

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

# ПАРАЗИТОЛОГИЯ

ТОМ 57

2023

ВЫПУСК 6



## СОДЕРЖАНИЕ

---

Том 57, № 6, 2023

---

|                                                                                                                                                                                                                            |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| К юбилею академика Олега Николаевича Пугачева<br><i>Редакционная коллегия журнала «Паразитология»,<br/>Паразитологическое общество</i>                                                                                     | 443 |
| Эволюция жизненных циклов стволовых фитонематод как результат<br>экологической и филогенетической коадаптаций с хозяевами и переносчиками<br><i>Рысс А. Ю.</i>                                                             | 450 |
| Паразитофауна песчаной и каменной широколобок (Scorpaeniformes, Cottidae)<br>из озера Байкал (обзор результатов и перспективы исследований)<br><i>Русинек О. Т.</i>                                                        | 481 |
| <i>Helicometra fasciata</i> (Rudolphi, 1819) complex из нового хозяина<br>в Чёрном море, длиннорылой иглы рыбы <i>Syngnathus typhle</i> Linnaeus, 1758,<br>с замечками о биологии этой трематоды<br><i>Корнийчук Ю. М.</i> | 498 |
| Распределение моногеной рода <i>Ligophorus</i><br>на жабрах пиленгаса <i>Planiliza haematocheilus</i><br><i>Пронькина Н. В., Дмитриева Е. В.</i>                                                                           | 504 |
| К видовому составу паразитов рыб в реках и озерах юга западной Сибири<br><i>Сербина Е. А., Интересова Е. А.</i>                                                                                                            | 521 |

## CONTENTS

---

**Vol. 57, No. 6, 2023**

---

|                                                                                                                                                                                                                                              |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| To the anniversary of academician Oleg Nikolayevich Pugachev<br><i>Editorial Board of "Parazitologiya", Society of Parasitologists</i>                                                                                                       | 443 |
| Evolution of life cycles of nematodes parasitizing woody plants as a result<br>of ecological and phylogenetic co-adaptations with hosts and vectors<br><i>Ryss A. Yu.</i>                                                                    | 450 |
| Parasite fauna of sand and stone sculpins (Scorpaeniformes, Cottidae)<br>from lake Baikal (review of research results and prospects of investigations)<br><i>Rusinek O. T.</i>                                                               | 481 |
| <i>Helicometra fasciata</i> (Rudolphi, 1819) complex from new fish host in the Black sea,<br>the broadnosed pipefish <i>Syngnathus typhle</i> Linnaeus, 1758, with notes on biology<br>of this trematode species<br><i>Kornyychuk Yu. M.</i> | 498 |
| The distribution of monogeneans of the genus <i>Ligophorus</i> on gills<br>of the soiuy mullet <i>Planiliza haematocheilus</i><br><i>Pronkina N. V., Dmitrieva E. V.</i>                                                                     | 504 |
| On the species composition of fish parasites in rivers and lakes<br>in the south of Western Siberia<br><i>Serbina E. A., Interesova E. A.</i>                                                                                                | 521 |

## К ЮБИЛЕЮ АКАДЕМИКА ОЛЕГА НИКОЛАЕВИЧА ПУГАЧЕВА



**DOI:** 10.31857/S0031184723060017; **EDN:** RWBAJK

23 октября 2023 г. исполнилось 70 лет со дня рождения доктора биологических наук, профессора, академика РАН Олега Николаевича Пугачева. Олег Николаевич (О.Н.) родился в г. Валдай Новгородской области. В 1971 г. он поступил на биолого-почвенный факультет Ленинградского (ныне Санкт-Петербургского) государственного университета, где специализировался по кафедре зоологии беспозвоночных. Его научным руководителем стал крупный советский паразитолог С.С. Шульман, который во многом повлиял на формирование О.Н. и определил направление его дальнейшей работы как паразитолога экологического профиля со специализацией в области изучения паразитов рыб (ихтиопаразитологии). В это же время и обозначилась сфера дальнейшей деятельности – исследование паразитов рыб в ранее не изученных или мало исследованных водоемах Северной Азии. Еще будучи студентом, О.Н. совершил свои первые экспедиции на Чукотку (р. Анадырь) и в Магаданскую область (р. Колыма) для сбора материала по паразитам пресноводных рыб. Эти первые сборы и результаты их обработки были представлены в дипломном проекте, который успешно защищен в 1976 г.

После окончания университета О.Н. начал работать в качестве стажера-исследователя в Институте биологии моря Дальневосточного отделения АН СССР (ныне Национальный научный центр морской биологии имени А.В. Жирмунского, г. Владивосток), а в 1978 г. был принят на работу в Зоологический институт (ЗИН) АН СССР, где и прошел путь от старшего лаборанта до директора института. В ЗИНе О.Н. начал свою деятельность в группе по изучению паразитических червей, которой руководил в то время известный ихтиопаразитолог О.Н. Бауэр. О.Н. продолжил

экспедиционную деятельность – обследование рек и озер Северо-Восточной Азии, включая р. Лену, Прибайкалье, Западную Монголию. Обширный материал по паразитам рыб рек Северной Азии послужил основой для кандидатской диссертации (1982) и первой монографии: «Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии» (1984). В 1989 г. О.Н. возглавил группу по изучению паразитических червей в ЗИНе, которая затем была преобразована в лабораторию. Этой лабораторией О.Н. руководил вплоть до 2013 г., а в настоящее время заведует отделом паразитологии, который включает лабораторию по изучению паразитических червей и протистов, а также лабораторию по изучению паразитических членистоногих.

В 1994 г. О.Н. становится заместителем директора ЗИНа, а в 2005 г. – директором, на этом посту он оставался до 2018 г. В 1999 г. О.Н. защищает докторскую диссертацию «Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография)». В 2006 г. О.Н. избирается членом-корреспондентом РАН, а в 2016 г. – академиком РАН. С 2008 г. О.Н. входит в состав Бюро отделения биологических наук РАН и способствует развитию общебиологической проблематики в масштабах России. О.Н. является председателем Научного совета РАН, членом президиума Санкт-Петербургского научного центра РАН, членом Совета по гидросфере Земли, председателем комиссии по присуждению премии имени Е.Н. Павловского РАН, председателем диссертационного совета по специальностям «энтомология» и «паразитология» Д 002.223.01. О.Н. награжден медалью ордена «За заслуги перед отечеством» II степени (2005 г.), удостоен премии РАН имени академика К.И. Скрябина (2014 г.). Им опубликовано более 120 научных работ, в том числе 9 монографий, под его руководством защищены 4 докторские и 2 кандидатские диссертации. О.Н. – председатель Государственной Комиссии по защите бакалаврских и магистерских диссертаций на Биологическом факультете СПбГУ. Он руководил многими научными грантами, принимал участие в организации всероссийских и международных конференций и выступал на них с научными докладами, выступал с лекциями в университетах Великобритании, Италии, Финляндии.

В период пребывания на ключевых административных должностях в ЗИН РАН О.Н. многое сделал для института. Особенно это касается развития приборной базы, компьютеризации и внедрения молекулярно-генетических подходов в зоологические исследования. О.Н. способствовал приобретению новых прецизионных оптических приборов, электронного просвечивающего и сканирующего микроскопов, конфокального лазерного микроскопа, компьютеризации института, созданию лаборатории молекулярных методов, на базе которой впоследствии были сформированы лаборатория эволюционной геномики и палеогеномики, а также ЦКБ «Таксон». О.Н. ратовал за необходимость представления в биологических коллекциях, помимо фиксированных организмов, проб их ДНК. В создании такого генетического банка он видел новый путь изучения и сохранения биологического разнообразия, что в настоящее время стало общепринятым. Под руководством и при непосредственном участии О.Н. в ЗИНе начали развиваться зоологические базы данных и информационно-поисковые системы – работа, которая продолжается и по сей день.

Область научных интересов О.Н. Пугачева обширна и в первую очередь касается всестороннего анализа фауны паразитов пресноводных рыб, населяющих водоемы севера Палеарктики. Его всегда привлекали протисты, особенно миксоzoи. Недаром первая статья (1979) посвящена описанию нового вида этих паразитов из головного и спинного мозга лососевых. За этой статьей последовали описания других видов и характеристика фаун миксоzoев пресноводных рыб северной Азии и Европы.

О.Н. Пугачевым в соавторстве с С.А. Подлипаевым написана глава по Мухозоа в монументальной трехтомной сводке «Протисты» (2007). Не остались без внимания и другие таксоны паразитирующих у рыб протистов, и прежде всего кокцидии. По этим паразитам, помимо серии статей, опубликована монография (2012).

Другим «любимым» таксоном О.Н. Пугачева можно считать паразитических плоских червей моногеней – эктопаразитов рыб. Многие работы О.Н. Пугачева посвящены описанию фауны этих паразитов, прежде всего представителей семейств Tetraonchidae и Dactylogyridae, как на разных видах рыб (ленок, голянь и др.), так и для разных географических регионов, в том числе и мировой фауны (примером может служить анализ фауны Dactylogyridae Африки, 1996). Нельзя не отметить оригинальную работу О.Н. Пугачева, в которой он проанализировал с применением математического аппарата принципы функционирования прикрепительных крючьев моногеней (1988). Сделанные им выводы полностью подтвердились впоследствии при использовании для анализа методов конфокальной лазерной микроскопии. Под руководством и при непосредственном участии О.Н. Пугачева опубликован первый в мире «Определитель червей класса Monogenea пресноводных рыб Палеарктики и Амура» на английском языке (Guide to Monogenoidea of freshwater fish of Palaearctic and Amur regions. 2010. Ledizioni LediPublishing. 567 pp.), которым пользуются ихтиопаразитологи всего мира.

В ходе фаунистических исследований О.Н. Пугачев не оставлял без внимания и другие таксоны паразитов рыб – трематод, цестод, нематод и ракообразных, что нашло отражение в ряде статей, опубликованных в разные годы. Работа со многими группами паразитов рыб, в разных географических регионах, глубокий анализ мировой литературы и владение современными компьютерными технологиями позволили О.Н. Пугачеву создать уникальные фаунистические и библиографические банки данных. Основываясь на них, О.Н. подготовил каталог паразитов и вызываемых ими болезней у рыб Северной Европы (A bibliography and an index list on parasites and parasitic diseases of fish in Northern Europe, 1995). В 2002–2004 гг. в трех томах выходят аннотированные каталоги паразитов пресноводных рыб Северной Азии – от Урала до Чукотки и Камчатки, включая водоемы Северного Казахстана, Монголии, Байкал и Забайкалье. Они содержат подробные сведения о распространении около 800 видов паразитов (от протистов до ракообразных) от 111 видов рыб и снабжены картами их распространения. Эти каталоги, доступные в интерактивной форме, стали рабочим инструментом паразитологов, которые проводят исследования на охватываемых Каталогами территориях.

Интерес к зоогеографии и истории формирования паразитофаун пресноводных рыб прошел красной нитью через весь творческий путь О.Н. Пугачева. Уже одна из первых его работ была посвящена анализу генезиса паразитофауны лососевых рыб Евразии (1980). О.Н. Пугачев модифицировал представления о фаунистическом комплексе Штегмана–Никольского, определив его как «группу видов, связанных общностью исторической судьбы и (или) длительным существованием в одной географической зоне и, как следствие, обладающих сходными экологическими потребностями» (1999). Именно фаунистические комплексы О.Н. Пугачев использовал как единицу для зоогеографического анализа паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Им дана характеристика основных фаунистических комплексов – бореального равнинного, арктического пресноводного и бореального предгорного, а также прослежены пути их становления в ходе плиоцен-плейстоценовых преобразований биоты.

Значительным вкладом в науку следует признать развитие О.Н. представлений о структуре и функционировании сообщества паразитов. Это направление, зародившееся в 1970–1980 гг. за рубежом, оставалось без должного внимания со стороны отечественных паразитологов. О.Н. впервые использовал наработки зарубежных исследователей для анализа колоссального материала по паразитам пресноводных рыб, которым он располагал. Такой массив данных о структуре и динамике паразитарных сообществ до О.Н. никто не анализировал. Это дало свои результаты и позволило О.Н. сформулировать представления об интерактивном характере инфрасообществ (особи всех видов паразитов на одной особи хозяина), о различии жизненных стратегий входящих в него видов, о характерных признаках «зрелого» и «незрелого» сообществ, о связи динамики сообществ с особенностями биологии хозяев и мн. другое. Эти работы открывают большие возможности для использования паразитарных сообществ в качестве оценки при изучении состояния среды, биологии, филогении и зоогеографии хозяев. Обобщая свои исследования по генезису фаун паразитов и по особенностям организации их сообществ, О.Н. впервые сформулировал положение о преимущественно некогерентном характере эволюционных преобразований в паразитарных системах, которые формируются паразитом вместе со связанными с ним популяциями животных-хозяев.

Широкая эрудиция и знание особенностей функционирования паразитарных систем позволили О.Н. сформировать оригинальный взгляд на трансмиссию вируса гриппа А и обратить внимание исследователей на воробьиных птиц как природного резервуара этого патогена. В работах начала 2000-х гг. им, вместе с коллегами, дан подробный анализ системы взглядов на трансмиссию вируса гриппа А в естественных экосистемах предложены способы диагностики его присутствия у воробьиных и меры профилактики этого опасного заболевания.

В настоящее время О.Н. продолжает свою плодотворную деятельность на посту научного руководителя ЗИН РАН. Он является главным редактором журнала «Паразитология», членом редколлегии журналов «Природа», «Зоологический журнал», «Труды Карельского научного центра РАН», «Проблемы Арктики и Антарктики», «Журнал Эволюционной биохимии и физиологии» и «Биосфера». О.Н. – вице-президент Паразитологического общества.

Редакционная коллегия журнала «Паразитология», Паразитологическое общество, коллеги и друзья поздравляют Олега Николаевича Пугачева со столь значимым юбилеем и желает ему здоровья, благополучия и дальнейших успехов в жизни и профессиональной деятельности. Этот номер журнала «Паразитология» посвящен академику О.Н. Пугачеву и вошедшие в его состав статьи касаются эколого-эволюционной проблематики и вопросов ихтиопаразитологии – областям, на которых сосредоточен научный интерес юбиляра. Несколько статей этой направленности, которые не вошли из-за лимитированного объема в этот номер, будут опубликованы в первом номере 2024 г.

*Редакционная коллегия журнала «Паразитология»\*  
Межрегиональная общественная организация Паразитологическое общество  
(Паразитологическое общество при РАН)\*\**

*Зоологический институт РАН,  
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия*

*\*e-mail: parazitologiya@zin.ru*

*\*\*e-mail: parsoc@zin.ru*

## СПИСОК ОСНОВНЫХ ТРУДОВ О.Н. ПУГАЧЕВА

### Монографии

- Пугачев О.Н. 1984. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. Л., Наука, 155 с.
- Баасанжав Г., Дгебугадзе Ю.Ю., Демин А.Н., Дулмаа А., Ермохин В.Я., Лапин В.И., Нансалмаа Б., Пугачев О.Н., Пэрэнлэйжамц Ж., Рябов И.Н., Тугарина П.Я. 1985. Рыбы Монгольской Народной Республики. Экология и хозяйственное значение рыб МНР. М., Наука, 175 с.
- Pugachev O.N., Fagerholm H.-P. 1995. A bibliography and an index list on parasites and parasitic diseases of fish in Northern Europe. Finland, Turku, 158 pp.
- Пугачев О.Н. 2001. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Простейшие. СПб., Изд-во СПбГУ, 238 с.
- Пугачев О.Н. 2002. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Книдарии, моногенеи и цестоды. СПб., Изд-во СПбГУ, 240 с.
- Пугачев О.Н. 2003. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Трематоды. С.-Петербург, Изд-во СПбГУ, 224 с.
- Пугачев О.Н. 2004. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи. СПб., Изд-во СПбГУ, 240 с.
- Pugachev O.N., Gerashev P.I., Gusev A.V., Ergens R., Khotenovsky I.A. 2010. Guide to Monogeneoidea of freshwater fish of Palaearctic and Amur regions. Milano, Ledizioni-Ledipublishing, 567 pp.
- Пугачев О.Н., Крылов М.В., Белова Л.М. 2012. Кокцидии отряда Eimeriida рыб России и сопредельных территорий. СПб., ЗИН РАН, 101 с.

### Статьи

- Пугачев О.Н., Хохлов П.П. 1979. Миксоспоридии рода *Myxobolus* - паразиты головного и спинного мозга лососевидных рыб. В кн.: Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток, 137–139.
- Хохлов П.П., Пугачев О.Н. 1979. О формировании паразитофауны рыб северо-востока Азии. В кн.: Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Томск, 43–55.
- Буторина Т.Е., Пугачев О.Н., Хохлов П.П. 1980. Некоторые вопросы экологии и зоогеографии гольцов рода *Salvelinus* тихоокеанского бассейна. В кн.: Популяционная биология и систематика лососевых. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 82–95.
- Пугачев О.Н. 1980. Генезис паразитофауны лососевых рыб Евразии. Паразитология 14 (5): 403–409.
- Пугачев О.Н. 1980. Паразитофауна чукучана (*Catostomus catostomus*) из реки Колымы. Паразитология 14 (6): 511–513.
- Пугачев О.Н. 1983. Паразитические простейшие пресноводных рыб северо-востока СССР. Паразитологический сборник ЗИН АН СССР 31: 158–177.
- Пугачев О.Н. 1983. Моногенеи пресноводных рыб северо-востока Азии. В кн.: Исследования по морфологии и фаунистике паразитических червей. Л., 22–34.
- Пугачев О.Н. 1983. Гельминты пресноводных рыб северо-востока Азии. В кн.: Исследования по морфологии и фаунистике паразитических червей. Л., 90–114.
- Пугачев О.Н. 1984. Нематоды пресноводных рыб северо-востока Азии. В кн.: Эколого-географические исследования нематод. Л., 10–19.
- Пугачев О.Н. 1984. Фауна моногеней семейства Tetraonchidae Burchowsky, 1937. Паразитология 18 (1): 30–39.
- Пугачев О.Н. 1984. Рецензия на книгу Л.В. Аникиевой, Р.П. Малахова, Е.П. Иешко. «Экологический анализ паразитов сиговых рыб». Л., Наука, 1983. 168 с. Паразитология 18 (4): 330–331.
- Гусев А.В., Пугачев О.Н. 1985. Семейство Tetraonchidae Burchowsky, 1937. В кн.: Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. Л., Т. 2, 253–268.
- Джалилов У.Д., Пугачев О.Н. 1985. Зоогеографический анализ паразитофауны рыб Нагорно-Азиатской подобласти. Паразитология 19 (6): 417–423.
- Бауер О.Н., Пугачев О.Н. 1986. VIII Всесоюзное совещание по паразитам и болезням рыб (Астрахань, 1985). Паразитология 20 (6): 493–495.
- Аникиева Л.В., Пугачев О.Н., Пэрэнлэйжамц Ж. 1987. Цестоды рода *Proteocephalus* от алтайского османа (*Oreoleuciscus*: Cyprinidae). В кн.: Систематика, фаунистика, морфология паразитических организмов. Л., Труды ЗИН АН СССР, Т. 161, 94–106.
- Ашурова М., Пугачев О.Н. 1988. *Myxobolus montanus* sp. n. (Myxobolidae, Myxosporidia) от лжеосмана *Schizopigops stoliczkae*. Паразитология 22 (5): 435–436.

- Бауер О.Н., Пугачев О.Н. 1988. Второй международный симпозиум по паразитологии рыб. Паразитология 22 (5): 443–444.
- Иешко Е.П., Пугачев О.Н. 1988. Советско-финский симпозиум «Паразиты рыб северо-запада Европы». Паразитология 22 (6): 528–529.
- Пугачев О.Н. 1988. III симпозиум по паразитам рыб и водных беспозвоночных Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Паразитология 22 (1): 108–110.
- Пугачев О.Н. 1988. О принципах морфофункционального анализа срединных крючьев низших моногеней. В кн.: Исследования моногеней. Л., Труды ЗИН АН СССР, Т. 177, 49–59.
- Пугачев О.Н. 1989. *Pellucidhaptor fidus* n. sp. (Monogenea, Dactylogyridae) от озерного гольяна *Phoxinus phoxinus* из бассейна реки Анадырь. Паразитология 23 (3): 257–259.
- Пугачев О.Н. 1989. Феногеографический анализ *Dactylogyrus phoxini* Malewitskaja, 1949. В кн.: Эколого-популяционный анализ паразито-хозяйственных отношений. Петрозаводск, 103–109.
- Bylund G., Pugachev O.N. 1989. Monogenea of fish in Finland (Dactylogyridae, Ancyrocephalidae, Tetraonchidae). In: Proceeding of International Symposium within the Program of the Soviet-Finnish Cooperation "Parasites of freshwater fishes of north-western Europe". Petrozavodsk, 20–30.
- Пугачев О.Н. 1990. Зоогеографические особенности паразитофауны рыб Ледовитоморской провинции. В кн.: Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. Новосибирск, 5–15.
- Brummer-Korvenkontio H., Valtonen E.T., Pugachev O.N. 1991. Myxosporea parasites in roach, *Rutilus rutilus* (Linnaeus) from four lakes in central Finland. Journal of Fish Biology 38 (4): 573–586.
- Алимов А.Ф., Лобанов А.Л., Пугачев О.Н. 1993. Сравнительный анализ реляционного и сетевого подходов к созданию банков данных по систематике, экологии и географическому распространению животных. Журнал общей биологии 51 (1): 96–103.
- Valtonen E.T., Tuuha H., Pugachev O.N. 1993. Seasonal studies of the biology of *Achtheres percarum* in perch, *Perca fluviatilis*, from four Finnish lakes over a 3-year period. Journal of Fish Biology 43 (4): 621–632.
- Pugachev O.N., Fagerholm H.-P. 1994. Parasites of fish of economic interest in Northern Europe, a literature analysis. Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology 2 (4). 92–96.
- Герасев П.И., Тимофеева Т.А., Пугачев О.Н. 1996. Мировая фауна сем. Dactylogyridae. Африка. Паразитология 30 (2): 149–152.
- Alimov A.F., Lobanov A.L., Pugachev O.N. 1997. Computer technology in the Zoological institute Russian Academy of Sciences. В кн.: Базы данных и компьютерная графика в зоологических исследованиях. С.-Петербург, Труды ЗИН АН СССР, Т. 269, 11–15.
- Пугачев О.Н. 1999. О возможном природном очаге филометроза османа (Cyprinidae: *Oreoleuciscus humilis*) в гобийском озере Бон-Цаган-Нур. В кн.: Проблемы природной очаговости. С.-Петербург, 207–220.
- D'Amelio S., Mathiopoulos K.D., Santos C.P., Pugachev O.N., Webb S.C., Pucanco M., Paggi L. 2000. Genetic markers in ribosomal DNA for the identification of members of the genus *Anisakis* (Nematoda: Ascaridoidea) defined by polymerase chain reaction-based restriction fragment length polymorphism. International Journal for Parasitology 30 (2): 223–226.
- Пугачев О.Н. 2000. Паразитарные сообщества речного гольяна. Паразитология 34 (3): 196–209.
- Пугачев О.Н., Галкин А.К. 2000. Рецензия: Scholz T., Hanzelova V. Tapeworms of the genus *Proteocephalus* Weinland, 1858 (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of fishes in Europe. Praha, 1998. Паразитология 34 (3): 259–260.
- Pugachev O.N. 2000. Infracommunities: structure and composition. Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology 10 (2): 49–54.
- Галкин А.К., Пугачев О.Н. 2001. Из истории изучения паразитических червей в Российской Академии наук. Паразитология 35 (5): 467–472.
- Pugachev O.N. 2001. Parasites of lenok, *Brachymystax lenok* (Salmonidae), and their communities. В кн.: Современные исследования пресноводных рыб Евразии. Труды ЗИН РАН. СПб., Т. 287, 207–219.
- Bauer O.N., Pugachev O.N., Voronin V.N. 2002. Study of parasite and diseases of sturgeons in Russia: a review. Journal of Applied Ichthyology 18: 420–429.
- Пугачев О.Н. 2002. Паразитарные сообщества и нерест рыб. Паразитология 36 (1): 3–10.
- Алимов А.Ф., Зайцев В.Ф., Пугачев О.Н., Степаньянц С.Д., Слепкова Н.В. 2003. Альма-матер отечественной зоологии. Наука в России 3: 92–100.
- Пугачев О.Н., Русинек Е.В. 2003. Первая находка *Tetraonchus awakurai* (Monogenea: Tetraonchidae) на жабрах тупорылого ленка *Brachymystax tumensis* из Приморского края. Паразитология 37 (3): 343–346.
- Пугачев О.Н., Русинек Е.В. 2003. Описание нового вида *Tetraonchus strelkowi* sp. n. (Monogenea: Tetraonchidae) с жабр ленка (*Brachymystax lenok*) из реки Тола (Монголия). Паразитология 37 (5): 436–439.

- Абрамсон Н.И., Ананьева Н.Б., Подлипаев С.А., Пугачев О.Н. 2004. Коллекции ДНК – новый путь изучения и сохранения биологического разнообразия. В кн.: Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы. М.–СПб., 273–282.
- Джавадов Э.Д., Амдий Э.М., Борисенко С.В., Самусева Г.Н., Белова Л.М., Пугачев О.Н., Большаков К.В., Крылов М.В., Чернецов Н.С. 2007. Воробьиные как резервуар вирусов гриппа А. Ветеринария 11: 22–24.
- Колпаков Н.В., Герасев П.И., Пугачев О.Н. 2007. Моногенеи (Monogenea; Platyhelminthes) как зеркало истории биогеографических регионов: распространение дактилогиридей (Dactylogyridea) на рыбах юга Дальнего Востока. I. Введение. Известия ТИНРО 150: 238–249.
- Пугачев О.Н., Джавадов Э.Д., Большаков К.В., Белова Л.М., Борисенко С.В., Косарев В.В., Крылов М.В., Чернецов Н.С. 2007. Роль воробьиных птиц в циркуляции вирусов гриппа А. Ветеринария 11: 22–24.
- Пугачев О.Н., Подлипаев С.А. 2007. Тип Мухозоа. В кн.: Протисты. Ч. 2. С-Пб., Наука, 1045–1082.
- Герасев П.И., Дмитриева Е.В., Огава К., Пугачев О.Н., Колпаков Н.В. 2008. Моногенеи (Monogenea; Platyhelminthes) как зеркало истории биогеографических регионов: распространение дактилогиридей (Dactylogyridea) на рыбах юга Дальнего Востока. II. Факты. Известия ТИНРО 153: 318–334.
- Пугачев О.Н., Белова Л.М., Крылов М.В. 2008. Кокцидии (Eimeriida) рыб континентальных вод России. Паразитология 42 (3): 169–178.
- Пугачев О.Н., Крылов М.В., Белова Л.М. 2008. Природный резервуар вирусов гриппа А. Международный вестник ветеринарии 2: 12–17.
- Dmitrieva E.V., Gerasev P.I., Merella P., Pugachev O.N. 2009. Redescription of *Ligophorus mediterraneus* Sarabiev, Balbuena & Euzet, 2005 (Monogenea: Ancyrocephalidae) with some methodical notes. Systematic Parasitology 73 (2): 95–105.
- Dmitrieva E.V., Gerasev P.I., Merella P., Pugachev O.N. 2009. Redescription of *Ligophorus cephalis* Rubtsova, Balbuena, Sarabiev, Blasco-Costa & Euzet, 2006 and *L. chabaudi* Euzet & Suriano, 1977 (Monogenea: Ancyrocephalidae) with notes on the functional morphology of the copulatory organ sclerites. Systematic Parasitology 73 (3): 175–191.
- Корнакова Е.Е., Пугачев О.Н. 2009. Церкмероморфная гипотеза и современное положение в филогенетике паразитических плоских червей (к 100-летию со дня рождения академика Б.Е. Быховского). Труды Зоологического института РАН 313 (3): 231–240.
- Пугачев О.Н., Большаков К.В., Крылов М.В., Белова Л.М., Джавадов Э.Д. 2009. Мониторинг гриппа А у диких птиц. Ветеринария 4: 23–25.
- Герасев П.И., Дмитриева Е.В., Пугачев О.Н. 2010. Методы изучения моногеней (Plathelminthes, Monogenea) на примере паразитов кефалей (Mugilidae). Зоологический журнал 89 (8): 924–938.
- Пугачев О.Н., Белова Л.М., Крылов М.В. 2010. О находке кокцидий у форели (*Salmo trutta*) в континентальных водах России. Паразитология 44 (2): 191–193.
- Пугачев О.Н., Белова Л.М., Большаков К.В., Крылов М.В., Цвей А.Л., Кузьмина О.Г., Щербанюк Т.А. 2011. Индикация методом ОТ-ПЦР вирусов гриппа А в клоакальных смывах диких птиц. Ветеринария 2: 32–33.
- Пугачев О.Н., Крылов М.В., Белова Л.М. 2011. Современное видение проблемы – грипп птиц (литературно-аналитический обзор). Актуальные вопросы ветеринарной биологии 4 (12): 9–13.
- Anikieva L.V., Ieshko E.P., Pugachev O.N. 2017. The parasite fauna of ecological forms of the European smelt, *Osmerus eperlanus* L. Паразитология 51 (5): 369–378.
- Пугачев О.Н., Крылов М.В., Белова Л.М., Мухамедшина А.Р. 2017. Современные проблемы гриппа птиц и меры его профилактики. Птицеводство 5: 57–60.
- Anikieva L.V., Pugachev O.N., Ieshko E.P., Reshetnikov Yu.S. 2018. Features of the parasite fauna formation in the European smelt *Osmerus eperlanus* (L.). Паразитология 52 (2): 97–109.
- Pugachev O., Ananjeva N., Sinev S., Voyta L., Khalikov R., Lobanov A., Smirnov I. 2019. Creation of Information Retrieval System on the Unique Research Collections of the Zoological Institute RAS. In: Information Technologies in the Research of Biodiversity. Springer, 57–65.

УДК 632.651

## **ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ СТВОЛОВЫХ ФИТОНЕМАТОД КАК РЕЗУЛЬТАТ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ КОАДАПТАЦИЙ С ХОЗЯЕВАМИ И ПЕРЕНОСЧИКАМИ**

**© 2023 г. А. Ю. Рысс\***

Зоологический институт РАН,  
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия  
\*e-mail: nema@zin.ru

Поступила в редакцию 03.10.2023 г.

После доработки 17.11.2023 г.

Принята к публикации 18.11.2023 г.

В обзоре охарактеризованы основные аспекты исследований фауны и эволюции створовых нематод: 1) фаунистические исследования природных очагов створовых нематод позволяют выявить оппортунистические патогены деревьев и предсказать вероятность превращения оппортунистических патогенов в истинных патогенов лесных и парковых сообществ; 2) по материалам из природных очагов можно выявить нематод-антагонистов переносчиков опасных грибных и нематодных инфекций, таких антагонистов можно в перспективе использовать для биологического метода защиты растений; 3) дауеры у предков створовых гельминтов играли роль как стадия выживания в сукцессии декомпозиции детрита, а затем приобрели функцию дисперсии и ещё позднее – трансмиссии за счет насекомых-переносчиков; 4) при мониторинге больных деревьев необходимо исследовать дауеров, поскольку половозрелые гельминты могут отсутствовать в тканях дерева; 5) паразиты произошли от участников детритной пищевой сети и сохранили в жизненном цикле детритоюдную фазу как часть пропативного поколения; 6) переносчики в жизненном цикле фитопатогенных нематод унаследованы от ассоциаций детритоюдных нематод, а не служат поздним приобретением предкового диксенного жизненного цикла «нематода–гриб–растение»; 7) несмотря на значительное различие длительности фаз цикла нематода–дерево и нематода–переносчик, специфичность нематод двойственная: во-первых, к переносчику и, во-вторых, к природному растению-хозяину (результат фитотеста с исключением переносчика).

**Ключевые слова:** антагонисты переносчиков, дауер-личинки, оппортунистические патогены, поликсенные циклы, предсказание риска инвазий, растение-хозяин, трансмиссия паразитов, фитотесты гостальной специфичности

**DOI:** 10.31857/S0031184723060029; **EDN:** RWBUKP

Цель исследования – выявление общих закономерностей эволюции ассоциаций фитонематод с хозяевами и переносчиками. Это обзорная работа на базе собственных исследований автора в 2003–2023 гг. и использования наиболее интересных и часто цитируемых работ по данной теме других исследователей.

Фауна стволовых нематод на уровне родов близка к фауне нематод почвы, что обусловлено принадлежностью большинства этих гельминтов к детритной пищевой цепи. Об этом говорит сопоставление списков родов в классических монографиях по стволовым нематодам (Fuchs, 1930, 1937; Rühm, 1956) и сводок по трофической характеристике почвообитающих нематод (Bongers, 1990; Yeates et al., 1993). Однако в дополнение к родам, общим с почвообитателями, среди стволовых нематод имеются также энтомохорные таксоны со сложными поликсенными циклами. Они наиболее интересны для паразитологических исследований из-за разнообразия связей с ассоциантами в паразитарных системах, а также потому, что среди них имеются настоящие опасные патогены древесных насаждений, в т.ч. карантинного значения.

К наиболее известным нематодозам относятся болезни деревьев – вилты (англ. *wilt*, болезни увядания, с симптомами усыхания всей листвы и ветвей) и суховершинность (англ. *dieback*, усыхание верхушек). Обычно стволовые нематоды ассоциированы с нематодными вилтами – это усложненные энтомо-векторные микозы с участием нематод. Как правило, переносчик – жук, который в специальных ямках (микангиях и нематангиях) переносит споры и инвазионные стадии нематод с больного дерева на здоровое. Наиболее известные возбудители таких заболеваний – нематоды рода *Bursaphelenchus*: *B. xylophilus* для хвойных (Jones et al., 2013), а также *B. ulmophilus* и *B. crenati* для лиственных деревьев (Ryss et al., 2015, 2019, рис. 1).



**Рисунок 1.** Слева – вилт вяза, или Голландская болезнь ильмовых (ГБИ, англ. DED: *Dutch elm disease*) Санкт-Петербург, Каменный остров, угол Каменноостровского проспекта со 2-й Березовой аллеей. ГИС 59.9796, 30.2990. Справа – вилт хвойных, сосна обыкновенная, Гомельская область, Беларусь.

**Figure 1.** Left: Dutch elm disease (DED) St. Petersburg, Kamennyi Island, crossing of Kamennooostrovsky prospekt with 2nd Berezovaya alleya. GIS 59.9796, 30.2990. Right: conifer wilt disease, Scotch pine, Gomel region, Belarus.

Жизненные циклы бурсафеленхов включают насекомое в роли переносчика/ или хозяина нематод. Этим обеспечивается циркуляция инфекции и дисперсия паразита/патогена. Поликсенный цикл энтомохорных нематод на примере *Bursaphelenchus*

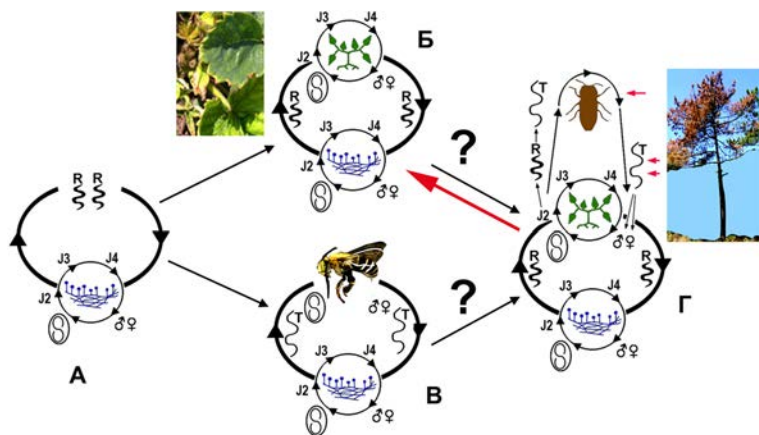
*mucronatus* показан на рис. 2. В цикле нематода связана с тремя ассоциантами – жуком (переносчиком) и древесным растением (хозяином), а после смерти растения также с разрушающим это растение мицелием гриба (т.е. вторым хозяином), которого доставил в дерево жук-переносчик в специализированных ямках-микангиях в грудном отделе. Патогенность обусловлена заполнением смоляных каналов хвойных деревьев массами нематод (Mamiya, 2008). Смоляные каналы пронизывают флоэму и ксилему по стволу дерева и служат защитной системой растения. Их стенки секретируют гидрофобные защитные смолы – терпеноиды. Нематоды заполняют каналы и блокируют перемещение смол, а также разрушают стенки каналов во время питания, прокалывая их ротовыми стилетами. В результате разрушения смоляных каналов нематодами происходит проникновение частиц гидрофобных терпеноидов и вторичных метаболитов в трахеиды, ответственные за водный транспорт в ксилеме. Сокодвижение в стволе дерева останавливается, происходит локальная эмболия в трахеидах, которые заполняются пузырьками газа, и наступает увядание (вилт) кроны дерева и разрушение камбия (Kuroda, 2008). При отмирании дерева его ткани в течение нескольких дней заселяются мицелием фитопатогенных грибов, также инокулированных жуками-переносчиками. Нематоды переходят от питания живыми клетками хозяина к питанию мицелием его паразитов-грибов. У лиственных деревьев защитными веществами служат преимущественно лигнины, выделяемые клетками стенок сосудов флоэмы и наружного слоя ксилемы (Bhuiyan et al., 2009), в этих тканях образуются полости, где также наблюдается усиленное размножение стволовых нематод (Ryss et al., 2019). Питание и патогенез нематод лиственных сходны с этими процессами у хвойных растений.



**Рисунок 2.** Жизненный цикл энтомохорных фитопатогенных нематод на примере *Bursaphelenchus mucronatus*: J2–J4 – личинки, R – резистентные стадии (дауеры-1), Т – дауеры-2 (трансмиссивные личинки).

**Figure 2.** Life cycle of entomochore wood-inhabiting nematode pests on example of *Bursaphelenchus mucronatus*.

В данном обзоре рассмотрены жизненные циклы нескольких паразитических стволовых нематод (микотрофов и мико-фитопаразитов), которые позволяют решить важнейшие вопросы функционирования систем «паразит–переносчик–хозяин» на стыке фундаментальной паразитологии и практики карантинного менеджмента (рис. 3).



**Рисунок 3.** Жизненные циклы стволовых нематод сем. Aphelenchidae и Aphelenchoididae с возможными путями трансформации: А – роды *Aphelenchus* и *Paraphelenchus*; Б – род *Aphelenchoides*; В – семейства Anguinidae, Sphaerulariidae и род *Bursaphelenchus* – группа *Kevini*; Г – род *Bursaphelenchus* – группа *Xylophilus* и большинство видов рода *Bursaphelenchus*.

**Figure 3.** Life cycles of wood inhabiting nematodes of the families Aphelenchidae and Aphelenchoididae with possible transformation ways.

Задачи обзорного исследования: а) Предсказание рисков новых инвазий патогенов; б) Обнаружение естественных антагонистов в природных ассоциациях для использования в качестве перспективных акторов биометода борьбы/защиты от/менеджмента стволовых патогенов; в) Выяснение причин появления дауров (стадий выживания и трансмиссии) в эволюции жизненных циклов и использование дауров в диагностике карантинных патогенов и картировании ассоциаций; г) Проверка гипотез последовательности наращивания состава ассоциаций и усложнения траекторий жизненных циклов в эволюции; д) Оценка относительной значимости гостальной специфичности в паразитарной системе: что важнее – переносчик или хозяин?

Материалом для обзора послужили собственных многолетние сборы автора и наиболее интересные и часто цитируемые результаты из публикаций других исследователей по данной тематике. Эти исследования процитированы в разделах, сгруппированных по указанным выше задачам исследования.

#### ПРЕДСКАЗАНИЕ РИСКОВ НОВЫХ ИНВАЗИЙ ПАТОГЕНОВ

Исследования ассоциаций с переносчиками дают возможность проследить изменения в системах «нематода–переносчик–дерево» в географическом контексте и сделать предсказания рисков инвазий новых видов в лесные и парковые насаждения, и иллюстрировать возможные риски уже известными примерами инвазивных нематодозов.

Материалом для данного обзора послужили многолетние исследования автора, проведенные совместно с С.А. Субботиным (Ryss, Subbotin, 2023) методами морфологической и молекулярной идентификации, а также с выявлением ассоциантов переносчиков и деревьев-хозяев нематод в их природных очагах. Сборы затронули 16 регионов России (Приморье, Иркутская обл., Хабаровский край, Бурятия, Новосибирская обл., Томская обл., Курганская обл., Нижний Новгород, Кировская обл., Санкт-Петербург и Ленинградская область, Москва и Московская обл., Карелия, Смоленская обл., Севастополь, Краснодарский край и Республика Дагестан), а также 4 региона Беларуси (Минская обл., Пинский р-н, Гомельский р-н, и Беловежская Пуща). Было обработано около 600 древесных и энтомологических образцов, поставлено более 60 живых культур (видов и популяций-изолятов); постоянные препараты и генетические образцы депонированы в коллекции (УФК ЗИН РАН).

Оценка потенциальной патогенности нематод и их ассоциантов из естественных очагов – важная задача в разработке моделей риска. Патогены могут быть оппортунистическими и настоящими. Ключевое событие для разработки модели риска: сочетание условий, при которых *оппортунистический патоген* может модифицировать жизненный цикл до превращения в *истинного* патогена (англ. *true pathogen*).

В качестве наиболее яркого и общеизвестного примера патогена карантинного значения (список A2 EPPO) большинство исследователей рассматривают паразита хвойных насаждений *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner & Buhner, 1934) Nickle, 1970 (ССН, сосновая стволовая нематода), вызывающего гибель хвойных насаждений в южной Азии и южной Европе. Эта нематода происходит из северной Америки, где паразитирует на хвойных, но не наносит там существенного ущерба и рассматривается как оппортунистический патоген (Donald et al., 2003; Togashi et al., 2023), т.е. способствует гибели очень старых и ослабленных деревьев, но не повреждает здоровые деревья местных видов сосновых.

История расселения этой нематоды с преобразованием этого патогена из оппортунистического в истинный патоген особого карантинного значения проиллюстрирована на рис. 4. В XX веке вид *B. xylophilus* проник с древесной тарой из Америки в южную Азию: в Японию (Tokushige, Kiyohara, 1969; Kiyohara, Tokushige, 1971; Mamiya, Enda, 1972; Futai, 2008), в материковый Китай, где нематоды были обнаружены впервые в 1982 г. (Cheng et al., 1986; Zhao, 2008), и в Корею (Shin Sang-Chul, 2008). На рубеже 1980–1990-х при эвакуации португальской колонии Макао из Китая нематода *B. xylophilus* с древесной тарой попала в Португалию (о. Мадейра и порт Сетубал вблизи г. Лиссабона). С тех пор этот фитопаразит распространился уже в южной Европе, сменив по пути миграции разные виды переносчиков в пределах одного рода жуков-усачей *Monochamus* (Coleoptera: Cerambycidae) и несколько поражаемых видов сосны *Pinus* spp. (Mallez et al., 2014), и был зарегистрирован как карантинный патоген для стран ЕС (Mota et al., 1999; Ryss et al., 2005; Рысс и др., 2008; Mota, Vieira, 2008; Zhao et al., 2008; Li et al., 2022).

Хотя в инфекции с переносчиком рода *Monochamus* участвуют, кроме нематод *B. xylophilus*, также офиостомовые грибы, было доказано, что *истинным патогеном* служит именно ССН, который разрушает сначала стенки смоляных каналов, а затем всю проводящую систему хвойных деревьев (Kuroda, 2008; Mamiya, 2008).

Этот успех быстрой колонизации и особого патогенеза был обусловлен двумя важными факторами. Во-первых, все хозяева и переносчики представляли собой близкие виды в пределах одного рода или семейства древесных растений. Во-вторых,

большинство видов, относящихся к разнообразным филогенетическим кладам рода *Bursaphelenchus*, обнаружены в естественных биотопах тихоокеанского побережья Азии (помечены кружками на рис. 4), т.е. можно предполагать, что этот вид сформировался при недавней исторической миграции предка (вида того же рода *Bursaphelenchus* группы *Xylophilus*) через ныне исчезнувший Берингов перешеек, а в XX веке с древесной тарой вернулся на историческую родину (восточную Азию), где встретил весьма сходных хозяев рода *Pinus* и переносчиков рода *Monochamus*.

Данный пример позволяет рассмотреть возможные перспективы смены роли оппортунистических патогенов и на других видах энтомохорных нематод, обнаруживаемых при мониторинге естественных очагов инфекции.



