

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

Институт биологии моря

Сборник работ

№ 18

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ
БИОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА
ЛОСОСЕВЫХ**

Владивосток
1980

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИИ И ЗООГЕОГРАФИИ
ГОЛЬЦОВ РОДА *SALVELINUS* ТИХООКЕАНСКОГО БАССЕЙНА

Т. Е. Буторина, О. Н. Пугачев, П. П. Хохлов

Лаборатория популяционной экологии Института биологии моря ДВНЦ АН СССР,
Владивосток

Гольцы рода *Salvelinus* включают большое число видов и форм с различной экологией. В настоящее время существует несколько точек зрения относительно систематики, эволюции и путей расселения этой группы (Савваитова, 1976; Викторовский, Глубоковский, 1977). В связи с этим новые факты о формировании ареалов гольцов и об экологии отдельных их видов и форм представляют большой интерес.

Работы ряда исследователей (Догель, 1947; Шульман, 1954; Трофименко, 1969; Коновалов, 1971; Шульман, Малахова, Рыбак, 1974; и др.) показали, что паразитологический метод можно весьма успешно использовать для изучения экологии и зоогеографии рыб. Однако гольцы в таком аспекте не исследовались. В данной работе делается попытка выделить среди паразитов гольцов группы видов, которые связаны своим происхождением с Ледовитоморской и Тихоокеанской провинциями. Тем самым мы применяем паразитологический метод для выяснения путей проникновения гольцов в бассейн Тихого океана. Кроме того, данные паразитологии позволят уточнить особенности экологии некоторых видов и форм гольцов.

Материал собран в озерах п-ова Камчатка — Кроноцком и Азабачьем, в р. Камчатке, в бассейне р. Охота — в озерах Корраль и Уега, в р. Анадырь. Методом полного паразитологического вскрытия было исследовано 236 экз. гольцов. Данные о паразитофауне гольцов арктического бассейна — *Salvelinus alpinus* L., *S. namaycush* Walbaum, *S. fontinalis* (Mitchil), а также о паразитофауне мальмы и кунджи из других районов ареала получены из литературных источников (Догель, Марков, 1937; Мамаев и др., 1959; Жуков, 1960, 1963; Стрелков, 1960; Спасский и др., 1961; Мартыанова-Глебова, 1962; Трофименко, 1962; Богданова, 1963; Коновалов, 1971; Dechtiar, 1972; Hicks, Threlfall, 1973; Hare, Frantsi, 1974; Mudry, McCart, 1976).

В целом паразитофауна гольцов однообразна и обеднена по сравнению с паразитофауной рыб южных водоемов. Это однообразие обуславливается филогенетической молодостью гольцов (Викторовский, Глубоковский, 1977), так как узкая и строгая специфичность есть результат длительной взаимной адаптации и совместной эволюции паразита и хозяина, что приводит к интенсивному видообразованию на основе специализации. Обеднение паразитофауны гольцов есть частное проявление относительной бедности арктической фауны. Узко специфичные паразиты чаще всего встречаются среди групп с прямым циклом развития. По этой причине гольцы относительно слабо заражены простейшими и моногенеями, кроме нескольких обычных для лососевых рыб видов: *Muxoboius arcticus*, *Apiosoma* sp., *Trichophrya piscium*, *Dermocystidium salmonis*, *Tetraonchus alaskensis*. Исключение составляет *Gyrodactylus birmani*. Этот вид обнаружен только у

гольцов тихоокеанской группы и, по всей видимости, строго специфичен к роду *Salvelinus*.

Поскольку гольцы имеют широкий спектр питания, они приобрели значительное число паразитов со сложным жизненным циклом. По количеству видов преобладают цестоды, трематоды и нематоды. Водоёмы, где обитают гольцы, имеют разнообразную фауну беспозвоночных. Большинство из них входит в пищевой рацион гольцов и одновременно служит промежуточными хозяевами их паразитов. Следует отметить, что эврифагия вообще характерна для рыб высоких широт. Поскольку арктические биоценозы сравнительно бедны, то любой член такого биоценоза не может быть узко специализирован в отношении питания.

Вследствие высокой экологической пластичности виды и формы гольцов сильно различаются по фауне паразитов. Зная экологию паразитов, можно достаточно точно выяснить экологию хозяина. Часть паразитов рыба получает при питании планктонными ракообразными — промежуточными хозяевами гельминтов. В своем жизненном цикле с планктоном связаны виды родов *Proteocephalus*, *Eubothrium*, *Diphyllobothrium*, *Philonema*. Другие паразиты, *Crepidostomum*, *Cyathocephalus*, *Metechinorhynchus*, имеют в качестве промежуточных хозяев донных беспозвоночных — моллюсков или бокоплавов. Расселительные стадии многих паразитов (споры микоспоридий, церкарии многих трематод — *Tetracotyle*, *Diplostomatidae*) находятся главным образом в придонных слоях воды. Заражение хозяев этими паразитами косвенно указывает на то, что рыба значительную часть времени проводит у дна водоёма.

Заражение некоторыми паразитами может происходить различными путями. Например, *Diphyllobothrium* попадает в рыбу — второго промежуточного хозяина — непосредственно при поедании циклопов. В то же время рыба может служить и резервуарным хозяином. В этом случае хищник аккумулирует паразита, поедая других рыб. Тогда присутствие подобных паразитов и в особенности высокая интенсивность заражения свидетельствуют не о планктофагии, а о хищничестве. То же самое имеет место, когда хищник является дефинитивным хозяином паразита (*Eubothrium*). Здесь для выяснения спектра питания определенного хозяина необходимо оценивать всю паразитофауну.

