболее разнообразны трематоды — 19 видов, 8 родов, 6 семейств. В сопоставимой мере по числу видов представлены цестоды (6 видов, 6 родов, 5 семейств), нематоды (8 видов, 8 родов, 5 семейств) и скребни (5 видов, 4 рода, 3 семейства, 2 класса). Распределение паразитов хариусов по экологическим группам показывает закономерное доминирование 29 пресноводных видов (4 цестоды, 16 трематод, 5 нематод, 3 скребня и 1 копепода) над 10 морскими (соответственно 2, 3, 3, 2 вида гельминтов). Отмечено 22 вида гельминтов, в той или иной мере имеющих выраженное практическое значение — медико-ветеринарное и (или) портящих товарный вид рыбной продукции.

Установлено наличие 12 общих видов в составе паразитофауны хариусов в трех исследованных речных бассейнах. При этом наибольшее сходство паразитофауны (11 общих видов) показывают хариусы бассейнов рек Яма и Тауй, близких по составу ихтиоценозов. У хариусов камчатского подвида в р. Тауй выявлено 9 видов паразитов,

свойственных только этому речному бассейну, в р. Гижига — 7 видов, а у восточносибирских хариусов в р. Яма таковые отсутствуют вовсе.

Опираясь на полученные результаты, можно с уверенностью полагать, что по мере расширения и углубления паразитологических исследований хариусов в пресных водах Северного Охотоморья, с охватом ранее не исследованных рек, таксономический список их паразитических червей возрастет как минимум до 50 видов и будут получены новые сведения о жизненных циклах и экологии фоновых и массовых представителей паразитофауны хариусов всего охотоморского бассейна.

Благодарности

Выражаем признательность к.б.н. В.В. Волобуеву (Магаданский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («МагаданНИРО»), Магадан) за содействие в проведении полевых работ.

Финансирование работы

На заключительном этапе исследования проведены в ходе выполнения государственного задания по теме «Таксономическое, морфологическое и экологическое разнообразие гельминтов позвоночных животных Северной Азии» № AAA-A17-117012710031-6.

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

Статья подготовлена при паритетном участии авторов.

Список литературы

Атрашкевич Г.И. Роль водяных осликов *Asellus* s. str. (Crustacea, Isopoda, Asellidae) в паразитарных системах гельминтов Дальнего Востока России // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2001. — Вып. 1. — С. 87–95.

Атрашкевич Г.И., Михайлова Е.И., Орловская О.М., Поспехов В.В. Биоразнообразие скребней рыб пресных вод Азиатской Субарктики // Паразитология. — 2016. — Т. 50, № 4. — С. 263–290.

Атрашкевич Г.И., Орловская О.М., Регель К.В. и др. Паразитические черви животных Тайской губы // Биологическое разнообразие Тайской губы Охотского моря. — Владивосток : Дальнаука, 2005. — С. 175–251.

Бусарова О.Ю., Коваль М.В. О разнообразии паразитов камчатского хариуса (*Thymallus arcticus mertensii*) реки Пенжина, бассейн Охотского моря // Дальневосточные моря и их бассейны: биоразнообразие, ресурсы, экологические проблемы : сб. мат-лов Второй Всерос. конф. с междунар. участием, приуроч. к году экологии в России. — Владивосток : ДВФУ, 2017. — С. 20–21.

Бусарова О.Ю., Коваль М.В., Есин Е.В., Маркевич Г.Н. Разделение трофических ниш молоди лососеобразных рыб в нижнем течении реки Пенжина (Камчатский край, Россия) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. — 2019. — Т. 4, № 2. — С. 83–94. DOI: <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2019.018>.

Буторина Т.Е., Бусарова О.Ю., Ермоленко А.В. Паразиты голец (Salmonidae: Salvelinus) Голарктики : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2011. — 281 с.

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

Волобуев В.В., Черешнев И.А., Шестаков А.В. Особенности биологии и динамика стада проходных и жилых лососевидных рыб рек Тауйской губы Охотского моря. Сообщение 2. Проходные голец и хариус // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. — 2005. — № 3. — С. 52–65.