**Рисунок 4.** История проникновения стволовой нематоды *Bursaphelenchus xylophilus* из восточной Азии в северную Америку, затем возвратное вторжение в южную Азию и антропогенный перенос в южную Европу с древесной тарой (по: Рысс и др., 2008). Зелеными кружками обозначены местонахождения видов разных клад (групп) рода *Bursaphelenchus* в Азии (по собственным и литературным данным).

**Figure 4.** History of the spread of the ancestor of *Bursaphelenchus xylophilus* from East Asia to North America, then its return route to South Asia with the subsequent anthropogenic invasion of Southern Europe (according to: Рысс и др., 2008). Localities of the *Bursaphelenchus* species in Asia (according to own data and literature data) are indicated by green circles.

Теоретической основой оценки риска эпифитотии за счет пробуждения природных рефугиумов паразитов служат 2 концепции: природной очаговости трансмиссивных болезней Е.Н. Павловского (1964) и биологических инвазий международной Конвенции по биологическому разнообразию (Convention on Biological Diversity, CBD, <https://www.cbd.int/>); первая концепция – это частный случай второй концепции применительно к паразитам с эндемичным переносчиком и способностью к замене хозяина (параксении) филогенетически или экологически близким видом.

По CBD-критериям для потенциально инвазивного вида можно оценить вероятность превращения оппортунистических фитогельминтов в настоящие патогены по следующим параметрам: а) высокой скорости репродукции; б) специфичностью к региональным растениям-хозяевам и жукам-переносчикам на уровне рода, б) поликсенному энтомохорному циклу и филогенетической близостью к уже известным карантинным патогенам (сосновая стволовая нематода *Bursaphelenchus xylophilus*).

В результате мониторинга в 2014–2022 г. (Ryss, Subbotin, 2023) исследованы очаги 24 видов стволовых нематод, каждому виду даны молекулярная и экологическая характеристика, идентифицированы ассоцианты – хозяева и переносчики, а также

прослежены возможные маршруты инвазии между очагами и антропогенными экосистемами. Для траекторий маршрутов распространения патогенов использовали сочетание картографии (точки местонахождений самих видов, а также видов их клад на карте) и филогенетическое древо видов рода *Bursaphelenchus* и семейства Aphelenchoididae, тем же способом, которым прослеживал филогеографию видов культурных растений Н.И. Вавилов. Эти данные приведены ниже по статье Рысса и Субботина (Ryss, Subbotin, 2023).

Этим условиям удовлетворяют обнаруженные в мониторинге 2014–2022 г. (Ryss, Subbotin, 2023) виды рода *Bursaphelenchus*: *B. zvyagintsevi* (группа *Abietinus*), *B. michalskii* (группа *Eggersi*), *B. eremus* и *B. laciniatae* (группа *Eggersi*), *B. willibaldi* (группа *Fungivorus*), *B. fraudulentus* и *B. mucronatus* (группа *Xylophilus*), *B. ulmophilus* (группа *Hofmanni*), *B. crenati* (группа *Sexdentati*); кроме *B. mucronatus*, это паразиты лиственных деревьев, ранее не исследованные столь подробно, как гельминты хвойных.

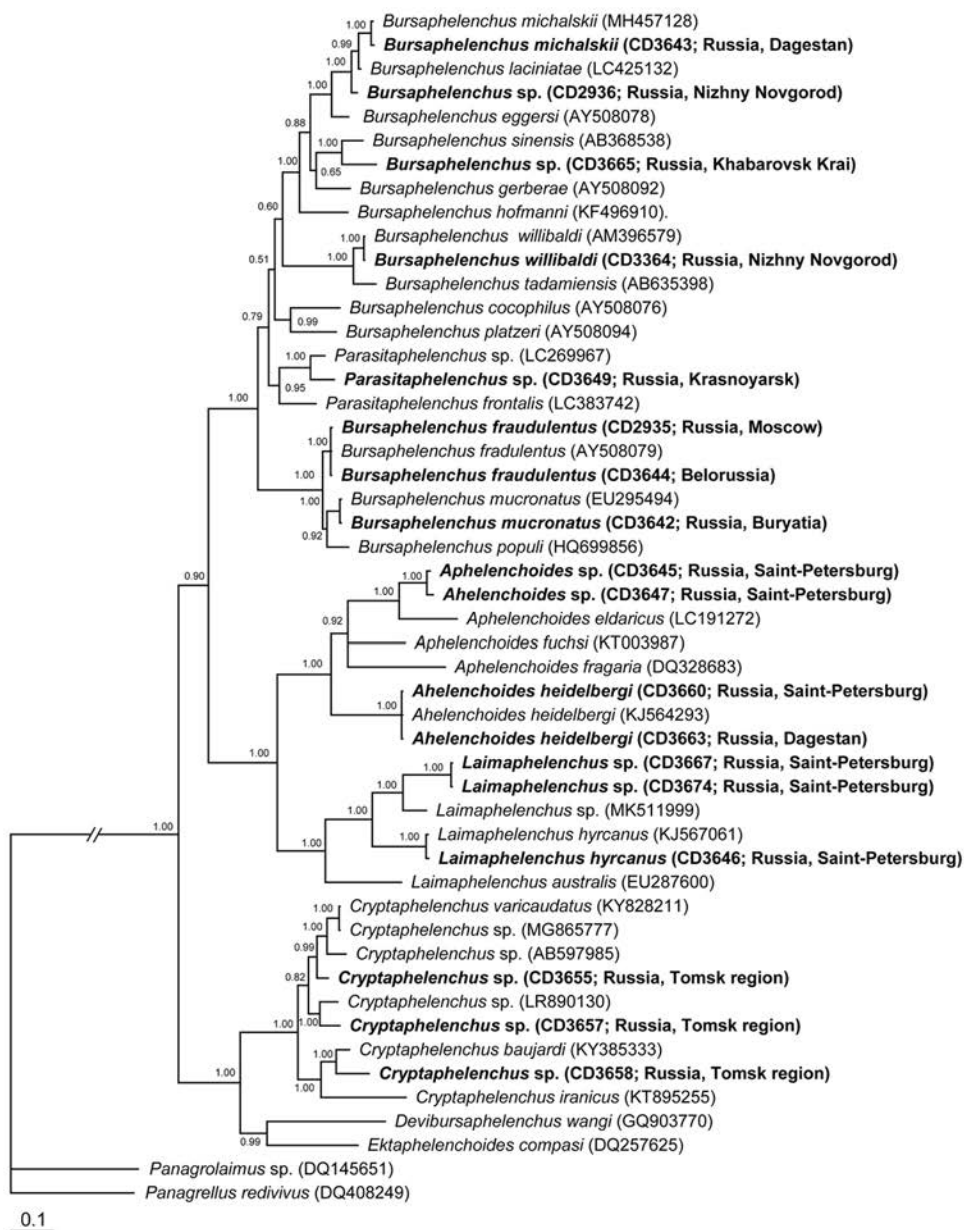
Используя древо филогении, составленное по генам-маркерам популяций, полученных в ходе мониторинга (Ryss, Subbotin, 2023) (рис. 5), можно смоделировать пути дисперсии видов и групп видов патогенов. Ниже даны примеры таких моделей потенциальных рисков распространения стволовых фитопаразитов из естественных очагов.

*Bursaphelenchus zvyagintsevi* Ryss & Subbotin, 2023, группа *Abietinus*. Новая находка в Хабаровске. Группа *Abietinus*, яшень *Fraxinus mandshurica*, личинки и куколки короеда *Hylesinus laticollis*. Филогенетически близок к видам бурсафеленхов восточной Азии из *Pinus* spp.: *B. sinensis* и *B. aberrans*. Это первое обнаружение вида группы *Abietinus* в лиственных деревьях и первая идентификация переносчика для этой группы видов (клады филогенетического древа). Из прежних находок видов группы в восточной Азии можно сделать вывод об исторической дисперсии группы с юга на север континента.

*Bursaphelenchus michalskii* Tomalak & Filipiak 2019, группа *Eggersi*. Новая находка: Дагестан, переносчик *Scolytus jaroschewskii* – древесный хозяин *Ulmus minor*. Типовое и единственное до сих пор местонахождение – Польша, ассоциация: *S. scolytus* – *U. laevis* – (т.е. ассоциация данного вида нематоды и его ассоциантов «*Scolytus*–*Ulmus*», такая же, как и для всей субклады *Eggersi*-2). Очевидно, что новая находка – старт дисперсии вида из Кавказа в центральную Европу.

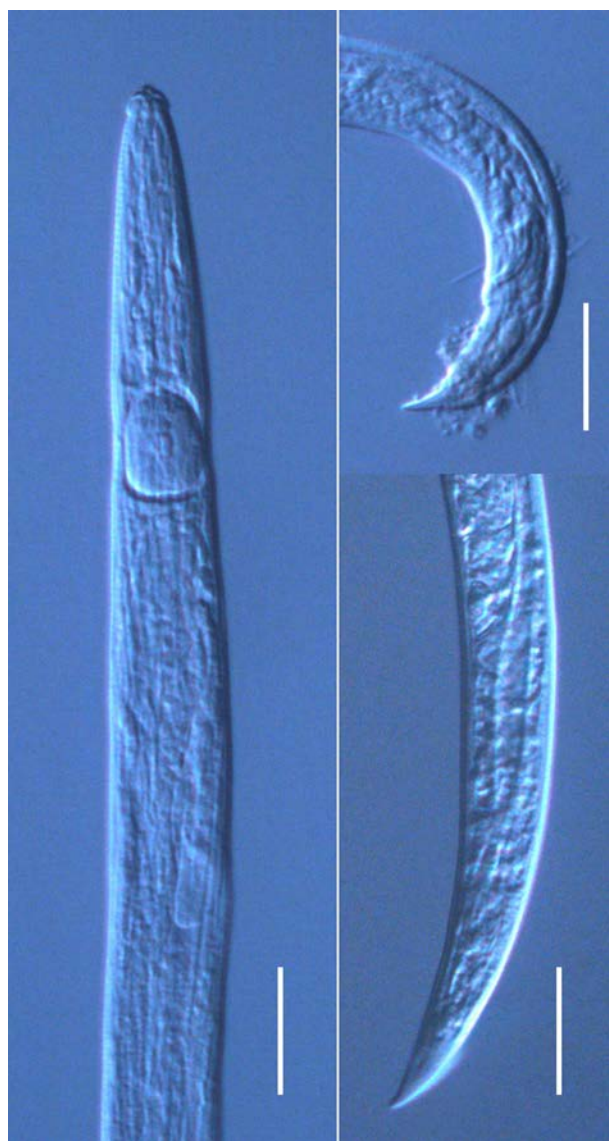
Сходные результаты для нового обнаружения в Приморье вблизи Уссурийского заповедника другого патогена ильмовых *Bursaphelenchus ulmophilus* Ryss et al., 2015 (группа *Hofmanni*): древесный хозяин *Ulmus davidiana* var. *japonica* и переносчик короед *Scolytus jacobsoni*. Предполагаемый маршрут дисперсии из восточной Азии (Приморье, новая находка) в парк Санкт-Петербурга и Москвы, где этот вид был впервые обнаружен и описан в ассоциации вяза *Ulmus glabra* и переносчика *Scolytus multistriatus* (Ryss et al., 2015).

*Bursaphelenchus eremus*, группа *Eggersi* (рис. 6), ассоциация: дуб *Quercus robur* и короед *Scolytus intricatus*. Обнаружен в месте гибели заповедной дубравы в Нижнем Новгороде (Рысс, Мокроусов, 2014; Ryss, Subbotin, 2023). Известен в той же ассоциации из Германии, где характеризуется как вторичный патоген-оппортунист без видимого ущерба дубравам (Ryss et al., 2005). Предполагаемый маршрут дисперсии из западной Европы в Россию.



**Рисунок 5.** Филогенетические отношения нематод сем. Aphelenchoidea по результатам Байесовского анализа, по последовательности гена 28S rRNA (ntax = 65 nchar = 913), новые последовательности мониторинга очагов России и Беларуси выделены жирным шрифтом (по: Ryss, Subbotin, 2023).

**Figure 5.** Phylogeny of the nematode family Aphelenchoidea, Bayesian analysis, 28S rRNA (from: Ryss, Subbotin, 2023).



**Рисунок 6.** *Bursaphelenchus eremus* (группа *Eggersi*), дуб *Quercus robur*, короед *Scolytus intricatus*. Гибель заповедной дубравы в Нижнем Новгороде. Известен из Германии, где характеризуется как вторичный патоген-оппортунист без видимого ущерба дубравам.

**Figure 6.** *Bursaphelenchus eremus* (*Eggersi* group), Nizhni Novgorod, association: *Quercus robur* (heavy wilt) and *Scolytus intricatus*.

В Нижнем Новгороде в Ботаническом саду ННГУ им. Лобачевского в галереях короеда в стволе дуба *Quercus robur* обнаружен оппортунистический патоген *Bursaphelenchus willibaldi* (группа *Fungivorus*), вредоносный в Германии, Румынии и Ирана для древесных растений семейств *Fagaceae* и *Pinaceae* (Schönfeld et al., 2006;

Calin et al., 2013; Miraez et al., 2016). Предполагаемый маршрут дисперсии из западной (передней) Азии и Балкан в центральную Европу и затем в восточную Европу (в рамках специфичной ассоциации «*Scolytus–Quercus*»).

Проведенный анализ точек находок выявляет потенциальные маршруты дисперсии патогенов и точки локальных первичных природных или вторичных очагов инвазивных видов.

#### ВЫЯВЛЕНИЕ ПОТЕНЦИАЛЬНЫХ АГЕНТОВ БИОКОНТРОЛЯ В ЛОКАЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЯХ ОППОРТУНИСТИЧЕСКИХ ПАТОГЕНОВ

Обнаружение в природных очагах видов энтомопатогенных нематод, часть цикла которых проходит в насекомых-переносчиках, открывает перспективу разработки биометода борьбы с трансмиссивными болезнями леса, конечно, при условии успеха постановки массовых культур энтомопатогенов.

В природных ассоциациях фитопатогенов выявлены возможные виды-антагонисты стволовых патогенных нематод и их переносчиков, что перспективно для технологий биоконтроля патогенов, а именно виды родов *Parasitorhabditis*, *Deladenus*, *Hexatylus*, *Prothallonema*, *Micoletzkyia* (Ryss, Subbotin, 2023). Виды этих родов нематод – паразиты гемоцеля и гонад переносчиков, снижающие плодовитость насекомых (Чижов и др., 2019), а вид *Deladenus siricidicola* введен в промышленную культуру Р. Беддингом (классиком технологий биоконтроля насекомых с помощью энтомопаразитических нематод) для борьбы с уничтожающим сосновые насаждения рогохвостом *Sirex noctilio* (Siricidae) в Австралии (Bedding, Akhurst, 1974; Bedding, 1993). Беддинг посвятил всю жизнь разработке технологий культивирования и поддержания вирулентности промышленных изолятов *D. siricidicola* и стал одним из самых коммерчески успешных специалистов по биоконтролю насекомых вредителей в мире. В нашем исследовании (Ryss, Subbotin, 2023) были выявлены и переописаны виды энтомопаразитических и энтомохорных (т.е. с переносчиком в жизненном цикле) нематод из лиственных: *Deladenus posteroporus* (рис.7), *Diplogasteroides nix*, *Laimaphelenchus hyrcanus*.

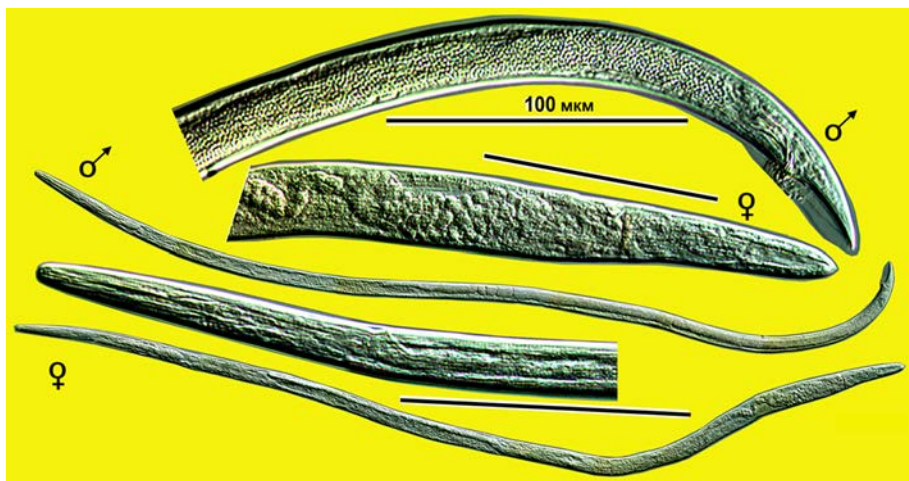
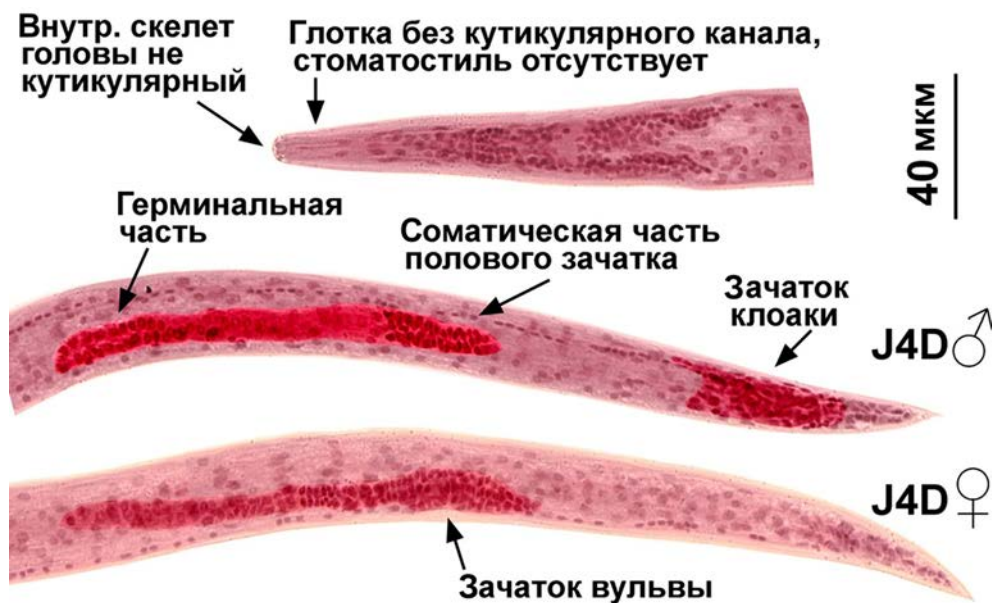


Рисунок 7. *Deladenus posteroporus* из флоэмы дуба *Quercus robur*.

Figure 7. *Deladenus posteroporus* from phloem of *Quercus robur*.

ДАУЕРЫ (СТАДИИ ВЫЖИВАНИЯ И ТРАНСМИССИИ)  
В ЭВОЛЮЦИИ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ  
И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИХ В ДИАГНОСТИКЕ КАРАНТИННЫХ ПАТОГЕНОВ

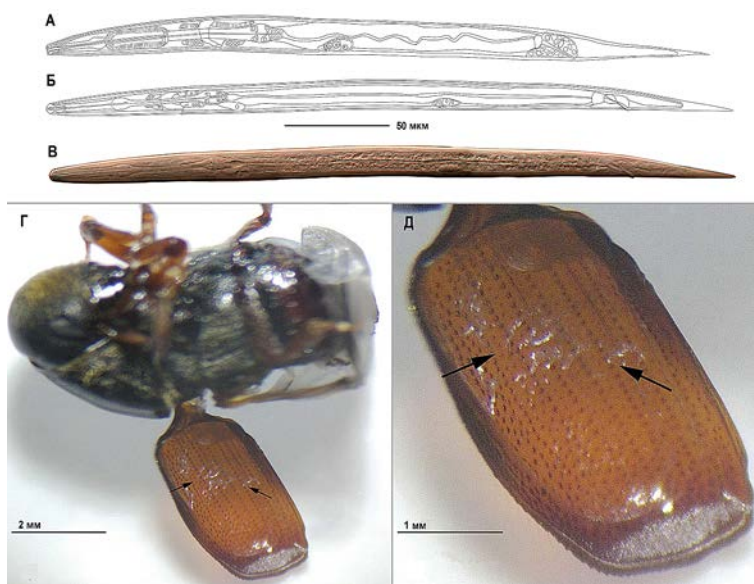
В поликсенном цикле критичными звеньями для выживания гельминта в экосистеме служат стадии расселения (трансмиссии). Они выполняют одновременно функции стадий покоя (диапаузы), дисперсии в пространстве и связи между гемипопуляциями паразита в разных хозяевах. У ствольных нематод такими стадиями служат диморфные личинки – дауеры, представляющие собой одну из стадий обычного онтогенеза из серии линек, но с изменениями морфологии и физиологии. По структуре полового зачатка дауеры соответствуют аналогичной стадии пропативного поколения цикла. Но они малоподвижны или неподвижны, тело их расширено, С-образно искривлено и забито жировыми гранулами. Стома и глотка редуцированы из-за отсутствия активного питания на стадии дисперсии (рис. 8). Они могут располагаться под элитрами жуков-переносчиков или в специальных ямках – нематангиях грудного отдела личинки, куколки или имаго переносчика (рядом с микангиями, рис. 9 и 10), или в трахеях переносчика, или в старой гниющей древесине.



**Рисунок 8.** Дауеры J4D *Bursaphelenchus mucronatus* отличаются от обычных личинок пропативного поколения J4 редуцированными стомой и глоткой (по: Рысс, 2016).

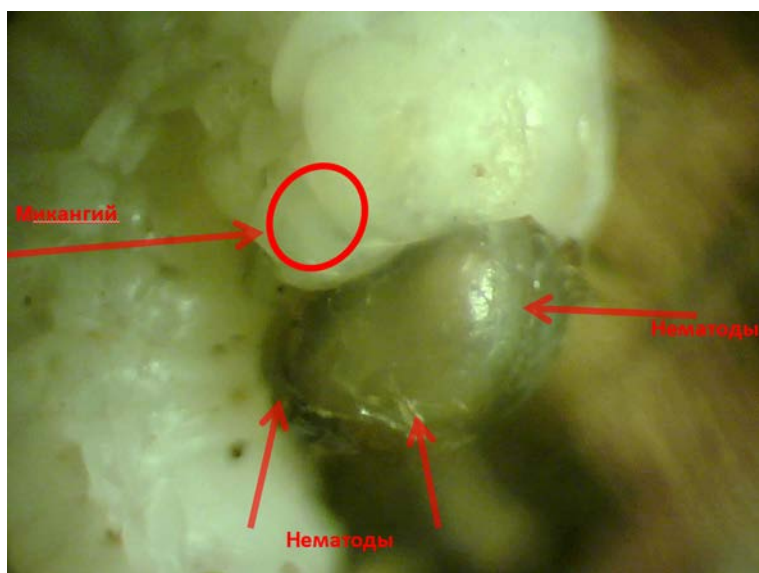
**Figure 8.** *Bursaphelenchus mucronatus*, dauers J4D differing from J4 in reduced stoma and pharynx (after: Рысс, 2016).

Для выявления стадии покоя, ответственной за выживание популяции, мною совместно с К.С. Поляниной были проведены опыты *in vitro* на 4 видах ствольных нематод из разных таксономических групп (Polyanina, Ryss, 2021; Ryss, Polyanina, 2022a, 2022b, 2022c).



**Рисунок 9.** Энтомохорные трансмиссивные дауеры *Rhabditolaimus ulmi* на надкрыльях жука-переносчика – заболонника струйчатого *Scolytus multistriatus*: А – обычная личинка; Б, В – специальные непитающиеся дауер-личинки, приспособленные для передачи насекомым; Г, Д – дауеры на надкрыльях жука (указаны стрелками) (по: Ryss et al., 2021).

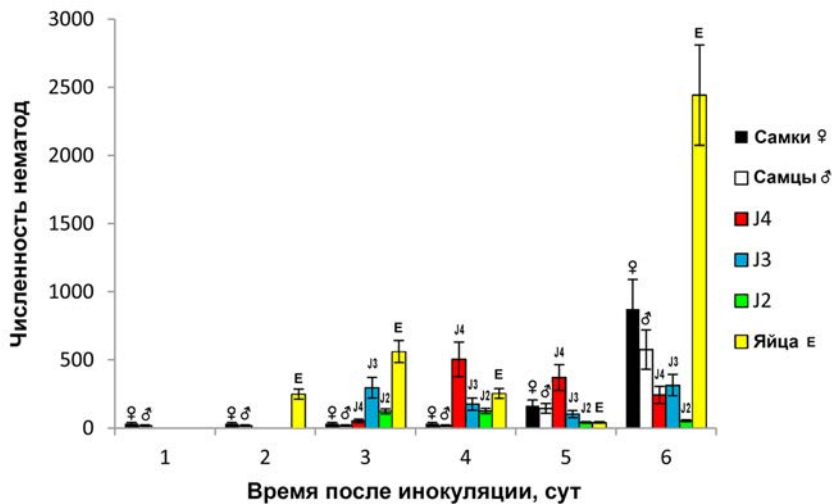
**Figure 9.** Entomochore transmissive dauers of *Rhabditolaimus ulmi* under elytrae of its vector, the beetle *Scolytus multistriatus* (after: Ryss et al., 2021).



**Рисунок 10.** Расположение микангия и дауер-личинки *Rhabditolaimus ulmi* на голове личинки переносчика – жука *Scolytus multistriatus*.

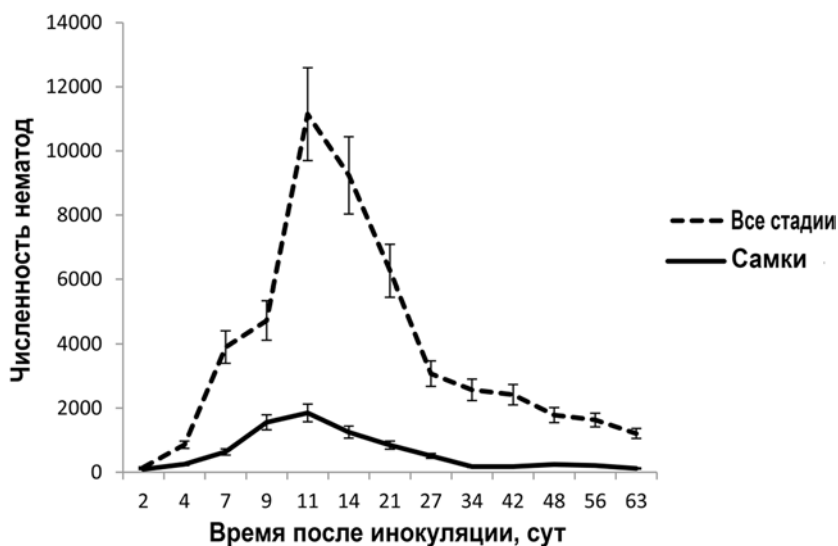
**Figure 10.** Locations of mycangium and dauer-larvae of the nematode *Rhabditolaimus ulmi* on a larva head of insect vector, *Scolytus multistriatus*.

Для этого в агаровую среду в чашках Петри вносили инокулом в виде синхронизированной по стадии онтогенеза группы из 50 самцов и самок. В ходе опытов идентифицировали время единичной генерации (по увеличению вдвое числа самок по сравнению с инокуломом, поскольку смертность в начальный период культивирования была нулевой) (рис. 11), затем наблюдали экспоненциальный рост численности, для которого генерировали математическую модель, и примерно через 1.5–2 мес. наблюдали массовую смертность популяции в результате истощения пищи и накопления продуктов жизнедеятельности (рис. 12). По завершении этого периода нематоды поднимались на верхнюю крышку чашки Петри и формировали пассивные стадии покоя (дауеры) (рис. 13). У разных родов и семейств эти стадии оказались разными (табл. 1). У *Aphelenchoides* sp. из флоры дуба стадией покоя были ювенильные оплодотворенные самки со сперматеками, полными спермиев (Ryss, Polyanina, 2022c). У *Panagrolaimus detritophagus* (Panagrolaimidae) самки при инокуляции продуцировали массу яиц, из которых лишь небольшая часть сразу переходила к вылуплению и развитию, а большинство оставались стадиями длительного покоя (Polyanina, Ryss, 2021). Затем при массовом завершении популяционного цикла на крышке чашки Петри оставались пассивные дауеры третьей стадии J3D. Именно J3D также была выявлена как стадия покоя для энтомохорной вязовой стволовой нематоды *Rhabditolaimus ulmi* (сем. Diplogastridae) (Ryss, Polyanina, 2022b). У *Bursaphelenchus willibaldi* (сем. Aphelenchoididae) стадией покоя оказались личинки J4D, т.е. четвертой стадии (Ryss, Polyanina, 2022a). Обозначим эти стадии покоя как дауеров первой линии, с названием дауер-1.



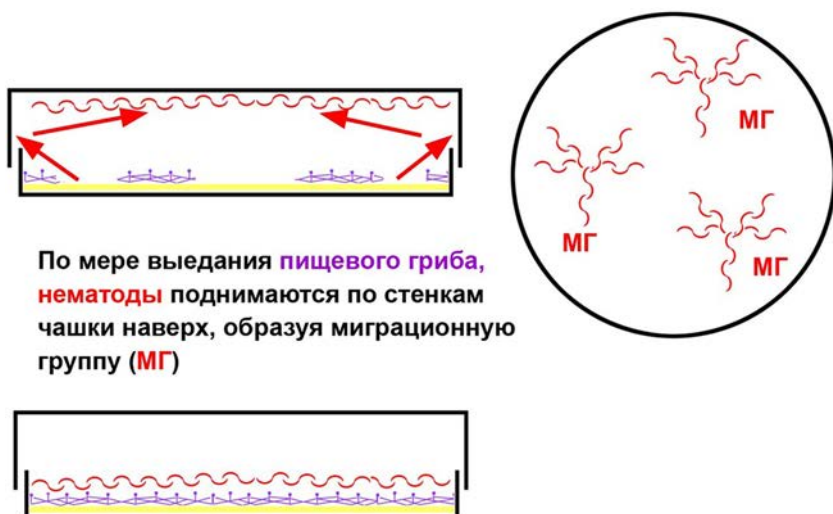
**Рисунок 11.** Динамика популяции *Bursaphelenchus willibaldi*. По оси ординат – численность, по оси абсцисс – время после момента инокуляции (сут) при инокулеуме 50 экз. (половозрелые самцы и самки). На 6-е сут происходит удвоение числа самок при нулевой смертности, т.е. каждая самка в среднем произвела по одной самке нового поколения. Самый правый столбец (E) показывает резкое возрастание числа отложенных яиц по завершении первой генерации (по: Ryss, Polyanina, 2022a).

**Figure 11.** *Bursaphelenchus willibaldi*. Population dynamics *in vitro*. Inoculum: 50 adults. On 6<sup>th</sup> day the number of females was twice the inoculum, thus indicating that each female on average produced one female of the new generation (arrow, after: Ryss, Polyanina, 2022a).



**Рисунок 12.** Динамика численности популяции *Bursaphelenchus willibaldi* *in vitro*. К 63 сут наблюдается массовая гибель нематод, остаются только дауеры (по: Ryss, Polyanina, 2022a).

**Figure 12.** *Bursaphelenchus willibaldi*. Population dynamics *in vitro*. On day 63, most of the nematodes were dead except for the dauer stages (Ryss, Polyanina, 2022a).



**Рисунок 13.** *Bursaphelenchus willibaldi* *in vitro*. К концу популяционного цикла (63 сут) дауеры (МГ) поднимаются на крышку чашки Петри и формируют клубки (swarming).

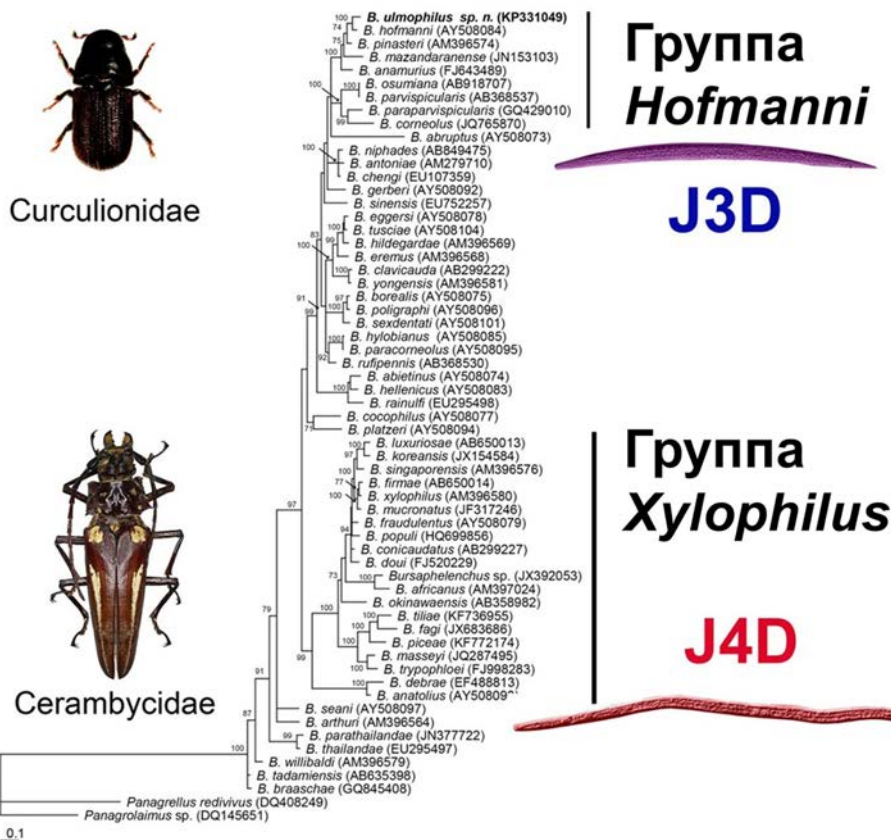
**Figure 13.** *Bursaphelenchus willibaldi* *in vitro*. At final stage of population cycle, the migration stage individuals rise to the lid of Petri dish, forming the swarming aggregations.

**Таблица 1.** Основные параметры жизненных циклов 4 видов нематод (обобщено в: Полянина, 2023 из публикаций: Polyanina, Ryss, 2021; Ryss, Polyanina, 2022a, 2022b, 2022c)  
**Table 1.** Basic parameters of life cycles of four nematode species (compiled in: Polyanina, 2023 from: Polyanina, Ryss, 2021; Ryss, Polyanina, 2022a, 2022b, 2022c)

| Показатель                                               | <i>Panagrolaimus detritophagus</i> | <i>Rhabditolaimus ulmi</i> | <i>Aphelenchoides</i> sp.                | <i>Bursaphelenchus willibaldi</i> |
|----------------------------------------------------------|------------------------------------|----------------------------|------------------------------------------|-----------------------------------|
| Трофическая специализация                                | Бактериотроф                       | Бактериотроф               | Мико-фитотроф                            | Мико-фитотроф                     |
| Онтогенез (время 1-й генерации), сут                     | 7.3 ± 0.8 (6–8)                    | 7.83 ± 1.32 (7–10)         | 10.5 ± 1.5 (9–11)                        | 5.8 ± 0.5 (4–6)                   |
| Наличие переносчика                                      | Факультативно                      | Да                         | Нет                                      | Да                                |
| Популяционный цикл, сут                                  | 34                                 | 70–91                      | 63                                       | 63                                |
| Суточная плодовитость в первом поколении                 | 4.5 ± 1.3 (3–6)                    | 2.80 ± 1.82 (1.11–6.06)    | 1.32 ± 0.63 (0.51–2.28)                  | 3.4 ± 1.5 (2.1–5.9)               |
| <b>Стадия диапаузы in vitro</b>                          | <b>Яйцо, J3D</b>                   | <b>j3D</b>                 | <b>Самка (со спермиями в сперматеке)</b> | <b>J4D</b>                        |
| Наличие энтомохорной дауер-личинки                       | Неизвестно                         | J3D                        | Неизвестно                               | J3D                               |
| Наличие миграционной группы 2-го и последующих поколений | Нет                                | Нет                        | Да                                       | Да                                |
| Продолжительность жизни самки, сут                       | 13–20                              | 56–59                      | 33–44                                    | 18–40                             |
| Время биоразложения 1 м³ древесины хозяина, сут *        | 20 сут или 1 г. **                 | 76.5 сут или 2–3 г. **     | 97 сут или 4 г.                          | 37 сут или 1–2 г.                 |

Примечания. Жирным шрифтом выделена стадия диапаузы (дауер-стадия), как важная стадия выживания в онтогенезе. Статистические величины даны в форме: среднее значение ± стандартное отклонение (диапазон выборки). (\*) Время биоразложения указано в сут для опытов in vitro и в количестве лет (г.) в природных условиях с учетом сезонного периода в регионах умеренного климата, когда средняя дневная температура воздуха становится равной температурному режиму опыта in vitro 22 (21–23)°C или выше.  
(\*\*) Время биоразложения в двух первоначальных публикациях для *P. detritophagus* и *R. ulmi* было указано для среднего объема целого дерева; здесь указано время заселения нематодами для 1 м³ древесины, полученное по тем же формулам путем перерасчета.

Однако при трансмиссии насекомыми (под элитрами, в трахеях, в яйцекладе) специализированные дауеры разных видов могут различаться даже в пределах одного рода (рис. 14). Роль дауеров для разных филогенетических клад рода *Bursaphelenchus* выполняют личинки J3D и J4D. Таких энтомохорных дауер-личинок обозначим здесь как дауеры-2. Номер стадии дауеров (J3D или J4D) имеет, таким образом, также филогенетическое значение.



**Рисунок 14.** Филогенетическое древо двух групп видов рода *Bursaphelenchus* (*Hofmanni* и *Xylophilus*) с разными по стадии трансмиссивными дауер-личинками (J3D и J4D) и разными семействами жуков-переносчиков. (по: Ryss et al., 2015, модифицировано).

**Figure 14.** Phylogenetic tree of the *Hofmanni* и *Xylophilus* groups within the genus *Bursaphelenchus* with different transmissive dauer juveniles (J3D and J4D) and insect vector families (from: Ryss et al., 2015, modified).

Для видов группы *Xylophilus* (род *Bursaphelenchus*) в опытах показано, что типичный для них энтомохорный дауер-2 (J4D) формируется в результате линьки личинки покоя (дауер-1, J3D) под действием аттрактантов куколки жука-переносчика, J3D→J4D (Mamiya, 1975; Maehara, Futai, 1996; Hasegawa, Miwa, 2008; Mota, Vieira, 2008; Zhao et al., 2008; Tanaka et al., 2017; Kirino et al., 2023). Т.е. происходит дальнейшая дифференциация дауеров на стадию покоя и энтомохорную трансмиссивную стадию. При попадании в дерево-хозяина при питании жука или при его яйцекладке, J4D линяет на половозрелую особь, откладывающую яйца, из которых вылупляются личинки уже пропативного поколения. Личинки после линьки превращаются в половозрелых нематод, дающих начало серии пропативных поколений в дереве и в мицелии древоразрушающего гриба.

Дауеры – необходимый объект карантинной диагностики. В древесине не всегда можно выявить половозрелых стволовых гельминтов. Поэтому обязательными

процедурами должны быть молекулярная идентификация дауеров и постановка лабораторной культуры из экстрагированных дауеров. В агаровой среде с питательным грибом дауеры линяют и формируют половозрелых особей пропативного поколения, пригодных для морфологической диагностики. Таким образом, фитокарантинная диагностика должна включать не только половозрелых особей, но и трансмиссивных энтомохорных личинок и личинок выживания.

#### ГИПОТЕЗЫ УСЛОЖНЕНИЯ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ВЗГЛЯД НА ВОЗНИКНОВЕНИЕ ПАРАЗИТИЗМА НА ПОЗВОНОЧНЫХ, НАСЕКОМЫХ И РАСТЕНИЯХ

Дауеры – связующие звенья разных гостальных сегментов поликсенного цикла (гемипопуляций вида гильминта). Как же сформировались эти циклы и главное – зачем?

На примерах филогении трех линий ствольных нематод (*Aphelenchoididae*, *Diplogastridae*, *Rhabditidae*) проиллюстрирую мою рабочую гипотезу о приобретении переносчиков не на завершающей стадии эволюции циклов паразитов или комменсалов насекомых, а еще у свободноживущих предков фитопаразитов, входящих в детритную пищевую сеть, до формирования облигатного фитопаразитизма.

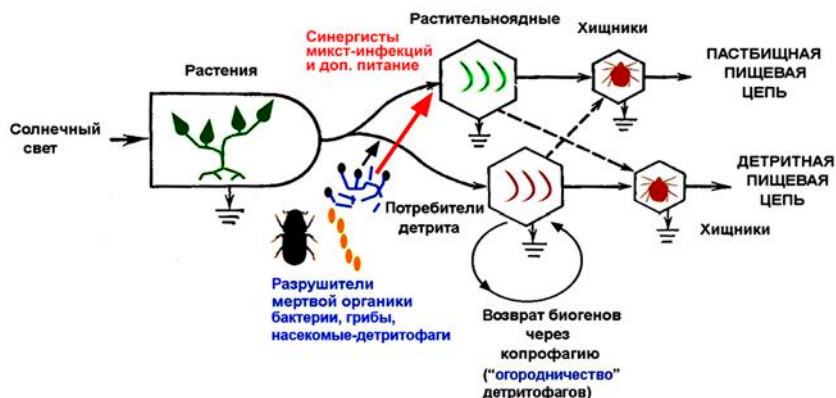
Авторы концепции индикации стадий сукцессии детритной сети с помощью гильдий нематод (гильдия – комбинация типа трофики и места в сукцессионном ряду разложения мертвой органики) указали на две важные стартовые гильдии детритотрофов (бактериотрофов Ba1 и микотрофов Fu2) с обязательным признаком – наличием энтомохорных дауеров (Ferris et al., 2001; таблица гильдий см. Neher, Darby, 2009; Ferris, 2010). Переносчиками этих нематод служат также детритоядные насекомые – диptеры и жуки. Для микроскопических нематод с узким сочетанием предпочтений (короткой стадии сукцессии и крошечной точки питания) весьма удобно, когда их крупные летающие соседи по детритному сообществу переносят их в новый детритный очаг с точно такими же параметрами, что и первоначальный, и на той же стадии сукцессии разложения детрита. Это дает основание предположить, что адаптивный диморфизм личинок с образованием дауеров возник задолго до перехода нематод к паразитизму, еще у детритоядных свободноживущих сапробиотических нематод в средах обитания с быстротекущими процессами разложения детрита.

Из факта наличия дауеров еще у свободноживущих детритотрофов возникают три вопроса: а) Зачем детритотрофам дауеры? б) почему детритотрофы в эволюции склонны к переходу к паразитизму? в) Каковы конкретные пути усложнения жизненных циклов с приобретением цепочки ассоциантов?

Попробуем дать ответы. Odum (1983) указывает место в экосистеме для свободноживущих нематод, характеризуя их как преимущественно детритотрофов. Соответственно, переход от бактериотрофики через комменсализм к кишечному эндопаразитизму обуславливает выход на более высокий трофический уровень в пищевой цепи. Такое же повышение трофического уровня в пищевой цепочке очевидно и для перехода от микотрофики к фитопаразитизму (рис. 15, верхний ряд: *пастбищная пищевая цепь*). В новой системе паразит–хозяин бывший детритотроф использует трофическую связь, питание за счет хозяина; в этом случае паразит ставит себя в пищевой цепочке после хозяина, перемещаясь на более высокий трофический уровень. В случае питания за счет тканей растения это переход от микотрофики к фитотрофике в рамках *пастбищной пищевой цепи* (рис. 15, верхний ряд). В случае перехода к паразитизму на членистоногих в рамках *детритной пищевой цепи* (рис. 15, нижний ряд) нематоды-бактериотрофы, переходя к паразитизму, т.е. питаются

за счет ресурсов хозяина, повышают качество своего питания до трофического уровня хищников. Существенное отличие от хищников состоит в том, что хищники повышают свой уровень активным изъятием организмов из сообщества, а паразиты – за счет внутренних ресурсов своих живых хозяев, остающихся в структуре сообщества.