Наиболее сильно различается паразитофауна проходных и туводных форм. Паразитофауна разных видов гольцов в морской период жизни весьма сходна, что свидетельствует о значительном сходстве в их экологии, в частности в питании в море. У проходных мальмы (*S. malma*) и кунджи (*S. leucomaenis*) из различных районов ареала, проходного *S. albus* из бассейна р. Камчатки и *S. fontinalis* из водоемов Аляски и Канады обнаружены широко распространённые морские паразиты: *Pelichnibothrium speciosum*, *Nybelinia surmenicola*, *Podocotyle atomon*, *Lecithaster gibbosus*, *Brachyphallus crenatus*, *Derogenes varicus*, *Echinorhynchus gadi*, личинки *Anisakis* sp., *Volbosoma caeniforme* (табл. 2, 6, 7). В пищевой рацион гольцов в море входят эвфаузииды, на что указывает заражение *Anisakis* sp., копеподы (заражение *L. gibbosus*, *Contracaecum aduncum*), амфиподы (заражение *E. gadi*), молодь морских рыб (заражение *Eubothrium crassum*, *Vuceerhalopsis gracilescens*).

Туводная мальма, как и проходная в пресноводный период жизни, заражена типичными для лососевых рыб паразитами: *Cyathocephalus truncatus*, *Crepidostomum farionis*, *Cystidicola farionis*, *Metechinorhynchus salmonis* (табл. 1), что связано с поеданием бентоносных животных. В то же время находки *Diphyllobothrium* sp., *Eubothrium salvelini* (табл. 2) свидетельствуют о том, что в пищевой рацион мальмы некоторых районов может входить рыба: молодь нерки, корюшка, колюш-

Паразитофауна мальмы *S. malma*

Вид	Проходная				Туводная	
	р. Камчатка		р. Анадырь		оз. Азабачье	
	вскрыто 15 экз.		вскрыто 15 экз.		вскрыто 53 экз.	
	процент зараже- ния	индекс обилия	процент зараже- ния	индекс обилия	процент зараже- ния	индекс обилия
Морские						
<i>Pelichnibothrium speciosum</i>	60,0	12,3	33,3	6,8	0	0
<i>Bucephalopsis gracilescens</i>	13,3	1,5	0	0	0	0
<i>Lecithaster gibbosus</i>	66,7	13,7	66,7	3,7	0	0
<i>Anisakis</i> sp. 1.	33,3	0,4	13,3	0,1	0	0
<i>Echinorhynchus gadi</i>	73,3	27,6	20,0	0,2	0	0
<i>Bolbosoma caenoforme</i>	40,0	2,1	20,0	0,2	0	0
Пресноводные						
<i>Hexamita salmonis</i>	13,3	—	0	—	0	—
<i>Myxidium salvelini</i>	6,7	—	0	—	16,9	—
<i>Zschokkella orientalis</i>	0	—	0	—	1,9	—
<i>Apiosoma</i> sp.	0	—	53,3	—	0	—
<i>Chloromyxum coregoni</i>	0	—	0	—	3,8	—
<i>Myxobolus arcticus</i>	53,3	—	26,7	—	64,2	—
<i>M. krokhini</i>	0	—	0	—	3,8	—
<i>Dermocystidium salmonis</i>	6,7	—	13,3	—	9,4	—
<i>Trichophrya piscium</i>	0	—	0	—	49,1	—
<i>Tetraonchus alaskensis</i>	0	0	0	0	5,7	0,2
<i>Gyrodactylus birmani</i>	0	0	0	0	1,9	0,1
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	6,7	0,8	0	0	33,9	5,3
<i>Proteocephalus exiguus</i>	0	0	6,7	0,3	16,9	0,5
<i>Proteocephalus</i> sp.	0	0	46,7	2,4	0	0
<i>Diphyllobothrium osmeri</i>	0	0	6,7	0,1	0	0
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	6,7	0,9	0	0	58,5	39,1
<i>Crepidostomum farionis</i>	26,7	13,4	0	0	45,3	14,5
<i>Diplostomum paracaudum</i>	6,7	0,1	0	0	80,0	7,9
<i>Diplostomum</i> sp. 1 Rasmashkin 1972	13,3	0,9	0	0	94,3	93,7
<i>Diplostomum</i> sp.	0	0	40,0	2,1	—	—
<i>Tetracotyle intermedia</i>	6,0	0,30	55,6	1,5	86,0	42,0
<i>Contraecum</i> sp.	26,7	0,6	33,3	0,5	3,8	0,1
<i>Cystidicola farionis</i>	20,0	11,3	0	0	52,8	27,5
<i>Cucullanus truttiae</i>	53,3	3,5	0	0	54,7	3,1
<i>Philonema oncorhynchi</i>	6,7	0,1	20,0	0,3	5,7	0,1
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	6,7	4,0	0	0	47,2	28,9
<i>Salmincola carpionis</i>	0	0	13,3	0,1	11,3	0,2
<i>Anodonta yukonensis</i>	0	0	0	0	9,4	0,8

ка. По некоторым данным (Кохменко, 1964, 1965; Тагмазян, 1974; Грищенко, 1976; Armstrong, 1970), мальма питается также икрой и молодью кеты и горбуши. В пресных водах мальма образует ряд форм, различающихся по морфологии и экологии. В соответствии с этим пресноводная паразитофауна каждого вида и отдельного экотипа имеет свои особенности. Например, в бассейне р. Камчатки (табл. 1) мальма питается в основном моллюсками (заражение *Phyllodistomum conostomum*, *Tetracotyle intermedia*, представителями сем. *Diplostomatidae*) и бокоплавами (заражение *Crepidostomum farionis*, *Cystidicola farionis*, *Metechinorhynchus salmonis*). Кроме обычной формы мальмы в бассейне оз. Азабачьего (нижнее течение