Грушинев В.А., Волобуев В.В., Поспехов В.В., Ямборко А.В. Камчатский хариус *Thymallus arcticus mertensii* Valenciennes бассейна р. Тауй (материковое побережье Охотского моря) // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. — 2019. — № 3. — С. 91–102. DOI: 10.34078/1814-0998-2019-3-91-102.

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

Поспехов В.В. Гельминты и паразитические ракообразные рыб озерно-речной системы Чукча (бассейн р. Тауй, Охотское море) // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 172. — С. 181–188.

Поспехов В.В., Атрашкевич Г.И. О путях заражения пресноводных и жилых рыб гельминтами морского происхождения // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. — С. 226–229.

Поспехов В.В., Атрашкевич Г.И., Орловская О.М. Гельминты и паразитические ракообразные проходных голец (Salmonidae: Salvelinus) Северного Охотоморья // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 174. — С. 208–233.

Поспехов В.В., Атрашкевич Г.И., Орловская О.М. Паразитические черви проходных лососевых рыб Северного Охотоморья : моногр. — Магадан : Кордис, 2014. — 128 с.

Поспехов В.В., Атрашкевич Г.И., Орловская О.М. Паразиты рыб бассейна реки Гижига (северное побережье Охотского моря) // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 163. — С. 365–378.

Пугачев О.Н. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Книдарии, моногенеи, цестоды : Тр. ЗИН РАН. — 2002. — Т. 297. — 248 с.

Пугачев О.Н. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Трематоды : Тр. ЗИН РАН. — 2003. — Т. 298. — 224 с.

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

Пугачев О.Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии : моногр. — Л. : ЗИН АН СССР, 1984. — 156 с.

Трофименко В.Я. Материалы по гельминтофауне пресноводных и проходных рыб Камчатки // Тр. ГЕЛАН. — 1962. — Т. 12. — С. 232–262.

Черешнев И.А. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 1998. — 131 с.

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

References

Atrashkevich, G.I., The role of water donkeys *Asellus* s. str. (Crustacea, Isopoda, Asellidae) in parasitic helminth systems of the Russian Far East, in *Chleniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova* (V.Y. Levanidov's Biennial Memorial Meetings), Vladivostok: Dal'nauka, 2001, vol. 1, pp. 87–95.

Atrashkevich, G.I., Mikhailova, E.I., Orlovskaya, O.M., and Pospekhov, V.V., Biodiversity of acanthocephalans (Acanthocephala) in freshwater fishes of Asiatic sub-Arctic Region, *Parazitologiya*, 2016, vol. 50, no. 6, pp. 263–290.

Atrashkevich, G.I., Orlovskaya, O.M., Regel, K.V., Mikhailova, E.I., and Pospekhov, V.V., Parasitic worms from the animals of the Tauysk Bay coast, in *Biologicheskoye raznoobrazie Tauyskoy guby Okhotskogo morya* (Biological diversity of the Tauy Bay of the Sea of Okhotsk), Vladivostok: Dal'nauka, 2005, pp. 175–251.

Busarova, O.Yu. and Koval, M.V., Diversity parasites of *Thymallus arcticus mertensii* of the Penzhina River, the Sea of Okhotsk basin, *Sb. mater. 2nd Vseross. nauchn. konf. s mezhdunar. uchastiyem, priuroch. k godu ekologii v Rossii "Dal'nevostochnyye morya i ikh basseyny: bioraznoobrazie, resursy, ekologicheskiye problemy"* (Proc. All-Russ. Sci. Conf. Int. Participation, dedicated to the year of ecology in Russia "Far Eastern Seas and their basins: biodiversity, resources, environmental problems"), Vladivostok: DVFU, 2017, pp. 20–21.