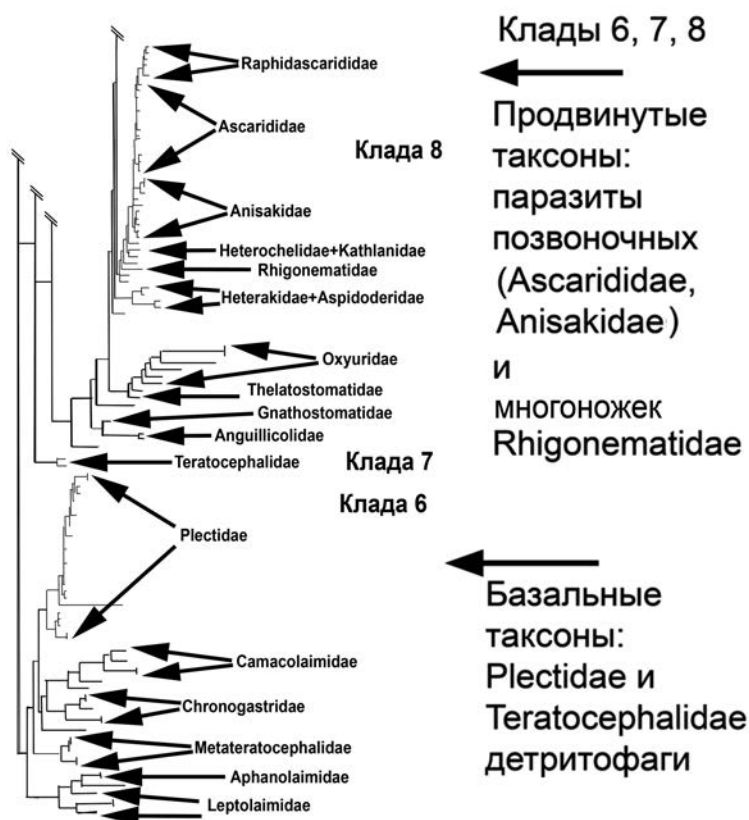
Из сравнительно-морфологических исследований, а также из новых молекулярных реконструкций филогении следует, что в эволюции типа Nematoda предковыми таксонами для нематод-паразитов животных служили бактериотрофы, а для паразитов растений – микотрофы (Парамонов, 1962; van Megen et al., 2009). Об этом свидетельствуют консенсусные филогенетические деревья, построенные на молекулярных, морфологических и биономических признаках.



**Рисунок 15.** Изменение роли нематод в пастбищной и детритной пищевой цепях при переходе от микотрофики к фитопаразитизму (верхний ряд – пастбищная цепь) и от бактериотрофики к паразитизму в членистоногих (нижний ряд – детритная пищевая цепь). По: Odum, 1983, модифицировано: Рысс, 2016.

**Figure 15.** Changing role of nematodes in the pasture and detrital food chains during the transition from mycotrophic and bacteriotrophic feeding to plant and entomo-parasitism (Odum, 1983, modified).

По филогенетическим реконструкциям van Megen et al. (2009) семейства гельминтов позвоночных хозяев (Ascarididae, Anisakidae) и паразитов мононожек (Rhigonematidae) формируют единую линию эволюции из трех близких клад 6, 7 и 8, а базальными таксонами в этой линии выступают нематоды семейств Plectidae и Teratocephalidae (рис. 16), которых по типу трофики относят к типичным бактериотрофам (Yeates et al., 1993). Плектиды и тератоцефалиды — обычные обитатели сапробиотических очагов на ранней стадии сукцессии декомпозиции мертвой органики (Ferris et al., 2001; Ferris, 2010). Для этих семейств нематод (рис. 16) известны дауер-личинки как стадии криптобиоза и пассивной дисперсии: *Plectus* spp. и Plectidae (Sandhove et al., 2016; Shatilovich et al., 2023), *Teratocephalus tilbrookii* (Teratocephalidae) (Pickup, Rothery, 1991). О наличии резистентных дауер-стадий у *Plectus* spp. говорит также мой личный опыт культивирования плектусов в шишках хвойных деревьев, в условиях периодической сухости и затем увлажнения субстрата при температурах 15°C и ниже (Рысс, неопубликованные данные).



**Рисунок 16.** Общее происхождение паразитов позвоночных – аскаридид и анизакид и бактериотрофов семейств Plectidae и Teratocephalidae (фрагмент, по: van Megen et al., 2009 – модифицировано). Значения апостериорной вероятности (> 70%) не указаны.

**Figure 16.** The common origin of vertebrate parasites Ascaridae and Anisakidae and bacteriotrophs of the families Plectidae and Teratocephalidae (fragment, after: van Megen et al., 2009 – modified). Posterior probability values (> 70%) are not indicated.

В другой линии, продвинутыми таксонами в которых выступают энтомопаразитические нематоды из семейств Steinernematidae (клада 10) и Heterorhabditidae (клада 9), (агенты биометода борьбы с вредными насекомыми), базальными таксонами оказались бактериотрофы из семейств Mesorhabditidae и Peloderidae (van Megen et al., 2009), также имеющие дауер-личинок (рис. 17).

Наконец, в клade 12, по филогении van Megen et al. (2009), продвинутым родом в которой выступает род опасных стволовых паразитов *Bursaphelenchus*, в качестве базальных таксонов обозначены фито-микотрофы родов *Aphelenchoides*, *Shistonchus* и *Laimaphelenchus*, а самыми базальными таксонами служат виды-бактериотрофы семейства Panagrolaimidae, которые, согласно нашим исследованиям, также способны питаться мицелием грибов *in vitro* (Polyanina, Ryss, 2021) (рис. 18). Все перечисленные роды также имеют дауеров-1 в жизненном цикле, которых можно наблюдать *in vitro* (Polyanina, Ryss, 2021; Ryss, Polyanina, 2022a, 2022b, 2022c). По дауер-стадиям видов

сем. Panagrolaimidae, их триггерам и молекулярным механизмам опубликованы детальные исследования (Salehian et al., 2011; Schiffer et al., 2017; Shatilovich et al., 2023).

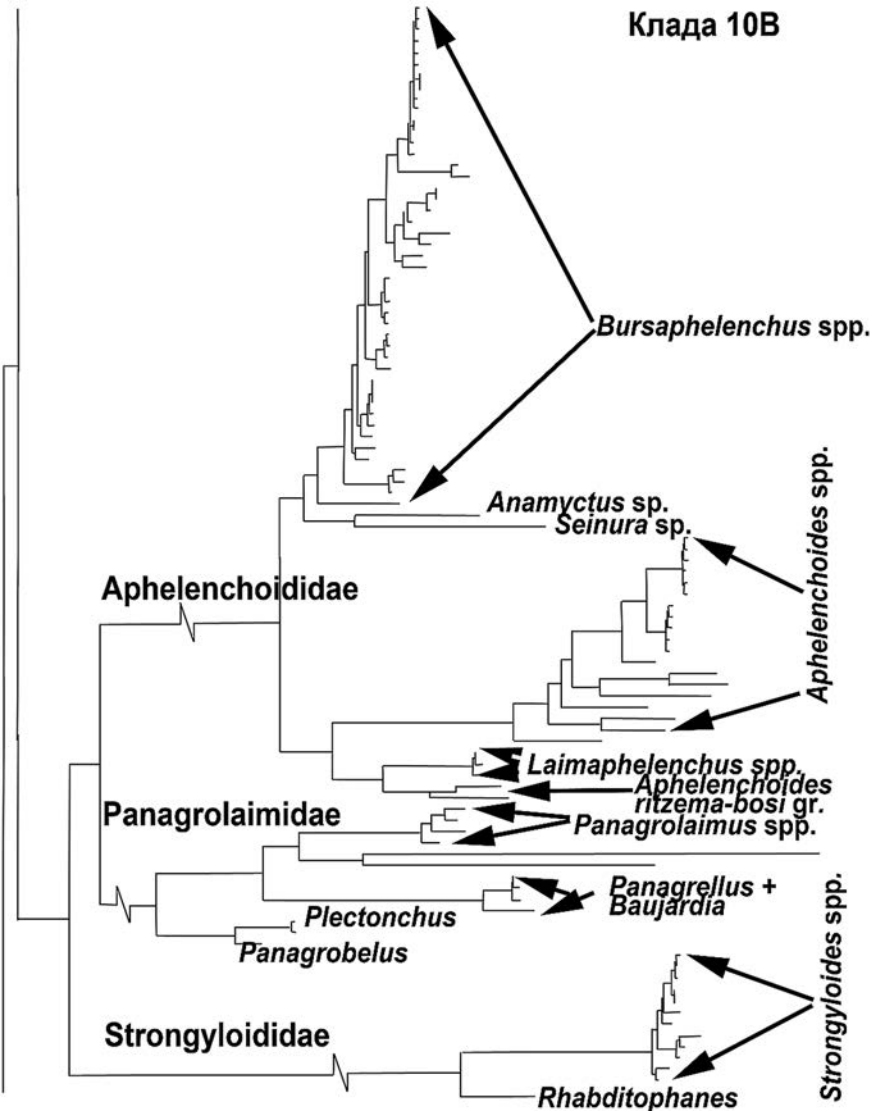


**Рисунок 17.** Общее происхождение паразитов насекомых семейств Steinernematidae и Heterorhabditidae и бактериотрофов Rhabditidae, Mesorhabditidae и Peloderidae (фрагмент, по: van Megen et al., 2009 – модифицировано). Значения апостериорной вероятности (> 70%) не указаны.

**Figure 17.** Common origin of insect parasites of the families Steinernematidae and Heterorhabditidae and bacteriotrophs of the Rhabditidae, Mesorhabditidae and Peloderidae (fragment, after: van Megen et al., 2009 - modified). Posterior probability values (> 70%) are not indicated.

Итак, дауеры-1 (личинки диапаузы или выживания) имеются в жизненных циклах тех свободноживущих видов нематод, которые формируют базальные клады нескольких филогенетических линий, ведущих к специализированным паразитам. Эти линии объединяют продвинутых паразитов следующих хозяев: позвоночных животных, членистоногих, или растений (включая древесные виды). Как указано выше для видов рода *Bursaphelenchus*, энтомохорные дауеры-2 – это следующая стадия онтогенеза дауер-1 или та же стадия дауер-1 тех видов, у которых энтомохорными дауерами служат J3D, например, *Bursaphelenchus ulmophilus* или *B. crenati* (Ryss et al., 2015, 2019). Ferris et al. (2001) указывают, что у свободноживущих микотрофов и бактериотрофов гильдий Fu2 и Ba1 дауеры энтомохорные, ассоциированные с переносчиками диптерами и детритоядными жуками (рис. 19). Таким образом, дауеры в цикле стволовых нематод унаследованы от свободноживущих предков как стадии выживания в сукцессии детритной декомпозиции и для энтомохорной дисперсии. Это подтверж-

дается ассоциациями видов рода *Panagrolaimus* с насекомыми-переносчиками (Massey, 1964, 1971, 1974; Polyanina, Ryss, 2021), поскольку, как указано выше, панагролаймы занимают базальное положение в филогенетической линии, ведущей к продвинутой кладе видов *Bursaphelenchus*.



**Рисунок 18.** Общее происхождение фитопаразитов, микотрофов семейства Aphelenchoidea и фито-микотрофов того же семейства (*Aphelenchoides*, *Laimaphelenchus*, *Schistonchus*), а также базального таксона клады 12 – семейства бактериотрофов Panagrolaimidae (фрагмент, по: van Megen et al., 2009, модифицировано).

**Figure 18.** Common origin of plant parasites of the family Aphelenchoidea and plant and-mycotrophes of the same family (genera *Aphelenchoides*, *Laimaphelenchus*, *Schistonchus*), as well as of the basal taxon of clade 12, the bacteriotrophic family Panagrolaimidae (fragment, after: van Megen et al., 2009 – modified). Posterior probability values (> 70%) are not indicated.

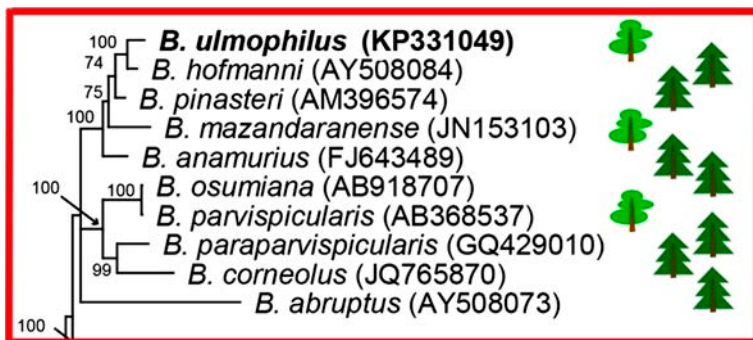


необходимо найти в эволюции *Bursaphelenchus* доказанные случаи утраты переносчика в филогенетических линиях. Такие случаи известны. В соответствии с филогенией рода *Bursaphelenchus* (Рысс, Субботин, 2017), в кладе (группе) *Kevini* и в группе *Fungivorus* происходит утрата растения-хозяина в цикле. То же можно сказать о филогенетической линии, ведущей в сем. Aphelenchoididae от *Cryptaphelenchus* к моноксенному энтомопаразитическому роду *Acugutturus* (Рысс, 2009, 2016). Таким образом, для предка стволовых нематод наиболее вероятен первичный цикл микотрофа в детритном очаге с облигатным насекомым-переносчиком, распространяющим дауров (модифицированных личинок или ювенильных самок). Растение-хозяин в сложном поликсенном цикле стволовых фито-микогельминтов, вероятно, появилось позднее гриба и насекомого, при переходе нематод от детритотрофики в гниющей древесине к оппортунистическому паразитизму с питанием живыми тканями умирающего растения. Специализированный облигатный истинный паразитизм в стволах деревьев сформировался уже на базе оппортунистического.

СПЕЦИФИЧНОСТЬ К АССОЦИАНТАМ НЕМАТОД – ХОЗЯИНУ И ПЕРЕНОСЧИКУ.  
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ (ФИТОТЕСТЫ)

Обусловлена ли специфичность нематод к виду дерева только предпочтениями жука?

На примерах филогении групп видов *Hofmanni* и *Sexdentati* (по: Ryss et al., 2015, 2019, рис. 20) рода *Bursaphelenchus* видно, что в каждой группе видов происходил переход от хвойных к лиственным хозяевам и в обратном направлении. Моделирование филогении рода *Bursaphelenchus* в целом показывает наибольшую вероятность происхождения предка рода от вида афеленхонид – паразитов хвойных с переносчиком короедом (Рысс, Субботин, 2017). Однако каждый вид бурсафеленхов ассоциирован преимущественно с видами переносчика одного рода (Ryss et al., 2005). Специфичность к хозяину определяется конечно, кормовыми предпочтениями вида-переносчика.

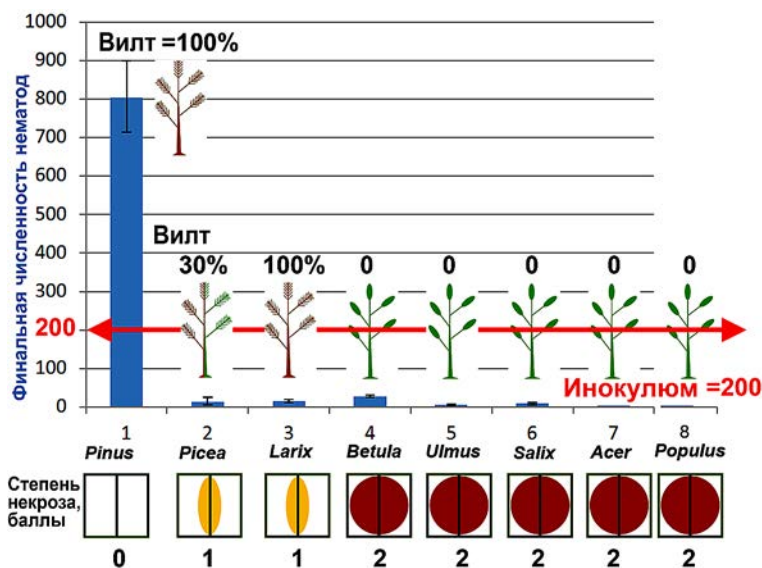


**Рисунок 20.** Переходы видов *Bursaphelenchus* группы *Hofmanni* с хвойных на лиственные и в обратном направлении (по: Ryss et al., 2015).

**Figure 20.** Host switch events within the *Bursaphelenchus* phylogeny, *Hofmanni* group, from conifers to deciduous trees and vice versa (Ryss et al., 2015, modified).

Однако можно говорить и о преобладании специфичности бурсафеленхов в пределах семейства растения-хозяина (Ryss et al., 2005). Но для того, чтобы выявить истинную специфичность к растению, необходимо исключить переносчика, т.е. провести

фитотесты с экспериментальным заражением черенков деревьев различных видов и семейств. В серии таких опытов (Рысс и др., 2018; Ryss et al., 2018; Полянина, Рысс, 2019; Polyanina, Ryss, 2019) на видах *B. mucronatus*, *B. ulmophilus*, *B. crenati* и *B. fraudulentus* было показано, что при инокулюме 200 нематод/растение и периоде после инокуляции 45 сут заражения финальная численность нематод в природном хозяине гельминта достоверно превышает инокулюм, тогда как в черенках многих других видов она ниже инокулюма. Для гельминта из сосны *B. mucronatus* достоверный подъем численности наблюдали только на черенках природного хозяина – сосны, в других видах деревьев происходило снижение численности (рис. 21).



**Рисунок 21.** Фитотесты с *B. mucronatus*. По оси ординат – численность нематод, по оси абсцисс – растения-хозяева. Даны планки доверительных интервалов по значениям численности ( $n = 25$ ). Линия со значением численности 200 по оси ординат – величина инокулюма (число особей нематод разных стадий), показывающая относительный рост или снижение численности на разных хозяевах. Над столбиками численности указаны значения вилта (%), а внизу реакция иммунитета (в баллах) с графическим отображением интенсивности реакции относительно надреза инокуляции (0 – нет реакции, 1 – слабый некроз с размытым пятном шириной не более 3 мм от щели инокуляции, 2 – сильная некротическая реакция с четко оформленным темным пятном и шириной не менее 4 мм от щели инокуляции) (по: Ryss et al., 2018, модифицировано).

**Figure 21.** *B. mucronatus*, host specificity tests. Ordinate axis - nematode abundance, absciss axis - host plants. Confidence interval bars for abundance values are given ( $n = 25$ ). Inoculum: 200 individuals/plant (horizontal line to show the final level of nematode abundance comparing to inoculum) (Ryss et al., 2018, modified).

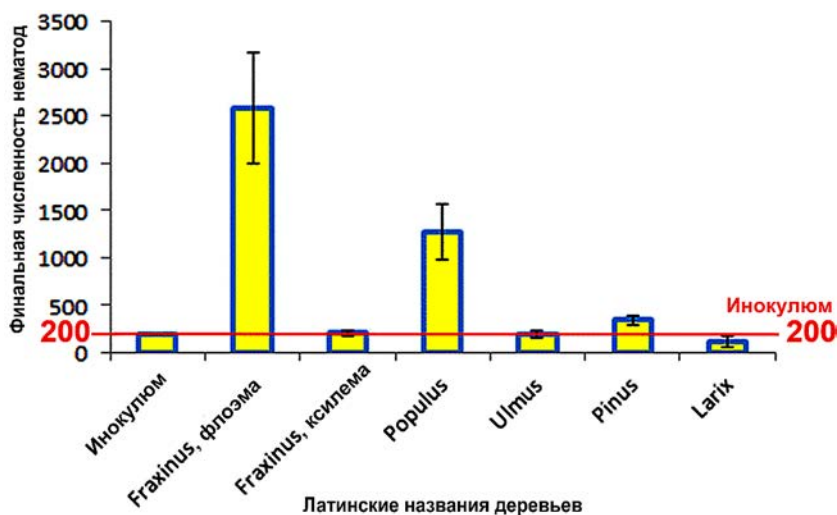
Для гельминта из вяза *B. ulmophilus* подъем численности нематод происходил как на природном хозяине, так и в черенках хвойных (сосны, лиственницы и пихты) и в тополе (рис. 22) (Polyanina et al., 2016). Для гельминта из ясеня *B. crenati* увеличение численности наблюдали на природном хозяине и на тополе, который можно считать универсальным экспериментальным хозяином двух исследованных нами видов

бурсафеленхов (рис. 23). Небольшой, но достоверный рост численности *B. crenati* наблюдали на черенках сосны (Полянина, Рысс, 2019; Polyana, Ryss, 2019). В наших фитотестах с изолятом *B. fraudulentus* (2017 г., не опубликовано) паразитирующим в лиственных (березе), нематоды успешно размножились и на хвойных, достоверный рост численности с превышением инокулюма был проявлен на сосне, лиственнице, березе и тополе. Вилт проявился на ольхе, черенки остальных лиственных не проявили симптомов увядания. Из хвойных 100% вилт проявился на лиственнице, слабый 30–40% вилт на сосне и ели. Результаты экспериментов говорят о том, что каждый вид стволовых нематод, кроме деревьев, предпочитаемых природным переносчиком, обладает также и своей индивидуальной специфичностью к виду дерева-хозяина, причем эта специфичность не ограничена одним семейством деревьев; гельминт из лиственного дерева может размножаться и в некоторых хвойных хозяевах. Это указывает на потенциальную вероятность эволюционного перехода гельминта на нового хозяина при случайном заносе или при появлении нового случайного переносчика. Сначала новый хозяин будет использован как среда выживания гельминта. При случайной встрече популяцией гельминта удачного переносчика, кормящегося на этом новом потенциальном хозяине, возможно становление новой ассоциации «нематода–переносчик–дерево», что означает симпатрическое видообразование у олиготрофных и олигохорных фитопаразитических видов.



**Рисунок 22.** Фитотест 45 сут. Финальная численность *Bursaphelenchus ulmophilus* в черенках 11 видов деревьев. Инокулюм 200 нематод/растение указан горизонтальной линией. Ось ординат – финальные численности нематод/растение; ось абсцисс – родовые латинские названия деревьев. Планки погрешностей – доверительные интервалы ( $n = 20$ ) (по: Polyana et al., 2016; Полянина, Рысс, 2019; Polyana, Ryss, 2019; Полянина, 2023).

**Figure 22.** Host specificity tests, 45 days. Final abundance of *Bursaphelenchus ulmophilus* in cuttings of 11 tree species. The inoculum of 200 nematodes/plant is indicated by the horizontal line. Ordinate axis - final nematode/plant abundances; abscissa axis - generic Latin names of trees. Error bars are confidence intervals ( $n = 20$ ) (from: Polyana et al., 2016; Полянина, Рысс, 2019; Polyana, Ryss, 2019; Полянина, 2023).



**Рисунок 23.** Фитотест 45 сут. Финальная численность *Bursaphelenchus crenati* в черенках 5 видов деревьев. Обозначения как на рис. 21. Для черенков ясеня *Fraxinus excelsior* отдельно указаны численности нематод во флоэме и ксилеме (по: Полянина, Рысс, 2019; Polyaniina, Ryss, 2019; Полянина, 2023).

**Figure 23.** Host specificity tests, 45 days. Final abundance of *Bursaphelenchus crenati* in cuttings of five tree species. Abbreviations as in Fig. 21. For ash cuttings (*Fraxinus excelsior*), nematode abundances in phloem and xylem are indicated separately (Полянина, Рысс, 2019; Polyaniina, Ryss, 2019; Полянина, 2023).

В заключение обзора можно сделать основные выводы об эволюции стволовых нематод. Оппортунистические фитопатогены из природных очагов могут принимать роль настоящих патогенов в новых регионах. Дауеры, будучи связующими звеньями гемипопуляций поликсенных жизненных циклов, в эволюции меняли свою роль от стадий выживания и диапаузы в сукцессии детритной пищевой цепи, до специализированных стадий дисперсии, а затем преобразовывались в трансмиссивные стадии. Нематоды меняли свое место в экосистеме от детритной пищевой цепи к пастбищной, становясь из свободноживущих или энтомохорных комменсалов паразитами и, таким образом, повышая свой трофический уровень за счет своих новых хозяев. В разных линиях эволюции циклов фитогельминтов неоднократно происходили как наращивание цепочки ассоциантов в жизненном цикле, так и утрата переносчика или растения-хозяина. Происходила частая смена переносчиков и хозяев по принципу филогенетической близости, но в фитотестах показано, что виды стволовых нематод могут успешно поддерживать размножение пропативного поколения на отдельных видах деревьев, филогенетически далеких от их природных хозяев. Для практики диагностики и лесного менеджмента важны идентификация стволовых гельминтов не только на половозрелой стадии, но и на стадии дауреров, а также поиск в естественных очагах насекомых-переносчиков таких видов нематод, которые выполняют в экосистеме роль естественных антагонистов и патогенных паразитов переносчиков опасных грибных и нематодных инфекций древесных насаждений.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Настоящий обзор объединил пленарные доклады, прочитанные автором на Международном Симпозиуме Российского общества нематологов (август 2023) и на Съезде Паразитологического общества (октябрь 2023 г.).

Автор благодарит О.Н. Пугачева, С.А. Субботина, О.А. Кулинича и К.В. Галактионова за обсуждение наиболее важных аспектов работы, а также К.С. Полянину за активное участие в изложенных в статье исследованиях.

В работе использованы материалы Фондовой коллекции ЗИН РАН (УФК).

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование поддержано грантами РФФИ № 20-04-00569 и 20-34-90101; Государственным заданием № 122031100260-0.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Павловский Е.Н. 1964. Природная очаговость трансмиссивных болезней в связи с ландшафтной эпидемиологией зооантропонозов. М., Л., Медицина, 211 с. [Pavlovsky Ye.N. 1964. Natural refugia of the transmissible diseases associated with the landscape-dependent epidemiology of zoonosis and human infections. Moscow, Leningrad, 211 pp. (In Russian)].
- Парамонов А.А. 1962. Основы фитогельминтологии. Т. 1. Москва, Наука, 480 с. [Paramonov A.A. 1962. Fundamental of plant helminthology. V. 1. Moscow, Nauka, 480 pp. (In Russian)].
- Полянина К.С. 2023. Ксилобионтные нематоды лиственных древесных растений: фауна, жизненные циклы и паразито-хозяйинные отношения. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 24 с. [Polyanina K.S. 2023. Xylobiont nematodes of deciduous woody plants: fauna, life cycles and host-parasite relations. Abstract of PHD Thesis (Biology). Saint-Petersburg, Zoological Institute RAS, 24 pp. (In Russian)].
- Полянина К.С., Рысс А.Ю. 2019. Жизненные циклы нематод, ассоциированных с болезнями лиственных деревьев. В кн.: Галактионов К.В. (ред.). Школа по теоретической и морской паразитологии. VII Всероссийская конференция с международным участием, 9–14 сентября 2019 г., Севастополь. Тезисы докладов. Севастополь, ФИЦ ИнБЮМ, 21–22. [Polyanina K.S., Ryss A.Y. 2019. Life cycles of nematodes associated with diseases of deciduous trees. In: Galaktionov K.V. (ed.). School of fundamental and marine parasitology. VII All-Russian conference with international participants, September 2019, Sevastopol. Abstracts. Sevastopol, IBSS RAS, 21–22. (In Russian)].
- Рысс А.Ю. 2009. Пути становления паразитизма у фитонематод отрядов Tylenchida и Aphelenchida. Труды Зоологического института РАН 313: 257–272. [Ryss A.Y. 2009. Ways of origin of parasitism in plant parasitic nematodes of the orders Tylenchida and Aphelenchida. Proceeding of the Zoological Institute RAS 313: 257–272. (In Russian)].
- Рысс А.Ю., Виейра П., Мота М. 2008. История расселения видов рода *Bursaphelenchus* (Nematoda: Aphelenchida: Parasitaphelenchidae). Доклады Академии Наук. Общая биология 419: 138–141. [Ryss A.Y., Vieira P., Mota M. 2008. History of expansion of the species of the genus *Bursaphelenchus* (Nematoda: Aphelenchida: Parasitaphelenchidae). Doklady Akademii Nauk. Obshchaya Biologiya 419: 138–141. (In Russian)].
- Рысс А.Ю., Мокроусов М.В. 2014. Анализ климатических и биологических параметров для модели оценки риска распространения стволовых нематод *Bursaphelenchus* spp. и *Devibursaphelenchus teratospicularis* (Rhabditida: Aphelenchoidea). Паразитология 48: 454–460. [Ryss A.Y., Mokrousov M.V. 2014. Analysis of climate and biological parameters for pest risk modeling of the expansion of wood inhabiting nematodes *Bursaphelenchus* spp. and *Devibursaphelenchus teratospicularis* (Rhabditida: Aphelenchoidea). Parazitologiya 48: 454–460. (In Russian)].

- Рысс А.Ю., Полянина К.С., Скрыбина М.Д. 2018. Стволовые нематоды со сложным циклом на примере двух видов паразитов лиственных деревьев. В кн.: Галактионов К.В., Медведев С.Г., Рысс А.Ю., Фролов Ф.О. (ред.). Современная паразитология — основные тренды и вызовы. Международная конференция (VI съезд Паразитологического общества). г. Санкт-Петербург, 15–19 октября 2018 г. СПб., Издательство “Лема”, 211. [Ryss A.Y., Polyagina K.S., Skrybina M.D. 2018. Wood inhabiting nematodes with the polyxenic life cycle studied on example of two species of parasites of deciduous plants. In: Galaktionov K.V., Medvedev S.G., Ryss A.Y., Frolov A.O. (eds). Modern parasitology – basic trends and challenges. VI Congress of Parasitological Society. Saint-Petersburg, Russia, October 15-19, 2018. Saint Petersburg, Lema, 211. (In Russian)].
- Рысс А.Ю., Субботин С.А. 2017. Козволюция стволовых нематод рода *Bursaphelenchus* Fuchs, 1937 с насекомыми переносчиками и растениями-хозяевами. Журнал общей биологии 78: 32–61. [Ryss A.Y., Subbotin S.A. 2017. Coevolution of the wood-inhabiting nematodes of the genus *Bursaphelenchus* Fuchs, 1937 with insect vectors and plant hosts. Zhurnal obshchei biologii 78: 32–61. (In Russian)].
- Рысс А.Ю. 2016. Происхождение фитопаразитизма нематод и их коэволюция с хозяевами и переносчиками (на примере афеленхоидных нематод). Глава III. В кн.: Галактионов К.В. (ред.). Козволюция паразитов и хозяев. Коллективная монография. Труды Зоологического института РАН, Т. 320. Приложение 4. СПб., Издательство ЗИН РАН, 127–159. [Ryss A.Y. 2016. Origin of plant parasitism of nematodes and their co-evolution with hosts and vectors (with analysis of the aphelenchoidids). Chapter III. In: Galaktionov K.V. (ed.). Coevolution of parasites and their hosts. Monograph. Proceedings of the Zoological Institute RAS, Vol. 320, Supplement 4. Saint-Petersburg, Zoological Institute RAS, 127–159 (In Russian)].
- Рысс А.Ю., Полянина К.С., Скрыбина М.Д. 2018. Стволовые нематоды лиственных деревьев: цикл развития и специфичность к растениям-хозяевам. В кн.: Мовсесян С.О. (ред.). Биоразнообразие паразитов. Доклады Международной научной конференции, посвященной 75-летию Центра паразитологии и 140-летию со дня рождения академика К.И. Скрыбина, 23–25 октября 2018 г. г. Москва, Товарищество научных изданий КМК. Труды Центра Паразитологии 50: 216. [Ryss A.Y., Polyagina K.S., Skrybina M.D. 2018. Wood inhabiting nematodes of the deciduous trees: life cycles and host specificity to plants. In: Mowsesyan S.O. (ed.). Biodiversity of parasites. Proceedings of international scientific conference, devoted to 140 anniversary of K.I. Skryabin, October 23-25, 2018. Moscow, KMK Scientific Press Ltd. Trudy Centra Parazitologii 50: 2016. (In Russian)].
- Чижов В.Н., Буторина Н.Н., Таболин С.Б., Лиманцева Л.А., Субботин С.А. 2019. Энтомопаразитические нематоды отрядов Tylenchida и Aphelenchida. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 691 с. [Chizhov V.N., Butorina N.N., Tabolin S.B., Limantseva L.A., Subbotin S.A. 2019. Entomoparasitic nematodes of the orders Tylenchida and Aphelenchida. Moscow, KMK Publishers, 691 pp. (In Russian)].
- Bedding R.A. 1993. Biological control of *Sirex noctilio* using the nematode *Deladenus siricidicola* In: Bedding R., Akhurst R., Kaya H. (eds). Nematodes and the biological control agents East Melbourne, CSIRO publication, 11–20.
- Bedding R.A., Akhurst R.J. 1974. Use of the nematode *Deladenus siricidicola* in the biological control of *Sirex noctilio* in Australia. Journal of Australian entomological society 13: 129–135.
- Bhuiyan N.H., Selvaraj G., Wei Y., King J. 2009. Role of lignification in plant defense. Plant Signaling & Behavior 4: 158–159. <https://doi.org/10.4161/psb.4.2.7688>
- Bongers T. 1990. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. Oecologia 83: 14–19.
- Calin M., Vieira P., Costache C., Braasch H., Gu J., Wang J., Mota M. 2013. Survey of the genus *Bursaphelenchus* Fuchs, 1937 (Nematoda: Aphelenchoididae) in Romania. EPPO Bulletin 43: 144–151.
- Cheng H.R., Lin M.S., Qian R.J. 1986. A study on morphological diagnosis and pathogenicity of the pine wood nematode. Journal of Nanjing Agricultural University 2: 55–59.
- Donald P., Stamps W., Linit M. 2003. Plant disease lessons. Pine wilt. The Plant Health Instructor. The American Phytopathological Society (APS), 1–4. <https://doi.org/10.1094/PHI-I-2003-0130-01>
- Ferris H. 2010. Contribution of nematodes to the structure and function of the soil food web. Journal of Nematology 42: 63–67.
- Ferris H., Bongers T., De Goede R.G.M. 2001. A framework for soil food web diagnostics: Extension of the nematode faunal analysis concept. Applied Soil Ecology 18: 13–29. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(01\)00152-4](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(01)00152-4)
- Fuchs A.G. 1930. Neue an Borken- und Russelkäfer gebundene Nematoden, halbpasparasitische und Wohnungseinmeiter. Freilebende Nematoden aus Moos und Walderde in Borken und Russelkäfergängen. Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik Oekologie und Geographie der Tiere für Systematik Oekologie und Geographie der Tiere, Jena 59: 505–646.

- Fuchs A.G. 1937. Neue parasitische und halbparasitische Nematoden bei Borkenkäfern und einige andere Nematoden. I. Teil die Parasiten der Waldgartner *Myelophilus piniperda* L. und *minor* Hartig und die Genera *Rhabditis* Dujardin, 1845 und *Aphelenchus* Bastian, 1865. Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik Oekologie und Geographie der Tiere, Jena 70: 291–380.
- Futai K. 2008. Pine wilt in Japan, from first incidence to the present. In: Zhao B. G., Futai K., Sutherland J. R., Takeuchi Y. (eds). Pine Wilt Disease. Tokyo, Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 5–12. [https://doi.org/10.1007/978-4-431-75655-2\\_2](https://doi.org/10.1007/978-4-431-75655-2_2)
- Hasegawa K., Miwa J. 2008. Embryology and Cytology of *Bursaphelenchus xylophilus*. In: Pine Wilt Disease. Zhao B. G., Futai K., Sutherland J. R., Takeuchi Y. (eds). Tokyo, Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 81–104.
- Jones J.T., Haegeman A., Danchin E.G., Gaur H.S., Helder J., Jones M.G., Kikuchi T., Manzanilla-López R., Palomares-Rius J.E., Wesemael W.M. 2013. Top 10 plant-parasitic nematodes in molecular plant pathology. Molecular plant pathology 14: 946–961. <https://doi.org/10.1111/mpp.12057>
- Kirino H., Maehara N., Shinya R. 2023. How did *Bursaphelenchus* nematodes acquire a specific relationship with their beetle vectors, *Monochamus*? Frontiers in Physiology 14. <https://doi.org/10.3389/fphys.2023.1209695>
- Kiyohara T., Tokushige, Y. 1971. [Inoculation experiments of a nematode, *Bursaphelenchus* sp. onto pine trees. Journal of the Japanese Forestry Society 53: 210–218. (In Japanese, English abstract.)]. [https://doi.org/10.11519/jjfs1953.53.7\\_210](https://doi.org/10.11519/jjfs1953.53.7_210)
- Kuroda K. 2008. Physiological Incidences Related to Symptom Development and Wilting Mechanism. In: Zhao B.G., Futai K., Sutherland J.R., Takeuchi Y. (eds). Pine Wilt Disease. Tokyo, Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 204–222. [https://doi.org/10.1007/978-4-431-75655-2\\_21](https://doi.org/10.1007/978-4-431-75655-2_21)
- Li M., Li H., Ding X., Wang L., Wang X., Fengmao C. 2022. The detection of Pine Wilt Disease: a literature review. International Journal of Molecular Sciences 23(18): 10797. <https://doi.org/10.3390/ijms231810797>
- Maehara N., Futai K. 1996. Factors affecting both the numbers of the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda:Aphelenchoididae), carried by the Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* (Coleoptera, Cerambycidae), and the nematode life history. Applied Entomology and Zoology 31: 443–452.
- Mallez S., Castagnone C., Espada M., Vieira P., Eisenback J., Harrell M., Mota M., Aikawa T., Akiba M., Kosaka H. 2014. Worldwide invasion routes of the pinewood nematode: What can we infer from population genetics analyses? Biological Invasions 17: 1199–1213. <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0788-9>
- Mamiya Y. 1975. The life history of the pinewood nematode, *Bursaphelenchus lignicolus*. Japanese Journal of Nematology 5: 16–25.
- Mamiya Y. 2008. Histopathological Observations of *Bursaphelenchus xylophilus* in Symptomatic Tissues of Pinewood. In: Mota M.M., Vieira P. (eds). Pine Wilt Disease: A Worldwide Threat to Forest Ecosystems. New York, Springer, 321–334. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8455-3\\_27](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8455-3_27)
- Mamiya Y., Enda N. 1972. Transmission of *Bursaphelenchus lignicolus* (Nematoda: Aphelenchoididae) by *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae). Nematologica 18: 159–162. <https://doi.org/10.1163/187529272X00395>
- Massey C.L. 1964. The nematode parasites and associates of the fir engraver beetle, *Scotyus ventralis* Le Conte, in New Mexico. Journal of Insect Pathology 6: 133–155.
- Massey C.L. 1971. Nematode associates of several species of *Pissodes* (Coleoptera: Curculionidae) in the United States. Annals of the Entomological Society of America 64: 162–169.
- Massey C.L. 1974. Biology and taxonomy of nematode parasites and associates of bark beetles in the United States. Forest Service, U. S. Department of Agriculture, 233 pp.
- Miraeiz E., Heydari R., Aliramaji F., Pourjam E., Pedram M., Atighi M.R. 2016. New morphometric ranges for *Bursaphelenchus willibaldi* Schönfeld et al. 2006 (Nematoda: Parasitaphelenchidae) from Iran. Forest Pathology 46: 29–34. <https://doi.org/10.1111/efp.12210>
- Mota M., Braasch H., Bravo M.A., Penas A.C., Burgermeister W., Metge K., Sousa E. 1999. First report of *Bursaphelenchus xylophilus* in Portugal and in Europe. Nematology 1: 727–734. <https://doi.org/10.1163/156854199508757>
- Mota M.M., Vieira P., (eds) 2008. Pine Wilt Disease: A worldwide threat to forest ecosystems. New York, Springer, 405 pp.
- Neher D.A., Darby B.J. 2009. General community indices that can be used for analysis of nematode assemblages. In: Wilson M.J., Kakouli-Duarte T. (eds). Nematodes as environmental indicators. Wallingford, CAB International, 107–123. <https://doi.org/10.1079/9781845933852.0107>
- Nickle W.R. 1970. A taxonomic review of the genera of the Aphelenchoidea (Fuchs, 1937) Thorne, 1949 (Nematoda: Tylenchida). Journal of Nematology 2: 375–392.
- Odum E.P. 1983. Basic Ecology: Fundamentals of Ecology, Saunders College Pub.: Philadelphia. 325 p.
- Pickup J., Rothery P. 1991. Water-loss and anhydrobiotic survival in nematodes of Antarctic fellfields. Oikos 61: 379. <https://doi.org/10.2307/3545245>

- Polyanina K.S., Popovichev B.G., Ryss A.Y. 2016. Elm wood nematodes as a threat to the urban woody plantations in the Russian North-West: the laboratory tests of woody plant host range and pathogenicity. In: Musolin D.L., Selikhovkin A.V. (eds). The Kataev Memorial Readings – IX. Dendrobiotic Invertebrates and Fungi and their Role in Forest Ecosystems / Proceedings of the International Conference. Saint Petersburg (Russia), November, 23–25, 2016. Saint Petersburg, Russia, Saint Petersburg State Forest Technical University, 90–93.
- Polyanina K.S., Ryss A.Y. 2019. Life cycles of xylobiont nematodes with special reference to three species parasitising deciduous trees. Abstracts of the Thirteenth International Symposium of the Russian Society of Nematologists (Russia, Republic of Karelia, 29 July–4 August, 2019). Russian Journal of Nematology 27: 153.
- Polyanina K.S., Ryss A.Y. 2021. Parameters of ontogeny and population dynamics modeling of *Panagrolaimus detritophagus* (Nematoda: Rhabditida) *in vitro*. Proceedings of the Zoological Institute RAS 325: 91–98. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2021.325.1.91>
- Rühm W. 1956. Die Nematoden der Ipiden. Parasitologische Schriftenreihe 6: 1–435.
- Ryss A., Vieira P., Mota M., Kulinich O. 2005. A synopsis of the genus *Bursaphelenchus* Fuchs, 1937 (Aphelenchida: Parasitaphelenchidae) with keys to species Nematology 7: 393–458.
- Ryss A., Polyanina K. 2022a. Life cycle and population dynamics of *Bursaphelenchus willibaldi* (Nematoda: Rhabditida: Aphelenchoididae) *in vitro*. Nematology 24: 1105–1119. <https://doi.org/10.1163/15685411-bj10194>
- Ryss A.Y., Polyanina K.S. 2022b. Life cycle and population dynamics of the *Rhabditolaimus ulmi* (Nematoda: Rhabditida: Diplogastriidae) *in vitro*. Russian Journal of Nematology 30: 21–30. <https://doi.org/10.24412/0869-6918-2022-1-21-30>
- Ryss A.Y., Polyanina K.S. 2022c. The development and population dynamics of *Aphelenchoides* sp. from *Quercus robur* (Nematoda: Rhabditida: Aphelenchoididae) *in vitro*. Russian Journal of Nematology 31: 1–15. <https://doi.org/10.24412/0869-6918-2023-1-1-15>
- Ryss A., Polyanina K.S., Popovichev B.G., Subbotin S.A. 2015. Description of *Bursaphelenchus ulmophilus* sp. n. (Nematoda: Parasitaphelenchinae) associated with Dutch elm disease of *Ulmus glabra* Huds. in the Russian North West. Nematology 17: 685–703. <https://doi.org/10.1163/15685411-00002902>
- Ryss A.Y., Polyanina K.S., Petrov A.V., Sazonov A.A., Mandelshtam M.Yu., Subbotin S.A. 2019. Report of *Bursaphelenchus crenati* Rühm, 1956 (Nematoda: Parasitaphelenchinae) from Belarus and Russia with a diagnostic key and phylogeny of the *Sexdentati* group. Forest Pathology 49: e12534. <https://doi.org/10.1111/efp.12534>
- Ryss A.Y., Polyanina K.S., Popovichev B.G., Krivets S.A., Kerchev I.A. 2018. Plant host range specificity of *Bursaphelenchus mucronatus* Mamiya et Enda, 1979 tested in the laboratory experiments. Паразитология 52: 32–40.
- Ryss A.Y., Polyanina K.S., Álvarez-Ortega S., Subbotin S.A. 2021. Morphology, development stages and phylogeny of the *Rhabditolaimus ulmi* (Nematoda: Diplogastriidae), a phoront of the bark beetle *Scolytus multistriatus* from the elm *Ulmus glabra* Huds. in Northwest Russia. Journal of Nematology 53: e2021–2025. <https://doi.org/10.21307/jofnem-2021-025>
- Ryss A.Y., Subbotin S.A. 2023. New Records of Wood- and Bark-Inhabiting Nematodes from Woody Plants with a Description of *Bursaphelenchus zvyagintsevi* sp. n. (Aphelenchoididae: Parasitaphelenchinae) from Russia. Plants 12. <https://doi.org/10.3390/plants12020382>
- Salehian S., Braeckman B., Beladjal L., Bert W., Clegg J., Mertens J. 2011. The importance of feeding status and desiccation rate in successful anhydrobiosis of *Panagrolaimus detritophagus*. Nematology 13: 185–191. <https://doi.org/10.1163/138855410X512656>
- Sandhove J., Spann N., Ristau K. 2016. The anhydrobiotic potential of the terrestrial nematodes *Plectus parietinus* and *Plectus velox*. Journal of experimental zoology, Part A: Ecological genetics and physiology: 325. <https://doi.org/10.1002/jez.2028>
- Schönfeld U., Braasch H., Burgermeister W. 2006. *Bursaphelenchus* spp. (Nematoda: Parasitaphelenchidae) in wood chips from sawmills in Brandenburg and description of *Bursaphelenchus willibaldi* sp. n. Russian Journal of Nematology 14: 119–126.
- Schiffer P., Danchin E., Burnell A.M., Schiffer A.-M., Creevey C., Wong S., Dix I., O'Mahony G., Culleton B., Rancurel C., Stier G., Martínez-Salazar E., Marconi A., Trivedi U., Kroihner M., Thorne M., Schierenberg E., Wiehe T., Blaxter M. 2017. Signatures of the evolution of parthenogenesis and cryptobiosis in panagrolaimid nematodes. iScience 21: 587–602. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2019.10.039>
- Shatilovich A., Gade V.R., Pippel M., Hoffmeyer T., Tchesunov A., Stevens L., Winkler S., Hughes G., Traikov S., Hiller M. 2023. A novel nematode species from the Siberian permafrost shares adaptive mechanisms for cryptobiotic survival with *C. elegans* dauer larva. PLoS genetics 19: e1010798. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1010798>

- Shin Sang-Chul 2008. Pine wilt disease in Korea. In: Zhao B.G., Futai K., Sutherland J.R., Takeuchi Y. (eds). Pine Wilt Disease. Tokyo, Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 26–32. [https://doi.org/10.1007/978-4-431-75655-2\\_5](https://doi.org/10.1007/978-4-431-75655-2_5)
- Steiner G., Bührer E.M. (1934). *Aphelenchoides xylophilus* n. sp., a nematode associated with blue-stain and other fungi in timber. Journal of Agricultural Research 48: 949–951.
- Tanaka S.E., Aikawa T., Takeuchi-Kaneko Y., Fukuda K., Kanzaki N. 2017. Artificial induction of third-stage dispersal juveniles of *Bursaphelenchus xylophilus* using newly established inbred lines. Plos One 12: e0187127. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187127>
- Togashi K., Kasuga H., Kasuga S., Matsunaga K., Jikumar S. 2023. Pathogenicity and boarding ability of hybrid-derived populations between *Bursaphelenchus xylophilus* and *B. mucronatus* (Nematoda: Aphelenchoididae). Nematology: 1-13 (published online ahead of print 2023). <https://doi.org/10.1163/15685411-bja10286>
- Tokushige Y., Kiyohara T. 1969. [*Bursaphelenchus* sp. in the wood of dead pine trees. Journal of the Japanese Forestry Society 51 (7): 193–195. (In Japanese)]. [https://doi.org/10.11519/jjfs1953.51.7\\_193](https://doi.org/10.11519/jjfs1953.51.7_193)
- Tomalak M., Filipiak A. 2019. *Bursaphelenchus michalskii* sp. n. (Nematoda: Aphelenchoididae), a nematode associate of the large elm bark beetle, *Scolytus scolytus* Fabr. (Coleoptera: Curculionidae), in Dutch elm disease-affected elm, *Ulmus laevis* Pall. Nematology 21: 301–318. <https://doi.org/10.1163/15685411-00003215>
- van Megen H.H.B., van den Elsen S.J.J., Holterman M.H.M., Karssen G., Mooyman P.J.W., Bongers A.M.T., Holovachov O.V., Bakker J., Helder J. 2009. A phylogenetic tree of nematodes based on about 1200 full-length small subunit ribosomal DNA sequences. Nematology 11: 927–950. <https://doi.org/10.1163/156854109x456862>
- Yeates G.W., Bongers T., Goede De R.G.M., Freckman D.W., Georgieva S.S. 1993. Feeding habits in soil nematode families and genera - an outline for soil ecologists. Journal of nematology 25: 315–331. PMID: 19279775; PMCID: PMC2619405
- Zhao B.G. 2008. Pine wilt disease in China. In: Zhao B.G., Futai K., Sutherland J.R., Takeuchi Y. (eds). Pine Wilt Disease. Tokyo, Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 18–25. [https://doi.org/10.1007/978-4-431-75655-2\\_4](https://doi.org/10.1007/978-4-431-75655-2_4)
- Zhao B.G., Futai K., Sutherland J.R., Takeuchi Y. (eds) 2008. Pine Wilt Disease. Tokyo, Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 459 pp.