Гельминтофауна мальмы *S. malma* из различных районов ареала

Вид	Приморье	Сахалин	Бассейн Амура	Камчатка		Чукотка	
	проход- ная	проход- ная	проход- ная	про- ход- ная	тувод- ная	про- ход- ная	ту- вод ная
Морские							
<i>Pelichnibothrium speciosum</i>	+	—	—	+	—	+	—
<i>Scolex pleuronectis</i>	+	—	—	+	—	+	—
<i>Nybelinia surmenicola</i>	—	—	—	+	—	—	—
<i>Bucephalopsis gracilescens</i>	—	—	—	+	—	+	—
<i>Hemiurus lewinsi</i>	+	—	—	+	—	+	—
<i>Parahemiurus merus</i>	+	—	—	+	—	—	—
<i>Brachyphallus crenatus</i>	+	—	—	+	—	+	—
<i>Genarches mulleri</i>	—	—	—	—	—	+	—
<i>Derogenes varicus</i>	—	—	—	+	—	+	—
<i>Genolinea anura</i>	—	—	—	—	—	+	—
<i>Lecithaster gibbosus</i>	+	—	—	+	—	+	—
<i>Bacciger petrowi</i>	—	—	—	+	—	+	—
<i>Prosorhynchus crucibulum</i>	—	—	—	+	—	—	—
<i>Podocotyle atomon</i>	—	—	—	—	—	+	—
<i>P. reflexa</i>	—	—	—	—	—	+	—
<i>Contraecaecura aduncum</i>	+	+	+	+	—	+	—
<i>Porrocaecum sp. (1.)</i>	—	—	—	+	—	+	—
<i>Anisakis sp. (1.)</i>	+	—	+	+	—	+	—
<i>Echinorhynchus gadi</i>	+	+	+	+	—	+	—
<i>Corynosoma strumosum</i>	+	—	—	+	—	+	—
<i>C. semerme</i>	—	—	—	+	—	+	—
<i>Bolbosoma caenoforme</i>	+	—	—	+	—	—	—
Эстуарные							
<i>Eubothrium crassum</i>	+	+	+	+	—	+	—
<i>Diplocotyle olrikii</i>	+	—	—	—	—	+	—
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	+	—	+	+	+	+	—
Пресноводные							
<i>Tetraonchus alaskensis</i>	—	—	+	—	+	+	+
<i>Proteocephalus exiguus</i>	+	+	+	+	+	—	—
<i>P. arcticus</i>	—	—	—	—	—	+	—
<i>Eubothrium salvelini</i>	—	—	—	+	+	—	—
<i>Diphyllobothrium dallii</i>	—	—	—	—	—	+	—
<i>Diphyllobothrium sp.</i>	+	—	—	+	—	+	—
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	—	+	+	+	+	—	—
<i>Crepidostomum farionis</i>	+	+	+	+	+	+	—
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	—	—	—	+	+	—	—
<i>Rabdochona amago</i>	+	+	—	—	—	—	—
<i>Rh. denudata</i>	—	—	—	+	—	—	—
<i>Cystidicoloides tenuissima</i>	+	+	—	+	+	—	—
<i>Cystidicola farionis</i>	+	+	+	+	+	—	—
<i>Ascarophis skrjabini</i>	—	+	—	—	—	—	—
<i>A. pacificus</i>	—	—	—	—	—	+	—
<i>Cucullanus truttae</i>	+	+	+	+	+	+	—
<i>Philonema oncorhynchi</i>	+	—	—	+	+	+	—
<i>Salvelinema salmonicola</i>	—	—	—	+	—	—	—
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	—	—	+	+	+	—	—
<i>Acanthocephalus aculeatus</i>	+	—	—	—	—	—	—
<i>Rhadinorhynchus trachuri</i>	+	—	—	—	—	—	—
<i>Pseudorhadinorhynchus markewichi</i>	—	—	+	—	—	—	—

р. Камчатки) обитает ручьевого голец — по-видимому, также одна из форм мальмы. Его паразитофауна сильно обеднена, поскольку ручьевого голец занимает биотип с обедненной гидрофауной. Только *Cucullanus truttae* сильно заражает эту форму и поэтому может служить индикатором ручьевых голецов (табл. 3).

Таблица 3

Паразитофауна ручьевого гольца (*S. malma*?)
из бассейна оз. Азабачьего (вскрыто 45 экз.)

Вид	процент зараже- ния	индекс обилия
<i>Muxidium salvelini</i>	4,4	—
<i>Zschokkella orientalis</i>	2,2	—
<i>Leptotheca krogiusi</i>	2,2	—
<i>Muxobolus arcticus</i>	28,9	—
<i>Chloromyxum coregoni</i>	4,4	—
<i>Henneyua zschokkei</i>	2,2	—
<i>Trichophrya piscium</i>	35,6	—
<i>Dermocystidium salmonis</i>	2,2	—
<i>Apiosoma</i> sp.	2,2	—
<i>Proteocephalus exiguus</i>	17,8	0,4
<i>Crepidostomum farionis</i>	8,8	1,6
<i>Diplostomum paracaudum</i>	4,4	0,2
<i>Diplostomum</i> sp. 1., Rasmashkin 1972	4,4	0,2
<i>Contraecaecum</i> sp.	4,4	0,2
<i>Cystidicola farionis</i>	31,0	5,6
<i>Cucullanus truttae</i>	82,2	2,6
<i>Philonema oncorhynchi</i>	2,2	0,1
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	2,2	0,1

отсутствием промежуточных хозяев ряда гельминтов.