Busarova, O.Yu., Koval, M.V., Esin, E.V., and Markevich, G.N., Trophic segregation in multispecies community of salmonids in the Penzhina River lower course (Kamchatsky krai, Russia), *Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka*, 2019, vol. 4, no. 2, pp. 83–94. doi <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2019.018>

Butorina, T.E., Busarova, O.Yu., and Ermolenko, A.V., Parasites of char (Salmonidae: Salvelinus) from the Holarctic, Parazity gol'tsov (Salmonidae: Salvelinus) Golarktiki (Parasites of char (Salmonidae: Salvelinus) Holarctic), Vladivostok : Dal'nauka, 2011.

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

Volobuev, V.V., Chereshnev, I.A., and Shestakov, A.V., Biology and Dynamics of Diadromous and Resident Salmonoid Stocks in the Tauisk Bay Drainage Area, the Sea of Okhotsk. 2. Diadromous Charrs and Grayling, *Vestn. Sev.-Vost. Nauch. Tsentra, Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2005, no. 3, pp. 52–65.

Grushinets, V.A., Volobuev, V.V., Pospelkov, V.V., and Yamborko, A.V., Arctic Grayling thymallus arcticus mertensii Valenciennes of the Taui River Basin (Continental Coast of the Sea of Okhotsk), *Vestn. Sev.-Vost. Nauch. Tsentra, Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2019, no. 3, pp. 91–102. doi 10.34078/1814-0998-2019-3-91-102

Konovalov, S.M., *Differentsiatsiya lokal'nykh stad nerki Oncorhynchus nerka (Walbaum)* (Differentiation of local herd of sockeye salmon Oncorhynchus nerka (Walbaum)), Leningrad: Nauka, 1971.

Pospelkov, V.V., Helminths and parasitic crustaceans of fish in the lake-river system Chukcha (Taui River basin, Okhotsk Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 172, pp. 181–188.

Pospelkov, V.V. and Atrashkevich, G.I., About the ways of infection of freshwater and residential fish with helminths of marine origin, in *Byull. N 4 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinnoi programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. No. 4 Implementation "Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2009, pp. 226–229.

Pospelkov, V.V., Atrashkevich, G.I., and Orlovskaya, O.M., Helminthes and parasitic crustaceans of diadromous chars (Salmonidae: Salvelinus) in the northern Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 174, pp. 208–233.

Pospelkov, V.V., Atrashkevich, G.I., and Orlovskaya, O.M., Paraziticheskiye chervi prokhodnykh lososevykh ryb Severnogo Okhotomor'ya (Parasitic worms of migratory salmon fish of the North Okhotsk Sea), Magadan: Kordis, 2014.

Pospelkov, V.V., Atrashkevich, G.I., and Orlovskaya, O.M., Fish parasites from the Gizhiga River basin (northern coast of the Okhotsk Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 163, pp. 365–378.

Pugachev, O.N., Catalog of parasites of freshwater fishes in North Asia: Knidarians, monogeneans, and cestodes, *Tr. Zool. Inst., Ross. Akad. Nauk*, 2002, vol. 297.

Pugachev, O.N., Catalog of parasites of freshwater fishes in North Asia: Trematodes, *Tr. Zool. Inst., Ross. Akad. Nauk*, 2003, vol. 298.

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.

Pugachev, O.N., Parazity presnovodnykh ryb severo-vostoka Azii (Parasites of freshwater fish in northeast Asia), Leningrad: Zool. Inst., Akad. Nauk SSSR, 1984.

Trofimenko, V.Ya., Materials on helminth fauna of freshwater and migratory fish of Kamchatka, *Tr. Gel'mintologicheskoy Laboratorii Akad. Nauk SSSR*, 1962, vol. 12, pp. 232–262.

Chereshnev, I.A., Biogeografiya presnovodnykh ryb Dal'nego Vostoka Rossii (Biogeography of freshwater fish of the Far East of Russia), Vladivostok: Dal'nauka, 1998.

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.

Поступила в редакцию 4.03.2020 г.

После доработки 15.05.2020 г.

Принята к публикации 20.08.2020 г.