## EVOLUTION OF LIFE CYCLES OF NEMATODES PARASITIZING WOODY PLANTS AS A RESULT OF ECOLOGICAL AND PHYLOGENETIC CO-ADAPTATIONS WITH HOSTS AND VECTORS

A. Yu. Ryss

**Keywords:** dauer larvae, host plant, host specificity phytotests, invasion risk prediction, opportunistic pathogens, parasite transmission, polyxenic life cycles, vector antagonists

### SUMMARY

Fundamental aspects in the evolution of nematodes parasitizing woody plants are reviewed. 1) Nematode faunal lists of natural refugia are useful to predict the risks of opportunistic pathogens becoming true pathogens in the forest and park communities. 2) Nematode composition in natural refugia gives a chance to identify nematode antagonists of insect vectors of dangerous fungal and nematode infections, which can be potentially used as of the biological agents for woody plants' protection. 3) Dauers of the ancestors of wood-inhabiting nematodes played a role as a survival stage in the detritus decomposition succession, and they later acquired the functions of dispersion and adaptations for transmission using insect vectors. 4) When inspecting wilted trees, it is necessary to use dauers for diagnostics, as sexually mature nematodes may absent in tree tissues. 5) Plant parasitic nematodes originated from members of the detritus food web and retained a detritivorous phase in the life cycle as a part of the propagative generation. 6) Vectors in the life cycles of plant parasitic nematodes are inherited from the ancestral detritivorous nematode associations, rather than inserted in the dixenic life cycle of the 'nematode-fungus-plant' association. 7) Despite the significant difference in the duration of the nematode-tree and nematode-vector phases of the life cycle, the actual parasitic nematode specificity is twofold: firstly to the vector and secondly to the natural host plant (as demonstrated in phytotests excluding a vector).

УДК 576.895

## ПАРАЗИТОФАУНА ПЕСЧАНОЙ И КАМЕННОЙ ШИРОКОЛОБОК (SCORPAENIFORMES, COTTIDAE) ИЗ ОЗЕРА БАЙКАЛ (ОБЗОР РЕЗУЛЬТАТОВ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЙ)

© 2023 г. О. Т. Русинек\*

Байкальский музей СО РАН,  
Иркутская область, ул. Академическая, 1, поселок Листвянка, 664520 Россия  
\*e-mail: rusinek@isc.irk.ru

Поступила в редакцию 21.07.2023 г.

После доработки 17.08.2023 г.

Принята к публикации 22.08.2023 г.

Проведена ревизия состава паразитов двух широко распространенных в Байкале видов кottoидных рыб – песчаной (*Leocottus kesslerii* Dybowski, 1874) и каменной (*Paracottus knerii* Dybowski, 1874) широколобок. У них отмечено 60 видов и подвидов паразитов, относящихся к 10 типам, 12 классам, 14 отрядам, 24 семействам и 32 родам. У них отмечен 21 эндемичный таксон видового и подвидового ранга: это паразиты крови – трипаносомы и криптобии (2), микоспоридии (5), инфузории (7), моногенеи (1), нематоды (2), скребни (1), пиявки (2) и ракообразные (1). Сравнительный анализ паразитофауны песчаной и каменной широколобок с таковой семейств Abyssocottidae и Comephoridae показал, что более всего эта фауна близка к паразитофауне семейства Abyssocottidae. Ревизии состава паразитов двух широко распространенных в Байкале рыб в свете современных данных обозначили ряд важных проблем в изучении паразитов рыб этого водоема. Поскольку произошла трансформация взглядов на таксономию отдельных групп, получены новые сведения по морфологии, молекулярной биологии, биохимии, жизненным циклам и распространению в растительном и животном мире, необходимо продолжить изучение байкальских паразитов современными методами.

**Ключевые слова:** паразитофауна, *Leocottus kesslerii*, *Paracottus knerii*, озеро Байкал

**DOI:** 10.31857/S0031184723060030; **EDN:** RWGVSB

Нами уже обсуждался вопрос о необходимости изучения паразитофауны песчаной и каменной широколобок (Русинек, 2021). В этой небольшой работе мы частично представили наши и литературные данные по паразитофауне этих видов, широко распространенных в озере Байкал. Причина интереса определяется тем, что с ними в разной степени связывают происхождение и эволюцию байкальских кottoидных рыб (Талиев, 1955; Черняев, 1973, 1977; Сиделева, 1982; Сиделева, Механикова, 1990; Slobodyanyuk et al., 1995, 1997; Kontula et al., 2003; Богданов, 2004 и др.). В частности, Ж.А. Черняев высказывал свои предположения о том, что предки песчаной широколобки могли быть родоначальниками живородящих голомянок. Несмотря на интересные результаты, полученные коллегами, в настоящее время еще не решены вопросы генезиса и эволюции рогатковидных рыб в озере Байкал.

Цель работы – анализ современного состава паразитов песчаной и каменной широколобок.

Песчаная и каменная широколобки (*Scorpaeniformes*, *Cottoidei*) являются представителями семейства *Cottidae* – рогатковыми, или керчаковыми рыбами. Песчаная широколобка относится к подсемейству *Cottinae*, каменная к – подсемейству *Cottocomphorinae* (Сиделева, 2004).

*Leocottus kesslerii* Dybowski, 1874 – песчаная широколобка, которая обитает по всему побережью Байкала, включая мелководные заливы, откуда выходит в реки Ангара и Селенга; этот вид отмечен в озерах Гусиное, Арахлей и Цайдамские, а также в реке Баингол (Сиделева, 1998; Sideleva, 2001). Известно два эндемичных подвида – *L. kesslerii arachlensis* – арахлейская песчаная широколобка и *L. kesslerii gussinensis* – гусиноозерская песчаная широколобка (Тархова, 1962; Карасев, 1987). Д.Н. Талиев также выделял баунтовскую песчаную широколобку *Leocottus kesslerii bauntovi* (Taliev, 1955). По данным Д.Н. Талиева (1955), в Байкале песчаная широколобка обитает на песчаных, каменисто-песчаных и илисто-песчаных грунтах, закапывающаяся форма. В пище песчаной широколобки отмечены амфиподы, молодь *Cottocomphoridae*, личинки хирономид др. (Базикалова и др., 1937).

*Paracottus knerii* Dybowski, 1874 – каменная широколобка, которая обитает в озере Байкал и его бассейне, в р. Енисей, Красноярском водохранилище, озере Верхняя Агата, озерах Тувы (Гундризер, 1975; Смирнов, 1980; Сиделева, 1998; Sideleva, 2001). Известен один подвид – *P. knerii putorania*, описанный из оз. Верхняя Агата (Коряков, Сиделев, 1976). В озере Байкал обитает до глубины 200 м, отмечен во всех притоках (Сиделева, 1998; Матвеев, 2001; Матвеев, Матвеева, 2000). В Байкале выделяют две изолированные популяции в районе Ушканьих островов (Талиев, 1948) и в истоке Ангары (Богданов, 2000; Матвеев и др., 2004). Нерест проходит с конца апреля по июнь (Зубина, 1995). Созревание каменной широколобки происходит к трем годам (реже к двухгодовалому возрасту), и в нерестовых стадах большей части популяций преобладают двух-трех- либо трех-четырёхгодовалые особи.

Первые сведения о паразитах песчаной широколобки, приведены в статье Л.Л. Россолимо (1923). В 1917 г. он работал в Байкальской экспедиции Зоологического музея Московского университета. На жабрах *Leocottus kesslerii* им была отмечена инфузория *Episthylis nympharum*. И.И. Месяцев (Messjatzeff, 1926) описал новый вид паразитического рачка *Salmincola cottidarum*, указав в качестве хозяев песчаную и каменную широколобок. Э.М. Ляйман (1933) обследовал 210 экз. каменной широколобки *Paracottus knerii*, зараженность которых составила 100%. Были отмечены 4 группы паразитических червей: Trematodes (*Crepidostomum baicalensis* sp. n., *Allocreadium polymorphum* sp. n.), Cestodes (в полости тела без указания видов), Nematodes (*Cottocomphoronema problematica* sp. n., *Cystidicola skrjabini*) и Acanthocephali (*Acanthocephala* sp.) (названия групп и видов указаны по этой работе Ляймана).

По данным В.А. Догеля с соавторами и И.И. Боголеповой (Догель и др., 1949; Боголепова, 1950; Догель, Боголепова, 1957), у каменной и песчаной широколобок указано 9 видов паразитов (9 и 5 соответственно), причем 5 видов были общими (*Gyrodactylus baicalensis*, *Cottocomphoronema problematica*, *Echinorhynchus clavula*, *E. salmonis* m. *baicalensis* и *Salmincola cottidarum*). В распоряжении авторов имелось 7 экз. каменной и 2 экз. песчаной широколобок, отловленных на мелководье. По результатам этих работ описаны новые таксоны паразитов байкальских рыб,

в т.ч. *Myxobolus spatulatus* (от каменной широколобки), *Echinorhynchus salmonis m. baicalensis* (от 4 видов бычков, в т.ч. каменной и песчаной широколобок). В этой публикации в целом у рыб Байкала указано 65 видов паразитов, в т.ч. 22–23 эндемичных.

В.Е. Заика (1965) в обобщающей работе «Паразиты рыб озера Байкал» у каменной широколобки отметил 19 видов и подвидов, у песчаной – 25. По его данным в оз. Байкал на рыбах паразитирует 145 видов и подвидов.

У каменной широколобки мы выявили 34, у песчаной – 39 видов и подвидов паразитов и у рыб Байкала – 255 видов и подвидов (Русинек, 2007).

В материалы данной статьи для анализа паразитофауны мы также включили немногочисленные сведения по паразитам островной широколобки *Paracottus insularis* Taliev, 1955, обитающей в районе Ушканьих островов.

В настоящее время по нашим и литературным сведениям паразитофауна песчаной и каменной широколобок насчитывает 60 видов и подвидов, относящихся к 10 типам, 12 классам, 14 отрядам, 24 семействам и 32 родам (табл. 1). Среди них отмечен 21 эндемичный таксон видового и подвидового ранга: это паразиты крови – трипаносомы и криптобии (2), микоспоридии (5), инфузории (7), моногенеи (1), нематоды (2), скребни (1), пиявки (2) и ракообразные (1). Среди эндемиков доминируют паразиты с простым жизненным циклом (16). У островной широколобки отмечено 11 видов паразитов, в т.ч. 6 эндемичных (такое количество видов паразитов вероятнее всего связано с небольшим количеством вскрытий).

Анализ литературных и наших данных позволил установить, что паразитофауна песчаной широколобки насчитывает 43 вида и подвида, в т.ч. 13 байкальских эндемиков. Простой жизненный цикл имеют 13 видов и подвидов и 30 – сложный. Паразитофауна каменной широколобки представлена 37 видами и подвидами паразитов. 14 видов имеют простой, 23 – сложный жизненные циклы. 15 видов и подвидов – эндемики.

**Таблица 1.** Паразитофауна песчаной и каменной широколобок (по нашим и литературным данным)

**Table 1.** Parasite fauna of sand and stone sculpins (our and literary data)

|   | Виды паразитов                                         | <i>Leocottus kesslerii</i> | <i>Paracottus knerii</i> | <i>Paracottus insularis</i> |
|---|--------------------------------------------------------|----------------------------|--------------------------|-----------------------------|
|   | Тип Kinetoplastida                                     |                            |                          |                             |
|   | Класс Kinetoplastidea                                  |                            |                          |                             |
|   | Отряд Trypanosomatida                                  |                            |                          |                             |
|   | Семейство Trypanosomatidae                             |                            |                          |                             |
| 1 | <i>Trypanosoma amurensis</i> Winitschenko, 1971        | +                          | -                        | -                           |
| 2 | <i>T. carassii</i> (Mitrophanov, 1883)                 | +                          | -                        | -                           |
| 3 | <i>T. magna</i> Khamnueva et Pronin, 2004*             | -                          | +                        | -                           |
|   | Отряд Bodomonadida                                     |                            |                          |                             |
|   | Семейство Cryptobiidae                                 |                            |                          |                             |
| 4 | <i>Cryptobia lomakini baicalensis</i> Khamnueva, 2001* | -                          | +                        | -                           |
| 5 | <i>Cryptobia</i> sp.                                   | -                          | +                        | -                           |

Таблица 1. Продолжение  
Table 1. Continuation

|                                        | Виды паразитов                                            | <i>Leocottus<br/>kesslerii</i> | <i>Paracottus<br/>knerii</i> | <i>Paracottus<br/>insularis</i> |
|----------------------------------------|-----------------------------------------------------------|--------------------------------|------------------------------|---------------------------------|
| Отряд Adeleida                         |                                                           |                                |                              |                                 |
| Семейство Adeleidae                    |                                                           |                                |                              |                                 |
| 6                                      | <i>Haemogregarina</i> sp.                                 | +                              | -                            | -                               |
| Тип Sporozoa                           |                                                           |                                |                              |                                 |
| Класс Coccidea                         |                                                           |                                |                              |                                 |
| Отряд Coccidiida                       |                                                           |                                |                              |                                 |
| Семейство Calyptosporidae <sup>1</sup> |                                                           |                                |                              |                                 |
| 7                                      | <i>Goussia carpelli</i> (Leger et Stankovitch, 1921)      | +                              | -                            | -                               |
| Тип Ciliophora                         |                                                           |                                |                              |                                 |
| Класс Oligohymenophorea                |                                                           |                                |                              |                                 |
| Отряд Sessilida                        |                                                           |                                |                              |                                 |
| Семейство Scyphidiidae                 |                                                           |                                |                              |                                 |
| 8                                      | <i>Scyphidia</i> sp.                                      | -                              | -                            | +                               |
| Семейство Epistylidae                  |                                                           |                                |                              |                                 |
| 9                                      | <i>Apiosoma baicalensis</i> Zaika, 1965*                  | -                              | -                            | +                               |
| 10                                     | <i>A. incertum</i> Pugachev, 1983                         | -                              | +                            | -                               |
| 11                                     | <i>Apiosoma kessleri</i> Zaika, 1965*                     | +                              | -                            | -                               |
| 12                                     | <i>A. mucusani</i> Zaika, 1965*                           | +                              | -                            | -                               |
| 13                                     | <i>A. paracotti</i> Zaika, 1965*                          | -                              | +                            | +                               |
| 14                                     | <i>A. uschkani</i> Zaika, 1965*                           | -                              | -                            | +                               |
| 15                                     | <i>Apiosoma</i> sp.                                       | -                              | +                            |                                 |
| 16                                     | <i>Epistylis nympharum</i> Englm.                         | +                              | -                            | -                               |
| 17                                     | <i>Epistylis</i> sp.                                      | -                              | +                            | +                               |
| Отряд Mobilida                         |                                                           |                                |                              |                                 |
| Семейство Trichodinidae                |                                                           |                                |                              |                                 |
| 18                                     | <i>Trichodina baicalensis</i> (Dogiel, 1957) Stein, 1984* | +                              | +                            | -                               |
| 19                                     | <i>T. domerguei domerguei</i> (Wellengrenn, 1886)         | +                              | +                            | -                               |
| 20                                     | <i>T. domerguei</i> s. l.                                 | +                              | +                            | +                               |
| 21                                     | <i>T. tenuiformis</i> Stein, 1979*                        | +                              | +                            | -                               |
| 22                                     | <i>T. urinaria</i> Dogiel, 1940                           | +                              | -                            | -                               |
| 23                                     | <i>Paratrachodina incisa</i> (Lom, 1959)                  | +                              | -                            | -                               |
| Тип Cnidaria <sup>2</sup>              |                                                           |                                |                              |                                 |
| Класс Мухоспорея                       |                                                           |                                |                              |                                 |
| Отряд Bivalvulida                      |                                                           |                                |                              |                                 |
| Семейство Мухобилатидея                |                                                           |                                |                              |                                 |
| 24                                     | <i>Myxobilatus baicalensis</i> (Dogiel, 1957)*            | +                              | +                            | -                               |
| 25                                     | <i>M. paragasterostei</i> Zaika, 1965*                    | +                              | -                            | -                               |
| Семейство Мухидиидея                   |                                                           |                                |                              |                                 |
| 26                                     | <i>Myxidium perniciosum</i> Dogiel, 1957*                 | +                              | -                            | +                               |

|                                     |                                                                      |   |   |   |
|-------------------------------------|----------------------------------------------------------------------|---|---|---|
| Семейство Мухоболidae               |                                                                      |   |   |   |
| 27                                  | <i>Мухоболus spatulatus</i> Dogiel, 1957*                            | - | + | - |
| 28                                  | <i>М. talievi</i> Dogiel, 1957*                                      | + | + | - |
| Тип Plathelminthes                  |                                                                      |   |   |   |
| Класс Monogenea                     |                                                                      |   |   |   |
| Отряд Gyrodactylidea                |                                                                      |   |   |   |
| Семейство Gyrodactylidae            |                                                                      |   |   |   |
| 29                                  | <i>Gyrodactylus baicalensis</i> Bogolepova, 1950*                    | + | + | + |
| Класс Cestoda                       |                                                                      |   |   |   |
| Отряд Diphylobothriidea             |                                                                      |   |   |   |
| Семейство Diphylobothriidae         |                                                                      |   |   |   |
| 30                                  | <i>Dibothriocephalus dendriticum</i> (Nitzsch, 1824) Lühe, 1899 (pl) | + | + | - |
| 31                                  | <i>D. ditremum</i> (Creplin, 1825) (pl)                              | + | - | - |
| 32                                  | <i>Ligula intestinalis</i> (Linnaeus, 1758) (pl)                     | - | + | - |
| 33                                  | <i>Schistocephalus nemachili</i> Dubinina, 1959 (pl)                 | + | + | - |
| 34                                  | <i>S. solidus</i> (Müller, 1776) (pl)                                | + | + | - |
| Семейство Triaenophoridae           |                                                                      |   |   |   |
| 35                                  | <i>Triaenophorus nodulosus</i> (Pallas, 1781) (pl)                   | + | + | - |
| Отряд Proteocephalidea              |                                                                      |   |   |   |
| Семейство Proteocephalidae          |                                                                      |   |   |   |
| 36                                  | <i>Proteocephalus longicollis</i> Zeder, 1800                        | + | - | - |
| Отряд: Spathebothriidea             |                                                                      |   |   |   |
| Семейство Acrobothriidae            |                                                                      |   |   |   |
| 37                                  | <i>Cyathocephalus truncatus</i> (Pallas, 1781)                       | - | + | - |
| Класс: Trematoda                    |                                                                      |   |   |   |
| Отряд: Strigeida                    |                                                                      |   |   |   |
| Семейство: Gorgoderidae             |                                                                      |   |   |   |
| 38                                  | <i>Phyllodistomum folium</i> (Olfers, 1816)                          | + | + | - |
| Семейство Diplostomidae             |                                                                      |   |   |   |
| 39                                  | <i>Diplostomum chromatophorum</i> (Braun, 1893) (mc)                 | + | - | - |
| 40                                  | <i>D. gasterostei</i> Williams, 1966 (mc)                            | + | - | - |
| 41                                  | <i>D. spathaceum</i> (Rudolphi, 1819) (mc)                           | + | - | - |
| Семейство Strigeidae                |                                                                      |   |   |   |
| 42                                  | <i>Ichthyocotylurus pileatus</i> (Rudolphi, 1802) (mc)               | + | - | - |
| 43                                  | <i>I. variegates</i> (Creplin, 1825) (mc)                            | + | - | - |
| 44                                  | <i>Ichthyocotylurus</i> sp. (mc)                                     | + | - | - |
| 45                                  | Trematoda sp. larvae                                                 | + | + | - |
| Отряд Plagiorchiida                 |                                                                      |   |   |   |
| Семейство Opercoelidae <sup>3</sup> |                                                                      |   |   |   |
| 46                                  | <i>Plagioporus polymorphum</i> (Layman, 1933) Crib, 2005             | - | + | - |
| 47                                  | <i>Crepidostomum farionis</i> (Müller, 1780)                         | + | + | + |

|                            |                                                                               |    |    |    |
|----------------------------|-------------------------------------------------------------------------------|----|----|----|
| Тип Nemathelminthes        |                                                                               |    |    |    |
| Класс Nematoda             |                                                                               |    |    |    |
| Отряд Ascaridida           |                                                                               |    |    |    |
| Семейство Anisakidae       |                                                                               |    |    |    |
| 48                         | <i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779) (l)                                   | +  | +  | -  |
| 49                         | <i>Contracaecum osculatum baicalensis</i><br>(Mozgovoi et Ryjikov, 1950* (l)) | +  | +  | -  |
| Семейство Quimperiidae     |                                                                               |    |    |    |
| 50                         | <i>Ichthyobronema hamulatum</i> (Moulton, 1931)                               | +  | +  | -  |
| Отряд Spirurida            |                                                                               |    |    |    |
| Семейство Cystidicolidae   |                                                                               |    |    |    |
| 51                         | <i>Ascarophis skrjabini</i> (Layman, 1933)                                    | +  | +  | -  |
| 52                         | <i>Comephoronema werestschagini</i> Layman, 1933*                             | +  | +  | -  |
| Тип Acanthocephala         |                                                                               |    |    |    |
| Класс Palaecanthocephala   |                                                                               |    |    |    |
| Отряд Echinorhynchida      |                                                                               |    |    |    |
| Семейство Echinorhynchidae |                                                                               |    |    |    |
| 53                         | <i>Echinorhynchus salmonis</i> (Müller, 1780)                                 | +  | +  | -  |
| 54                         | <i>E. salmonis salmonis</i> (Müller, 1780)                                    | +  | +  | -  |
| 55                         | <i>E. salmonis morpha baicalensis</i> Bogolepova, 1957 <sup>4</sup>           | +  | +  | -  |
| 56                         | <i>E. borealis</i> Linstow, 1901                                              | +  | +  | +  |
| Тип Annelida               |                                                                               |    |    |    |
| Класс Hirudinea            |                                                                               |    |    |    |
| Отряд Rhynchobdellida      |                                                                               |    |    |    |
| Семейство Piscicolidae     |                                                                               |    |    |    |
| 57                         | <i>Baicallobdella cottidarum</i> (Dogiel, Bogolepova, 1957)*                  | -  | +  | -  |
| 58                         | <i>B. torquata</i> (Grube, 1871)*                                             | -  | +  | +  |
| Тип Arthropoda             |                                                                               |    |    |    |
| Класс Crustacea            |                                                                               |    |    |    |
| Отряд Siphonostomatoida    |                                                                               |    |    |    |
| Семейство Lernaepodidae    |                                                                               |    |    |    |
| 59                         | <i>Salmincola cottidarum</i> Messjatzeff, 1926*                               | +  | +  | -  |
| Тип Mollusca               |                                                                               |    |    |    |
| Класс Bivalvia             |                                                                               |    |    |    |
| Отряд Unioniformes         |                                                                               |    |    |    |
| Семейство Unionidae        |                                                                               |    |    |    |
| 60                         | Unionidae sp.                                                                 | +  | -  | -  |
|                            | Итого                                                                         | 44 | 37 | 11 |

Примечания. Использованы материалы, опубликованные в следующих работах: Россолимо, 1923; Боголепова, 1950; Догель и др., 1949; Ляйман, 1933; Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Штейн, 1979, 1984; Дугаров, 1996, 2000; Балданова, Пронин, 2001а, б; Пугачев, 2001, 2002, 2003, 2004; Русинек, 2001а, б, 2004, 2007, 2021; Пронин, 2001а, б, в; Пронин, Крицкая, 2001; Пронина, Пронин, 2001; Пронин, Санжиева, 2001; Некрасов и др., 2001; Пронин и др., 2004; Хамнуева, Пронин, 2004; Бурдуковская, Пронин, 2013; Хамнуева, Балданова, 2016; Батуева, 2018; l – личинка; ms – метацеркария; pl – плероцеркоид; \* – эндемик Байкала.

<sup>1</sup> Относительно таксономического статуса группы в научном сообществе нет единого мнения, поэтому мы используем принятую в нашей стране систему группы (Пугачев, 2001). Есть понимание, что для таксономической ревизии группы необходимы надежные фенотипические признаки, а молекулярно-генетические данные могут быть полезными для оценки положения надвидовых таксонов (Ogedengbe et al., 2018).

<sup>2</sup> Таксономия группы приведена по: Okamura et al., 2015.

<sup>3</sup> Opercoelidae (Crib, 2005; Fayton, Andres, 2016).

<sup>4</sup> Подвидовой ранг в этой и других группах требует дополнительных исследований, поскольку в настоящее время этот таксономический уровень практически не признается (не используется в работах по таксономии).

Общими для паразитофаун песчаной и каменной широколобок являются 24 вида и подвида: *Trichodina baicalensis*, *T. domerguei* s. l., *T. domerguei domerguei*, *T. tenuiformis*, *Myxobolus baicalensis*, *Myxobolus talievi*, *Gyrodactylus baicalensis*, *Dibothiocephalus dendriticum*, *Triaenophorus nodulosus*, *Schistocephalus solidus*, *S. nemachili*, *Crepidostomum farionis*, *Phyllodistomum folium*, Trematoda sp. larvae, *Raphidascaris acus*, *Contracaecum osculatum baicalensis*, *Comephoronema werestschagini*, *Ascarophis skrjabini*, *Ichthyobronema hamulatum*, *Echinorhynchus salmonis*, *E. salmonis baicalensis*, *E. salmonis salmonis*, *E. borealis*, *Salmincola cottidarum*.

У песчаной широколобки, в отличие от других видов рогатковидных рыб, не отмечены пиявки. Но есть паразиты крови, которые развиваются в пиявках (*Trypanosoma*, *Cryptobia*), что свидетельствует о паразитировании пиявок на песчаной широколобке.

Важно отметить, что у этих рыб отмечены узкоспецифичные паразиты – сидячие перитрихи. Для песчаной широколобки – *Apiosoma kessleri* Zaika, 1965, для каменной – *A. paracotti* Zaika, 1965, островной – *Apiosoma uschakani* Zaika, 1965.

**Кинетопластиды.** Отмечены в крови каменной широколобки. Обычные формы у песчаной широколобки (2 вида) и эндемичные (2 вида) – у каменной. Для 1 вида криптобий с каменной широколобки не установлена видовая принадлежность. Развиваются при участии пиявок. Также в эритроцитах песчаной широколобки впервые для Байкала была отмечена *Haemogregarina* sp. (Хамнуева, Балданова, 2016). Известно, что система группы в целом и трипаносоматид в частности на основе небольшого числа признаков сложилась в эпоху световой микроскопии и, как считают специалисты, «практически себя исчерпала» (Костыгов, 2013). Для определения видов трипаносоматид рыб используется 10 признаков (форма тела, длина тела, отношение длины к ширине тела, ундулирующая мембрана (ее ширина), форма заднего конца тела; форма ядра, отношение длины к ширине ядра, расположение ядра, расстояние от кинетопласта до заднего конца тела, длина свободной части жгутика) (Определитель ..., 1984, с. 15–16). Согласно современному уровню работ для корректных таксономических выводов необходимы молекулярно-генетические и филогенетические данные (Svobodova, 2007; Yurchenko et al., 2009; Kostygov et al., 2014; Kaufer et al., 2017; Maslov et al., 2019). Единая современная методика сбора и обработки материалов по этой группе пока отсутствует. Выбор остается за исследователем. Насколько полученные результаты можно будет использовать для сравнения с результатами других исследователей – тоже покажет время. В этой ситуации представляется особенно привлекательно, используя современные методы, изучить, в частности, эндемизм байкальских жгутиконосцев.

**Споровики.** Один вид *Goussia carpelli* – широко распространенный паразит кишечника рыб, известен с песчаной широколобки. Жизненный цикл без участия промежуточных хозяев. Как было отмечено ранее, кокцидии рыб отличаются сравнительно большим разнообразием (Белова, Крылов, 2000).

**Ресничные инфузории.** Представлены прикрепленными формами сцифидиями, аписосомами, эпистилисами (10 видов, в т.ч. 5 эндемиков) и подвижными – трихинами и паратрихинами (6 видов, в т.ч. 2 эндемичных). Для таксономии используется 12 признаков (наличие стебля, характер стебля, подошва, форма тела, ножка, край перистомы, диск перистомы, форма макронуклеуса, наибольшая протяженность макронуклеуса, расположение макронуклеуса, форма микронуклеуса, положение микронуклеуса относительно макронуклеуса). Но дело же не в количестве признаков, а в их значимости для таксономии (Li et al., 2008). Высокий уровень эндемизма в группе также обращает на себя внимание, особенно учитывая тот факт, что численность этих организмов часто зависит от наличия органики в водной среде (Доровских и др., 2008; Авдеева и др., 2012 и др.).

**Слизистые споровики.** У песчаной и каменной широколобок отмечено 5 видов слизистых споровиков, относящихся к 3 родам *Myxobolus*, *Myxobilatus* и *Myxidium*. Все пять видов – эндемичные паразиты, специфичные для рогатковидных рыб. *Myxobolus talievi*, кроме песчаной и каменной, встречается на 14 видах широколобок, а *Myxobolus spatulatus* – только на каменной широколобке; оба вида локализуются в глазах, на жабрах, подкожно и в эпителии полости тела. *Myxidium perniciosum* обнаружен на 21 виде широколобок, локализуется в желчном пузыре. *Myxobilatus baicalensis* – на 15 видах подкаменщиков, *M. paragasterostei* – на 4 видах подкаменщиков, а также на сибирском ельце и плотве; все они паразиты почек и мочевого пузыря. Согласно последней сводке по микроспоридиям у рыб Байкала отмечено 2 вида рода *Myxobilatus*, 8 видов рода *Myxidium* и 32 вида рода *Myxobolus* (Батуева, 2018).

**Моногенетические сосальщики.** Отмечен один эндемичный вид – *Gyrodactylus baicalensis* – паразит коттоидных рыб Байкала, указан на 16 видах этих рыб (Русинек, 2007). Живородящий паразит, локализуется на жабрах, плавниках и коже рыб.

**Цестоды.** Отмечено 8 видов. *Dibothriocephalus dendriticum*, *D. ditremum*, *Ligula intestinalis*, *Schistocephalus nemachili* и *Sch. solidus* – паразиты рыбоядных птиц; у рыб паразитирует на фазе плероцеркоида, локализуется в полости тела и в стенке желудка. Заражение рыб происходит через планктонных ракообразных или молодь рыб. 3 вида – *Triaenophorus nodulosus*, *Proteocephalus longicollis* и *Cyathocephalus truncatus* – паразиты рыб. *Triaenophorus nodulosus* – паразит щуки, отмечен на фазе плероцеркоида в печени широколобок. *Proteocephalus longicollis* – паразит лососевидных рыб, у широколобок отмечаются молодые нестробилированные черви; для этого паразита широколобки – паратенические хозяева (Русинек, 2007). *Cyathocephalus truncatus* развивается в амфиподах (Gammaridae) – первых промежуточных хозяевах, окончательные хозяева – лососевидные рыбы (омуль, сиг, хариус и др.). У каменной широколобки отмечен в монографии В.Е. Заики (1965) со ссылкой на данные М.Ю. Бекман.

**Трематоды.** Выявлено 10 видов паразитов, 8 из которых отмечены на личиночной фазе развития – метацеркарии, относящиеся к двум родам *Diplostomum* и *Ichthyocotylurus*, и один вид указан как Trematoda sp. larva. Это паразиты хрусталика, стекловидного тела и полости тела рыб. Все они паразиты широкого круга

рыб. У окончательных хозяев – рыбацких птиц – паразиты живут в кишечнике. У песчаной и каменной широколобок известны 3 вида на фазе мариты. Все они являются паразитами рыб. *Phyllodistomum folium* развивается при участии двусторчатых моллюсков *Sphaerium baicalense* (Unionidae) (Белякова и др., 1985). Также он указан для карповых рыб (елец, плотва, карась) сибирского гольца и щуки) (Некрасов и др., 2001). *Crepidostomum farionis* – паразит 9 видов рыб (сиговые, коттоидные, осетровые) (Некрасов и др., 2001). Первыми промежуточными хозяевами являются моллюски родов *Pisidium* и *Sphaerium*, вторыми – личинки поденок и амфиподы. *Plagioporus* (ранее *Baicalotrema*) *polymorphum* – паразит кишечника, отмечен, кроме рогатковидных рыб, и у хариуса. Жизненный цикл этого паразита не изучен.

**Нематоды.** Отмечено 5 видов нематод, два из которых находятся на стадии личинки (*Raphidascaris acus* – паразит хищных рыб и *Contracaecum osculatum baicalensis* – паразит байкальской нерпы). Жизненный цикл проходит при участии первых промежуточных хозяев беспозвоночных (ракообразные, личинки водных насекомых, олигохеты), а также вторых промежуточных хозяев – рыб. Три вида завершают свой жизненный цикл в рыбах (*Ichthyobronema hamulatum*, *Ascarophis skrjabini* и *Comephoronema werestschagini*). Жизненные циклы этих нематод не изучены

**Скребни.** Отмечено 2 вида и два подвида, относящихся к одному роду *Echinorhynchus*. *E. salmonis baicalensis* – эндемичный подвид. Все паразиты широкого круга рыб. Развиваются при участии амфипод семейства Gammaridae. *E. borealis* – отмечен у 21 вида рыб, в т.ч. на 11 видах коттоидных рыб (Балданова, Пронин, 2001а, б). *E. salmonis* – паразит (*E. salmonis salmonis*) – отмечен у 14 видов байкальских рыб, в т.ч. у 6 коттоидных рыб, *E. salmonis baicalensis* – у 17 видов рыб, в т.ч. у 11 коттоидных. Первые промежуточные хозяева – амфиподы семейства Gammaridae (Заика, 1961, 1964, 1965; Baldanova et al., 2000). Необходимо более внимательно отношение к группе с широкоспецифичными видами, имеющими эндемичные подвиды.

**Пиявки.** 2 вида эндемичных пиявок отмечены на каменной широколобке. *Baicallobdella torquata* встречена также на островной широколобке, желтокрылке, большеголовой, ушканской широколобках и щуке (Эпштейн, 1959; Лукин, Эпштейн, 1959; Заика, 1965). Кроме коттоидных рыб, хозяевами пиявок являются и амфиподы (Лукин, 1976; Эпштейн, 1987; Snimshikova, 1998; Русинек, 2004).

**Ракообразные.** Отмечен один вид *Salmicola cottidarum* – из жаберной полости рыб. Специфичный паразит 27 видов коттоидных рыб (Коряков, 1952; Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Кабата, Коряков, 1974; Пронин и др., 2004; Пугачев, 2004; Русинек, 2007; Бурдуковская, Пронин, 2013).

**Моллюски.** Нет точных определений этой группы. Глохидии отмечены только на песчаной широколобке. Предположительно, это могут быть глохидии *Colletopterum ponderosum sedakovi* (Русинек, 2007).

Уровень сходства паразитофаун двух этих видов рыб по индексу (коэффициенту) Жаккара составляет 42.8% (Мэгарран, 1992).

Сравнительный анализ паразитофауны песчаной и каменной широколобок с такой семейств Abyssocottidae и Comephoridae показал, что более всего эта фауна близка к паразитофауне семейства Abyssocottidae. Паразитофауна голомянок отличается наличием узко специфичных эндемичных паразитов *Gyrodactylus comephori*, *Myxobolus korjakovi* и *Henneguya bayerii* (Русинек, 2007).

Интересно, что в компонентных сообществах песчаной и каменной широколобок доминируют автогенные генералисты *Proteocephalus exiguus* и *Echinorhynchus borealis*, а у рыб семейства *Abyssocottidae* и *Comephoridae* – автогенные специалисты *Dactylogyrus colonus* и *Gyrodactylus comephori* (соответственно) (Русинек, 2007).

**Таблица 2.** Состав паразитов песчаной и каменной широколобок в разных фаунистических комплексах

**Table 2.** Composition of stone and sculpins parasite fauna according to faunal complexes

| Фаунистические комплексы | <i>Leocottus kesslerii</i> | <i>Paracottus knerii</i> |
|--------------------------|----------------------------|--------------------------|
| Арктический пресноводный | 9 (20.9%)                  | 8 (21.6%)                |
| Байкальский              | 13 (30.2%)                 | 15 (40.5%)               |
| Бореальный равнинный     | 7 (16.3%)                  | 4 (10.8%)                |
| Невыясненные             | 15 (32.6%)                 | 10 (27.0%)               |
| Итого                    | 44                         | 37                       |

Примечание. Для каждого фаунистического комплекса указаны количество видов, в скобках – доля, %.

Фауна паразитов двух видов подкаменщиков представлена паразитами, относящимися к нескольким фаунистическим комплексам (табл. 2).

В фауне паразитов доминируют виды, принадлежащие к байкальскому фаунистическому комплексу, отсутствуют виды бореального предгорного комплекса, сравнительно большую группу составляют виды невыясненного зоогеографического статуса.

Анализ имеющихся у нас материалов и литературных данных позволил установить, что паразитофауна песчаной и каменной широколобок из озера Байкал отличается значительным видовым разнообразием и представляет собой ядро паразитофауны семейства *Cottidae*. Полученные результаты убеждают нас в необходимости проведения детальных комплексных исследований (морфологических, молекулярно-генетических и филогенетических) паразитов рыб Байкала.

Ревизия состава паразитов двух широко распространённых в Байкале рыб – песчаной и каменной широколобок – позволили обозначить ряд важных проблем в изучении паразитов рыб озера Байкал, сравнительно полно обследованного в паразитологическом плане водоёма. Это связано, прежде всего, с современным уровнем изучения паразитических организмов, трансформацией взглядов на таксономию отдельных групп, с появлением новых ранее неизвестных сведений по морфологии, молекулярной биологии, биохимии, жизненным циклам, распространению в растительном и животном мире.