Арктический голец распространен циркумполярно и встречается в водоемах как Евразии, так и Северной Америки. Сравнение фауны паразитов арктического гольца из водоемов Новой Земли (Догель, Марков, 1937) и из водоемов Северной Америки (Hicks, Threlfall, 1973; Mudry, McCart, 1976) показывает, что ряд паразитов встречается на гольцах обоих континентов — это *Eubothrium salvelini*, *Dero-genes varius*, *Brachyphallus crenatus*, *Contraecaecum aduncum*, *Metechinorhynchus salmonis*, *Salmincola edwardsii*. Находки видов в диаметрально противоположных точках ареала хозяина говорят о том, что эти паразиты имеют циркумполярное распространение. Другие паразиты обнаружены только на американских гольцах — *Proteocephalus tumidocollus*, *Phyllodistomum limnosa*, *Philonema agubernaculum*, *Bulbodacnitis alpinus*, *Metechinorhynchus lateralis*. Ранее считавшаяся американским эндемиком *Cystidicola stigmatura* ныне сведена в синоним *C. farionis* (Arthur et al., 1976). К сожалению, недостаток данных по паразитофауне гольцов Северной Америки затрудняет их сравнение с палеарктическими гольцами.

Кунджа может питаться бентосом (заражение *Crepidostomum farionis*, *Cystidicola farionis*, *Cystidicoloides tenuissima*, *Metechinorhynchus salmonis*) и рыбой (заражение *Diphyllbothrium* sp., *Eubothrium salvelini*). На питание кунджи у дна косвенно указывает присутствие *Muxobolus arcticus* и глохидиев *Anodonta yukonensis*, *Tetracotyle intermedia*, *Diplostomum* sp. Кунджа также совершает миграции на мелководья, где происходит ее заражение моногенейми и рачками рода *Salmincola* (табл. 5).

Паразиты морского происхождения составляют у кунджи в бассейне р. Камчатки и в реках Южного Сахалина около 25%, в р. Пенжине — 35%. Явное преобладание пресноводных элементов в паразитофауне кунджи говорит в пользу того, что большую часть жизни она проводит в пресных водах, а в море не уходит далеко от берега. Таким образом, оправдывается представление о кундже как о полупроходной рыбе. Существующее мнение, что кунджа заходит в реки

Некоторые паразиты мальмы встречаются лишь в отдельных частях ее ареала. Так, *Proteocephalus arcticus*, *Diphyllbothrium dal-lii*, *Salvelinerna salmonicola* встречены только на Чукотке, *Pseudorhadinorhynchus markewichi* — в бассейне Амура, *Muxobolus cerebra-lis* — на Сахалине. У чукотской мальмы найден *Ascarophis pacificus*, в то время как у сахалинской — близкий вид *A. skryabini*. Только в бассейне Японского моря обнаружены *Acanthocephalus aculeatus*, *Rhadinorhynchus trachuri*, *Rhabdochona amago* (табл. 2). Такая специфика паразитофауны отдельных водоемов связана с особенностями гидрологии этих водоемов и с наличием или

Таблица 4

**Паразитофауна арктического
гольца *S. alpinus***

Вид	Европа	Канада, Аляска
<i>Tetraonchus alaskensis</i>	—	+
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	—	+
<i>Eubothrium salvelini</i>	+	+
<i>E. crassum</i>	—	+
<i>Diphyllbothrium</i> sp. pl.	+	—
<i>Proteocephalus tumidocollus</i>	—	+
<i>Proteocephalus</i> sp.	—	+
<i>Diplocotyle olrikii</i>	+	—
<i>Bothrimonus sturionis</i>	—	+
<i>Podocotyle atomon</i>	+	—
<i>Lecithaster gibbosus</i>	+	—
<i>Bunodera luciopercaea</i>	—	+
<i>Сrepidostomum farionis</i>	—	+
<i>Phyllodistomum limnosa</i>	—	+
<i>Phyllodistomum</i> sp.	—	+
<i>Derogenes varicus</i>	+	+
<i>Brachyphallus crenatus</i>	+	+
<i>Hemiurus lewinsi</i>	+	—
<i>Diplostomum spathaceum</i>	—	+
<i>Contracaecum aduncum</i>	+	+
<i>Contracaecum</i> sp.	—	+
<i>Porrocaecum</i> sp. 1.	+	—
<i>Anisakis</i> sp. 1.	—	+
<i>Metabronema salvelini</i>	—	+
<i>Capillaria salvelini</i>	—	+
<i>Philonema agubernaculum</i>	—	+
<i>Cystidicola farionis</i>	+	+
<i>Bulbodacnitis alpinus</i>	—	+
<i>Echinorhynchus gadi</i>	+	—
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	+	+
<i>M. lateralis</i>	—	+
<i>Salmincola edwardsii</i>	+	+
<i>S. carpionis</i>	—	+

только на нерест, а всю остальную часть жизни проводит в море (Никольский, 1956; Савваитова, 1964), не подтверждается паразитологическими данными. Отсутствие морских паразитов у некоторых популяций кунджи — оз. Азабачье и оз. Ушки, р. Николка и р. Плотникова на Камчатке (Спасский и др., 1961; Коновалов, 1971; наши данные), р. Мы и р. Большая Иска в бассейне Амура (Мартьянова-Глебова, 1962) позволяют допустить существование туводной формы кунджи (табл. 6). Речные популяции этого вида из рек Южного Сахалина (Богданова, 1963), р. Николки и р. Пенжины на Камчатке (Трофименко, 1962; Коновалов, 1971) сильно заражены *Cucullanus truttae* (68,0—86,7). Инвазия этим паразитом кунджи, заходящей в озера (Азабачье, Ушки), слабее — 40,0—66,7%. Обратную картину дают *Diphyllbothrium* sp., *Eubothrium salvelini*, *Philonema oncorhynchi*, моногенетические сосальщики и рачки *Salmincola*. Эти паразиты сильнее заражают кунджу в озерах, чем в реках.

Некоторые паразиты характерны только для какой-либо части ареала кунджи. В частности, *Pseudorhadinorhynchus markewichi* обнаружен только в бассейне Амура. *Triacnophorus nodulosus* и *Tr. crassus* найдены в р. Пенжине, где обитает окончательный хозяин этих паразитов — щука. *Philonema oncorhynchi* встречена в бассейне Тихого океана — здесь кунджа питается молодью тихоокеанских лососей. *Rhabdochona atago* эндемична для Японского моря (Мамаев и др., 1959). В Беринговом море у кунджи встречается *Nybelinia surmenicola*, в Японском море — *Capillaria curilica* и *Genolinea anura* (табл. 6).

S. albus изучен в камчатских озерах Азабачье и Кроноцкое. Более половины пресноводных видов паразитов оказались общими для обеих популяций (табл. 7). Заражение *Diphyllbothrium* sp., *Eubothrium salvelini*, *Philonema oncorhynchi* связано с хищничеством. В результате реинвазии при питании рыбой происходит аккумуляция паразитов, промежуточными хозяевами которых служат бентосные организмы (заражение *Сrepidostomum farionis* и *Cystidicola farionis*). Незначительное заражение голецов-хищников оз. Азабачье *Phyllodistomum conostomum*, *Neoechinorhynchus rutili*, *Metechinorhynchus salmonis* указывает на то, что в некоторых случаях (например, в пе-

Паразитофауна кунджи *S. leucotaenias* бассейна р. Камчатки

Вид	р. Камчатка, 1971 г.		оз. Азабачье, 1974 г.	
	вскрыто 15 экз.		вскрыто 10 экз.	
	процент зараже- ния	индекс обилия	процент зараже- ния	индекс обилия
Морские				
<i>Nybelinia surmenicola</i>	13,3	0,1	0	0
<i>Derogenes varius</i>	6,7	0,1	0	0
<i>Anisakis</i> sp. 1.	33,3	0,5	0	0
<i>Corynosoma villosum</i>	6,7	0,1	0	0
<i>C. strumosum</i>	6,7	0,3	0	0
<i>Bolbosoma caenoforme</i>	6,7	0,1	0	0
Эстуарно-пресноводный				
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	20,0	2,6	60,0	6,6
Пресноводные				
<i>Hexamita salmonis</i>	0	—	10,0	—
<i>Myxidium salvelini</i>	0	—	20,0	—
<i>Zschokkella orientalis</i>	33,3	—	10,0	—
<i>Myxobolus arcticus</i>	60,0	—	40,0	—
<i>M. krokhini</i>	6,7	—	0	—
<i>Dermocystidium salmonis</i>	6,7	—	0	—
<i>Tetraonchus alaskensis</i>	40,0	2,1	20,0	0,7
<i>Eubothrium salvelini</i>	86,7	0,7	20,0	1,0
<i>Diphyllobothrium</i> sp. pl.	13,3	0,7	70,0	6,2
<i>Crepidostomum farionis</i>	13,3	1,7	50,0	54,3
<i>C. metoecus</i>	0	0	10,0	0,1
<i>Diplostomum paracaudum</i>	0	0	70,0	1,7
<i>Diplostomum</i> sp. 1 Rasmash- kin 1972	0	0	30,0	1,8
<i>Tetracotyle intermedia</i>	0	0	40,0	1,7
<i>Contracaecum</i> sp.	33,3	4,5	0	0
<i>Cystidicola farionis</i>	53,3	9,8	100,0	123,0
<i>Cystidicoloides tenuissima</i>	0	0	10,0	0,3
<i>Cucullanus truttae</i>	40,0	4,0	60,0	3,4
<i>Philonema oncorhynchi</i>	33,3	1,1	40,0	11,7
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	20,0	2,9	30,0	0,4
<i>Salmincola carpionis</i>	53,3	2,5	80,0	3,4

риоды недостатка питания) они могут частично переходить на питание бентосом. Это тем более вероятно, что *S. albus* довольно сильно заражен *Myxobolus arcticus*, споры которого скапливаются на дне. Таким образом, по характеру питания этот вид близок к кундже, но в отличие от нее приурочен к озерам. Хищники оз. Азабачье сильнее заражены *Diphyllobothrium* sp., *Eubothrium salvelini*, так как хозяева этих паразитов (молодь лососей, корюшка, колюшка) составляют основу их пищевого рациона. В оз. Кроночком питание *S. albus*, по-видимому, более разнообразно, так как он сильнее заражен *Cr. farionis*, *M. arcticus* и некоторыми другими паразитами (табл. 7). Викторский (1975) также отмечает, что «белый» голец (*S. albus*, по Глубоковскому, 1977 б)—малоспециализированная форма с широким спектром питания. По этим особенностям он близок к нейве.