Для гидробионтов Байкала установлена высокая доля эндемизма, обнаружены букеты эндемичных видов в Байкале (Тимошкин, 2001), в т.ч. паразитов (Русинек, 2007). Изучение паразитических организмов с использованием современных методик и подходов, особенно с позиций современной таксономии и генезиса отдельных групп, не только позволит ответить на вопросы, связанные с паразитами рыб, но и в целом должно способствовать решению ключевых вопросов эволюции биоты уникального водоёма нашей планеты.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в Байкальском музее СО РАН в рамках проекта № 121032900077-4, «Экологическая диагностика изменений некоторых элементов биогеоценозов территории Восточной Сибири». Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у нее нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авдеева Е.В., Евдокимова Е.Б., Заостровцева С.К. 2012. Экологический анализ фауны инфузорий семейства Trichodinidae Claus, 1874 (Ciliophora Doflein, 1901, Peritrichida F. Stein, 1859) рыб водоемов Калининградской области. *Паразитология* 46 (3): 193–202. [Avdeeva E.V., Evdokimova E.B., Zaostrovceva S.K. 2012. Ekologicheskij analiz fauny infuzorij semejstva Trichodinidae Claus, 1874 (Ciliophora Doflein, 1901, Peritrichida F. Stein, 1859) ryb vodoemov Kalinigradskoj oblasti. *Parazitologiya* 46 (3): 193–202. (in Russian)].
- Базикалова А.Я., Калиникова Т.Н., Михин В.С., Талиев Д.Н. 1937. Материалы к познанию бычков Байкала. *Тр. Байкал. лимнолог. станции АН СССР* 7: 109–212. [Bazikalova A.Ya., Kalinikova T.N., Mihin V.S., Taliev D.N. 1937. Materialy k poznaniyu bychkov Bajkala. *Tr. Bajkal. limnolog. stancii AN SSSR* 7: 109–212. (in Russian)].
- Батуева М.Д. 2018. Таксономическое разнообразие миксоспоридий (Мухозоа: Мухоспореа) рыб бассейна озера Байкал. *Паразитология* 52 (5): 395–402. [Batueva M.D. 2018. Taksonomicheskoe raznoobrazie miksosporidij (Muxozoa: Muxosporea) ryb bassejna ozera Bajkal. *Parazitologiya* 52 (5): 395–402. (in Russian)].
- Балданова Д.Р., Пронин Н.М. 2001a. Скребни (Тип Acanthocephala) Байкала: Морфология и экология. Новосибирск, Наука, 158 с. [Baldanova D.R., Pronin N.M. 2001a Skrebni (Tip Acanthocephala) Bajkala: Morfologiya i ecologiya. Novosibirsk: Nauka, 158 s. (in Russian)].
- Балданова Д.Р., Пронин Н.М. 2001b. Скребни (Acanthocephala) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, 1 (1): 432–440. [Baldanova D.R., Pronin N.M. 2001b. Skrebni (Acanthocephala) // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, 1 (1): 432–440. (in Russian)].
- Белова Л.М., Крылов М.В. 2000. Распространение кокцидий (Sporozoa: Coccidiida) у различных таксономических групп рыб. *Паразитология* 34 (6): 522–533. [Belova L.M., Krylov M.V. 2000. Rasprostranenie kokcidij (Sporozoa: Coccidiida) u razichnyh taksonomicheskikh grupp ryb. *Parazitologiya* 34 (6): 522–533. (in Russian)].
- Белякова Ю.В., Некрасов А.В., Жалцанова Д.-С.Д., Обожин А.В., Санжиева С.Д. 1985. Эколого-паразитологическое исследование моллюсков Чивыркуйского залива Байкала. Гидробиология и гидропаразитология Прибайкалья и Забайкалья. Новосибирск, Наука, 179–192. [Belyakova Yu.V., Nekrasov A.V., Zhalcanova D.-S.D., Obozhin A.V., Sanzhieva S.D. 1985. Ekologo-parazitologicheskoe issledovanie mollyuskov Chivyrkujского залива Bajkala. *Gidrobiologiya i gidroparazitologiya Pribajkal'ya i Zabajkal'ya*. Novosibirsk, Nauka, 179–192. (in Russian)].
- Богданов Б.Э. 2000. Экология реофильных видов подкаменщиков (Cottidae) в водоемах байкальской рифтовой зоны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 18 с. [Bogdanov B.E. 2000. Ekologiya reofil'nyh vidov podkamenshchikov (Cottidae) v vodoemah bajkal'skoj riftovoj zony: Avtoref. Dis. ... kand. biol. nauk. Irkutsk, 18 s.].
- Богданов Б.Э. 2004. К дискуссии о происхождении, эволюции и систематике байкальских рогатковидных рыб. Труды Кафедры зоологии позвоночных. Иркутск, Иркутский госуниверситет, 2: 84–105. [Bogdanov B.E. 2004. K diskussii o proiskhozhdenii, evolyucii i sistematike bajkal'skih rogakovidnyh ryb. *Trudi Kafedry zoologii pozvonochnyh*. Irkutsk, Irkutskij gosuniversitet, 2: 84–105. (in Russian)].

- Боголепова И.И. 1950. Моногенетические сосальщики рыб Байкала. Докл. АН СССР 72 (1): 229–239. [Bogolepova I.I. 1950. Monogeneticheskie sosal'shchiki ryb Bajkala. Dokl. AN SSSR 72 (1): 229–239. (in Russian)].
- Бурдуковская Т.Г., Пронин Н.М. 2013. Веслоногие ракообразные (Crustacea: Copepoda) – паразиты рыб озера Байкал и его бассейна. Новосибирск, Наука, 156 с. [Burdukovskaya T.G., Pronin N.M. 2013. Veslonogie rakoobraznye (Crustacea: Copepoda) – parazity ryb ozera Bajkal i ego bassejna. Novosibirsk, Nauka, 156 s. (in Russian)].
- Гундризер А.Н. 1975. Рыбы Тувинской АССР: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Томск, 48 с. [Gundrizer A.N. 1975. Ryby Tuvinskoj ASSR: Avtoref. dis. ... doct. biol. nauk. Tomsk, 48 s. (in Russian)].
- Догель В.А., Боголепова И.И. 1957. Паразитофауна рыб Байкала. Тр. Байкал. лимнолог. ст. М., Изд-во АН СССР, Т. 15: 427–464. [Dogel' V.A., Bogolepova I.I. 1957. Parazitofauna ryb Bajkala. Tr. Bajkal. limnolog. st. M., Izd-vo AN SSSR, T. 15: 427–464. (in Russian)].
- Догель В.А., Боголепова И.И. Смирнова К.В. 1949. Паразитофауна Байкала и ее зоогеографическое значение. Вестник Ленинград. ун-та. № 7: 13–34. [Dogel' V.A., Bogolepova I.I., Smirnova K.V. 1949. Parazitofauna Bajkala i ee zoogeograficheskoe znachenie. Vestnik Leningrad. un-ta. № 7: 13–34. (in Russian)].
- Доровских Г.Н., Степанов В.Г., Голикова Е.А., Вострикова А.В. 2008. Компонентные сообщества паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из экологически благополучных и загрязненных водоемов. Паразитология 42 (4): 280–291. [Dorovskih G.N., Stepanov V.G., Golikova E.A., Vostrikova A.V. 2008. Komponentnye soobshchestva parazitov gol'yana *Phoxinus phoxinus* (L.) iz ekologicheskij blagopoluchnyh i zagryaznennyh vodoemov // Parazitologiya 42 (4): 280–291. (in Russian)].
- Дугаров Ж.Н. 1996. Экология и морфологическая изменчивость марит *Phyllodistomum umblae* и *Phyllodistomum folium* (Trematoda: Gorgoderidae) – паразитов рыб бассейна озера Байкал: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 16 с. [Dugarov Zh.N. 1996. Ekologiya i morfoloicheskaya izmenchivost' marit *Phyllodistomum umblae* i *Phyllodistomum folium* (Trematoda: Gorgoderidae) – parazitov ryb bassejna ozera Bajkal: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Irkutsk, 16 s. (in Russian)].
- Дугаров Ж.Н. 2000. Морфологическая изменчивость марит *Phyllodistomum umblae* и *Phyllodistomum folium* (Trematoda: Gorgoderidae) от рыб бассейна озера Байкал // Паразитология 34 (4): 315–322. [Dugarov Zh.N. 2000. Morfoloicheskaya izmenchivost' marit *Phyllodistomum umblae* i *Phyllodistomum folium* (Trematoda: Gorgoderidae) ot ryb bassejna ozera Bajkal // Parazitologiya 34 (4): 315–322. (in Russian)].
- Заика В.Е. 1961. К вопросу об эндемизме паразитов рыб озера Байкал. Докл. АН СССР 141 (1): 236–239. [Zaika V.E. 1961. K voprosu ob endemizme parazitov ryb ozera Bajkal. Dokl. AN SSSR 141 (1): 236–239. (in Russian)].
- Заика В.Е. 1964. Паразиты рыб озера Байкал и реки Селенги: Автореф. ... канд. биол. наук. Л., 21 с. [Zaika V.E. 1964. Parazity ryb ozera Bajkal i reki Selengi: Avtoref. ... kand. biol. nauk. L., 21 s. (in Russian)].
- Заика В.Е. 1965. Паразитофауна рыб озера Байкал. М., Наука, 107 с. [Zaika V.E. 1965. Parazitofauna ryb ozera Bajkal. M., Nauka, 107 s. (in Russian)].
- Зубина Л.В. 1995. Особенности оогенеза и полового цикла экологически различных видов байкальских коттоидных рыб (Cottidae, Abyssocottidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук, СПб., 16 с. [Zubina L.V. 1995. Osobennosti oogeneza i povologo cikla ekologicheskij razlichnyh vidov bajkal'skij kottoidnyh ryb (Cottidae, Abyssocottidae): Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk, SPb., 16 s (in Russian)].
- Кабата З.П., Коряков Е.А. 1974. Морфологическая изменчивость *Salmincola cottidarum* Messjatzeff (Copepoda: Lernaepodidae) – паразита бычков. Паразитология 8 (4): 306–311. [Kabata Z.P., Koryakov E.A. 1974. Morfoloicheskaya izmenchivost' *Salmincola cottidarum* Messjatzeff (Copepoda: Lernaepodidae) – parazita bychkov. Parazitologiya 8 (4): 306–311. (in Russian)].
- Карасев Г.И. 1987. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука, 296 с. [Karasev G.I. 1987. Ryby Zabajkal'ja. Novosibirsk, Nauka, 296 s. (in Russian)].
- Коряков Е.А. 1952. Распределение паразитических веслоногих по хозяевам бычкам и глубинам Байкала. Докл. АН СССР 99 (4): 325–326. [Koryakov E.A. 1952. Raspredelenie paraziticheskij veslonogij po hozyaevam bichkam i glubinam Baikala. Dokl. AN SSSR 99 (4): 325–326. (in Russian)].
- Коряков Е.А., Сиделев Г.Н. 1976. Бычки-подкаменщики (Cottidae) из озера Агата плато Путорана. Вopr. иктиол. 16 (3): 553–555. [Koryakov E.A., Sidelev G.N. 1976. Bychki-podkamenshchiki (Cottidae) iz ozera Agata plato Putorana. Vopr. ihtiol. 16 (3): 553–555. (in Russian)].

- Костыгов А.Ю. 2013. Противоречия морфологического и молекулярно-филогенетического подходов в систематике трипаносоматид: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург, 27 с. [Kostygov A.Yu. 2013. Protivorechiya morfologicheskogo i molekulyarno-filogeneticheskogo podhodov v sistematike tripanosomatid: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Sankt-Peterburg, 27 s. (in Russian)].
- Лукин Е.И. 1976. Пиявки пресных и солоновато-водных водоемов. Л., Наука, 484 с. (Фауна СССР. Пиявки. Т. 1) [Luкин E.I. 1976. Piyavki presnyh i solonovato-vodnyh vodoemov. L., Nauka, 484 s. (Fauna SSSR. Piyavki. T. 1). (in Russian)].
- Лукин Е.И., Эпштейн В.М. 1959. Пиявки Байкала. Десятое совещание по паразитологическим проблемам и природноочаговым болезням. Л., 2: 189–190. [Luкин E.I., Epshtejn V.M. 1959. Piyavki Bajkala. Desyatoe soveshchanie po parazitologicheskim problemam i prirodnoochagovym boleznyam. L., 2: 189–190. (in Russian)].
- Ляйман Э.М. 1933. Паразитические черви озера Байкал. Тр. Байкальск. лимнол. ст. 4: 5–98. [Lyajman E.M. 1933. Paraziticheskie chervi ozera Bajkal. Tr. Bajkal'sk. limnol. st. 4: 5–98. (in Russian)].
- Матвеев А.Н. 2001. Рыбы // Флора и фауна водоемов и водотоков Байкальского заповедника. Серия: Флора и фауна заповедников. М. С. 56–65. [Matveev A.N. 2001. Ryby // Flora i fauna vodoemov i vodotokov Bajkal'skogo zapovednika. Seriya: Flora i fauna zapovednikov. M. P. 56–65. (in Russian)].
- Матвеев А.Н., Матвеева Е.Н. 2000. Рыбы. Флора и фауна водоемов и водотоков Barguzинского заповедника. Серия: Флора и фауна заповедников. М. С. 149–158. [Matveev A.N., Matveeva E.N. 2000. Ryby. Flora i fauna vodoemov i vodotokov Barguzinskogo zapovednika. Seriya: Flora i fauna zapovednikov. M. 149–158. (in Russian)].
- Матвеев А.Н., Богданов Б.Э., Хрущевский К.В., Нехороших К.В., Самусенок В.П., Русинек О.Т. Матвеева Е.Н. 2004. Биология каменной широколобки *Paracottus knerii* (Dybowski, 1874) // Труды кафедры зоологии позвоночных ИГУ. Иркутск, Иркутский гос. ун-т, 2: 5–42. [Matveev A.N., Bogdanov B.E., Hruscelevskij K.V., Nekhoroshih K.V., Samusenok V.P., Rusinek O.T. Matveeva E.N. 2004. Biologiya kamennoj shirokolobki *Paracottus knerii* (Dybowski, 1874) // Trudy kafedry zoologii pozvonochnyh IGU. Irkutsk: Irkutskij gos. un-t, 2: 5–42. (in Russian)].
- Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М., Мир, 184 с. [Megarran E. 1992. Ekologicheskoe raznoobrazie i ego izmerenie. M., Mir, 184 s. (in Russian)].
- Некрасов А.В., Пронин Н.М., Дугаров Ж.Н. 2001. Трематоды (Plathelminthes: Trematoda) (2001) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 1: 271–304. [Nekrasov A.V., Pronin N.M., Dugarov Zh.N. 2001. Trematody (Plathelminthes: Trematoda) (2001) // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosborogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk: Nauka, T. 1, kn. 1: 271–304. (in Russian)].
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1984. Л. Наука, Ленинградское отд-ние, Т. 1, 428 с. (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. Ин-та АН СССР, вып. 140). [Opredelitel' parazitov presnovodnyh ryb fauny SSSR. 1984. L., Izd-vo Nauka, Leningradskoe otd-nie, T. 1, 428 s. (Opredeliteli po faune SSSR, izd. Zool. In-ta AN SSSR, vyp. 140). (in Russian)].
- Пронин Н.М. 2001a. Микроспоридии (Microsporidia) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 1: 151–153. [Pronin N.M. 2001a. Mikrosporidii (Microsporidia) // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosborogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, T. 1, kn. 1: 151–153. (in Russian)].
- Пронин Н.М. 2001b. Паразитические инфузории (Ciliophora): Циртостоматы (Cyrstostomata), Гименостоматы (Hymenostomata), Перитрихи (Peritricha) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 1: 165–173. [Pronin N.M. 2001b. Paraziticheskie infuzorii (Ciliophora): Cirtostomaty (Cyrstostomata), Gimenostomaty (Hymenostomata), Peritrihi (Peritricha) // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosborogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, T. 1, kn. 1: 165–173. (in Russian)].
- Пронин Н.М. 2001b. Полимастиготы (Mastigophora: Polymastigota) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 1: 129. [Pronin N.M. 2001b. Polimastigoty (Mastigophora: Polymastigota) // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, T. 1, kn. 1: 129. (in Russian)].
- Пронин Н.М., Крицкая У.А. 2001. Споровики (Sporozoa): Грегарины (Gregarinea) и кокцидии (Coccidea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 1: 147–150. [Pronin N.M., Krickaya U.A. 2001. Sporoviki (Sporozoa): Gregariny (Gregarinea) i kokcidii (Coccidea) // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk: Nauka, T. 1, kn. 1: 147–150. (in Russian)].

- Пронин Н.М., Пронина С.В., Бурдуковская Т.Г. 2004. Паразитические ракообразные. // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 2: 845–853. [Pronin N.M., Pronina S.V., Burdukovskaya T.G. 2004. Paraziticheskie rakoobraznye. // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, T. 1, kn. 2: 845–853. (in Russian)].
- Пронин Н.М., Санжиева С.Д. 2001. Цестоды (Plathelminthes: Cestoda) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 1: 242–270. [Pronin N.M., Sanzhieva S.D. 2001. Cestody (Plathelminthes: Cestoda) // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, T. 1, kn. 1: 242–270. (in Russian)].
- Пронина С.В., Пронин Н.М. 2001. Миксоспоридии (Мухоспореа) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 1: 130–146. [Pronina S.V., Pronin N.M. 2001. Miksosporidii (Muxosporea) // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, T. 1, kn. 1: 130–146. (in Russian)].
- Пугачев О.Н. 2001. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Простейшие. Спб., ЗИН РАН, 242 с. [Pugachev O.N. 2001. Katalog parazitov presnovodnyh ryb Severnoj Azii. Prosteshie. Spb., ZIN RAN, 242 s. (in Russian)].
- Пугачев О.Н. 2002. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Книдарии, моногенеи, цестоды. Спб., ЗИН РАН, 248 с. [Pugachev O.N. 2002. Katalog parazitov presnovodnyh ryb Severnoj Azii. Knidarii, monogenei, cestody. Spb., ZIN RAN, 248 s. (in Russian)].
- Пугачев О.Н. 2003. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Трематоды. Спб., ЗИН РАН, 224 с. [Pugachev O.N. 2003. Katalog parazitov presnovodnyh ryb Severnoj Azii. Trematody. Spb., ZIN RAN, 224 s. (in Russian)].
- Пугачев О.Н. 2004. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи. Спб., ЗИН РАН, 250 с. [Pugachev O.N. 2004. Katalog parazitov presnovodnyh ryb Severnoj Azii. Nematody, skrebni, piyavki, molluski, rakoobraznye, kleshchi. Spb., ZIN RAN, 250 s. (in Russian)].
- Россоломо Л.Л. 1923. К фауне простейших Байкала. Русский гидробиол. журн. 2 (3-4): 74–82. [Rossolimo L.L. 1923. K faune prostesjih Bajkala. Russkij gidrobiol. zhurn. 2 (3-4): 74–82. (in Russian)].
- Русинек О.Т. 2001a. Моногенеи (Plathelminthes: Monogenea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 1: 230–239. [Rusinek O.T. 2001a. Monogenei (Plathelminthes: Monogenea) // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, T. 1, kn. 1: 230–239. (in Russian)].
- Русинек О.Т. 2001b. Паразитические нематоды (Nemathelminthes) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 1: 321–328. [Rusinek O.T. 2001b. Paraziticheskie nematody (Nemathelminthes) // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, T. 1, kn. 1: 321–328. (in Russian)].
- Русинек О.Т. 2004. Список видов пиявок (Hirudinea) озера Байкал // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 2: 1492–1495. [Rusinek O.T. 2004. Spisok vidov piyavok (Hirudinea) ozera Bajkal // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, T. 1, kn. 2: 1492–1495. (in Russian)].
- Русинек О.Т. 2007. Паразиты рыб озера Байкал (фауна, сообщества, зоогеография, история формирования. М., Товарищество научных изданий КМК, 581 с. [Rusinek O.T. 2007. Parazity ryb ozera Bajkal (fauna, soobshchestva, zoogeografiya, istoriya formirovaniya. M., Tovarishchestvo nauchnyh izdaniy KMK, 581 s. (in Russian)].
- Русинек О.Т. 2021. Сравнительный анализ паразитов песчаной и каменной широколобок (Cottoidei) из озера Байкал // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии. Мат-лы Всероссийской конф. с междунар. участием (Улан-Удэ, 15-18 июня 2021 г.). Улан-Удэ, Изд-во БНЦ СО РАН: 407–409. [Rusinek O.T. 2021. Sravnitel'nyj analiz parazitov peschanoj i kamennoj shirokolobok (Cottoidei) iz ozera Bajkal // Raznoobrazie pochv i bioty Severnoj i Central'noj Azii. Mat-ly Vserossijskoj konf. s mezhdunar. uchastiem (Ulan-Ude, 15-18 iyunya 2021 g.). Ulan-Ude, Izd-vo BNC SO RAN: 407–409. (in Russian)].
- Сиделева В.Г. 1982. Сейсмосенсорная система и экология байкальских подкаменщиков. Новосибирск, Наука, 147 с. [Sideleva V.G. 1982. Sejsmosensornaya sistema i ekologiya bajkal'skih podkamenshchikov. Novosibirsk, Nauka, 147 s. (in Russian)].

- Сиделева В.Г. 1998. Подотряд Cottoidei – рогатковидные // Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М., Наука, 149–158. [Sideleva V.G. 1998. Podotryad Cottoidei – rogakovidnye // Annotirovannyj katalog kruglorotyh i ryb kontinental'nyh vod Rossii. M., Nauka, 149–158. (in Russian)].
- Сиделева В.Г. 2004. Рыбы (Pisces) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 2: 1023–1050. [Sideleva V.G. 2004. Ryby (Pisces) // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, T. 1, kn. 2: 1023–1050. (in Russian)].
- Сиделева В.Г., Механикова И.В. 1990. Пищевая специализация и эволюция керчаковых рыб (Cottoidea) озера Байкал. Тр. Зоол. ин-та АН СССР 222: 144–161. [Sideleva V.G., Mekhanikova I.V. 1990. Pishchevaya specializaciya i evolyuciya kerchakovyh ryb (Cottoidea) ozera Bajkal. Tr. Zool. in-ta AN SSSR, 222: 144–161. (in Russian)].
- Смирнов В.В. 1980. Структура и продукционные возможности ихтиоценозов // Грамнинские озера в зоне влияния БАМ. Новосибирск, Наука, 74–81. [Smirnov V.V. 1980. Struktura i produkcionnye vozmozhnosti ihtiocenozov // Gramninskie ozera v zone vliyaniya BAM. Novosibirsk, Nauka, 74–81. (in Russian)].
- Талиев Д.Н. 1948. О причинах и темпах дивергентной эволюции байкальских Cottoidei // Тр. Байкал. лимнол. станции АН СССР. М.-Л., Изд-во АН СССР, 12: 107–158. [Taliev D.N. 1948. O prichinah i tempah divergentnoj evolyucii bajkal'skih Cottoidei // Tr. Bajkal. limnol. stancii AN SSSR. M.-L., Izd-vo AN SSSR, 12: 107–158. (in Russian)].
- Талиев Д.Н. 1955. Бычки-подкаменщики Байкала. М.-Л., Изд-во АН СССР: 603 с. [Taliev D.N. 1955. Bychki-podkamenshchiki Bajkala. M.-L., Izd-vo AN SSSR, 603 s. (in Russian)].
- Тархова Ю.Н. 1962. Материалы по внутривидовой изменчивости песчаной широколобки // Кратк. сообщ. Бурят. компл. НИИ. Улан-Удэ, вып. 3: 101–118. [Tarkhova Yu.N. 1962. Materialy po vnutrividovoj izmenchivosti peschanoj shirokolobki // Kratk. soobshch. Buryat. kompl. NII. Ulan-Ude, vyp. 3: 101–118. (in Russian)].
- Тимошкин О.А. 2001. Озеро Байкал: разнообразие фауны, проблемы ее несмешиваемости и происхождения, экология и «экзотические» сообщества // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 1: 16–73. [Timoshkin O.A. 2001. Ozero Bajkal: raznoobrazie fauny, problemy ee nesmeshivaemosti i proiskhozhdeniya, ekologiya i «ekzoticheskie» soobshchestva // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, T. 1, kn. 1: 16–73. (in Russian)].
- Хамнуева Т.Р., Пронин Н.М. 2004. Новые виды кинетопластид (Kinetoplastida: Kuinetoplastidea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 2. С. 1255–1260. [Khamnueva T.R., Pronin N.M. 2004. Noveye vidy kinetoplastid (Kinetoplastida: Kuinetoplastidea) // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, T. 1, kn. 2. S. 1255–1260. (in Russian)].
- Хамнуева Т.Р., Балданова Д.Р. 2016. Первое обнаружение гемогрегариин у рыб озера Байкал. Паразитология 50 (1): 92–95. [Khamnueva T.R., Baldanova D.R. 2016. Pervoe obnaruzhenie gemogregarin u ryb ozera Bajkal. Parazitologiya 50 (1): 92–95. (in Russian)].
- Черняев Ж.А. 1973. О генезисе бычков подкаменщиков (Cottoidea). Зоол. журн. 52 (3): 459–464. [Chernyaev Zh.A. 1973. O genezise bychkov podkamenshchikov (Cottoidea). Zool. zhurn. 52 (3): 459–464. (in Russian)].
- Черняев Ж.А. 1977. Морфоэкологические особенности размножения и развития песчаной широколобки оз. Байкал *Paracottus (Leocottus) kessleri* (Dyb.). Вопросы ихтиол. 17 (6 (107): 1055–1070. [Chernyaev Zh.A. 1977. Morfoekologicheskie osobennosti razmnzheniya i razvitiya peschanoj shirokolobki oz. Bajkal *Paracottus (Leocottus) kessleri* (Dyb.). Voprosy ihtiол. 17 (6 (107): 1055–1070. (in Russian)].
- Штейн Г.А. 1979. Паразитические инфузории (Peritricha, Urceolariidae) некоторых рыб озера Байкал // Морфология и экология инфузорий, фораминифер и аканторий. Тр. ЗИН АН СССР. Л., 86: 36–47. [Shtejn G.A. 1979. Paraziticheskie infuzorii (Peritricha, Urceolariidae) nekotoryh ryb ozera Bajkal // Morfologiya i ekologiya infuzorij, foraminifer i akantorij. Tr. ZIN AN SSSR. L., 86: 36–47. (in Russian)].
- Штейн Г.А. 1984. Подотряд Mobilina // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л., Наука, Ленинград. отд-ние, Т. 1: 321–381. (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. Ин-та АН СССР, вып. 140). [Shtejn G.A. 1984. Podotryad Mobilina // Opredelitel' parazitov presnovodnyh ryb fauny SSSR. L., Nauka, Leningrad. otd-nie, T. 1: 321–381. (Opredeliteli po faune SSSR, izd. Zool. In-ta AN SSSR, vyp. 140). (in Russian)].

- Эпштейн В.М. 1959. О систематическом положении, образе жизни и происхождении и эндемичной байкальской пиявки *Trachelobdella torquata* Grube. Докл. АН СССР 125 (4): 935–937. [Epshtejn V.M. 1959. O sistematicheskom polozhenii, obraze zhizni i proiskhozhdenii i endemichnoj bajkal'skoj piyavki *Trachelobdella torquata* Grube. Dokl. AN SSSR 125 (4): 935–937. (in Russian)].
- Эпштейн В.М. 1987. Тип кольчатые черви – Annelida. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л., Наука, Ленинградское отд-ние, Т. 3: 340–372. (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. Ин-та АН СССР, вып. 149). [Epshtejn V.M. 1987. Tip kol'chatye chervi – Annelida. Opredelitel' parazitov presnovodnyh ryb fauny SSSR. L., Nauka, Leningradskoe otd-nie, T. 3: 340–372. (Opredeliteli po faune SSSR, izd. Zool. In-ta AN SSSR, vyp. 149). (in Russian)].
- Baldanova D.R., Kritskaya U.A., Pronin N.M. 2000. Gammarida of Lake Baikal basin intermediate hosts of helminths. Ecological Parasitology on the turn of Millennium. Saint Petersburg, Russia, 70–71.
- Crib T.H. 2005. Family Opercolidae Ozaki, 1925. In Jones A., Bray R.A., Gibson D.I. (Eds) Keys to the Trematoda. V. 2. Wallingford, UK: CAB International, 443–532.
- Fayton T., Andres M. 2016. New species *Plagioporus* Stafford, 1904 (Digenea: Opercoelidae) from California, with amendment of the genus and phylogeny of freshwater plagioporines of the Holarctic. Systematic Parasitology 93: 731–748.
- Kaufer A., Ellis J., Stark D., Barrat J. 2017. Evolution of tripanosomatid taxonomy. Parasites Vectors 10: 287. <http://doi.org/10.1186/s13071-017-2204-7>
- Kontula T., Kirilchik S., Vainola R. 2003. Endemic diversification of the monophyletic cottoid fish species flock in Lake Baikal explored with mtDNA sequencing. Molecular Phylogenetic and Evolution 27: 143–155. [http://doi.org/10.1016/S1055-7903\(02\)00376-7](http://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00376-7)
- Kostygov A.Yu., Grebchuk-Leremenko A., Malysheva M.N., Frolov A.O., Yurchenko V. 2014. Molecular revision of genus *Wallaceina*. Protist 165: 594–604. <https://dx.doi.org/10.1016/j.protis.2014.07.001>
- Li M., Wang J., Zhu D., Gu Z., Zhang J., Gong X. 2008. Study of *Apiosoma piscicola* (Blanchard 1885) occurring on fry of freshwater fishes in Hongze, China with consideration of the genus *Apiosoma*. Parasitol Res. 102: 931–937. <http://doi.org/10.1007/s00436-007-0856-5>
- Maslov D.A., Opperdoes F.R., Kostygov A.Y., Hashimi H., Lukeš J., Yurchenko V. 2019. Recent advances in trypanosomatid research: genome organization, expression, metabolism, taxonomy and evolution. Parasitology 146, 1–27. <https://doi.org/10.1017/S0031182018000951>
- Messjatzeff J. 1926. Parasitische Copepoda aus dem Baikalsee. Atch. Naturg. Bd. 92.
- Ogedengbe M.E., Sherry S.E.I., Ogedengbe J.D., Chapmen H.D. 2018. Phylogenies based on combined mitochondrial and nuclear sequences conflict with morphologically defined genera in eimeriid coccidian (Apicomplexa) // Intern. J. for Parasitology 48 (1): 59–69. <http://doi.org/10.1016/j.ijpara.2017.07.008>
- Okamura B., Gruhl A., Bartholomew J.L. 2015. Myxozoan Evolution, Ecology and Development. Springer International Publishing, 1–440. <http://doi.org/10.1007/978-3-319-14753-6>
- Sideleva V.G. 2001. List of fishes from Lake Baikal with descriptions of new taxa of Cottoid fishes // Proceeding of the Zoological Institute. St. Petersburg, 45–80.
- Slobodyanyuk S.Ya., Kirilchik S.V., Pavlova M.E., Belikov S.I., Novitsky A.L. 1995. The evolution relationships of two families of cottoid fishes of Lake Baikal (East Siberia) as suggested by analysis of mitochondrial DNA. J. Mol. Evol. 40: 392–399.
- Slobodyanyuk S.Ya., Kirilchik S.V., Pavlova M.E., Sideleva V.G. 1997. Evolution endemic cottoid fishes of Lake Baikal (East Siberia) and some of non-Baikalian cottoid fishes as revealed by methods of molecular biology. In: Wada E., Timoshkin O.A., Fujita N., Tanida K. (Eds), New Scope on Boreal Ecosystems in East Siberia. DIWA series, vol. 2. Siberian Branch Russian Academy of Science, Novosibirsk, 77–86.
- Snimshikova L.I. 1998. List of Hirudinea species. Lake Baikal: Evolution and Biodiversity / Eds O.M. Kozhova, L.R. Izmet'seva. Leiden Backhugs Publishers, P. 369–370/
- Svobodova M., Zidkova L., Cepicka I., Obornik M., Lukes J., Votipka J. 2007. *Sergeia podlinaevi* gen. nov. Sp. Nov. (Tripanosomatidae, Kinetoplastida), a parasite of biting midges (Ceratopogonidae, Diptera). International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology 57: 423–432. <http://doi.org/10.1099/ijs.0.64557-0>
- Yurchenko Ya., Lukes J., Jirku M., Maslov D. 2009. Selective recovery of the cultivation-prone components from mixed tripanosomatid infections: a case of several novel species isolated from Neotropical Heteroptera. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology 59: 893–909. <http://doi.org/10.1099/ijs.0.001149-0>

PARASITE FAUNA OF SAND AND STONE SCULPINS  
(SCORPAENIFORMES, COTTIDAE) FROM LAKE BAIKAL  
(REVIEW OF RESEARCH RESULTS AND PROSPECTS OF INVESTIGATIONS)

O. T. Rusinek

**Keywords:** parasite fauna, *Leocottus kesslerii*, *Paracottus knerii*, Lake Baikal

SUMMARY

A revision of the composition of parasites of two widely distributed in Baikal species of cottoid fish – the sand (*Leocottus kesslerii* Dybowski, 1874) and the stone (*Paracottus knerii* Dybowski, 1874) sculpins was performed. This composition includes 60 species and subspecies of parasites belonging to 10 types, 12 classes, 14 orders, 24 families and 32 genera. It is represented by 21 endemic taxa of species and subspecies rank: these are blood parasites – trypanosomes and cryptobia (2), myxosporidia (5), infusoria (7), monogeneans (1), nematodes (2), acanthocephales (1), leeches (2) and crustaceans (1). Comparison of the parasite fauna of sand and stone sculpins with that of the families Abyssocottidae and Comephoridae showed that most of all this fauna is closely related to the parasite fauna of the family Abyssocottidae. Revision of the parasite composition of two widely distributed fish in Baikal in the light of modern data has identified a number of important problems in the study of fish parasites of this reservoir. Since there has been a transformation of views on the taxonomy of individual groups, new information has been obtained on morphology, molecular biology, biochemistry, life cycles and distribution in the plant and animal world, it is necessary to continue the study of Baikal parasites by modern methods.

УДК [595.122-155.7:574.523](262.5)

**HELICOMETRA FASCIATA (RUDOLPHI, 1819) COMPLEX  
FROM NEW FISH HOST IN THE BLACK SEA,  
THE BROADNOSED PIPEFISH  
SYNGNATHUS TYPHLE LINNAEUS, 1758,  
WITH NOTES ON BIOLOGY OF THIS TREMATODE SPECIES**

© 2023 Yu. M. Kornyychuk\*

The A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas,  
Russian Academy of Sciences, 2 Nakhimov ave., Sevastopol, 299011 Russia

\*e-mail: miju2811@mail.ru

Received September 09, 2023

Revised November 04, 2023

Accepted November 09, 2023

This paper reports on the first record of *Helicometra fasciata* (Rudolphi, 1819) complex (Opelcoelidae) maritae from black-striped pipefish, *Syngnathus typhle* Linnaeus, 1758, in the Black Sea. Ten fish specimens caught near the Kerch Strait (north-eastern part of the Black Sea) in July 2007 were examined and one of them was found to be parasitized by a single *H. fasciata* complex ovigerous marita. Description and drawing of the trematode found are given. *S. typhle* and fish of the Syngnathidae family as a whole are believed to be accidental definitive hosts of *H. fasciata* complex. Cases of *Helicometra* spp. ovigerous maritae records in fresh waters are discussed. The expansion of *H. fasciata* complex definitive host range in the Black Sea (*S. typhle* is its 33d known fish host from here) reflects a complexity of food webs in the shelf zone of this sea.

**Keywords:** first record, Trematode, Opelcoelidae, Syngnathidae, Black Sea, food webs

**DOI:** 10.31857/S0031184723060042; **EDN:** RWJCIU

The Black Sea Syngnathidae are known as hosts of many helminth species with Trematoda as the most abundant class among them (Kornyychuk et al., 2022). Nevertheless, studying the slides deposited in the Collection of Marine Parasites of the A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas RAS (IBSS), <http://marineparasites.org>, we identified one more digenean which have not been previously mentioned from these fish hosts, namely *Helicometra fasciata* (Rudolphi, 1819) complex. According to Katokhin and Kornyychuk (2020) and Sokolov et al. (2022), *H. fasciata* is actually a species complex consisting of at least two species in the Black Sea with a clear genetic differentiation. The present paper is devoted to morphological description of this find.

MATERIAL AND METHODS

The slide No 1404.Tr.39.v43 deposited in IBSS Collection of Marine Parasites was studied; according to our field journal entry, host specimens (broadnosed pipefish *Syngnathus typhle* Linnaeus, 1758) were sampled in the Black Sea (Kerch Strait near Naberezhnoe village, 45°08'20"N,

36°25'00"E) in July 2007 by hand nets at depths 0-1 m; identification of fishes to species was made using conventional keys (Svetovidov, 1964; Vasil'eva, 2007).

Fish hosts were dissection immediately after catching. For light microscopy, the digenean was stored in 70% ethanol and the whole mount was prepared as follows: stained with borax carmine, dehydrated in a graded ethanol series (70–100) and mounted in Canada balsam on a glass slide (Bykhovskaya-Pavlovskaya, 1985).

Trematode species identification was taken using an Olympus CX-41 microscope with digital camera CAM-SC50 and CellSens Standard v. 1.18 software; all the measurements in the text are in micrometers.

## RESULTS

The only gravid marita of *H. fasciata* species complex (Fig. 1) is fixed on the slide in a slightly curved position.

Body oval, 1234.4 x 598.7; body W:L ratio 2.06.

Tegument unarmed.

Oral sucker subterminal, 103.8 x 123.5. Ventral sucker 210.1 x 239.9. Sucker length ratio 1:2.02 and sucker width ratio 1:1.94.

Pharynx 53.3 x 68.2, prepharynx present, esophagus short.

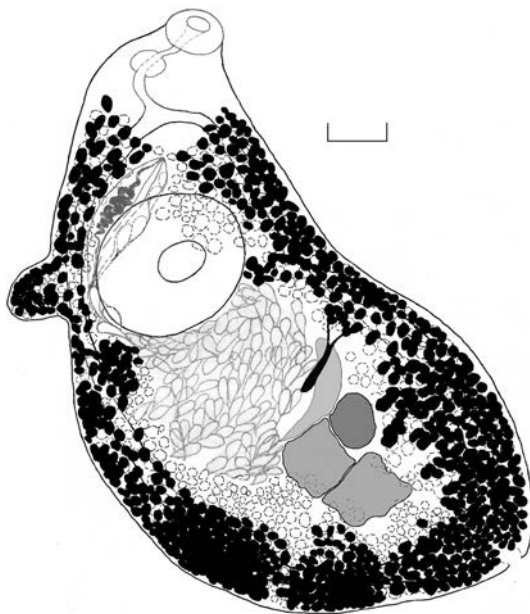
Caeca blind, extend to posterior end of the body.

Forebody: 306.9 (25% of body length).

Testes tandem, contiguous, slightly indented. Anterior testis 108.9 x 132, posterior testis 132 x 158.4.

Posttesticular space: 238.1 (19% of body length).

Cirrus sac 188.3 x 51.4, its posteriormost extent slightly posterior to midlevel of ventral sucker, well developed, enclosing a seminal vesicle.



**Figure 1.** *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) complex (Trematoda, Opcoelidae) marita from the Black Sea broadnosed pipefish *Syngnathus typhle* Linnaeus, 1758, ventral view. Scale bar – 100  $\mu$ .

Ovary 95.7 x 66, sinistro-submedian, at level of anterior testis, oval.

Genital pore median, between caeca bifurcation and anterior edge of ventral sucker. Anterior extremity to genital pore distance 267.3 (21.7% of body length).

Vitellaria follicular. Follicles of varying sizes, in lateral fields, dorsal, ventral and lateral to caeca, extending from level of caeca bifurcation to caeca ends, confluent dorsally in forebody and ventrally and dorsally in posttesticular space. The specimen studied has unusual vitellaria follicles grouped randomly into different-size globules.

Common vitelline reservoir slightly submedian, anterior to ovary.

Uterus coiled, preovarian. Metraterm along left edge of cirrus sac.

Eggs ( $n = 15$ ) 53.45–59.67 (56.15) x 22.9–31.06 (25.82), with long unipolar filament.

The marita studied was found in the gut of one of eleven broadnosed pipefish specimens caught off Kerch Strait region (prevalence 10%, abundance 0.1). Taking into account total number of previously studied *S. typhle* from another parts of the Crimean Black Sea shelf ( $n = 107$ ), the prevalence is 0.9%, abundance 0.009.

#### DISCUSSION

The trematode specimen we found matches morphologically with *H. fasciata* complex description, namely: a ventral sucker in the anterior part of the body, two tandem slightly indented testes, filamented eggs, a median genital pore near the caeca bifurcation, vitelline follicles in the lateral fields reaching far in the forebody (Blend, Dronen, 2014; Sokolov et al., 2022).

The body length of *H. fasciata* complex marita from broadnosed pipefish is in the previously established (Korniychuk, 2009a) limits of mature Black Sea representatives of this species complex (414–3795). Eggs sizes are in the frames (52–73 x 24–41) known for the Black Sea *H. fasciata* complex (Korniychuk, 2009a), too, and in the middle of appropriate limits (38–100 x 16–42) mentioned for *H. fasciata* complex by Blend, Dronen (2014). Strongly submedian position of ovary (“triangle” arrangement of gonads) sinistrally to anterior testis has also been previously identified in *H. fasciata* complex from Black Sea fishes, both in live and fixed worms (Korniychuk, 2009a).

There are only two cases of *Helicometra* spp. maritae records from Syngnathidae fish hosts have been known before (Blend, Dronen, 2014).

The first of them refers to Nora Sproston’s (1938) finding of “some” *Helicometra sinuata* (Rudolphi, 1819) (= *H. fasciata* s. lato) specimens from the only male of a short snouted seahorse, *Hippocampus hippocampus* (Linnaeus, 1758) (= *Hippocampus antiquorum* Leach, 1814) she studied, the fish was caught near French coast of the English Channel. To our knowledge, it was also a first report of opcoelid marita maritae from Syngnathidae fish hosts. One more finding of *Helicometra* Odhner, 1902 maritae from Syngnathidae was made by Alexandra Chaplina and Ljudmila Antsishkina (1961) who studied fish parasite fauna in small rivers (Berda, Obitochnaja, Lozovatka, Korsak, Big and Small Utljuk, Tash-enak) flowing to the north part of the Sea of Azov and registered *Helicometra pulchella* (Rudolphi, 1819) (= *H. fasciata* s. lato) from the black-striped pipefish, *Syngnathus abaster*, without noting the exact locality of this find. The digeneans found were not described by the authors: there were no figures, measurements of the parasites as well as a remark on their maturity. The limits of infection cannot be obtained from the table in the text – very many”, as the authors stated; the prevalence at 50% seems exceptionally high comparing with data on another fish hosts in the region (Korniychuk, 2017) but the authors didn’t specify total number of the pipefish studied.

So, we believe Syngnathidae syngnathid fishes to be accidental definitive hosts of *H. fasciata* complex regardless of the true species affiliation of representatives of this digenean species complex.

The digeneans belonging to *Helicometra* are known mostly from fish hosts inhabiting marine and brackish waters (Blend, Dronen, 2014); there are also two records of *Helicometra* spp. in fresh waters, they are the above mentioned find of Chaplina and Antsishkina (1961) and a find of two ovigerous maritae in Kahovsky water reservoir on Dnieper river, from two fish hosts: the monkey goby, *Neogobius fluviatilis* (Gobiidae), and the pike perch, *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) (= *Lucioperca lucioperca* (Linnaeus, 1758) (Koval' et al., 1975) and worth noting: judging by the drawing, the last find refers to *H. fasciata* s. lato. These two cases raise a question of possible ways of fish host infection.

The trochid gastropods *Steromphala adriatica* (R. A. Philippi, 1844) (= *Gibbula adriatica* (Philippi, 1844) acting as *H. fasciata* complex first intermediate hosts in the Black Sea (Machkevsky et al., 1997) are numerous along coasts of this sea at a depth of up to 50 m, on rocks and algae (Chukhchin, 1984). Concerning these mollusks in the Sea of Azov, *Steromphala* (= *Gibbula*) spp. are known there from the only place – near the Biryuchiy Island spit (north-western part of the sea) but are able to spread to the east along the northern coast of the Sea of Azov beyond the Belosaraiskaya Spit (bounding the Taganrog Bay from the north) (Anistratenko et al., 2011). The rivers studied by Chaplina and Antsishkina (1961) flows into the Sea of Azov just in this region. Nevertheless, *Helicometra* parthenogenetic generations have not been found yet as from *S. adriatica* inhabiting the Sea of Azov as from any other mollusks in the rivers flowing into the northern part of the Sea of Azov (Kudlay, 2011).

Metacercariae of *H. fasciata* complex were recorded from prawns *Palaemon elegans* Rathke, 1836 and *Palaemon adspersus* Rathke, 1836 inhabiting Crimean part of the Black Sea shelf zone (Mordvinova, 1979; Machkevsky et al., 1997; Korniychuk, 2008, 2009b; Tkachuk, Mordvinova, 1999) and from the same hosts in the Sea of Azov (Mordvinova, 1979).

*Palaemon* spp. prawn are the most common second intermediate hosts of *Helicometra* in different regions of the World Ocean; other than *Palaemonidae* hosts known to harbor *Helicometra* spp. metacercariae are prawns belonging to genera *Hippolyte* Leach, 1814 (Hippolytidae), *Alpheus* Fabricius, 1798 (Alpheidae), *Crangon* Fabricius, 1798 (Crangonidae) and *Gammarus* Fabricius, 1775 (Gammaridae) (Blend, Dronen, 2014). Of them *Crangon* spp. and *Gammarus* spp. are able to live in fresh waters but crustaceans from these genera are not recorded as hosts of *H. fasciata* complex metacercariae (Mordvinova, 1979).

The black-striped pipefish, *S. abaster*, inhabit relatively shallow waters around seaweed and sea grass in the Black Seas and are also known from brackish waters and can enter the rivers; they feed on small crustaceans, fish fry, and sometimes small adult fish (Svetovidov, 1964). So, in terms of routes of infection, these pipefish are able to ingest *Palaemon* spp. infected with *H. fasciata* complex metacercariae. Nevertheless, taking into account the above-mentioned data on *S. adriatica* areal in the Sea of Azov, we believe registration of *H. fasciata* complex trematode in fresh waters of North Azov region (Chaplina, Antsishkina, 1961) to be accidental and assuming infection of fish hosts, *S. abaster*, somewhere in the Sea of Azov and subsequent pipefish's migrations into the rivers. The same way we believe possible to explain the appropriate find by Koval' et al. (1975).