Нейва (*S. neiva*) исследовалась в бассейне р. Охоты (в озерах Корраль и Уега). Это облигатно пресноводный вид — морские паразиты у нее отсутствуют (табл. 8). На приуроченность нейвы к озерам указывают редкие находки *Cucullanus truttae*. Значительное сходство в паразитофауне нейвы обеих популяций свидетельствует о сходстве в их экологии; различия проявляются в основном в разной интенсивности и экстенсивности заражения обцими для них паразитами *Diphyllobothrium* sp., *Azygia lucii*, *N. rutili*. Наиболее сильно нейва

Гельминтофауна кунджи *S. leucotnaenis* из различных районов ареала

Вид паразита	Японское море, Приморье	Сахалин	Бассейн Амура		Камчатка	
	проход-ная	проход-ная	проход-ная	туводная	проход-ная	тувод-ная
Морские						
<i>Nybelinia surmenicola</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Pelichnibothrium speciosum</i>	+	—	—	—	+	—
<i>Scolex pleuronectis</i>	+	—	—	—	+	—
<i>Bucephalopsis gracilescens</i>	+	—	+	+	—	—
<i>Hemiurus lewinsi</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Brachyphallus crenatus</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Genarches mulleri</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Derogenes varicus</i>	+	—	—	—	+	—
<i>Genolinea anura</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Lecithaster gibbosus</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Podocotyle atomon</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Tubulovesicula lindbergi</i>	+	—	+	—	—	—
<i>Contraecaecum aduncum</i>	+	+	+	+	+	—
<i>Porrocaecum</i> sp. (1.)	—	—	—	—	+	—
<i>Anisakis</i> sp. (1.)	+	—	+	—	+	—
<i>Echinorhynchus gadi</i>	+	+	—	—	+	—
<i>Corynosoma strumosum</i>	+	+	—	—	—	—
<i>Bolbosoma caenoforme</i>	+	—	—	—	+	—
Эстуарные						
<i>Eubothrium crassum</i>	+	+	—	—	+	—
<i>Diplocotyle olrikii</i>	—	—	+	—	+	—
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	+	+	+	+	+	+
Пресноводные						
<i>Tetraonchus alaskensis</i>	—	—	+	—	+	+
<i>Eubothrium salvelini</i>	—	—	—	—	+	+
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	+	+	+	+	+	—
<i>Proteocephalus exiguus</i>	+	—	+	+	+	+
<i>Diphyllobothrium</i> sp. (1.)	—	—	—	—	+	+
<i>Crepidostomum farionis</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Rhablochona amago</i>	—	+	—	—	—	—
<i>Rh. salvelini</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Cystidicoloides tenuissima</i>	+	+	—	—	+	—
<i>Cystidicola farionis</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Cucullanus truttae</i>	—	+	+	+	+	+
<i>Pseudoechinorhynchus clavula</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Philonema oncorhynchi</i>	—	—	—	—	+	+
<i>Capillaria salvelini</i>	+	+	—	—	—	—
<i>C. curilica</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	+	—	—	—	+	+
<i>N. crassus</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Metechinorhynchus truttae</i>	—	+	—	—	—	—
<i>Pseudorhadinorhynchus markewichi</i>	—	—	+	+	—	—

заражена *Proteocephalus exiguus*, так как планктон играет важную роль в ее пищевом рационе. Наряду с планктоном нейва питается бентосом — моллюсками (заражение *Ph. conostomum*) и остракодами (заражение *N. rutili*). Заражение *Diphyllobothrium* sp., *E. salvelini* указывает на питание нейвы молодью лососей, девятииглой колюшкой. Другие виды озерных рыб (гольян, бычок-подкаменщик), по-видимому, также используются нейвой, так как они обычны в пищевом рационе голецов рода *Salvelinus* (Редкозубов, Мовчан, 1974; Dryer, 1965; Hicks, Threlfall, 1973). Таким образом, по характеру питания нейва — эврифаг с преобладанием в рационе планктона.

Паразитофауна *S. namaycush* и *S. fontinalis* из водоемов Канады

Паразитофауна *S. albus* водоемов Камчатки

Вид	Проходной		Туводный			
	р. Азабачья		оз. Азабачье		оз. Кроноцкое	
	вскрыто 15 экз.		вскрыто 12 экз.		вскрыто 4 экз.	
	процент заражения	индекс обилия	процент заражения	индекс обилия	колич. зараж. рыб	индекс обилия
Морские						
<i>Pelichnibothrium speciosum</i>	40,0	1,1	0	0	0	0
<i>Bucephalopsis gracilescens</i>	13,3	0,3	0	0	0	0
<i>Lecithaster gibbosus</i>	6,7	0,1	0	0	0	0
<i>Anisakis</i> sp. 1.	80,0	1,0	0	0	0	0
<i>Echinorhynchus gadi</i>	20,0	0,3	0	0	0	0
<i>Corynosoma strumosum</i>	6,7	0,1	0	0	0	0
<i>Bolbosorna caeniforme</i>	20,0	0,1	0	0	0	0
Пресноводные						
<i>Hexamita salmonis</i>	6,7	—	0	—	0	—
<i>Myxidium salvelini</i>	33,3	—	16,7	—	0	—
<i>Zschokkella orientalis</i>	13,3	—	8,3	—	1	—
<i>Myxobolus arcticus</i>	73,3	—	83,3	—	4	—
<i>Henneguya zschokkei</i>	6,7	—	0	—	0	—
<i>Trichophrya piscium</i>	6,7	—	33,3	—	3	—
<i>Dermocystidium salmonis</i>	6,7	—	8,3	—	0	—
<i>Tetraonchus alaskensis</i>	6,7	0,1	0	0	0	0
<i>Eubothrium salvelini</i>	93,3	58,8	91,7	22,8	4	11,3
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	6,7	0,1	0	0	0	0
<i>Diphyllobothrium</i> sp. pl.	80,0	15,0	83,3	8,5	2	4,3
<i>Proteocephalus exiguus</i>	6,7	0,2	0	0	0	0
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	40,0	2,4	50,0	1,9	0	0
<i>Crepidostomum farionis</i>	93,3	7,5	83,3	24,5	3	57,8
<i>Diplostomum</i> sp. 1 Ras-	20,0	1,3	75,0	9,9	0	0
<i>mashkin</i> 1972	0	0	25,0	0,1	0	0
<i>D. paracaudum</i>	0	0	25,0	0,1	0	0
<i>Tetracotyle intermedia</i>	6,7	0,3	—	—	—	—
<i>Contracaecum</i> sp.	20,0	0,8	0	0	0	0
<i>Cystidicola farionis</i>	86,7	52,3	83,3	46,7	0	0
<i>Cucullanus truttiae</i>	26,7	1,5	16,7	0,4	2	1,8
<i>Philonema oncorhynchi</i>	60,0	2,4	33,3	0,7	4	10,5
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	53,3	4,3	25,0	0,9	1	10,0
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	73,3	10,7	58,3	0,8	0	0
<i>Salmincola carpionis</i>	6,7	0,1	8,3	0,4	3	4,8

и Аляски изучена рядом американских авторов (Dechtiar, 1972; Hicks, Threlfall, 1973; Nare, Frantsi, 1974; Mudry, McCart, 1976). По их данным, *S. namauscush* — туводный вид, однако у него обнаружены морские и эстуарные паразиты *Eubothrium crassum*, *Brachyphallus srenatus*. Этот факт может объясняться двояко. Возможно, этот вид выходит в эстуарий, где и заражается морскими паразитами. Как показали экспериментальные исследования (Scott, Crossman, 1973), *S. namauscush* способен жить при значительной солености воды. Возможно также, что как хищник он способен аккумулялировать морских паразитов при поедании проходных и полупроходных рыб. Для того чтобы выяснить, каким образом этот вид приобрел морских паразитов, необходимо изучить возрастную динамику паразитофауны *S. namauscush*. Из пресноводных паразитов у *S. namauscush* встречаются обычные для других лососевых рыб *Cyathocephalus truncatus*,

Паразитофауна нейвы *S. neiva* бассейна р. Охоты

Вид	Оз. Корраль				Оз. Уега	
	вскрыто 15 экз.		вскрыто 15 экз.		вскрыто 17 экз.	
	процент зараже- ния	индекс обилия	процент зараже- ния	индекс обилия	колич. зараж. рыб	индекс обилия
<i>Myxidium salvelini</i>	13,4	0	0	—	1	—
<i>Zschokkella orientalis</i>	0	—	6,7	—	1	—
<i>Myxobolus arcticus</i>	20,0	—	0	—	0	—
<i>Trichophrya piscium</i>	13,4	—	0	—	0	—
<i>Eubothrium salvelini</i>	33,3	8,0	40,0	0,8	3	2,0
<i>Diphyllbothrium sp. (1.)</i>	46,9	12	40,0	1,1	7	5,1
<i>Proteocephalus exiguus</i>	66,7	45,6	100	12,7	3	6,7
<i>Crepidostomum farionis</i>	0	0	0	0	1	0,1
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	60,0	5,4	80,0	8,3	0	0
<i>Azygia lucii</i>	20,0	2,5	6,7	0,1	3	6,7
<i>Tetracotyle intermedia</i>	6,7	1,0	0	0	5	1,7
<i>Diplostomum sp.</i>	26,7	1,6	13,3	0,2	5	2,9
<i>Capillaria salvelini</i>	13,4	0,4	0	0	4	1,3
<i>Cucullanus truttae</i>	6,7	0,1	0	0	2	0,7
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	60,0	3,2	53,3	1,3	7	27,3
<i>N. crassus</i>	13,4	0,6	0	0	0	0
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	0	0	0	0	3	1,0
<i>Paracanthocephalus tenuirostris</i>	6,7	0,1	0	0	0	0
<i>Acanthobdella peledina</i>	6,7	0,2	0	0	0	0

Enboghrium salvelini, *Crepidostomum farionis*, *Capillaria salvelini*, *Metechinorhynchus salmonis*. Другие паразиты представляют собой чисто американские элементы — это *Proteocephalus tumidocollus*, *Phionema agubernaculum*, *Cystidicola cristivomeri*, *Metechinorhynchus lateralis*, *Salmincola siscowet*. О приуроченности *S. namauscush* к озерам свидетельствует отсутствие у них *Cucullanus truttae* и заражение *Eubothrium salvelini*, *Diphyllbothrium sp.* В пресной воде *S. namauscush* питается, по-видимому, как рыбой, так и бентосом, поскольку видовой состав гельминтов этих рыб достаточно разнообразен.