#### CONCLUSIONS

The previously summarized data on *H. fasciata* complex definitive host range in the Black Sea (Korniychuk, 2017) emphasized extremely wide host specificity of this trema-

todes at marita stage in the Black Sea (32 fish host species but excepting Syngnathidae) and on different importance of fish hosts. We also dissected more than 100 *S. typhle* specimens caught in the Crimean part of the Black Sea shelf (Kornyychuk et al., 2022) but did not find *H. fasciata* complex – as well as other researchers. So, the role of these fish in maintaining *Helicometra* maritae hemipopulations we believe to be insignificant. Nevertheless, the expansion of *H. fasciata* complex definitive hosts range reflects grows of our understanding of food chains complexity in the Black Sea shelf zone.

#### FUNDING

This study was funded and conducted in the frames of the A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of Russian Academy of Sciences state assignment (№ 121030100028-0). No additional grants to carry out or direct this particular research were obtained.

#### ETHICS APPROVAL AND CONSENT TO PARTICIPATE

This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

#### CONFLICT OF INTEREST

The author of this work declares that he has no conflicts of interest.

#### REFERENCES

- Anistratenko V.V., Khaliman I.A., Anistratenko O.Yu. 2011. Mollusks of the Sea of Azov. Kiev, Naukova Dumka, 707 pp. [in Russian].
- Blend C.K., Dronen N.O. 2014. A review of the genus *Helicometra* Odhner, 1902 (Digenea: Opecoelidae: Plagioporidae) with a key to species including *Helicometra overstreeti* n. sp. from the cusk-eel *Luciobrotula corethromycter* Cohn, 1964 (Ophidiiformes: Ophidiidae) from the Gulf of Mexico. Marine Biodiversity 45(2): 183–270. DOI: 10.1007/s12526-014-0250-3
- Bykhovskaya-Pavlovskaya I.E. 1985. Parasitological investigation of fish. Leningrad, Nauka, 121 pp. [in Russian]. DOI: 10.21072/bykhovskaya-pavlovskaya-1985
- Chaplina O.M., Antsishkina L.M. 1961. Data on the fish parasites in small rivers of the northern Azov area. Proceedings of Ukrainian Academy of Sciences 2: 247–250 [in Ukrainian].
- Chukhchin V.D. 1984. Ecology of gastropods in the Black Sea. Kiev, Naukova dumka, 176 pp. [in Russian].
- Katokhin A.V., Kornyychuk Yu.M. 2020. Genotyping of Black Sea trematodes of the family Opecoelidae by mitochondrial markers. Marine Biological Journal 5 (4): 15–27 [in Russian, with English Summary]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2020.05.4.02>
- Korniychuk Y.M. 2008. Seasonal dynamics of abundance and qualitative composition of trematode, *Helicometra fasciata*, metacercaria hemipopulation in coastal biocenosis of Southwestern Crimea. Ecology of the sea 75: 9–15 [In Russian, with English Summary].
- Korniychuk Yu.M. 2009a. Additional description of hermaphroditic generation of trematodes Black Sea Fishes, *Helicometra fasciata* (Trematoda, Opecoelidae). Vestnik zoologii, spec. iss. 23: 63–68 [in Russian, with English Summary].
- Korniychuk Yu.M. 2009b. Fauna of shrimp parasites in the Black and Azov seas. Ecology of the sea 77: 44–48 [in Russian, with English Summary].
- Korniychuk Yu.M. 2017. Polyhostal helminthes: how to make a quantitative estimation of their final host significance. Journal of General Biology 78 (6): 3–15 [in Russian, with English Summary].
- Kornyychuk Y., Polyakova T., Pronkina N. 2022. New data on pipefishes' and seahorse's endohelminths off Crimean coasts of the Black Sea. Helminthologia 59 (1): 74–82. <https://doi.org/10.2478/helm-2022-0006>
- Koval' V.P., Vagushenko A.M., Seregina L.J., Pashkevichute A.C. 1975. Parasite fauna of fishes of the Kahovsky Reservoir (in its upper part) on the fourteenth year of its existence. Bulletin of Kiev State University, Biological Series 17: 105–108 [in Russian].
- Kudlay O.S. 2011. Trematode fauna of Gastropoda from water bodies in region adjacent to the northern Azov Sea. PhD thesis. Schmalhausen Institute of Zoology of National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv.
- Machkevsky V.K., Pronkina N.V., Gaevskaia A.V., Korniychuk J.M. 1997. Life cycle of *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) (Trematoda: Opecoelidae) in the rock biocenosis from the Black Sea. Ecology of the sea (Kiev) 46: 58–62 [in Russian, with English Summary].

- Mordvinova T.N. 1979. Higher Crustacea as intermediate hosts of fish helminths. VII All-Union meeting on parasites and diseases of fish, Leningrad, Nauka, 74–75 [in Russian].
- Sokolov S.G., Shchenkov S.V., Khasanov F.K., Kornychuk Y.M., Gordeev I.I. 2022. Redescription and phylogenetic assessment of *Helicometra antarcticae* Holloway & Bier, 1968 (Trematoda, Opencolidae), with evidence of nonmonophyletic status of the genus *Helicometra* Odner, 1902. *Zoosystema* 44 (15): 423–433. <https://doi.org/10.5252/zoosystema2022v44a15>. <http://zoosystema.com/44/15>
- Sproston N.G. 1938. Notes sur la faune parasitaire des poissons à Roscoff. Proceedings of Roscoff Biological Station 16: 33–58 [in French].
- Svetovidov A.N. 1964. Fish of the Black Sea. Moscow-Leningrad, Nauka, 552 pp. [in Russian]. 10.21072/Black\_Sea\_Fish
- Tkachuk L.P., Mordvinova T.N. 1999. On parasitic infection of the shrimp, *Palaemon elegans* from two coastal regions of the Black Sea. *Ecology of the sea (Kiev)* 49: 21–23 [in Russian, with English Summary].
- Vasil'eva E.D. 2007. Fish of the Black Sea. Key to marine, brackish-water, euryhaline, and anadromous species with color illustrations collected by S.V. Bogorodsky. VNIRO Publishing, 222 pp. [in Russian].

# *HELICOMETRA FASCIATA* (RUDOLPHI, 1819) COMPLEX ИЗ НОВОГО ХОЗЯИНА В ЧЁРНОМ МОРЕ, ДЛИННОРЫЛОЙ ИГЛЫ-РЫБЫ *SYNGNATHUS TYPHLE* LINNAEUS, 1758, С ЗАМЕТКАМИ О БИОЛОГИИ ЭТОЙ ТРЕМАТОДЫ

Ю. М. Корнийчук

**Ключевые слова:** новый дефинитивный хозяин, Trematode, Opencolidae, Syngnathidae, Чёрное море, пищевые сети

## РЕЗЮМЕ

Сообщается о первой находке мариты комплекса *Helicometra fasciata* (Rudolphi, 1819) (Opencolidae) у обитающей в Чёрном море длиннорылой иглы-рыбы (иглы-трубкорота) *Syngnathus typhle* Linnaeus, 1758: единственный зрелый (с яйцами) экземпляр этой трематоды был найден у одного из 10 экземпляров иглы-трубкорота, выловленных в северо-восточной части Чёрного моря (район Керченского пролива) в июле 2007 г. Приведены описание и рисунок этого паразита. *Syngnathus typhle* и рыб семейства Syngnathidae в целом мы относим к числу случайных дефинитивных хозяев комплекса *H. fasciata*. Обсуждаются находки зрелых марит *H. fasciata* complex у пресноводных рыб-хозяев в пресных водоемах. Полученные данные о расширении круга известных дефинитивных хозяев *H. fasciata* complex в Чёрном море (*S. typhle* – 33-й известный здесь её окончательный хозяин) отражают сложность пищевых сетей в его шельфовой зоне.

УДК 595.122.1

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МОНОГЕНЕЙ РОДА *LIGOPHORUS* НА ЖАБРАХ ПИЛЕНГАСА *PLANILIZA HAEMATOCHEILUS*

© 2023 г. Н. В. Пронькина<sup>а,\*</sup>, Е. В. Дмитриева<sup>а</sup>

<sup>а</sup>ФИЦ Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН,  
пл. Нахимова, 2, Севастополь, 299011 Россия

\*e-mail: natalya-pronkina@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.09.2023 г.

После доработки 29.10.2023 г.

Принята к печати 01.11.2023 г.

Изучены особенности локализации на жабрах хозяев трех видов моногеней рода *Ligophorus* Euzet et Suriano, 1977, паразитирующих у пиленгаса *Planiliza haematocheilus* (Temminck & Schlegel, 1845) в Черном и Азовском морях. Особи *L. pilengas* и *L. llewellyni* предпочитали локализоваться на одних и тех же участках жабр, а именно, на I–III жаберных дугах и их медиальных секторах. Третий вид – *L. kaohsianghsieni* – распределялся на жабрах более скудно, около 80% его особей локализовалось на II жаберной дуге, встречаясь в медиальном и вентральном секторах в равной степени. В целом, большинство лигофорусов найдено на больших по площади и хорошо омываемых водой II–III дугах, а также в медиальном и вентральном секторах передней полужабры, но здесь моногеней предпочитали прикрепляться к проксимальным участкам филламентов с меньшим током воды. Присутствие других видов рода на жабрах не влияло на распределение *L. pilengas*. Рост численности инфрапопуляций приводил к более равномерному распределению моногеней на участках жабр, а при увеличении размера рыб значимо возрастала их доля на быстрее растущей передней полужабре.

**Ключевые слова:** моногеней, *Ligophorus*, виды одного рода, распределение по жабрам, численность инфрапопуляции, размер рыб

**DOI:** 10.31857/S0031184723060054 ; **EDN:** RXVQTK

Неравномерное и неслучайное распределение моногеней на жабрах их хозяев было отмечено еще в XIX веке (Cerfontaine, 1896). Позднее В.А. Догель (1949) писал о большом теоретическом интересе, который представляет явление одновременного паразитирования видов одного рода в одном и том же хозяине.

Представители разных видов *Ligophorus* Euzet et Suriano, 1977 (Monopisthocotylea: Ancyrocephalidae) часто встречаются на одних и тех же рыбах совместно, составляя сообщества от 2 до 6 видов на одном хозяине (Dmitrieva et al., 2012). Однако только для трех пар видов – *L. parvicirrus* Euzet et Suriano, 1977 и *L. imitans* Euzet et Suriano, 1977, паразитирующих на *Liza ramada* в Средиземном море (Euzet, Sanfilippo, 1983; Abu Samak, Hassan, 1998), а также *L. vanbenedeni* Euzet et Suriano, 1977 и *L. szidati* Euzet et Suriano, 1977, и *L. acuminatus* Euzet et Suriano, 1977 и *L. szidati*, встречающихся на *Chelon auratus* (Risso, 1810) и *C. saliens* (Risso, 1810), соответственно, в Черном

море (Пронькина и др., 2010), – были проведены исследования их распределения по жабрам хозяев. Авторы еще одной публикации, посвященной распределению видов этого рода на жабрах *Liza macrolepis* (Kumar et al., 2016), не определили моногеней до вида, анализируя их как один сборный вид – «*Ancyrocephalus vanbenedenii*».

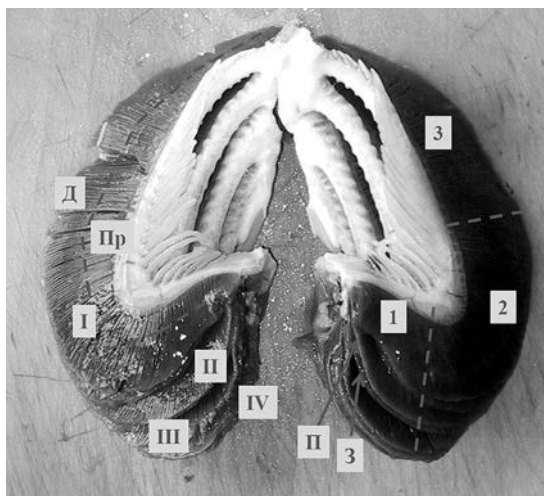
Данная работа посвящена изучению особенностей локализации на жабрах хозяев трех видов моногеней рода *Ligophorus* Euzet et Suriano, 1977, паразитирующих на пиленгасе *Planiliza haematocheilus* (Temminck & Schlegel, 1845) в Черном и Азовском морях, и влиянию на их распределение присутствия моногеней других видов, численности их инфрапопуляций, а также размера рыб.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в 2001–2016 гг. от 51 экз. *Planiliza haematocheilus*, общей длиной от 13 до 66 см, из четырех районов крымского побережья Черного и Азовского морей (прибрежные акватории г. Севастополь, п. Набережное, п. Юркин, п. Щелкино).

Моногеней собирали живыми и фиксировали в глицерин-желатине (Гусев, 1983), идентифицировали под микроскопом Olympus CX41 с фазово-контрастным устройством при увеличении  $\times 800$ . Найдены три вида моногеней: *Ligophorus pilengas* Sarabeev et Balbuena, 2004 (2250 экз.), *L. llewellyni* Dmitrieva, Gerashev et Pronkina, 2007 (1387 экз.), *L. kaohsianghsieni* (Gusev, 1962) Gusev, 1985 (50 экз.).

Жабры делили (рис. 1) на правую и левую половины, состоящие из четырех жаберных дуг (I–IV), каждую дугу разделяли на переднюю и заднюю полужабры, на которых выделяли по три сектора (1 – дорсальный, 2 – медиальный и 3 – вентральный) и две зоны вдоль жаберных лепестков (дистальная и проксимальная половины).



**Рисунок 1.** Схема деления жабр *Planiliza haematocheilus* на участки. Обозначения: I–IV – четыре жаберные дуги, П – передняя полужабра, 3 – задняя полужабра, 1 – дорсальный сектор, 2 – медиальный сектор, 3 – вентральный сектор, Д – дистальная часть жаберных лепестков, Пр – проксимальная часть жаберных лепестков.

**Figure 1.** Schem of the division of *Planiliza haematocheilus* gills into sections. Keys: I–IV – four gill arches, П – anterior hemibranchies, 3 – posterior hemibranchies, 1 – dorsal sector, 2 – medial sector, 3 – ventral sector, Д – distal part of gill filaments, Пр – proximal part of gill filaments.

Для характеристики распределения моногеней в пределах жаберного биотопа рассчитана доля червей, локализующихся на выделенных участках жабр, от общего количества червей на рыбе. Выборки долей характеризовались их средними значениями и стандартными ошибками.

Численность моногеней характеризовалась интенсивностью инвазии – ИИ, экз./особь, и индексом обилия – ИО, экз./особь, встречаемость – экстенсивностью инвазии, ЭИ (%). Для анализа влияния численности инфрапопуляций на распределение *L. pilengas* и *L. llewellyni* были выделены 4 класса по ИИ, для первого вида: 1 –  $\leq 20$  экз./особь (20 рыб, 216 экз. моногеней), 2 – 21–60 экз./особь (11 рыб, 365 экз.), 3 – 61–100 экз./особь (10 рыб, 701 экз.) и 4 – 101–200 экз./особь (8 рыб, 968 экз.); для второго вида: 1 –  $\leq 10$  экз./особь (14 рыб, 69 экз.), 2 – 11–40 экз./особь (12 рыб, 316 экз.), 3 – 41–70 экз./особь (7 рыб, 404 экз.) и 4 – 71–110 экз./особь (7 рыб, 598 экз.). Этот анализ проведен только для двух видов, т.к. *Ligophorus kaohsianghsieni* был, в целом, немногочислен, и его ИИ колебался незначительно. Для анализа влияния размера рыб на распределение моногеней выделены 3 класса: 1 – особи размерами (TL) от 13 до 30 см (14 рыб), 2 – 31–40 см (15 рыб) и 3 – 41–66 см (20 рыб).

Для анализа влияния места локализации (половина каждой жаберы, дуга, сектор, полужабра или часть лепестка) на долю моногеней, встречающихся на них, использовались дисперсионный анализ (ANOVA) и пост-хок тест. Оценка значимости различий между средними двух выборок проводилась по критерию Фишера (F-критерий), достоверными считались различия при  $p < 0.05$ , при этом значения F и  $p$  выделены жирным шрифтом. Все вычисления и их графическое отображение выполнены в программе Statistica 10.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

*Ligophorus pilengas* встречен у 49 экз. рыб с интенсивностью инвазии от 1 до 184 экз./особь (среднее ИИ =  $46 \pm 6.1$  экз./особь, ЭИ = 96%, ИО =  $44 \pm 6.0$  экз./особь). *Ligophorus llewellyni* инфицировал 40 экз. рыб при численности от 1 до 108 экз./особь (среднее ИИ =  $35 \pm 4.9$  экз./особь, ЭИ = 78%, ИО =  $27 \pm 4.3$  экз./особь). На 10 пиленгасах был встречен *L. kaohsianghsieni*, его численность колебалась от 1 до 18 экз./особь (среднее значение ИИ =  $5 \pm 1.6$  экз./особь, ЭИ = 20%, ИО =  $1 \pm 0.4$  экз./особь).

Дисперсионный анализ долей моногеней показал, что по распределению (доле) трех анализируемых видов правая и левая части жабр не различались достоверно между собой. В то же время доля особей этих видов значимо зависела от других участков жабр: полужаберы (передней или задней), жаберной дуги (I–IV), сектора (1–3) и части жаберных лепестков (дистальной или проксимальной), на котором локализовались моногеней (табл. 1).

Попарное сравнение выборок *L. pilengas* и *L. llewellyni*, собранных с 12 локусов жабр (3 сектора каждой из 4 дуг), с помощью пост-хок теста ANOVA (табл. 2)<sup>1</sup> показало, что доли особей обоих видов на 2 секторе I дуги значимо ( $p < 0.05$ ) отличались от аналогичного показателя на всех секторах других дуг. Кроме того, доли особей как *L. pilengas*, так и *L. llewellyni* на каждом из секторов на II и III дугах достоверно различались в пределах дуг. Третий вид, *L. kaohsianghsieni*, паразитирующий на пиленгасе, не встречен на I дуге, поэтому сравнивали его распределение по девяти участкам (табл. 3), при этом существенные различия отмечены между 2 и 3 секторами II жаберной дуги, а также между ними и другими участками жабр.

<sup>1</sup> В этот анализ не включены полужаберы и части лепестков, поскольку подавляющее большинство моногеней обоих видов локализовались на одной из двух полужабр и одной из двух частей лепестков.

**Таблица 1.** Анализ (ANOVA) значимости влияния участка жабр на распределение (долю) особей видов рода *Ligophorus* – паразитов *Planiliza haematocheilus*

**Table 1.** Analysis (ANOVA) of significance of the gill locus effect on the specimen distribution (proportions) of the *Ligophorus* species, parasitising *Planiliza haematocheilus*

| Участок жаберного аппарата<br><i>Planiliza haematocheilus</i> (фактор) | <i>Ligophorus pilengas</i>   | <i>Ligophorus llewellyni</i>  | <i>Ligophorus kaohsianghsieni</i> |
|------------------------------------------------------------------------|------------------------------|-------------------------------|-----------------------------------|
| Половина жаберного аппарата<br>(df = 1)                                | 0.12 / 0.85 (40)             | 0.25 / 0.70 (40)              | 0.11 / 0.90 (10)                  |
| Полужабра (df = 1)                                                     | <b>30.5 / &lt; 0.01</b> (29) | <b>20.0 / &lt; 0.01</b> (28)  | –                                 |
| Часть лепестка (df = 1)                                                | <b>96.6 / &lt; 0.01</b> (22) | <b>345.0 / &lt; 0.01</b> (22) | –                                 |
| Сектор (df = 2)                                                        | <b>93.2 / &lt; 0.01</b> (49) | <b>98.7 / &lt; 0.01</b> (40)  | <b>4.7 / 0.02</b> (10)            |
| Дуга (df = 3)                                                          | <b>17.4 / &lt; 0.01</b> (49) | <b>15.3 / &lt; 0.01</b> (40)  | <b>89.0 / &lt; 0.01</b> (10)      |
| Дуга+сектор (df = 11)                                                  | <b>15.5 / &lt; 0.01</b> (49) | <b>14.5 / &lt; 0.01</b> (40)  | <b>7.0 / &lt; 0.01</b> (10)       |
| Дуга+сектор+полужабра<br>(df = 23)                                     | <b>10.1 / &lt; 0.01</b> (29) | <b>7.3 / &lt; 0.01</b> (28)   | –                                 |
| Дуга+сектор+полужабра+<br>часть лепестка (df = 47)                     | <b>5.3 / &lt; 0.01</b> (22)  | <b>5.2 / &lt; 0.01</b> (22)   | –                                 |

Примечания. Для каждого фактора показаны F-критерий / *p* – уровень значимости (размер каждой из двух сравниваемых выборок); df – степень свободы. Достоверный уровень значимости выделен жирным шрифтом. Прочерк – нет данных.

**Таблица 2.** Фишер LSD тест достоверности различий в распределении *Ligophorus pilengas* (правый верхний треугольник) и *L. llewellyni* (левый нижний треугольник) по 12 участкам (разным секторам разных дуг) жабр *Planiliza haematocheilus*

**Table 2.** Fisher LSD test of significance of the differences in the distribution of *Ligophorus pilengas* (right upper triangle) and *L. llewellyni* (left lower triangle) across 12 gill sites (arches and sectors) of *Planiliza haematocheilus*

|              |       | Участки жабр                 |     |     |      |      |      |       |       |       |      |      |      |
|--------------|-------|------------------------------|-----|-----|------|------|------|-------|-------|-------|------|------|------|
|              |       | I 1                          | I 2 | I 3 | II 1 | II 2 | II 3 | III 1 | III 2 | III 3 | IV 1 | IV 2 | IV 3 |
|              |       | <i>Ligophorus pilengas</i>   |     |     |      |      |      |       |       |       |      |      |      |
| Участки жабр | I 1   |                              | +   | +   | -    | +    | +    | -     | +     | +     | -    | +    | -    |
|              | I 2   | +                            |     | -   | +    | +    | +    | +     | +     | +     | +    | +    | +    |
|              | I 3   | +                            | +   |     | +    | -    | +    | +     | -     | +     | +    | +    | +    |
|              | II 1  | -                            | +   | +   |      | +    | +    | -     | +     | +     | -    | +    | -    |
|              | II 2  | +                            | +   | -   | +    |      | +    | +     | +     | -     | +    | +    | +    |
|              | II 3  | +                            | +   | -   | +    | -    |      | +     | +     | -     | +    | -    | -    |
|              | III 1 | -                            | +   | +   | -    | +    | +    |       | +     | +     | -    | +    | -    |
|              | III 2 | +                            | +   | -   | +    | -    | +    | +     |       | +     | +    | +    | +    |
|              | III 3 | -                            | +   | +   | -    | +    | -    | -     | +     |       | +    | -    | -    |
|              | IV 1  | -                            | +   | +   | -    | +    | +    | -     | +     | -     |      | +    | -    |
|              | IV 2  | -                            | +   | +   | -    | +    | -    | -     | +     | -     | -    |      | -    |
|              | IV 3  | -                            | +   | +   | -    | +    | -    | -     | +     | -     | -    | -    |      |
|              |       | <i>Ligophorus llewellyni</i> |     |     |      |      |      |       |       |       |      |      |      |

Примечания. I–IV – маркировка жаберной дуги; 1–2 – маркировка сектора жаберной дуги. Различия между долями особей моногеней на сравниваемых участках жабр при *p* ≤ 0.05: «+» – достоверные, «-» – недостоверные. Одинаковым цветом отмечены разные сектора одной дуги (темно-серый) или одинаковые сектора разных дуг (светло-серый).

**Таблица 3.** Фишер LSD тест достоверности различий в распределении *Ligophorus kaohsianghsieni* по 9 участкам (дугам<sup>2</sup> и секторам) жабр *Planiliza haematocheilus*

**Table 3.** Fisher LSD test of significance of the differences in the distribution of *Ligophorus kaohsianghsieni* across 9 gill sites (arches and sectors) of *Planiliza haematocheilus*

|              |       | Участки жабр |      |      |       |       |       |      |      |
|--------------|-------|--------------|------|------|-------|-------|-------|------|------|
|              |       | II 1         | II 2 | II 3 | III 1 | III 2 | III 3 | IV 1 | IV 2 |
| Участки жабр | II 2  | +            |      |      |       |       |       |      |      |
|              | II 3  | +            | -    |      |       |       |       |      |      |
|              | III 1 | -            | +    | +    |       |       |       |      |      |
|              | III 2 | -            | +    | +    | -     |       |       |      |      |
|              | III 3 | -            | +    | +    | -     | -     |       |      |      |
|              | IV 1  | -            | +    | +    | -     | -     | -     |      |      |
|              | IV 2  | -            | +    | +    | -     | -     | -     | -    |      |
|              | IV 3  | -            | +    | +    | -     | -     | -     | -    | -    |

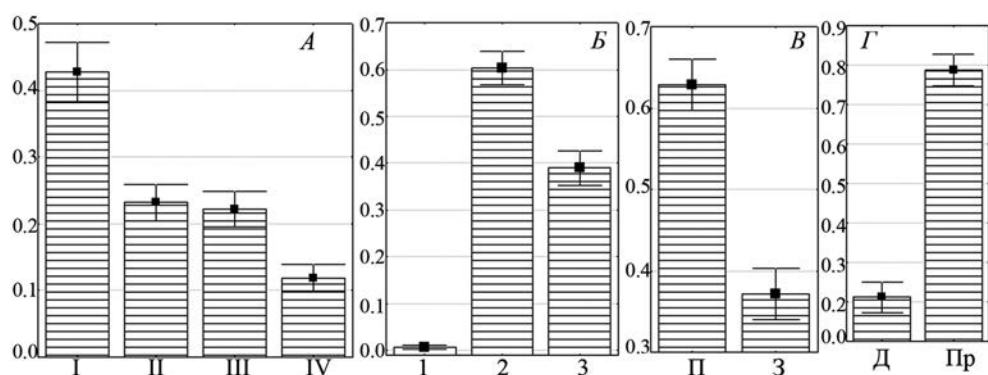
Примечания. I–IV – маркировка жаберной дуги; 1–2 – маркировка сектора жаберной дуги. Различия между долями особей моногеней на сравниваемых участках жабр при  $p \leq 0.05$ : «+» – достоверные, «-» – недостоверные. Одинаковым цветом отмечены разные сектора одной дуги (темно-серый) или одинаковые сектора разных дуг (светло-серый).

Особи *L. pilengas* и *L. llewellyni* (рис. 2А, 2Б и 3А, 3Б) предпочитали локализоваться на одних и тех же участках жабр, а именно, I–III жаберных дугах, при этом более 40% особей каждого вида встречались на I дуге и на каждой жаберной пластинке наибольшая доля лигофорусов отмечена во 2 секторе. Третий вид – *L. kaohsianghsieni* – встречался на жабрах более скученно, около 80% особей локализовалось на II жаберной дуге. На I жаберной дуге и в 1 секторе каждой дуги эти моногеней не найдены, во 2 и 3 секторах встречались примерно в равной степени (рис. 4А, 4Б).

Так как не было выявлено различий в распределении по дугам и секторам между *L. pilengas* и *L. llewellyni*, проанализирована их встречаемость по полужабрам (передняя и задняя) и частям жаберных лепестков (проксимальная и дистальная). Однако и в распределении по этим локусам жаберного аппарата рыб различий между *L. pilengas* и *L. llewellyni* не найдено (рис. 2В, 2Г и 3В, 3Г). Оба вида крайне неравномерно встречались на этих участках: на передней полужабре было сосредоточено, в среднем, около 65% моногеней обоих видов, при этом на проксимальной части жаберных лепестков – около 80% особей *L. pilengas* и практически 100% *L. llewellyni*. При этом *L. kaohsianghsieni* был встречен только на передней полужабре и на проксимальных частях жаберных лепестков.

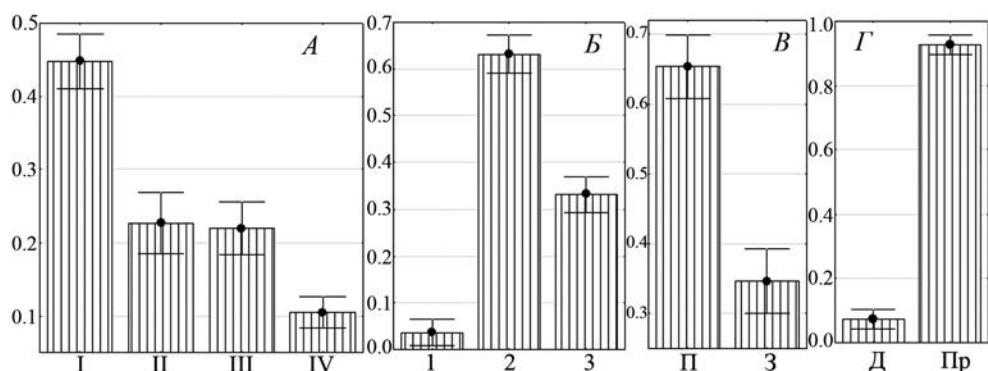
Таким образом, моногеней всех трех видов предпочитали локализоваться на передней полужабре и на проксимальных частях жаберных лепестков, в наименьшей степени встречались на IV жаберной дуге и в 1 секторе. На остальных жаберных лепестках и в остальных секторах *L. kaohsianghsieni* распределялся более скученно, чем два других вида (рис. 4).

<sup>2</sup> Данный вид не встречен на I жаберной дуге.



**Рисунок 2.** Распределение (средняя доля  $\pm$  SE) *Ligophorus pilengas* на участках жабр *Planiliza haematocheilus*: А – жаберных дугах, Б – секторах, В – полужабрах, Г – частях жаберных лепестков. Обозначения как на рис. 1.

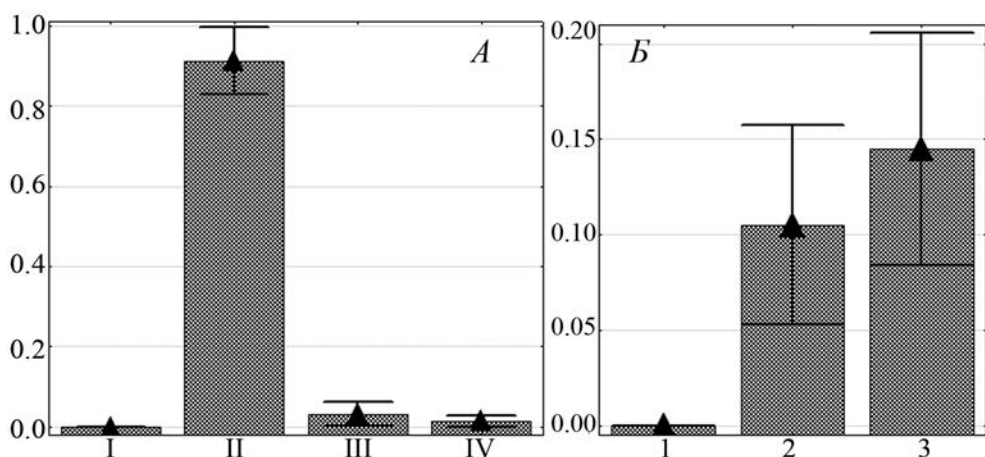
**Figure 2.** Distribution (mean proportion  $\pm$  SE) of *Ligophorus pilengas* on gills of *Planiliza haematocheilus*: А – gill arches, Б – sectors, В – hemibranchies, Г – gill filament parts. Keys as in figure 1.



**Рисунок 3.** Распределение (средняя доля  $\pm$  SE) *Ligophorus llewellyni* на участках жабр *Planiliza haematocheilus*: А – жаберных дугах, Б – секторах, В – полужабрах, Г – частях жаберных лепестков. Обозначения как на рисунке 1.

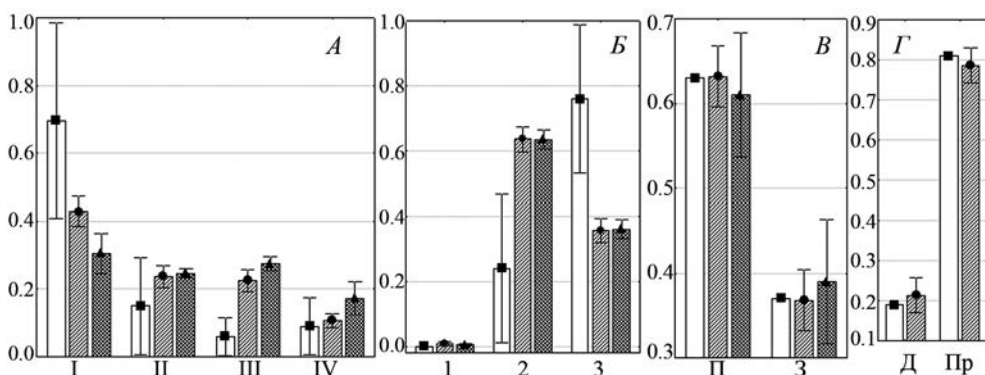
**Figure 3.** Distribution (mean proportion  $\pm$  SE) of *Ligophorus llewellyni* on gills of *Planiliza haematocheilus*: А – gill arches, Б – sectors, В – hemibranchies, Г – gill filament parts. Keys as in fig. 1.

Одним из факторов, влияющих на распределение моногеней по жабрам рыб, может быть одновременное присутствие других видов. Из 49 зараженных лигофорусами пиленгасов 40 рыб было заражено более чем одним видом и на 9 рыбах был встречен только *L. pilengas*. При сравнении распределения особей *L. pilengas* в трех вариантах – когда только этот вид встречался на жабрах (одновидовая инвазия), когда присутствовали и особи *L. llewellyni* (30 рыб) и когда к ним присоединялся третий вид *L. kaohsianghsieni* (10 рыб) не выявлено существенных различий в общем характере предпочтения видом *L. pilengas* определенных участков жабр (рис. 5).



**Рисунок 4.** Распределение (средняя доля  $\pm$  SE) *Ligophorus kaohsianghsieni* на участках жабр *Planiliza haematocheilus*: А – жаберных дугах, Б – секторах. Обозначения как на рис. 1.

**Figure 4.** Distribution (mean proportion  $\pm$  SE) of *Ligophorus kaohsianghsieni* on gills of *Planiliza haematocheilus*: А – gill arches, Б – sectors. Keys as in fig. 1.



**Рисунок 5.** Распределение (средняя доля  $\pm$  SE) *Ligophorus pilengas* на участках жабр *Planiliza haematocheilus* при одновидовой и смешанной с другими видами *Ligophorus* инвазии: А – жаберных дугах, Б – секторах, В – полужабрах, Г – частям жаберных лепестков. Обозначения: ■ – одновидовая инвазия, ● – смешанная только с *L. llewellyni*, ▲ – смешанная с *L. llewellyni* и *L. kaohsianghsieni*, остальные обозначения как на рис. 1.

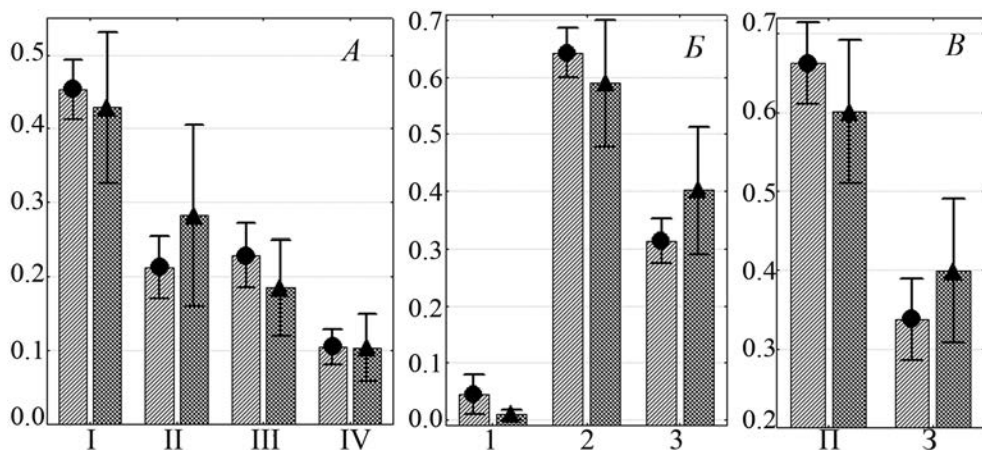
**Figure 5.** Distribution (mean proportion  $\pm$  SE) of *Ligophorus pilengas* on gills of *Planiliza haematocheilus* in infections with single-species vs mixed with other *Ligophorus* species: А – gill arches, Б – sectors, В – hemibranchies, Г – gill filament parts.

Keys: ■ – single-species infection, ● – mixed with *L. llewellyni* infection, ▲ – mixed with *L. llewellyni* and *L. kaohsianghsieni* infection, other keys as in fig. 1.

Однако при одновидовой инвазии *L. pilengas* встречался более неравномерно, больше половины моногеней локализовались на I дуге (в среднем около 70%) и в 3 секторе (около 75%), тогда как при совместной встречаемости с *L. llewellyni* и с обоими видами (*L. llewellyni* и *L. kaohsianghsieni*) на этих участках жабр найдено не более

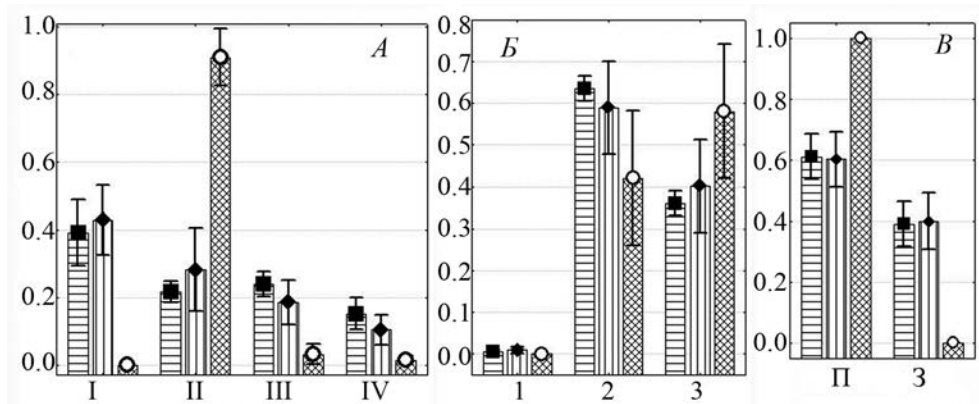
40–45% особей этого вида (сравнение долей особей *L. pilengas* при одновидовой vs смешанной с другими видами инвазии на I дуге и в 3 секторе:  $F = 5.43$ ,  $p = 0.01$  и  $F = 10.5$ ,  $p < 0.01$  соответственно). В целом, когда *L. pilengas* встречался совместно с *L. llewellyni*, который предпочитал те же участки жабр (I жаберную дугу и 2 сектор), что и *L. pilengas*, последний вид распределялся более равномерно между I–III дугами и 2 и 3 секторами. *L. llewellyni* встречался только при смешанных инвазиях, при этом его локализация не менялась в присутствии только *L. pilengas* или еще и третьего вида (рис. 6). Третий вид – *L. kaohsianghsieni* – найден только совместно с двумя другими видами. При инвазии тремя видами (рис. 7) даже на II жаберной дуге, где локализовались практически все особи *L. kaohsianghsieni*, распределение (т.е. доля) двух других видов (*L. pilengas* и *L. llewellyni*) не изменялось по сравнению с их распределением в отсутствие этого вида (рис. 5 и 6). Также не менялось распределение моногеной по полужабрам (передней и задней) и частям жаберных лепестков (дистальной и проксимальной) в зависимости от присутствия других видов (рис. 5Б, 6Б, 7Б и 5В, 6В, 7В).

В целом, каждый из исследованных видов, даже при отсутствии двух или одного из других видов лигофорусов, паразитирующих на пиленгасе, был ограничен в своем распределении характерными для каждого вида местами локализации на жабрах рыб, не меняя существенно своего распределения в зависимости от присутствия других представителей рода. *Ligophorus pilengas* в отсутствие других видов встречался даже более скудно, предпочитая I жаберную дугу (рис. 5А).



**Рисунок 6.** Распределение (средняя доля  $\pm$  SE) *Ligophorus llewellyni* на участках жабр *Planiliza haematocheilus* при смешанной инвазии с другими видами *Ligophorus*: А – жаберных дугах, Б – секторах, В – полужабрах. Обозначения: ● – только с *L. pilengas*, ▲ – с *L. pilengas* и *L. kaohsianghsieni*, остальные обозначения как на рис. 1.

**Figure 6.** Distribution (mean proportion  $\pm$  SE) of *Ligophorus llewellyni* on gills of *Planiliza haematocheilus* in infection mixed with other *Ligophorus* species: А – gill arches, Б – sectors, В – hemibranchies. Keys: ● – mixed with *L. pilengas* infection, ▲ – with *L. pilengas* and *L. kaohsianghsieni* infection, other keys as in fig. 1.



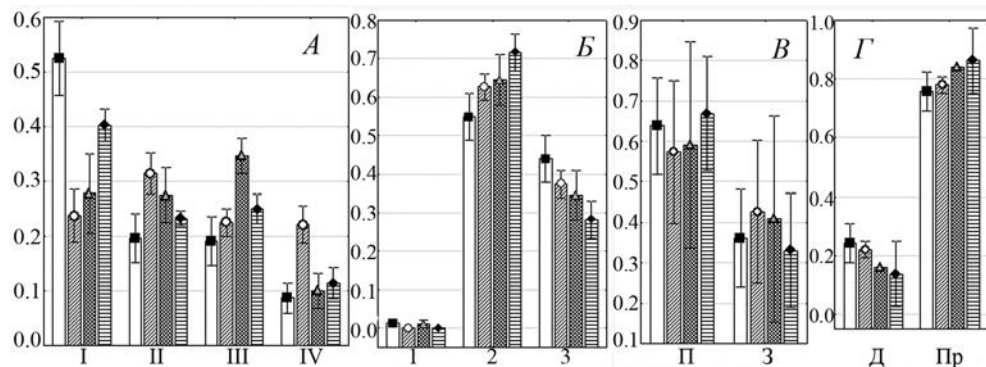
**Рисунок 7.** Распределение (средняя доля  $\pm$  SE) *Ligophorus* spp. на участках жабр *Planiliza haematocheilus* при смешанной инвазии тремя видами: А – жаберных дугах, Б – секторах, В – полужабрах. Обозначения: ■ – *L. pilengas*, ♦ – *L. llewellyni*, ○ – *L. kaohsianghsieni*, остальные обозначения как на рис. 1.

**Figure 7.** Distribution (mean proportion  $\pm$  SE) of *Ligophorus* spp. on gills of *Planiliza haematocheilus* in three species mixed infection: А – gill arches, Б – sectors, В – hemibranchies. Keys: ■ – *L. pilengas*, ♦ – *L. llewellyni*, ○ – *L. kaohsianghsieni*, other keys as in fig. 1.

Другой фактор, который может влиять на характер локализации моногеней на жабрах, – это их численность. При наименьшей численности (ИИ  $\leq 20$  экз./особь) более половины особей *L. pilengas* локализовались на I жаберной дуге, по мере увеличения интенсивности инвазии достоверно более равномерно распределяясь между другими дугами (сравнение долей моногеней на I жаберной дуге при ИИ  $\leq$  vs  $> 20$  экз./особь:  $F = 6.58$ ,  $p = 0.015$ ). Однако даже при высокой численности (ИИ  $> 100$  экз./особь) наименьшая доля моногеней (в среднем около 10%) этого вида встречалась на IV дуге (рис. 8А). При всех значениях численности больше половины особей *L. pilengas* локализовалось во 2 секторе, и при увеличении ИИ доля моногеней на этом секторе имела тенденцию возрастать, достигая 70% при максимальных значениях этого показателя (рис. 8Б). Однако сравнение доли особей во 2 секторе при ИИ  $\leq 20$  vs  $> 100$  экз./особь не выявило достоверной разницы между ними:  $F = 2.14$ ,  $p = 0.16$ . При этом даже при максимальной численности лигофорусы не встречались в 1 секторе. Менее 25% особей *L. pilengas* локализовались на дистальных частях лепестков, даже когда их численность превышала 100 экз. (рис. 8В). При всех значениях ИИ сохранялось распределение этих моногеней на передней и задней полужабрах, примерно 40 и 60% соответственно (рис. 8Г).

Особь второго анализируемого вида – *L. llewellyni* – при численности менее 70 экз./особь предпочитали локализоваться на I жаберной дуге (более 40%) и только при максимальных значениях ИИ доля моногеней, встречающихся на этой дуге, снижалась, увеличиваясь при этом на II дуге, и распределение между этими дугами (I и II) выравнивалось (рис. 9А). Так, доли особей на I и II жаберной дугах при ИИ  $\leq 70$  экз./особь достоверно различались:  $F = 7.3$ ,  $p < 0.01$ , тогда как при ИИ  $> 70$  экз./особь были статистически равны:  $F = 2.3$ ,  $p = 0.13$ . При этом распределение *L. llewellyni* по секторам не менялось, даже при максимальной численности во

2 секторе локализовалось 70% особей этого вида (рис. 9Б). При низкой численности (ИИ < 10 экз./особь) пропорции этих моногеней на полужабрах были почти равны (рис. 9В), тогда как при росте ИИ их доля на передней полужабре возрастала и была достоверно выше, чем на задней полужабре (сравнение долей особей на передней vs задней полужабре при ИИ > 10 экз./особь:  $F = 76.7$ ,  $p < 0.01$ ). При всех значениях интенсивности инвазии большинство особей *L. llewellyni* локализовалось на проксимальных частях жаберных лепестков (рис. 9Г).

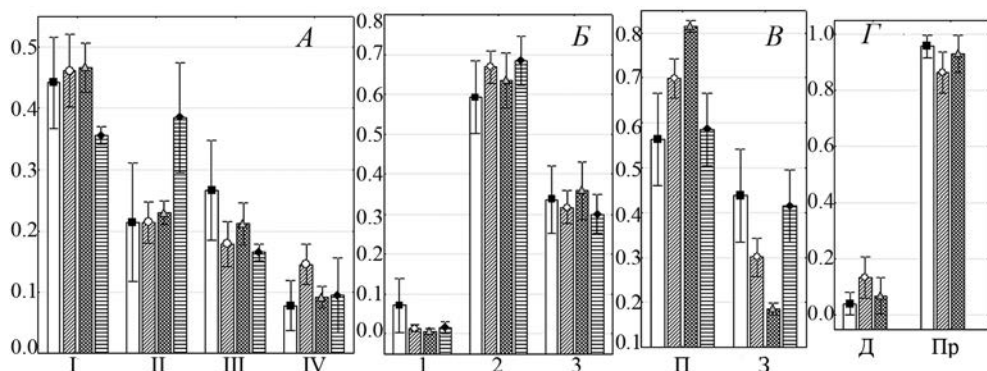


**Рисунок 8.** Распределение (средняя доля  $\pm$  SE) *Ligophorus pilengas* на участках жабр *Planiliza haematocheilus* при разных значениях интенсивности инвазии: А – жаберных дугах, Б – секторах, В – полужабрах, Г – частях жаберных лепестков. Обозначения: ■ – 1–20 экз./особь, ○ – 21–60 экз./особь, ▲ – 61–100 экз./особь, ◆ – 101–200 экз./особь, остальные обозначения как на рис. 1.

**Figure 8.** Distribution (mean proportion  $\pm$  SE) of *Ligophorus pilengas* on gills of *Planiliza haematocheilus* at different ranges of infection intensity: А – gill arches, Б – sectors, В – hemibranchies, Г – gill filament parts. Keys: ■ – 1–20 spec./host, ○ – 21–60 spec./host, ▲ – 61–100 spec./host, ◆ – 101–200 spec./host, other keys as in fig. 1.

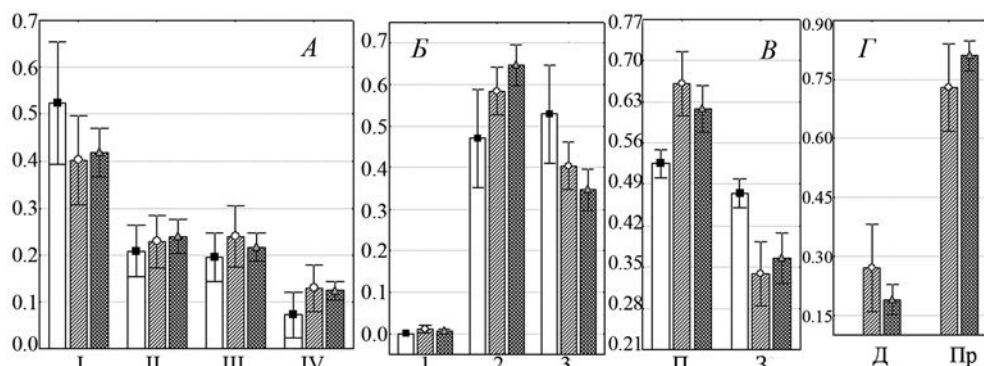
Таким образом, общий характер распределения на жабрах пиленгаса как *L. pilengas*, так и *L. llewellyni* не менялся существенно при изменении их численности. При всех уровнях интенсивности инвазии минимальная доля моногеней обоих видов отмечена на IV жаберной дуге, а большинство лигофорусов встречалось во 2 секторе, на передней полужабре и проксимальных частях жаберных лепестков. При значениях ИИ менее 10 экз./особь наибольшая доля особей обоих видов встречена на I жаберной дуге, при этом при росте численности отмечена тенденция к выравниванию пропорций лигофорусов, встречающихся на I и II жаберной дугах.

Длина рыб, в целом определяющая размер их жаберного аппарата, также может влиять на характер встречаемости видов *Ligophorus* на разных участках жабр. Анализ зависимости распределения *L. pilengas* по участкам жабр от размера хозяина (рис. 10) показал, что предпочтение этим видом I жаберной дуги, 2 и 3 секторов, а также проксимальных частей лепестков сохранялось для рыб всех размерных классов. Однако по мере роста жабр отмечено увеличение неравномерности распределения моногеней между секторами (рис. 10Б, 10В). У рыб с наименьшей длиной тела доли особей *L. pilengas*, локализующихся на 2 и 3 секторах, практически равны, а при увеличении этого параметра – достоверно выше во 2 секторе (сравнение долей особей на 2 vs 3 секторах при TL рыбы > 30 см:  $F=21.3$ ,  $p < 0.01$ ).



**Рисунок 9.** Распределение (средняя доля  $\pm$  SE) *Ligophorus llewellyni* на участках жабр *Planiliza haematocheilus* при разных значениях интенсивности инвазии: А – жаберных дугах, Б – секторах, В – полужабрах, Г – частях жаберных лепестков. Обозначения: ■ – 1–10 экз./особь, ○ – 11–40 экз./особь, ▲ – 41–70 экз./особь, ◆ – 71–110 экз./особь, остальные обозначения как на рис. 1.

**Figure 9.** Distribution (mean proportion  $\pm$  SE) of *Ligophorus llewellyni* on gills of *Planiliza haematocheilus* at different ranges of infection intensity: А – gill arches, Б – sectors, В – hemibranchs, Г – gill filament parts. Keys: ■ – 1–10 spec./host, ○ – 11–40 spec./host, ▲ – 41–70 spec./host, ◆ – 71–110 spec./host, other keys as in fig. 1.

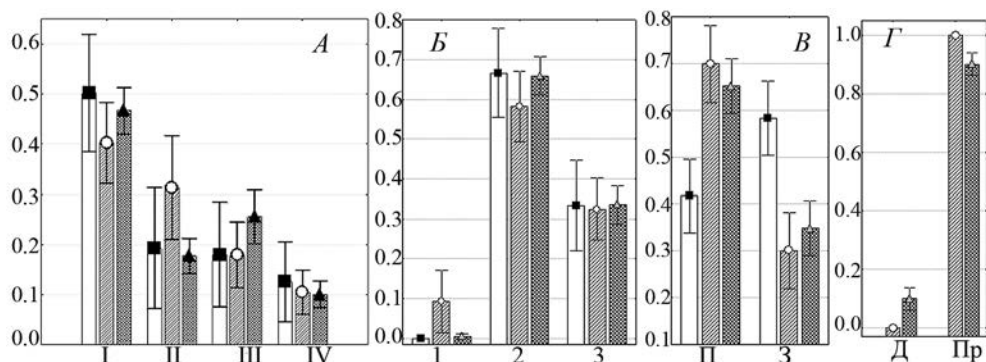


**Рисунок 10.** Распределение (средняя доля  $\pm$  SE) *Ligophorus pilengas* на участках жабр *Planiliza haematocheilus* при разных значениях длины рыбы: А – жаберных дугах, Б – секторах, В – полужабрах, Г – частях жаберных лепестков. Обозначения: ■ – 13–30 см, ○ – 31–40 см, ▲ – 41–66 см, остальные обозначения как на рис. 1.

**Figure 10.** Distribution (mean proportion  $\pm$  SE) of *Ligophorus pilengas* on gills of *Planiliza haematocheilus* at different ranges of fish total length: А – gill arches, Б – sectors, В – hemibranchs, Г – gill filament parts. Keys: ■ – 13–30 см, ○ – 31–40 см, ▲ – 41–66 см, other keys as in fig. 1.

С ростом длины тела рыб также отмечено изменение соотношения долей особей *L. pilengas*, локализирующихся на полужабрах (рис. 10В): они примерно равны при  $TL \leq 30$  см и достоверно различаются при увеличении этого показателя (сравнение долей особей на передней vs задней полужабрах при  $TL > 30$  см:  $F = 30.4$ ,

$p < 0.01$ ). Аналогичные закономерности отмечены и для второго вида – *L. llewellyni* (рис. 11). Доли особей этого вида на жаберных дугах, в секторах и частях лепестков практически не менялись при увеличении размера рыб (рис. 11А, 11Б, 11Г). Однако отмечено изменение распределения моногеней, локализирующихся на полужабрах (рис. 11В). Так, у рыб размерами  $\leq 30$  см только 40% *L. llewellyni* встречались на передней полужабре, а по мере роста рыб доля моногеней на этой полужабре увеличивалась вдвое, при этом разница между долями особей на полужабрах становилась достоверной (сравнение долей особей на передней vs задней полужабрах при TL рыбы  $> 30$  см:  $F = 23.3$ ,  $p < 0.01$ ).



**Рисунок 11.** Распределение (средняя доля  $\pm$  SE) *Ligophorus llewellyni* на участках жабр *Planiliza haematocheilus* при разных значениях длины рыбы: А – жаберных дугах, Б – секторах, В – полужабрах, Г – частях жаберных лепестков. Обозначения: ■ – 13–30 см, ○ – 31–40 см, ▲ – 41–66 см, остальные обозначения как на рис. 1.

**Figure 11.** Distribution (mean proportion  $\pm$  SE) of *Ligophorus llewellyni* on gills of *Planiliza haematocheilus* at different ranges of fish total length: А – gill arches, Б – sectors, В – hemibranchies, Г – gill filament parts. Keys: ■ – 13–30 см, ○ – 31–40 см, ▲ – 41–66 см, other keys as in fig. 1.

Таким образом, по мере увеличения площади жабр пиленгаса существенно менялось распределение обоих видов лигофорусов только на полужабрах, при этом при росте длины тела рыб возрастала доля моногеней на передней полужабре.

#### ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате установлено, что все три вида *Ligophorus*, паразитирующих на *Planiliza haematocheilus*, достоверно неравномерно встречаются на разных участках жаберного аппарата рыб (на I–IV жаберных дугах, передней/задней полужабрах, в 1–3 секторах и на проксимальной/дистальной частях жаберных лепестков). При этом между *L. pilengas* и *L. llewellyni* не найдено никаких существенных различий в их распределении по выделенным локусам жабр пиленгаса. Ранее проведенный анализ локализации на жабрах рыб *L. vanbenedeni* и *L. szidati*, паразитирующих на *Chelon auratus*, а также *L. acuminatus* и *L. szidati*, встречающихся на *C. saliens*, выявил существенные различия между видами как в распределении на жабрах их хозяев (Пронькина и др., 2010), так и в морфологии прикрепительных образований (Euzet, Suriano, 1977). Тогда как анализируемая пара видов – *L. pilengas* и *L. llewellyni* –

имеет сходную форму и размеры структур прикрепительного диска (Dmitrieva et al., 2007), что может объяснить схожесть их распределения на жабрах рыб. Третий вид – *L. kaohsianghsieni*, – паразитирующий на пиленгасе, имеет крючки и пластинки прикрепительного диска, отличные от прикрепительных образований двух других видов (Гусев, 1985). Практически все его особи найдены на медиальном (2) и вентральном (3) секторах II жаберной дуги. Такая скученная локализация, вероятно, определяется, в первую очередь, его невысокой численностью, которая в 4–8 раз меньше, чем у двух других видов. Однако форма крючков – массивных с широкими лезвиями (Гусев, 1985) – также может определять выбор этими моногенейми для прикрепления именно II жаберной дуги, которая имеет как наибольшее количество филламентов, так и наибольшую общую площадь их поверхности (Caltran, Silan, 1996).

Многие авторы, изучавшие распределение моногеней по жаберному аппарату рыб, связывали неравномерность этого распределения с силой водного потока через разные участки жабр и находили то прямую зависимость между интенсивностью тока воды и долей или численностью червей (Hanek, Fernando, 1978; Gutiérrez, Martorelli, 1994), то обратную (Paling, 1969; Arme, Halton, 1972; Wootten, 1974; Изюмова, Жарикова, 1982; Ясюк, 1986; Герасев, Старовойтов, 1988).

Исследованные нами виды локализовались преимущественно на хорошо омываемых водой II и III жаберных дугах (Paling, 1968; Hanek, Fernando, 1978; Ясюк, 1986). При этом они предпочитали сектора (медиальный и вентральный), через которые проходит наибольший объем воды, но в пределах этих секторов большинство особей прикреплялось на менее омываемой проксимальной части лепестков.

Площадь участка жабр рассматривалась в ряде исследований как фактор, в значительной степени определяющий количество моногеней, прикрепляющихся к нему (Adams, 1986; Buchmann, 1989; Доровских, 1991; Koskivaara et al., 1992). Согласно результатам анализа количества филламентов и площади поверхности разных участков жабр *Chelon ramada* (Caltran, Silan, 1996), наибольшую поверхность жаберных лепестков имеет II, затем I жаберные дуги, а наименьшую – IV. Задние полужабры II и I дуги, а затем III дуги имеют большие поверхности, чем передние полужабры этих дуг. Исследованные нами виды *Ligophorus* предпочитали локализоваться на жаберных дугах (I–III) с наибольшей поверхностью для прикрепления, но существенно большие их доли были представлены на передних полужабрах, которые по потенциальной площади для прикрепления моногеней меньше, чем задние. При этом, как отмечено выше, через эти участки жабр проходит наибольшей ток воды.

Таким образом, вероятно, оба фактора – и размер участка жабр, и сила тока воды через него – совместно определяют выбор лигофорусами места локализации. Ранее к таким же выводам пришли и другие авторы, изучавшие распределение жаберных моногеней (Wootten, 1974; Gutiérrez, Martorelli, 1999; Rubio-Godoy, 2008). При этом эти авторы отмечали, что если большинство особей какого-либо вида локализовалось на больших по площади и хорошо омываемых водой дугах, то здесь они предпочитали прикрепляться к участкам с меньшим током воды.

Возможно, первоначальное распределение личинок и постличиночных стадий по жаберным дугам и полужабрам носит пассивный характер и определяется силой тока воды через них. Однако по мере развития прикрепительных структур виды могут менять свою локализацию, выбирая участки с менее интенсивным током воды. Так, исследованные нами лигофорусы предпочитают локализоваться на проксимальных

участках жаберных лепестков I–III жаберных дуг, через которые в пределах этих дуг проходит наименьший ток воды.

В ряде работ (Mouillot et al., 2005; Šimková, Morand, 2008) было показано, что межвидовые взаимодействия, по-видимому, являются важным фактором, определяющим структуру сообществ моногеней рода *Dactylogyrus*. Для четырех из семи видов *Dactylogyrus*, паразитирующих на жабрах плотвы, было отмечено выравнивание их распределения на жаберных дугах в месяцы, когда отсутствовали три других вида (Koskivaara et al., 1992), хотя численность дактилогирусов в эти периоды также существенно уменьшалась. Однако изученное нами распределение *L. pilengas* и *L. llewellyni* по жабрам пиленгаса не зависело в значительной степени от присутствия второго вида из каждой пары.

Численность (ИИ) инфрапопуляций моногеней – важный фактор, который может оказывать влияние на их локализацию на разных участках жаберного аппарата рыб. В целом, можно было бы ожидать, что при низкой численности паразитов их распределение будет более неравномерно и будет иметь случайный характер, тогда как при увеличении интенсивности инвазии моногеней будут занимать большее пространство жабр и будут распределяться более равномерно. Однако, несмотря на то что такая тенденция наблюдалась в нашем исследовании, она не была значительна и не приводила к увеличению доли лигофорусов на тех участках жабр, на которых они встречаются редко. Таким образом, общий характер встречаемости изученных видов *Ligophorus* на жабрах кефалей не зависел от численности их инфрапопуляций, но при увеличении интенсивности инвазии практически для всех видов отмечена тенденция к выравниванию их распределения на тех участках жабр, на которых они предпочитают локализоваться. Эти результаты согласуются с данными, ранее полученными для других моногеней (Arme, Halton, 1972; Жарикова, 1986; Доровских, Матрохина, 1987; Buchmann, 1989; Koskivaara et al., 1992).

Вероятно, размер жаберного аппарата рыб будет оказывать влияние на локализацию паразитов на разных участках жабр, поэтому была проанализирована зависимость распределения лигофорусов на жабрах от размера хозяина. Наиболее значимо при увеличении размера пиленгаса менялись доли *L. pilengas* и *L. llewellyni* на разных полужабрах, с ростом рыбы доли обоих видов на передней полужабре существенно возрастали. Вероятно, такое перераспределение моногеней на участках жабр связано с неравномерным увеличением площади филamentos жаберных пластинок по мере увеличения размера рыб. Исследования структуры жабр *Chelon ramada* (Caltran, Silan, 1996) показали, что с увеличением размера рыб площадь передних полужабр I–III дуг растет интенсивнее, чем задних. Таким образом, при увеличении длины рыб отмечается рост доли лигофорусов на тех участках жабр, площадь которых в наибольшей степени положительно зависит от размера хозяина. Аналогичная зависимость была отмечена в распределении *Ancyrocephalus paradoxus*, большинство особей которого локализуется на истмусе жабр судака у рыб младших возрастов, а по мере роста хозяев увеличивается доля моногеней на IV и I жаберной дугах, площадь которых растет с возрастом (Старовойтов, 1986, 1989).

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование поддержано темой гос. задания Института биологии южных морей имени А.О. Ковалевского, номер 121030100028-0. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

# КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

# СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Герасев П.И., Старовойтов В.К. 1988. Распределение *Ancyrocephalus paradoxus* (Monogenea) по жабрам взрослых судаков *Stizostedion lucioperca* Куршского залива. Труды ЗИН АН СССР 171: 89–99. [Gerasev P.I., Starovoitov V.K. 1988. Distribution of *Ancyrocephalus paradoxus* (Monogenea) on the gills of adult pikeperch *Stizostedion lucioperca* of the Curonian Gulf. Trudy ZIN AN SSSR 171: 89–99. (in Russian)].
- Гусев А.В. 1983. Методика сбора и обработки материалов по моногенам, паразитирующих у рыб. Ленинград, Наука, 46 с. [Gusev A.V. 1983. Methods of collection and processing of materials on monogeneans parasitising fish. Leningrad, Nauka, 46 c. (In Russian)].
- Гусев А.В. 1985. Отряд Dactylogyridae. В кн.: Бауер О.Н. (ред.) Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 2. Паразитические многоклеточные (первая часть). Ленинград, Наука, 15–251. [Gusev A.V. 1985. Order Dactylogyridae. In: Bauer O.N. (ed.) Keys to the parasites of freshwater fishes of the USSR fauna. V. 2. Metazoan parasites. Leningrad, Nauka, 15–251. (in Russian)].
- Догель В.А. 1949. Явление «сопряженных видов» у паразитов и эволюционное значение этого явления. Известия АН КазССР. Сер. Паразитология 7: 3–15. [Dogel V.A. 1949. The event of «co-occurring species» in parasites and the evolutionary significance of this phenomenon. Izvestiya AN KazSSR. Ser. Parasitologiya 7: 3–15. (in Russian)].
- Доровских Г.Н., Матрохина С.Н. 1987. Распределение некоторых видов паразитов на жабрах ерша. Паразитология 21 (1): 64–68. [Dorovskikh G.N., Matrokhina S.N. 1987. Distribution of some species of parasites on gills of ruff. Parazitologia 21 (1): 64–68. (in Russian)].
- Доровских Г.Н. 1991. Распределение *Dactylogyrus cordus* (Monogenea: Dactylogyridae) на жабрах ельца (*Leuciscus leuciscus* L.) в условиях нормоксии и гипоксии. Паразитология 25 (2): 163–167. [Dorovskikh G.N. 1991. Distribution of *Dactylogyrus cordus* (Monogenea: Dactylogyridae) on the gills of the dace, *Leuciscus leuciscus* L. under the conditions of normoxia and hypoxia. Parazitologia 25 (1): 163–167. (in Russian)].
- Жарикова Т.И. 1986. Влияние скорости течения на численность и локализацию паразитов рода *Dactylogyrus* Dies., 1850 (Monogenea). Труды Института биологии внутренних вод АН СССР 53/56: 185–194. [Zharikova T.I. 1986. Influence of flow velocity on the abundance and localisation of parasites of the genus *Dactylogyrus* Dies., 1850 (Monogenea). Trudy of the Institute of Biology of Inland Waters AN SSSR 53/56: 185–194. (in Russian)].
- Изюмова Н.А., Жарикова Т.И. 1982. О некоторых особенностях распределения *Dactylogyrus anchoratus* и *D. chranilowi* (Monogenoidae (Beneden) Bychowsky, 1937; Dactylogyridae Bychowsky, 1937) на жабрах карася, карпа и синца. Труды Института биологии внутренних вод АН СССР 46: 89–100. [Iziumova N.A., Zharikova T.I. 1982. On some peculiarities of distribution of *Dactylogyrus anchoratus* and *D. chranilowi* (Monogenoidae (Beneden) Bychowsky, 1937; Dactylogyridae Bychowsky, 1937) on the gills of goldfish, common carp and blue bream. Trudy Instituta biologii vnutrennikh vod AN SSSR 46: 89–100. (in Russian)].
- Пронькина Н.В., Дмитриева Е.В., Герасев П.И. 2010. Распределение двух видов рода *Ligophorus* Euzet et Suriano, 1977 (Plathelminthes: Monogenea) по жабрам *Liza aurata* (Risso, 1810) (Pisces: Mugilidae) в Черном море. Морской экологический журнал 9 (1): 53–62. [Pronkina N.V., Dmitrieva E.V., Gerasev P.I. Distribution of two species of *Ligophorus* Euzet et Suriano, 1977 (Plathelminthes: Monogenea) on gill of *Liza aurata* (Risso, 1810) (Pisces: Mugilidae) from the Black Sea. Morskoy ekologicheskij zhurnal 9 (1): 53–62. (In Russian)].
- Старовойтов В.К. 1986. Особенности локализации *Ancyrocephalus paradoxus* (Monogenea) на судак *Stizostedion lucioperca*. Паразитология 20 (6): 491–492. [Starovoitov V.K. 1986. Peculiarities of localization of *Ancyrocephalus paradoxus* (Monogenea) on the pike perch *Stizostedion lucioperca*. Parazitologia 20 (6): 491–492. (in Russian)].
- Старовойтов В.К. 1989. Распределение *Ancyrocephalus paradoxus* (Monogene, Ancyrocephalidae) на жабрах судака. Паразитология 23 (1): 40–47. [Starovoitov V.K. 1989. Distribution of *Ancyrocephalus paradoxus* (Monogene, Ancyrocephalidae) on the pike perch gills. Parazitologia 23 (1): 40–47. (in Russian)].

- Ясюк В.П. 1986. О некоторых особенностях распределения дактилогирисов и глохий двухстворчатых моллюсков на жабрах леща, плотвы и синца. В кн.: Экология и физиология рыб Куйбышевского водохранилища. Ульяновск, УГПИ им. И.Н. Ульянова, 129–135. [Yasyuk V.P. 1986. On some peculiarities of distribution of dactylogirids and glochidium of bivalve mollusks on gills of common bream, roach and blue bream. *Ekologiya i fiziologiya ryb Kuybyshevskogo vodokhranilishcha*. Ulyanovsk, I.N. Ulyanov USPI, 129–135. (in Russian)].
- Abu Samak O.A., Hassan S.H. 1998. Microhabitat and distribution of three monogenean parasites on the gills of the mugilid fish, *Liza ramada*. *Journal of the Egyptian-German Society of Zoology. Invertebrate Zoology & Parasitology* 26 (D): 273–283.
- Adams A.M. 1986. The parasite community on the gills of *Fundulus kansae* (Garman) from the South Platte River, Nebraska (USA). *Acta Parasitologica* 31: 47–54.
- Arme C., Halton D.W. 1972. Observations on the occurrence of *Diclidophora merlangi* (Trematoda: Monogenea) on the gills of whiting, *Gadus merlangus*. *Journal of Fish Biology* 4 (1): 27–32. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1972.tb05649.x>
- Buchmann K. 1989. Microhabitats of monogenean gill parasites on European eel (*Anguilla anguilla*). *Folia Parasitologica* 36 (4): 321–329. <https://folia.paru.cas.cz/pdfs/fol/1989/04/06.pdf>
- Caltran H., Silan P. 1996. Gill filament of *Liza ramada*, a biotope for ectoparasites surface area acquisition using image analysis and growth models. *Journal of Fish Biology* 49: 1269 – 1279.
- Cerfontaine P. 1896. Contribution a l'étude des Octocotylides. *Archives de Biologie* 14 (3): 497–560.
- Dmitrieva E.V., Gerashev P.I., Gibson D.I., Pronkina N.V., Galli P. 2012. Descriptions and a morphological grouping of eight new species of *Ligophorus* Euzet & Suriano, 1977 (Monogenea: Ancyrocephalidae) from Red Sea mullets. *Systematic Parasitology* 81: 203–237. <https://doi.org/10.1007/s11230-011-9341-8>
- Dmitrieva E.V., Gerashev P.I., Pronkina N.V. 2007. *Ligophorus llewellyni* n. sp. (Monogenea: Ancyrocephalidae) from the redlip mullet *Liza haematocheilus* (Temminck & Schlegel) introduced into the Black Sea from the Far East. *Systematic Parasitology* 67 (1): 51–64. <https://doi.org/10.1007/s11230-006-9072-4>
- Euzet L., Sanfilippo D. 1983. *Ligophorus parvicirrus* n. sp. (Monogenea, Ancyrocephalidae) parasite de *Liza ramada* (Risso, 1826) (Teleostei, Mugilidae). *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* 58 (4): 125–335. <https://doi.org/10.1051/parasite/1983584325>
- Euzet L., Suriano D.M. 1977. *Ligophorus* n. g. (Monogenea, Ancyrocephalidae) parasite des Mugilidae (Téléostéens) en Méditerranée. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Série 3. Zoologie* 472: 799–821.
- Hanek G., Fernando C.H. 1978. Spatial distribution of gill parasites of *Lepomis gibbosus* (L.) and *Ambloplites rupestris* (Raf.). *Canadian Journal of Zoology* 56 (6): 1235–1240. <https://doi.org/10.1139/z78-175>
- Gutiérrez P.A., Martorelli S.R. 1994. Seasonality, distribution, and preference sites of *Demidosperrnus valenciennesi* (Monogenea: Ancyrocephalidae). *Research and Reviews in Parasitology* 54 (4): 259–261
- Gutiérrez P.A., Martorelli S.R. 1999. Hemibranch preference by freshwater monogeneans a function of gill area, water current, or both? *Folia Parasitologica* 46 (4): 263–266. <https://folia.paru.cas.cz/pdfs/fol/1999/04/04.pdf>
- Koskivaara M., Valtonen E.T., Vuori K.M. 1992. Microhabitat distribution and coexistence of *Dactylogyrus* (Monogenea) on the gills of roach. *Parasitology* 104 (2): 273–281. <https://doi.org/10.1017/S0031182000061710>
- Kumar R., Madhavi R., Sailaja B. 2016. Spatial distribution of ectoparasites on the gills of the mullet, *Liza macrolepis*: the effects of pollution. *Journal of Parasitic Diseases* 41 (1): 40–47. <https://doi.org/10.1007/s12639-015-0746-1>
- Mouillot D., Simkova A., Morand S., Poulin R. 2005. Parasite species coexistence and limiting similarity: a multiscale look at phylogenetic, functional and reproductive distances. *Oecologia* 146: 269–278.
- Paling J.E. 1968. A method of estimating the relative volumes of water flowing over the different gills a freshwater fish. *Journal of Experimental Biology* 48 (3): P. 533–544.
- Paling J.E. 1969. The manner of infection of trout gill by the monogenean parasites *Discocotyle sagittata*. *Journal of Zoology* 159(3): 293–309. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1969.tb08450.x>
- Rubio-Godoy M. 2008. Microhabitat selection of *Discocotyle sagittata* (Monogenea: Polyopisthocotylea) in farmed rainbow trout. *Folia Parasitologica* 55(4): 270–276. <https://doi.org/10.14411/fp.2008.035>
- Šimková A., Morand S. 2008. Co-evolutionary patterns in congeneric monogeneans: a review of *Dactylogyrus* species and their cyprinid hosts. *Journal of Fish Biology* 73: 2210–2227. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02064.x>
- Wootton R. 1974. The spatial distribution of *Dactylogyrus arnphibothrinrn* on the gills of ruife *Gyinnocephalus cernna* and its relation to the relative amounts of water passing over the parts of the gills. *Journal of Helminthology* 48 (3): 167–174. <https://doi.org/10.1017/S0022149X00022793>

THE DISTRIBUTION OF MONOGENEANS OF THE GENUS *LIGOPHORUS*  
ON GILLS OF THE SOIUY MULLET *PLANILIZA HAEMATOCEILUS*

N. V. Pronkina, E. V. Dmitrieva

**Keywords:** Monogenea, *Ligophorus*, congeners, distribution on gills, infrapopulation number, fish size

SUMMARY

The distribution on the host gills of three monogenean species of *Ligophorus* Euzet et Suriano, 1977, parasitising soiuy mullet *Planiliza haematocheilus* (Temminck & Schlegel, 1845) in the Black and Azov seas was studied. Specimens of *L. pilengas* and *L. llewellyni* prefer to localize on the same gill sites, namely, I–III gill arches and their medial sectors. The third species, *L. kaohsianghsieni*, was distributed on the gills more crowdedly, with about 80% of its specimens being present on II gill arch, occurring on the medial and ventral sectors approximately equally. In general, most monogeneans were found on the largest in area and well-watered gill arches and sectors, as well as the anterior hemibranchies, however within these areas they preferred to attach to proximal half of filaments with less amount of water current. The presence of congeners on gills had no significant effect on the distribution of *L. pilengas* and *L. llewellyni*. Increasing infrapopulation number resulted in a more uniform distribution of monogeneans on gills; their proportion upsurges significantly on the faster growing anterior hemibranchs as fish size increased.

УДК 576.89

## К ВИДОВОМУ СОСТАВУ ПАРАЗИТОВ РЫБ В РЕКАХ И ОЗЕРАХ ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2023 г. Е. А. Сербина <sup>a,b,\*</sup>, Е. А. Интересова <sup>a,c</sup>

<sup>a</sup> Институт систематики и экологии животных СО РАН,  
Фрунзе, 11, Новосибирск, 630091 Россия

<sup>b</sup> Сибирский государственный университет телекоммуникаций и информатики,  
ул. Кирова, 86, Новосибирск, 630102 Россия

<sup>c</sup> Новосибирский филиал ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт  
рыбного хозяйства и океанографии» («ЗапСибНИРО»),  
ул. Писарева, 1, Новосибирск, 630091 Россия

\* e-mail: serbina\_elena\_an@mail.ru

Поступила в редакцию 20.10.2023 г.

После доработки 08.11.2023 г.

Принята к публикации 10.11.2023 г.

Даны характеристика современного видового состава паразитов рыб в водоемах юга Западной Сибири и оценка безопасности объектов рыболовства по наличию в рыбах личинок трематод из семейств Opisthorchiidae и Diphyllbothriidae, вызывающих заболевания у людей. Для получения этих данных с мая по ноябрь 2015 г. было исследовано 817 экз. рыб 14 видов, относящихся к пяти семействам: Coregonidae (1 вид), Thymallidae (1), Cyprinidae (8), Lotidae (1), Percidae (3). У исследованных рыб из 11 озер и 4 рек четырех областей (Новосибирская, Томская, Кемеровская и Омская области) юга Западной Сибири обнаружены эктопаразиты (ракообразные и пиявки) и эндопаразиты (монogeneи, трематоды, и цестоды). Наиболее разнообразен видовой состав трематод. Выявлены метацеркарии семейств Opisthorchiidae (роды *Metorchis* и *Opisthorchis*), Bucephalidae (под *Rhipidocotyle*), Prohemistomatidae (под *Paracoenogonimus*) и Diplostomidae (роды *Diplostomum*, *Posthodiplostomum*, *Tylodelphys*). Из них два вида *Opisthorchis felineus* и *Metorchis bilis* опасны для человека и домашних животных. Среди обследованных 101 экз. хищных рыб двух видов не были обнаружены особи, зараженные плевроцеркоидами сем. Diphyllbothriidae, которые опасны для человека и домашних животных.

**Ключевые слова:** эктопаразиты, описторхоз, *Metorchis bilis*, *Opisthorchis felineus*, *Rhipidocotyle*, *Paracoenogonimus*, Diplostomatidae, Западная Сибирь

**DOI:** 10.31857/S0031184723060066; **EDN:** RWPEGE

Водоемы юга Западной Сибири богаты рыбными ресурсами, что определяет их высокую продуктивность (Ермолаева, 2020). После падения объема добычи рыбы в конце XX века, связанного с кризисом отрасли, в последние годы происходит рост уловов, обусловленный постепенной интенсификацией промысла. В реках Иртыш, Обь и их притоках из аборигенных видов в уловах преобладают обыкновенная щука *Esox lucius*, язь *Leuciscus idus*, плотва *Rutilus rutilus*, елец *Leuciscus baicalensis* и речной окунь *Perca fluviatilis*, а из чужеродных – лещ *Abramis brama*. Значительно меньше

из аборигенных видов добывают стерлядь *Acipenser ruthenus* (в Омской и Томской областях), обыкновенного ерша *Gymnocephalus cernuus*, налима *Lota lota*, а также вселенцев – обыкновенного судака *Sander lucioperca* и сазана *Cyprinus carpio*. Промысел пеляди *Coregonus peled* имеет сезонный характер (во время нерестовой миграции). В реках Кемеровской области промыслом также осваивают сибирского хариуса *Thymallus arcticus* и тайменя *Hucho taimen*, численность которых, однако, невелика. В Новосибирском водохранилище в промысле преобладает лещ, в незначительном количестве добывают из аборигенных видов щуку, плотву, язя, окуня, серебряного карася, а из чужеродных – сазана и судака. В озерах из аборигенных видов в уловах преобладают золотой *Carassius carassius* и серебряный *C. gibelio* караси (учитываемые рыбопромысловой статистикой совместно, как рыбы рода *Carassius*), плотва, окунь, обыкновенная щука, а из чужеродных относительно многочислен сазан. В наиболее крупных озерах в состав уловов, кроме указанных видов, входят язь, а также вселенцы – лещ и судак (Ростовцев, Интересова, 2015; Интересова и др., 2017; Абрамов и др., 2023; Зайцев и др., 2023). Постепенно в реках и озерах региона нарастает численность уклейки *Alburnus alburnus*, относительно недавно натурализовавшейся в водоемах региона (Интересова, Хакимов, 2015). Ихтиопаразитологические исследования на юге Западной Сибири начались в конце XVIII в., а с 1960-х годов и прудовые рыбы стали обследоваться систематически (Скрипченко, 1965; Титова, 1965).

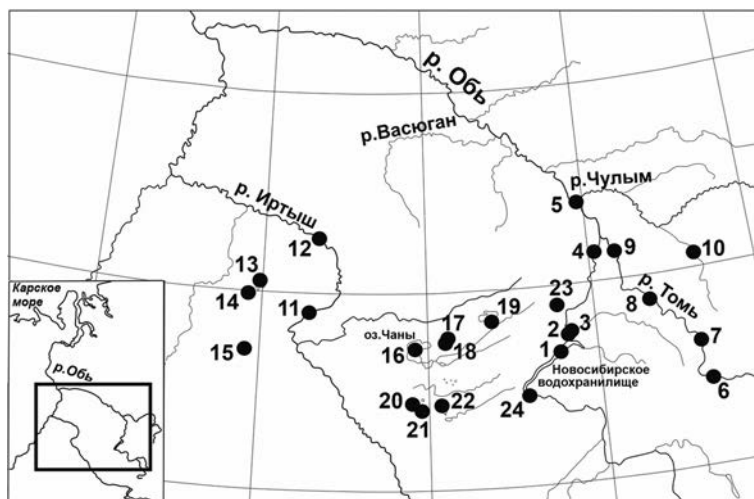
Собранные данные по фауне и экологии паразитов рыб, инфекционным, инвазионным и незаразным болезням, а также мерам борьбы с ними обобщены в сводках С.Д. Титовой (1965), В.В. Кашковского и др. (1974). Учитывая большое значение рыбы в питании местного населения, ихтиопаразитологические обследования остаются актуальными и в настоящее время. Цель настоящего исследования: дать характеристику современному таксономическому составу паразитов рыб в водоемах юга Западной Сибири и оценить безопасность объектов рыболовства по наличию в рыбах личинок трематод из семейства Opisthorchiidae и цестод семейства Diphyllbothiidae, вызывающих заболевания у людей.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основой для настоящей работы послужили материалы, собранные в ходе мониторинга состояния водных биологических ресурсов Новосибирским филиалом ФГБНУ «ВНИРО» на разнотипных водных объектах Новосибирской, Омской, Томской и Кемеровской областей в мае–ноябре 2015 г. Рыбы из Обского бассейна были отловлены на Новосибирском водохранилище, (у с. Береговое) в р. Обь у г. Новосибирска (напротив ж/д-вокзала и на приплотинном участке) (Новосибирская область) и в р. Обь у п. Магочин и у с. Мельниково (Томская область), в районе г. Камень на Оби (Алтайский край). Обследованы выборки на четырех участках притока Оби реки Томь: у с. Атаманово, с. Осинное Плесо, г. Кемерово (Кемеровская область) и у г. Томск (Томская область), а кроме этого, обследована выборка из реки Кия у г. Мариинск (Кемеровская область). Рыбы из Иртышского бассейна были отловлены в Иртыше в Саргатском и Знаменском районах Омской области. Обследована рыба из 11 озерных экосистем Новосибирской (оз. Чаны, оз. Малый Сартлан, оз. Сартлан, оз. Карган, оз. Чебачье, оз. Крогово, оз. Карасевое, оз. Белое) и Омской областей (оз. Салтаим-Тенис, оз. Ик, оз. Редкое) (рис. 1). Кроме этого, к анализу привлечены сведения о паразитах рыб из водоемов тех же областей, собранных Светланой Матвеевной Соусь в 2010–2014 гг.

Рыб отлавливали с использованием ставных жаберных сетей и малькового невода. Названия рыб приведены согласно Romanov et al. (2017). У исследуемых экземпляров оценивали стандартную длину и массу. Возраст рыб определяли по чешуе или по жаберным крышкам (Прав-

дин, 1966). Стандартная длина (мм) рыб составила: лещ 127–210, уклейка 97–160, серебряный карась 120–250, елец 108–170, плотва 130–195, судак 250–325, окунь 125–195, ерш 108–155.

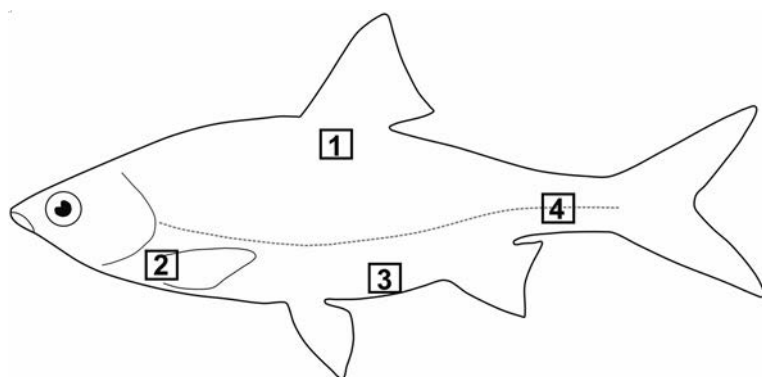


**Рисунок 1.** Схема мест отлова рыб: 1 – Новосибирское водохранилище у с. Береговое; 2 – р. Обь, приплотинный участок; 3 – р. Обь, в черте г. Новосибирска; 4 – р. Обь около с. Мельниково; 5 – р. Обь п. Могочин; 6 – р. Томь с. Атаманово; 7 – р. Томь с. Осиновое Плесо; 8 – р. Томь г. Кемерово; 9 – р. Томь г. Томск; 10 – р. Кия в районе г. Мариинск; 11 – р. Иртыш, Саргатский р-н; 12 – р. Иртыш, Знаменский р-н; 13 – Оз. Салтаим-Тенис; 14 – Оз. Ик; 15 – Оз. Редкое; 16 – Оз. Чаны; 17 – Оз. Малый Сарглан; 18 – Оз. Сарглан; 19 – Оз. Карган; 20 – Оз. Чебачье; 21 – Оз. Кроотово; 22 – Оз. Карасевое; 23 – Оз. Белое; 24 – р. Обь около г. Камень на Оби.

**Figure 1.** Scheme of fish catching sites: 1 – Novosibirsk reservoir near Beregovoe village; 2 – Ob River, near Novosibirsk HPS dam; 3 – Ob River, near Novosibirsk city; 4 – Ob River, near Mel'nikovo village; 5 – Ob River, near Mochigon village; 6 – Tom' River, near Atamanovo village; 7 – Tom' River, near Osinovoje Pleso village; 8 – Tom' River, near Kemerovo city; 9 – Tom' River, near Tomsk city; 10 – Kiya River, near Mariinsk town; 11 – Irtysh River, Sargatsky district; 12 – Irtysh River, Znamensky district; 13 – Lake Saltaim-Tenis; 14 – Lake Ik; 15 – Lake Redkoye; 16 – Lake Chany; 17 – Lake Malyy Sartlan; 18 – Lake Sartlan; 19 – Lake Kargan; 20 – Lake Chebach'ye; 21 – Lake Krotovo; 22 – Lake Karasevoye; 23 – Lake Belaye; 24 – Ob River, near Kamen'-na-Obi town.

Рыбы исследованы методом полного и неполного паразитологического вскрытия, общепринятым компрессорным способом (Быховская-Павловская, 1985; Сударики и др., 2006). Поскольку удаленность водоемов от лаборатории была разной, то рыбу для обследования доставляли в свежем, охлажденном, подсоленном или замороженном виде. В связи с этим сведения о жаберных и кожных паразитах не являются полными. Мышечную ткань обследовали с левой стороны рыбы с четырех участков (каждый размером 1 см<sup>2</sup> (рис. 2): с дорсальной стороны под спинным плавником (1), с латеральной стороны в области грудного плавника (2), с вентральной стороны между брюшным и анальным плавниками (3) и с латеральной стороны в средней части хвостового стебля, в области боковой линии (4).

Всего было исследовано 817 экз. 14 видов рыб (табл. 1). Зараженность рыб оценивали, используя показатели экстенсивности инвазии, интенсивности инвазии и индекса обилия. Статистическая обработка материала проведена с использованием программы Excel-2002.



**Рисунок 2.** Схема расположения участков мышечной ткани, взятых для обследования на теле рыбы: 1 – с дорсальной стороны, под спинным плавником; 2 – с латеральной стороны, в области грудного плавника; 3 – с вентральной стороны, между брюшными и анальным плавниками; 4 – с латеральной стороны, в средней части хвостового стебля, в области боковой линии.

**Figure 2.** Scheme of the location of muscle tissue sections taken for examination on the fish's body: 1 – the dorsal side, under the dorsal fin; 2 – the lateral side, in the area of the pectoral fin; 3 – the ventral side, between the ventral and anal fins; 4 – the lateral side, in the middle part of the caudal peduncle, in the area of the lateral line.

**Таблица 1.** Видовой состав и количество обследованных рыб в реках и озерах юга Западной Сибири с мая по ноябрь 2015 г.

**Table 1.** Species composition and number of examined fish in rivers and lakes in the south of Western Siberia from May to November 2015

| №                     | Виды рыб                                      | Озера | Реки | Итого |
|-----------------------|-----------------------------------------------|-------|------|-------|
| Семейство Coregonidae |                                               |       |      |       |
| 1                     | Пелядь <i>Coregonus peled</i>                 | 30    | 0    | 0     |
| Семейство Thymallidae |                                               |       |      |       |
| 2                     | Хариус <i>Thymallus arcticus</i>              | 0     | 42   | 42    |
| Семейство Cyprinidae  |                                               |       |      |       |
| 3                     | Лещ <i>Abramis brama</i>                      | 10    | 58   | 68    |
| 4                     | Уклейка <i>Alburnus alburnus</i>              | 0     | 109  | 109   |
| 5                     | Карась серебряный <i>Carassius gibelio</i>    | 166   | 16   | 182   |
| 6                     | Сазан <i>Cyprinus carpio</i>                  | 15    | 15   | 30    |
| 7                     | Язь <i>Leuciscus idus</i>                     | 12    | 16   | 28    |
| 8                     | Сибирский елец <i>Leuciscus baicalensis</i>   | 0     | 50   | 50    |
| 9                     | Озерный гольян <i>Rhynchocypris percunus</i>  | 41    | 0    | 41    |
| 10                    | Плотва <i>Rutilus rutilus</i>                 | 10    | 42   | 52    |
| Семейство Lotidae     |                                               |       |      |       |
| 11                    | Налим <i>Lota lota</i>                        | 5     | 2    | 7     |
| 12                    | Ерш обыкновенный <i>Gymnocephalus cernuus</i> | 0     | 77   | 77    |
| Семейство Percidae    |                                               |       |      |       |
| 13                    | Речной окунь <i>Perca fluviatilis</i>         | 31    | 16   | 47    |
| 14                    | Обыкновенный судак <i>Sander lucioperca</i>   | 34    | 20   | 54    |
| Итого:                |                                               | 388   | 429  | 817   |

У исследованных рыб из озер и рек четырех областей юга Западной Сибири обнаружены эктопаразиты (ракообразные и пиявки) и эндопаразиты, представленные плоскими червями (моногоеи, трематоды и цестоды).

### Эктопаразиты

В оз. Карган (Новосибирская область) было обследовано 30 экз. рыбопосадочного материала – пеляди (стандартная длина 9–10 см). На всех исследованных особях (100%) обнаружены ракообразные рода *Clavellisa* Wilson, 1915 (Lernaeopodidae, H. Milne-Edwards, 1840). Интенсивность инвазии составляла 2–8%, среднее – 4%, индекс обилия 3.3 экз. Известно, что этот паразит встречается на жабрах сельдеобразных в морях Азовском, Черном и, может быть, в Тихом океане на Дальнем Востоке, а также встречается в низовьях рек, впадающих в эти моря, найден и в озере Палеостоме у г. Батуми (Бауер, 1987). Ранее представители этого семейства на территории Сибири не отмечены. Перед посадкой в оз. Карган следовало бы провести рыб через антипаразитарные ванны, хотя бы используя средства (перманганат калия, хлорофос, негашеная известь, марганцевокислый калий), которые в Сибири применяют для борьбы с сибирскими видами паразитических ракообразных (Соусь, Ростовцев, 2006).

Эктопаразиты трех других семейств были отмечены ранее у рыб из водоемов Новосибирской области. Так, в 2010 у 6.8% серебряных карасей (возрастом от 3+ до 5+) из оз. Кротово были обнаружены жаберные вши сем. Ergasilidae Von Nordmann, 1832. По сведениям С.М. Соусь (персональное сообщение), на жабрах у карася из Новосибирского водохранилища были найдены два вида этого семейства *Ergasilus briani* Markewitsch, 1932 и *Ergasilus sieboldi* Nordman, 1832. Рачки рода *Ergasilus*, жаберные вши, могут вызывать интоксикацию организма хозяина, например, вызывая некроз жаберной ткани, а нередко приводят и к гибели своего хозяина, поскольку на пораженных участках поселяются патогенные грибки <https://www.zoospravka.ru/MedAqua/ergasilus.htm>. В монографии С.Д. Титовой (1965) представители рода *Ergasilus* отмечены у ельцов из р. Томь, из озер Сартлан и Убинское (до 52.8%), а также у язей из Средней Оби.

В 2011 г. у карасей серебряных (3+ и 4+) из Новосибирского водохранилища и из р. Обь найдены паразитические ракообразные из рода *Lernaea* Linnaeus, 1758 (Lernaeidae) (Соусь, персональное сообщение). По данным World Register of Marine Species, известно 55 видов этого рода <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxlist>, однако в прудовых хозяйствах Российской Федерации эпизоотическое значение имеют два вида: *L. elegans* Leigh-Sharpe, 1925 и *L. cyprinacea* Linnaeus, 1758. Согласно данным Harding (1950), к настоящему времени указанные виды считаются синонимами принятого названия *L. cyprinacea*. При этом в водоемах юга Западной Сибири эти ракообразные были обнаружены на поверхности тела рыб, однако есть сведения об их локализации и на жабрах (Хорошельцева и др., 2019).

В 2017 г. Е.Н. Кашинской с соавторами (Kashinskaya et al., 2021) на базе оз. Чаны (Новосибирская область) было проведено исследование микробиоты покровов тела *Carassius gibelio* Linnaeus 1758, пораженных эктопаразитическими ракообразными и свободных от них. Исследователи обнаружили, что *Lernaea cyprinacea* и *Argulus foliaceus* (Argulidae) изменяют микробиоту кожи хозяина, что, возможно, способствует развитию вторичных бактериальных инфекций у рыб. Ранее *Argulus foliaceus* находили у ельцов из озер Сартлан и Убинское (Титова, 1965).

Кроме паразитических ракообразных, на теле рыб кормятся пиявки (Glossiphoniidae). Так, в 2012 г. (Соусь, персональное сообщение) на леще и судаке из Новосибирского водохранилища были обнаружены пиявки *Hemiclepsis marginata* O.F. Muller, 1774.

Таким образом, характеризуя обследованных рыб в водоемах юга Западной Сибири, следует отметить, что современный таксономический состав эктопаразитов включает представителей ракообразных четырех семейств (Lernaeopodidae, Lernaeidae, Argulidae и Ergasilidae) и пиявок (Glossiphoniidae).

## Эндопаразиты

### Моногенеи

Моногенеи были представлены тремя семействами Dactylogyridae Bychowsky, 1933, Tetraonchidae Monticelli, 1903 и Diplozoidae Palombi, 1949. У рыб из озерных экосистем в Новосибирской и Омской областях обнаружены представители рода *Dactylogyrus*. Так, *Dactylogyrus extensus* найдены у сазана из оз. Сартлан, а у карася серебряного из оз. Ик – *Dactylogyrus* sp. Ранее (в 2010–2011 гг.) представители этого же рода обнаружены у карасей серебряных из озер Кротово и Чебачье, а также из Новосибирского водохранилища (Соусь, персональное сообщение). В монографии С.Д. Титовой (1965) представители рода *Dactylogyrus* отмечены у ельцов из Верхней Оби и Томи. Представители второго семейства относятся к специфичному паразиту шуковых – *Tetraonchus monenteron* (Wagener, 1857) Diesing, 1858. Он был обнаружен у пятилетней шуки из р. Средняя Терсь (Кемеровская область) в 2010 г. (Соусь и др., 2014). Представители семейства Diplozoidae вида *Eudiplozoon nipponicum* (Goto, 1891) Khotenovsky, 1985 обнаружены у одного из двух обследованных сазанов (2+) в 2010 из оз. Хорошее (Соусь, персональное сообщение).

При этом у рыб, наряду с моноинвазиями, вызванными моногенеями, нередко отмечены и миксинвазии, которые существенно влияют на обмен веществ хозяина. На примере годовиков карпа Ю.В. Лобойко (2013) было показано, что при моно- и смешанной эктопаразитарных инвазиях *Lernaea* и *Dactylogyrus* существенно снижается активность антиоксидантных ферментов супероксиддисмутазы, глутатионпероксидазы и каталазы не только в жабрах, но и в тканях гепатопанкреаса, и в скелетных мышцах хозяина.

### Трематоды

В исследованной выборке наиболее разнообразен видовой состав трематод. Выявлены метацеркарии четырех семейств: Diplostomidae Poirier, 1886; Bucephalidae Poche, 1907; Prohemistomatidae Sudarikov, 1961 и Opisthorchiidae Blanchard, 1895.

Поскольку часть выборки была предоставлена нам свежевывловленной, мы имели возможность исследовать глаза рыб. Метацеркарии семейства Diplostomidae, локализованные в глазах рыб, относились к трем родам: *Diplostomum* Nordmann, 1832, *Posthodiplostomum* Dubois, 1936 и *Tylodelphys* Diesing, 1850. В исследованной выборке метацеркарии рода *Diplostomum* обнаружены в реках Кемеровской и Томской областей у уклейки из реки Томь (у г. Кемерово); у четырех видов (судак, окунь, елец, уклейка) из р. Томь у г. Томск и у 7 видов рыб (елец, карась серебряный, окунь, судак, ерш, лещ, плотва) из р. Обь у с. Мельниково. Зараженность карповых и окуневых рыб не имела значимых различий как по экстенсивности (53.33% и 47.62%, соответственно  $p > 0.05$ ), так и по индексу обилия 3.23 и 2.33 ( $t\text{-test} = 0.8$ ,  $p > 0.05$ ). Показатели индекса обилия трематод рода *Diplostomum* статистически значимо выше у рыб из Оби ( $13.7 \pm 3.64$ ,  $\sigma = 3.638$ ), чем у рыб из р. Томь ( $1.4 \pm 0.27$ ,  $\sigma = 0.269$ ,  $p < 0.001$ ). Мак-

симильные показатели зараженности отмечены у рыб из Оби у с. Мельниково. Так, самый высокий уровень зараженности здесь был у плотвы 94.12%, а максимальная интенсивность инвазии 95 экз. (42 экз. в левом и 53 экз. в правом глазе) – у судака (стандартная длина 380 мм, масса 418 г).

Ранее представители рода *Diplostomum* зарегистрированы в озерных экосистемах Новосибирской области у 16–66% рыб (карась золотой, лещ, плотва, сазан) из оз. Чаны (Бабуева и др., 1989); в 2010–2011 гг. (Соусь, персональное сообщение) у окуней и карасей серебряных из оз. Кротово; карасей серебряных из оз. Чебачье, у плотвы из оз. Хорошее. В водоемах Омской области лещи из речной (р. Иртыш) и озерной экосистем (оз. Салтаим-Тенис) отмечены в качестве хозяев метацеркарий рода *Diplostomum* (Соусь и др., 2014). В речных экосистемах Кемеровской области шесть видов рыб были поражены трематодами этого рода. Так, трематоды рода *Diplostomum* в р. Томь обнаружены у плотвы, ельца, карася серебряного, уклейки; в р. Иня – у верховки; в р. Глухая – у уклейки; в р. Средняя Терсь – у ельца и леща. Метацеркарии *Diplostomum volvens* Nordmann, 1832 обнаружены у окуней из оз. Салтаим (Омской области), из р. Томь и Беловского водохранилища (Кемеровской области). Широкое распространение представителей рода *Diplostomum* показано и в монографии С.Д. Титовой (1965): плотва указана вторым промежуточным хозяином этого рода в 14 из 15 обследованных водоемов Западной Сибири, елец – в 10 из 11, а язь – в 13 из 13.

Пять видов рыб с метацеркариями рода *Posthodiplostomum* обнаружены в озерных экосистемах в Новосибирской области (у плотвы в оз. Большие Чаны, у озерного голябя и золотого карася из оз. Кротово, у карася серебряного из оз. Карган, у окуня из оз. Малый Сартлан) и у карася серебряного из оз. Ик в Омской области. Представители этого рода найдены в речных экосистемах Томской области у пяти видов рыб (в р. Обь у с. Мельниково – карась серебряный, окунь, судак, ерш; из р. Томь – окунь, елец) и в Кемеровской области у ельцов из р. Кия (в районе г. Мариинск). Индекс обилия трематод рода *Posthodiplostomum* у рыб из р. Томь статистически значимо ниже, чем в р. Обь ( $0.04 \pm 0.02$ ,  $\sigma = 0.281$  и  $1.1 \pm 0.44$ ,  $\sigma = 2.689$  соответственно,  $p = 0.024$ ). Метацеркарии этого рода были обнаружены как в пигментном слое глаз, так и в мышцах. Интересно отметить, что у окуневых видов рыб локализация метацеркарий – глаза, а у карповых – мышцы, у основания грудных плавников.

Ранее в водоемах Новосибирской области представители рода *Posthodiplostomum* зарегистрированы у язя и уклейки из р. Иня (в 2010 г.); в 2011 г. у судака и щуки из Новосибирского водохранилища, у карася серебряного, судака и щуки из оз. Кротово (Соусь, персональное сообщение). Шесть видов рыб указаны хозяевами рода *Posthodiplostomum* в бассейне оз. Чаны. Уровень их зараженности варьировал от 0.9% у сеголеток плотвы до 37.5% у пескаря (Ядренкина, 2014). В 2013 г. у двух из пяти пелядей из оз. Калыкуль (Омская область) обнаружены метацеркарии *Posthodiplostomum cuticula* (Соусь и др., 2014).

Первые сведения о зараженности рыб трематодами сем. Diplostomidae в водоемах Томской области приведены С.Д. Титовой (1965). Однако при всей масштабности проведенных в то время работ, в бассейне Верхней Оби не было отмечено зараженности рыб метацеркариями трематод рода *Posthodiplostomum*. При этом в последние годы сведения о таких находках появились. Так, данный паразит отмечен у щуки, плотвы, золотого карася, язя и леща в Новосибирском водохранилище (Соусь, Ростовцев, 2006; Морозко и др., 2019).

Метацеркарии *Tylodelphys clavata* Nordmann, 1832 обнаружены в стекловидном теле глаз у леща, ельца и окуня из р. Томь (у г. Томск), у плотвы и окуня из р. Обь (у с. Мельниково) в Томской области. Максимальная интенсивность инвазии различалась у разных видов: елец – 1 метацеркария, лещ – 4, плотва – 6 и окунь – 7. В водоемах других областей этот вид отмечен ранее. Так, в Новосибирской области (в 2010–2011 гг.) метацеркарии этого рода зарегистрированы у карася серебряного, щук, плотвы и окуня из оз. Кротово, а в оз. Чебачье – у плотвы и окуня (Соусь, персональное сообщение). В р. Томь (Кемеровской области) этот вид отмечен у 8.3% окуней, а в оз. Салтаим (Омская область) у 50% окуней и 5.7% лещей (Соусь и др., 2014).

Представители трех следующих семейств локализовались в мышцах рыб.

Метацеркарии *Rhipidocotyle* sp. (Vucephalidae) обнаружены у ельцов в Томской области в р. Обь (у с. Мельниково) в первой декаде июня, а в р. Томь в районе г. Томск только в августовской выборке.

Трематоды сем. Prohemistomatidae были представлены одним видом *Paracoenogonimus ovatus* Katsurada, 1914. Метацеркарии *P. ovatus* обнаружены у плотвы из Оби (у с. Мельниково), у ельца и уклейки из р. Томь около г. Томск в Томской области. Зараженные ельцы около г. Томск обнаружены во все месяцы обследования с июля по сентябрь. Уровень их зараженности варьировал от 9.1 до 50%, а индекс обилия составил 1.3 экз. У ельца из Оби (у г. Камень на Оби) были обнаружены метацеркарии этого же вида в конце сентября с интенсивностью инвазии 3 экз. В р. Иртыш вторыми промежуточными хозяевами этого вида зарегистрированы язь (стандартная длина от 19 до 36 см) и лещ (от 23 до 25 см), в Знаменском районе – оба вида, а в Саргатском – только язь.

Изучение локализации *P. ovatus* на отдельных участках тела рыб позволило выявить, что 50% метацеркарий обнаружено между брюшным и анальным плавниками (рис. 3). Ранее в мышцах язя, судака и леща из Новосибирского водохранилища (с. Береговое) у ельцов из р. Иртыш и оз. Салтаим-Тенис (Омская область) найдены метацеркарии *P. ovatus* (Соусь, персональное сообщение).

Четвертое семейство Opisthorchiidae было представлено тремя видами трематод. Все эти виды были обнаружены нами и у первых промежуточных хозяев – моллюсков семейства Bithyniidae в водоемах Западной Сибири (Сербина, Пельгунов, 2016; Serbina, 2022; Katokhin, Serbina, 2023).

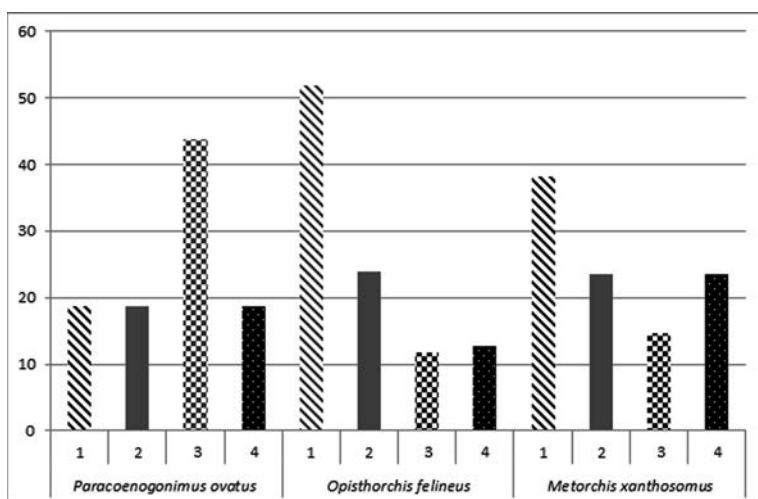
Метацеркарии *Metorchis xanthosomus* Creplin, 1825 обнаружены у язей и лещей, как в Саргатском, так и в Знаменском районах Омской области. В районе г. Томск метацеркарии этого вида обнаружены у ельцов во все месяцы, кроме августа. Средний уровень зараженности составил 35% (максимально 50%), а индекс обилия – 2.6 экз. Следует отметить, что уровень заражения рыб, отловленных в районе правобережья Новосибирского водохранилища, был ниже (5.0–15.4%), однако метацеркариями этого вида были заражены четыре вида карповых: язь, елец, плотва, лещ (Бонина, Сербина, 2011). Карпенко с соавторами (Карпенко и др., 2008; Karpenko et al., 2008) находили метацеркарий *M. xanthosomus* у язя и плотвы из р. Чулым (Новосибирская область). Эти же виды рыб указаны в качестве хозяев и в более северных водоемах Обь-Иртышского бассейна. Так, в р. Тобол (крупный левобережный приток Иртыша) зараженность рыб метацеркариями *M. xanthosomus* составила у язя 3–7%, ельца 3–6% и плотвы 5–8% (Фаттахов, 2004). Роль окончательных хозяев для этого вида

исполняют рыбацкие птицы, однако существует потенциальная опасность заражения животных и человека.

К настоящему времени установлено, что у населения, проживающего на территории Обь-Иртышского речного бассейна, наряду с описторхозной инвазией, вызываемой трематодами *Opisthorchis felineus* Rivolta 1884, встречается заболевание меторхоз, вызванное таксономически близким видом этого же семейства *Metorchis bilis* Braun, 1890. Нередко отмечается микст-инвазия этими трематодами (Фёдоров и др., 2002). В монографии С.Д. Титовой (1965) нет сведений об обнаружении метацеркарий *Metorchis bilis*. Вероятно, зараженность рыб метацеркариями *O. felineus* включает сведения об обоих этих видах. Сорокалетние наблюдения С.М. Соусь (2006) в оз. Кротово, показали, что у гольяна и верховки обнаружены оба вида метацеркарий (*O. felineus* и *M. bilis*), а у карасей только меторхи. В обзоре М.А. Мосиной с соавторами (2019) показано, что в водоемах Новосибирской области язь, плотва, елец и верховка отмечены хозяевами обоих указанных видов трематод. Интересно отметить, что А.Е. Жохов и М.Н. Пугачева (2019) обнаружили «чистый» очаг меторхоза в верхнем течении двух малых рек Ярославской области. Авторы провели контрольное заражение хомячков и доказали, что плотва, язь и верховка заражены только метацеркариями *Metorchis bilis*.

В настоящем исследовании метацеркарии *O. felineus* обнаружены во всех обследованных реках: Кия (у г. Мариинск, Кемеровская область), Томь у г. Томск (Томская область), р. Иртыш в Саргатском и Знаменском районах (Омской область), Обь у г. Камень на Оби (Алтайский край), на приплотинном участке Обь ГЭС (Новосибирская область), у п. Магочин (Томская область). Метацеркарии *O. felineus* обнаружены у 8.33% язей и у плотвы (1 из 10), отловленных на приплотинном участке Новосибирской ГЭС. В р. Иртыш хозяевами описторхид зарегистрирован язь (3 из 6 исследованных) в Саргатском районе и 6 из 11 в Знаменском. 85% ельцов с метацеркариями описторхид обнаружены в р. Томь у г. Томск (Томская область), в р. Кия (1 из 4, Кемеровская область), в р. Обь у г. Камень на Оби (1 из 4, Алтайский край) и у п. Магочин (4 из 5, Томская область). У ельцов из р. Обь у п. Магочин, наряду с *O. felineus*, обнаружены метацеркарии *M. bilis*. В 1995 г. мы находили метацеркарии *M. bilis*, в 30 из 31 экз. исследованных верховок из р. Чулым (у г. Чулым, Новосибирской области, Сербина, настоящее сообщение). Уровень зараженности (%) разных видов карповых метацеркариями *M. bilis* в водоемах Новосибирской области варьировал в пределах 17.8–100 у верховки, 2.5–100 у ельца, 7.2–80.6 у язя, 1.3–3.1 у плотвы и 0–5.1 у озерного гольяна (Мосина и др., 2019). В более северных водоемах Обь-Иртышского бассейна эти показатели значительно ниже. По сведениям Р.Г. Фаттахова (2004), в р. Тобол экстенсивность инвазии метацеркариями *M. bilis* ельца составила 13–19%, язя 7–14%, плотвы 1–4%.

В р. Томь у г. Томск гельминтологическое обследование рыбы проводилось ежемесячно с мая по сентябрь 2015 г. Ельцы, зараженные метацеркариями *O. felineus*, обнаружены в течение всех месяцев обследования с июня по сентябрь. Максимальное количество личинок в зараженной рыбе (стандартная длина 18.5 см) было 106 экз. Средний уровень зараженности ельцов составил 85%, варьируя от 54.5 до 100% в разные месяцы. Индекс обилия *O. felineus* (20.8 экз.) был на порядок выше, чем индекс обилия метацеркарий *M. xantosomus*. Согласно результатам изучения локализации метацеркарий семейства Opisthorchiidae на отдельных участках тела рыб, максимальное количество метацеркарий обнаружено с дорсальной стороны, под спинным плавником (рис. 3). Этот участок локализации был отмечен и у ельцов (46%), и у язей (86%).



**Рисунок 3.** Доли метацеркарий (%) трех видов трематод (*Paracoenogonimus ovatus*, *Metorchis xanthosomus* и *Opisthorchis felineus*) на разных участках тела рыбы: 1 – с дорсальной стороны, под спинным плавником; 2 – с латеральной стороны, в области грудного плавника; 3 – с вентральной стороны, между брюшными и анальным плавниками; 4 – с латеральной стороны, в средней части хвостового стебля, в области боковой линии.

**Figure 3.** Shares of metacercariae (%) of three species (*Paracoenogonimus ovatus*, *Metorchis xanthosomus* and *Opisthorchis felineus*) in different areas of the fish body: 1 – the dorsal side, under the dorsal fin; 2 – the lateral side, in the area of the pectoral fin; 3 – the ventral side, between the ventral and anal fins; 4 – the lateral side, in the middle part of the caudal peduncle, in the area of the lateral line.

### Цестоды

Представители цестод (семейства Ligulidae) обнаружены у лещей в Новосибирском водохранилище, а также у гольца и пескаря из р. Кия<sup>1</sup> (Кемеровская область). Ранее представители семейства Ligulidae выявлены у ельцов из 5 водоемов (из 11 обследованных), среди которых указаны Средняя Обь, Томь, Иртыш и оз. Убинское (Титова, 1965). В 2011 г. у карасей серебряных (возрастом от 3+ до 5+) из оз. Кроото-во были обнаружены *Digramma interrupta* (Ligulidae). Личинки цестод, относящихся к семейству Dilepididae (*Valipora campylancristrota* Weld, 1856 и *Paradilepis scolecina* Rudolphi, 1819) были отмечены в желчном пузыре у карасей серебряных из того же озера в 2010–2011 г. (Соусь, персональное сообщение). Среди исследованного 101 экз. 2 видов хищных рыб не обнаружены особи, зараженные плероцеркоидными сем. Diphyllobotriidae, которые опасны для человека и домашних животных.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, характеризуя обследованных рыб 14 видов, относящихся к пяти семействам (Coregonidae (1 вид), Thymallidae (1), Cyprinidae (8), Lotidae (1), Percidae (3)) из водоемов юга Западной Сибири (11 озер и 4 рек), следует отметить, что современный таксономический состав эктопаразитов включает представителей ракообразных четырех семейств (Lernaeopodidae, Lernaeidae, Argulidae и Ergasilidae)

<sup>1</sup> Сведения предоставлены Н.А. Колесовым, видовая принадлежность неизвестна.

и пиявок (Glossiphoniidae). Моногенеи были представлены тремя семействами Dactylogyridae, Tetraonchidae и Diplozoidae. Представители цестод были представлены двумя семействами Ligutidae и Dilepididae. Рыб, зараженных плероцеркоидами сем. Diphillobotriidae, не обнаружено. Наиболее разнообразен видовой состав трематод: Opisthorchiidae (роды *Metorchis* и *Opisthorchis*), Vucephalidae (род *Rhipidocotyle*), Prohemistomatidae (род *Paracoenogonimus*) и Diplostomatidae (роды *Diplostomum*, *Posthodiplostomum*, *Tylodelphys*). Из них два вида *Opisthorchis felineus* и *Metorchis bilis*, опасные для человека и домашних животных, выявлены у трех (елец, язь, плотва) из восьми видов исследованных карповых. В настоящем исследовании метацеркарии *O. felineus* обнаружены во всех областях (Новосибирская, Томская, Кемеровская и Омская), во всех обследованных реках: Кия, Томь, Иртыш и Обь. Возбудители диплостоматозов обнаружены у 8 видов рыб. Наиболее высокие показатели зараженности отмечены у плотвы и судака.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Особую благодарность мы выражаем С.М. Соусь, которая исследовала рыбу из водоемов Новосибирской и Омской областей.

Авторы признательны всем сотрудникам Новосибирского филиала ФГБНУ «ВНИРО», принимавшим участие в отлове рыбы для настоящего исследования; Сергею Ивановичу Корниенко инженеру института Леса СО РАН, предоставившему рыбу из р. Обь у п. Магочин для исследования.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта № 1021051703269-9-1.6.12 (Института систематики и экологии животных СО РАН) и Программы фундаментальных научных исследований (ФНИ) Российской академии наук на 2021–2025 гг. «Экологические основы организации, функционирования и динамики сообществ животных Северной Евразии» (проект № FWGS-2021-0002).

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов А.Л., Ростовцев А.А., Зайцев В.Ф., Сукнев Д.Л., Дорогин М.А., Интересова Е.А. 2023. Рыбные ресурсы Новосибирской области: современное состояние промысла. Рыбоводство и рыбное хозяйство 2(205): 76–87. DOI 10.33920/sel-09-2302-01 [Abramov A.L., Rostovtsev A.A., Zaitsev V.F., Suknev D.L., Dorogin M.A., Interesova E.A. 2023. Fish resources of the Novosibirsk region: current state of the fishery. Fish breeding and fisheries 2(205): 76–87. DOI 10.33920/sel-09-2302-01 (in Russian)].
- Бабуева Р.В., Малышев Ю.Ф., Юрлова Н.И. 1989. Ведение интенсивного рыбного хозяйства на оз. Чаны с учетом очага инвазии трематод рода *Diplostomum* В кн. Экология гельминтов позвоночных Сибири. Новосибирск, Наука, 77–86. [Babueva R.V., Malyshev Yu.F., Yurlova N.I. 1989. Conducting intensive fisheries on the lake. Vats taking into account the focus of invasion of trematodes of the genus *Diplostomum*. In the book. Ecology of vertebrate helminths in Siberia. Novosibirsk, Nauka, 77–86 (in Russian)].
- Бауэр О.Н. 1987. Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. Паразитические многоклеточные. Л., Наука, 3: 583 с. [Bauer O.N. 1987. Key to parasites of freshwater fish of the USSR. Parasitic multicellular. L.: Nauka, 3: 583 pp. (in Russian)].

- Бонина О.М., Сербина Е.А. 2011. Выявление очагов описторхоза в пойме реки Обь и в Новосибирском водохранилище. Сообщение 1. Зараженность карповых рыб. Российский паразитологический журнал 2: 24–30. [Bonina O.M., Serbina E.A. 2011. Detection of local opisthorchiasis foci in the Ob River floodplain and Novosibirsk Reservoir. Communication 1. Infection of cyprinid fish with liver fluke metacercariae, Russian Journal of Parasitology (2): 24–30. (in Russian)].
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л., Наука, 121 с. [Bykhovskaya-Pavlovskaya I.E. 1985. Parazity ryb. Rukovodstvo po izucheniyu. Leningrad, Nauka, 121 pp. (in Russian)].
- Ермолаева Н.И. 2020. Факторы пространственно-временной организации сообществ зоопланктона озер юга Западной Сибири. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск, 39 с. [Ermolaeva N.I. 2020. Faktory prostranstvenno-vremennoy organizatsii soobshchestv zooplanktona ozer yuga Zapadnoy Sibiri (Factors in the spatiotemporal organization of zooplankton communities in lakes in southern Western Siberia.). Avtoref. Dis. ... dokt. biol. nauk. Novosibirsk, 39 pp. (in Russian)].
- Жохов А.Е., Пугачева М.Н. 2019. Очаг “описторхоза” в Ярославской области. Труды ИБВВ РАН 87(90): 31–40. [Zhokhov A.E., Pugacheva M.N. 2019. The focus of “opisthorchiasis” in the Yaroslavl region. Proceedings of IBVV RAS 87(90): 31–40. (in Russian)].
- Зайцев В.Ф., Абрамов А.Л., Ростовцев А.А., Балацкий П.С., Цапенков А.В., Интересова Е.А. 2023. Видовой состав и динамика промысла рыбы в Омской области. Рыбоводство и рыбное хозяйство, Т. 17, 4(207): 222–231. DOI 10.33920/sel-09-2304-01 [Zaitsev V.F., Abramov A.L., Rostovtsev A.A. Balatsky P.S., Tsapenkov A.V., Interesova E.A. 2023. Species composition and dynamics of fisheries in the Omsk region. Fish breeding and fisheries, T. 17, 4(207): 222–231. DOI 10.33920/sel-09-2304-01. (in Russian)].
- Интересова Е.А., Хакимов Р.М. 2015. К биологии уклейки *Alburnus alburnus* (Cyprinidae) реки Иня (юг Западной Сибири). Вопросы ихтиологии 55(2): 225–227. DOI 10.7868/S0042875215020101. [Interesova E.A., Chakimov R.M. 2015. Bleak *Alburnus alburnus* (Cyprinidae) in the Inya River (Southwestern Siberia). Journal of Ichthyology 55(2): 282–284. DOI 10.1134/S0032945215020071 (in Russian)].
- Интересова Е.А., Ростовцев А.А., Егоров Е.В., Зайцев В.Ф., Визер А.М. 2017. Промысловое значение чужеродных видов рыб в водоемах юга Западной Сибири. Вестник рыбохозяйственной науки, Т. 4, 2(14): 36–44. [Interesova E.A., Rostovtsev A.A., Egorov E.V., Zaitsev V.F., Vizer A.M. 2017. Commercial significance of alien fish species in water bodies of the south of Western Siberia. Bulletin of Fishery Science, T. 4, 2(14): 36–44. (in Russian)].
- Карпенко С.В., Чечулин А.И., Юрлова Н.И., Сербина Е.А., Водяницкая С.Н., Кривопалов А.В., Федоров К.П. 2008. Характеристика очагов описторхоза юга Западной Сибири. Сибирский экологический журнал 5: 675–680. [Karpenko S.V., Chechulin A.I., Yurlova N.I., Serbina E.A., Vodyanitskaya S.N., Krivopalov A.V., Fedorov K.P. 2008. Characteristics of foci of opisthorchiasis in the south of Western Siberia. Contemporary Problems of Ecology 1(5): 517–521].
- Кашковский В.В., Размашкин Д.А., Скрипченко Э.Г. 1974. Болезни и паразиты рыб рыбоводных хозяйств Сибири и Урала. Свердловск, Средне-Уральск. кн. изд-во, 160 с. [Kashkovsky V.V., Razmashkin D.A., Skripchenko E.G. 1974. Diseases and parasites of fish from fish farms in Siberia and the Urals. Sverdlovsk, Sredne-Uralsk. Book publishing house, 160 pp. (in Russian)].
- Лобойко Ю.В. 2013. Влияние инвазии *Lernaea cyprinacea* и *Dactylogyrus vastator* на активность антиоксидантных ферментов в тканях годовиков карпа. Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями (14): 200–203. eLIBRARY ID: 30461650 EDN: ZQPKDF [Loboyko Yu.V. 2013 Influence of *Lernaea cyprinacea* and *Dactylogyrus vastator* invasion on antioxidant enzymes in tissues of the earlings of carp. Theory and practice of combating parasitic diseases (14): 200–203. (in Russian)].
- Морозко А.В., Визер А.М., Дорогин М.А., Цапенков А.В. 2019. Распределение показателей зараженности леща (*Abramis brama* L.) постодиплостомозом на акватории Новосибирского водохранилища. Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса: VII научно-практическая конференция молодых учёных. М., Изд-во ВНИРО, 331–333. [Morozko A.V., Vizer A.M., Dorogin M.A., Tsapenkov A.V. 2019. Distribution of indicators of infection of bream (*Abramis brama* L.) with post-diplostomosis in the waters of the Novosibirsk reservoir. Modern problems and prospects for the development of the fishery complex: VII scientific and practical conference of young scientists. M., Publishing house VNIRO, 331–333. (in Russian)].
- Мосина М.А., Сербина Е.А., Власова Л.П. 2019. Изученность природных очагов описторхозов в Новосибирской области. Инновации и научно-техническое творчество молодежи. Российская научно-техническая конференция. Новосибирск, ФГБОУ ВО «Сибирский государственный университет телекоммуникаций и информатики». С. 58–63. [Mosina M.A., Serbina E.A., Vlasova L.P. 2019. Study of natural foci of opisthorchiasis in the Novosibirsk region Innovation and scientific and technical creativity of youth. Russian scientific and technical conference Novosibirsk Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education “Siberian State University of Telecommunications and Informatics”. P. 58–63. (in Russian)].

- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М., Наука, 337 с. [Pravdin I.F. 1966. Manual for the Study of Fishes. M., Science, 337 pp. (in Russian)].
- Ростовцев А.А., Интересова Е.А. 2015. Рыбные ресурсы Томской области. Рыбное хозяйство 5: 48–49. [Rostovtsev A.A., Interesova E.A. 2015. Fish resources of the Tomsk region. Fisheries 5: 48–49. (in Russian)].
- Сербина Е.А., Пельгунов А.Н. 2016. Зараженность битиниид (Gastropoda: Prosobranchia) парthenитами трематод в бассейне Иртыша. Фауна и экология паразитов / (отв. ред.: С.О. Мовсесян). М. Труды Центра паразитологии. Центр паразитологии Ин-та проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. М., Наука (Т. XLIX 49): 164–166. [Serbina E.A., Pelgunov A.N. 2016. Infection of bithyniid snails (Gastropoda: Prosobranchia) with trematode parthenites in the Irtysh basin (The West Siberian, Russia). The Fauna and Ecology of Parasites / (Editor-in-Chief S.O. Movsesyan). M., KMK Scientific Press. Center for Parasitology of Severtsov's Institute of Ecology and Evolution RAS. Moscow, Nauka, (49): 164–166 (in Russian)].
- Скрипченко Э.Г. 1965. За дальнейший подъем прудового рыбоводства в Сибири и на Урале. Тюмень, 63–68. [Skripchenko E.G. 1965. Za dal'neyshiy pod'yem prudovogo rybovodstva v Sibiri i na Urale. Tyumen' (For the further development of pond fish farming in Siberia and the Urals. Tyumen), 63–68. (in Russian)].
- Соусь С.М. 2006. Влияние экологических факторов на зараженность рыб и моллюсков трематодами сем. Opisthorchiidae в озере Кротовая Ляга. Мед. паразитология и паразитарные болезни (1): 41–44. [Sous' S.M. 2006. The effect of ecological factors on the rate of fish and mollusk infection with Opisthorchiidae trematodes in the Krotovaya Lyaga Lake. Med. Parazitol. and Parazit. Bolezni (1): 41–44. (in Russian)].
- Соусь С.М., Ростовцев А.А. 2006. Паразиты рыб Новосибирской области: в 2 ч. Тюмень: изд-во ФГУП «Госрыбцентр», 194 с. [Sous S.M., Rostovtsev A.A. 2006. Fish parasites of the Novosibirsk region: 2 h. Tyumen, publishing house of the Federal State Unitary Enterprise «Gosrybtsentr», 194 pp. (in Russian)].
- Соусь С.М., Ростовцев А.А., Колесов Н.А., Шиповалов Л.А. 2014. Ихтиопаразитологические исследования на водоемах Омской и Кемеровской областей. Рыбное хозяйство и аквакультура 1: 69–75. [Sous S.M., Rostovtsev A.A., Kolesov N.A., Shipovalov L.A. 2014. Ichthyoparasitologic research in water reservoirs of Omsk and Kemerovo regions. Siberian Herald of Agricultural Science (1): 69–75. (in Russian)].
- Судариков В.Е., Ломакин В.В., Атаев А.М., Семенова Н.Н. 2006. Метацицеркарии трематод – паразиты рыб Каспийского моря и дельты Волги. Т. 2. М., Наука, 183 с. [Sudarikov V.E., Lomakin V.V., Ataev A.M., Semenova N.N. 2006. Trematode Metacercariae are parasites of fish of the Caspian Sea and the Volga delta. V. 2. M., Nauka, 183 pp. (in Russian)].
- Титова С.Д. 1965. Паразиты рыб Западной Сибири. Томск, изд-во Томск. ун-та, 170 с. [Titova S.D. 1965. Parasites of fish in Western Siberia. Tomsk: publishing house Tomsk. University, 170 pp. (in Russian)].
- Фаттахов Р.Г. 2004. Зараженность карповых рыб метацицеркариями возбудителей описторхоза и меторхоза. Проблемы паразитологии и токсикологии при рыбохозяйственной эксплуатации водоемов: Сб. науч. тр. / под ред. Д.А. Размашкина, А.И. Литвиненко. Тюмень, ФГУП Госрыбцентр, 81–102. [Fattakhov R.G. 2004. The rate of cyprinid fish infection with metacercariae of the agents causing opisthorchiasis and metorchiasis, in: Problems in Parasitology and Toxicology in Commercial Fishing in Aquatic Bodies, D.A. Razmashkin, A.I. Litvinenko (Eds). Tyumen, Gosrybtsentr, 81–102. (in Russian)].
- Фёдоров К.П., Наумов В.А., Кузнецова В.Г. 2002. [Fedorov K.P., Naumov V.A., Kuznetsova V.G. 2002. On some topical issues of opisthorchiasis in humans and animals. Med. Parazitol. and Parazit. Bolezni (3): 7–9. (in Russian)].
- Хорошельцева В.Н., Стрижакова Т.В., Бортников Е.С., Мосесян Г.В., Бугаев Л.А., Денисова Т.В. 2019. Лернеоз объектов аквакультуры в рыболовных хозяйствах южного региона Российской Федерации. Аквакультура, мариккультура и искусственное воспроизводство. Труды АзНИИРХ: 210–215. [Khorosheltseva V.N., Strizhakova T.V., Bortnikov E.S., Mosesyan G.V., Bugeev L.A., Denisova T.V. 2019. Lerneosis in the species cultivated on the fish farms of the South of the Russian Federation. Aquaculture, mariculture and artificial reproduction. Proceedings of AzNIIRH: 210–215. <http://hdl.handle.net/1834/16274> (in Russian)].
- Ядренкина Е.Н. 2014. Различия в зараженности молоди карповых (Cypriniformes) метацицеркариями *Posthodiplostomum cuticola* (Digenea, Diplostomidae) в речной и озерной системах бассейна озера Чаны (Западная Сибирь). Паразитология 48(3): 234–244. [Yadrenkina E.N. 2014. Differences in the infestation rate of young cyprinid fishes (Cypriniformes) by metacercariae of *Posthodiplostomum cuticola* (Digenea, Diplostomatidae) in river and lake systems of the lake Chany basin (Western Siberia) Parazitologiya. 48(3): 234–244. (in Russian)].
- Harding J.P. 1950. On some species of Lernaea. Bulletin of the British Museum (Natural History). Zoology 1: 3–27.
- Katokhin A.V., Serbina E.A. 2023. Molecular genetic species definition of Opisthorchiidae-like cercariae from Bithyniidae snails of Chany Lake (South-Western Siberia, Russia). Parasitol. Res. 122: 341–345. <https://doi.org/10.1007/s00436-022-07725-y>

- Karpenko S.V., Chechulin A.I., Yurlova N.I., Serbina E.A., Vodyanitskaya S.N., Krivopalov A.V., Fedorov K.P. 2008. Characteristic of Opisthorchosis foci in the Southern of West Siberia. *Contemporary Problems of Ecology* 1(5): 517–521.
- Kashinskaya E.N., Simonov E.P., Andree K.B., Vlasenko P.G., Polenogova O.V., Kiriukhin B.A., Solov'yev M.M. Microbial community structure in a host-parasite system: the case of Prussian carp and its parasitic crustaceans. *Journal of Applied Microbiology* 131(4): 1722–1741. <https://doi.org/10.1111/jam.15071>
- Romanov V.I., Interesova E.A., Dyldin Yu.V., Babkina I.B., Karmanova O.G., Vorobiev D.S. 2017. An Annotated list and current state of ichthyofauna of the Middle Ob river basin. *International Journal of Environmental Studies* (IJES) 74(5): 818–830. DOI 10.1080/00207233.2017.1288547
- Serbina E.A. 2022. Bithyniid Snails as Hosts of Opisthorchiidae and Notocotylidae in the south of western Siberia, Russia. *Parasitology Research* 121: 2367–2377. <https://doi.org/10.1007/s00436-022-07558-9>

## ON THE SPECIES COMPOSITION OF FISH PARASITES IN RIVERS AND LAKES IN THE SOUTH OF WESTERN SIBERIA

E. A. Serbina, E. A. Interesova

**Keywords:** ectoparasites, opisthorchiasis, *Metorchis bilis*, *Opisthorchis felineus*, *Rhipidocotyle*, *Paracoenogonimus*, Diplostomidae, Western Siberia

### SUMMARY

The fish from 11 lakes and 4 rivers of four regions of the south of Western Siberia (Novosibirsk, Tomsk, Kemerovo and Omsk regions), were examined from May to November 2015. A total of 817 specimens 14 fish species to five families: Coregonidae (1 species), Thymallidae (1), Cyprinidae (8), Lotidae (1), Percidae (3) were inspected for ectoparasites and endoparasites were infestation. In the present study taxonomic composition of ectoparasites includes representatives of four families of crustaceans (Lernaeopodidae, Lernaeidae, Argulidae and Ergasilidae) and leeches (Glossiphoniidae). Monogeneans were represented by three families: Dactylogyridae, Tetraonchidae and Diplozoidae. Cestodes of two families Ligulidae and Dilepididae were discovered. Fish infected with cestodes family Diphyllbothriidae were no found.

The species composition of trematodes is the most diverse (7 genera to 4 families). Metacercariae of the families Diplostomatidae (genera *Diplostomum*, *Posthodiplostomum*, *Tylodelphys*), Bucephalidae (genus *Rhipidocotyle*), Prohemistomatidae (genus *Paracoenogonimus*), and Opisthorchiidae (genus *Metorchis* and *Opisthorchis*) were identified. *Opisthorchis felineus*, and *Metorchis bilis*, are two opisthorchiid species potentially perilous to human health, and domestic pets (cats, dogs) were found. Metacercariae of *O. felineus*, in all regions (Novosibirsk, Tomsk, Kemerovo and Omsk), in all surveyed rivers: Kiya, Tom, Irtysh and Ob were found. The opisthorchiid metacercariae potentially perilous to human health in three species (dace, ide, roach) out of eight studied (Cyprinidae) were found. The trematodes of the family Diplostomatidae were found in 8 fish species. The highest rates of infection were observed in roach and pike perch.