Среди паразитов *S. fontinalis* также имеются виды, характерные только для американского континента: *Tetraonchus variabilis*, *Phyllodistomum limnosa*, *Ph. tumidocollus*, *Ph. agubernaculum*, *M. lateralis*. У проходного *S. fontinalis* морские паразиты представлены широко распространенными видами *Podocotyle atomon*, *Derogenes varicus*, *V. srenatus*. Из пресноводных паразитов у них найдены обычные для лососевых рыб *Cr. farionis*, *E. salvelini*, *C. salvelini*, *Metabronema salvelini*, *Salmincola edwardsii*.

Таким образом, сравнительный анализ паразитофауны разных видов и форм показывает, что у них встречается ряд общих, типичных для лососевых видов пресноводных и морских паразитов. В то же время паразитофауна каждого вида гольцов имеет свои особенности, которые связаны с различиями в их экологии, ареале или с другими характеристиками. Изучение паразитофауны разных видов и форм гольцов позволяет выяснить особенности их биологии и распространения, а также дифференцировать их по паразитам-индикаторам, что было сделано для бассейна р. Камчатки (Маховенко, 1972; Буторина, 1975, а также наст. сб.).

Паразиты гольцов, как правило, не проявляют узкой и строгой специфичности по отношению к отдельным видам этих рыб и даже ко всему роду в целом (исключение — *Cyrodactylus birmani*). Боль-

Список паразитов, обнаруженных у гольцов
р. Камчатки

шинство паразитов гольцов характерно для сем. Salmonidae, поэтому нельзя назвать виды паразитов, которые демонстрировали бы параллельную эволюцию паразита и хозяина. Однако можно выделить группы паразитов, становление которых происходило в Ледовитоморской либо в Тихоокеанской провинциях. Некоторые виды — *Muxobolus krokhini*, *Leptotheca krogiusi*, *Salmincola carpionis*, *Tetraonchus alaskensis* — связаны с районом Северной Пацифики. Они обнаружены на Камчатке, Чукотке и в реках тихоокеанского побережья Северной Америки. *Acanthobdella livanowi* ранее считалась камчатским эндемиком. В настоящее время она найдена на Чукотке и Охотском побережье (Лукин, 1976). По-видимому, этот вид — эндемик Тихоокеанской провинции циркумполярной подобласти. С другой стороны, в бассейне р. Охоты у *S. neiva* обнаружены паразиты, происхождение которых явно связано с сибирской фауной. В частности, нейва заражена *Azygia lucii* — специфичным паразитом щуки, который распространен почти по всей Палеарктике, но отсутствует в водоемах Охотского побережья. Кроме того, у нейвы найдена пиявка *Acanthobdella peledina*, в то время как у камчатских видов — *A. livanowi*, *A. peledina* — распространена по всей Сибири и встречается на многих видах лососевых, особенно на сигах. В свободноживущем состоянии эта пиявка не встречается. *A. livanowi*, напротив, значительную часть жизни проводит в свободном состоянии. Ареал этого вида включает водоемы Чукотки и Охотского побережья, где она встречается совместно с *A. peledina* (пока неизвестно, могут ли они паразитировать на одной рыбе), и Камчатки, где встречается только *A. li-*

Вид	Salvelinus leucomacanis	S. malma	S. albus
<i>Hexamita salmonis</i> (Moore, 1923)			
<i>Myxidium salvelini</i> Konovalov et Schulman, 1966	+	+	+
<i>Zschokkella orientalis</i> Konovalov et Schulman, 1966	+	+	+
<i>Leptotheca krogiusi</i> Kononov et Schulman, 1966	—	+	—
<i>Chloromyxum coregoni</i> Bauer, 1948	—	+	—
<i>Muxobolus arcticus</i> Puga-tschov et Khokhlov (in litt.)	+	+	+
<i>M. krokhini</i> Konovalov et Schulman, 1966	+	+	—
<i>Henneguya zschokkei</i> (Gurley, 1894)	—	+	+
<i>Dermocystidium salmonis</i> Davis, 1947	+	+	+
<i>Trichodina strelkowi</i> Charit, 1961	—	+	+
<i>Apiosoma</i> sp.	—	—	+
<i>Trichophrya piscium</i> Butschli, 1889	—	—	+
<i>Tetraonchus alaskensis</i> Price, 1937	+	+	+
<i>Gyrodactylus birmani</i> Konovalov, 1967	—	+	—
<i>Eubothrium salvelini</i> Schrank, 1790	+	—	+
<i>E. crassum</i> Bloch, 1779	—	+	—
<i>Cyathocephalus truncatus</i> (Pallas, 1781)	—	+	+
<i>Diphyllobothrium</i> sp. pleurocer.	+	—	+
<i>Proteocephalus exiguus</i> LaRue, 1911	—	+	+
<i>Pelichnibothrium speciosum</i> (Monticelli, 1889)	—	+	+
<i>Scolex pleuronectis</i> Muller, 1788	—	+	—
<i>Nybelinia surmenicola</i> Okada, 1929	+	+	—
<i>Bucephalopsis gracilescens</i> (Rudolphi, 1819)	—	—	+
<i>Derogenes various</i> (Muller, 1784)	+	—	—
<i>Lecithaster gibbosus</i> (Rud., 1802)	—	—	+
<i>Phyllodistomum conostomum</i> (Olsen, 1876)	—	+	+
<i>Crepidostomum farionis</i> (Muller, 1874)	+	+	+
<i>Podocotyle atomon</i> (Rud., 1802)	—	—	+
<i>Tetracotyle intermedia</i> Hughes, 1928	+	+	+
<i>Diplostomum paracaudum</i> (Iles, 1959)	+	+	+
<i>Diplostomum</i> sp. 1 Rasmashkin, 1972	+	+	+

Вид	Salvelinus leucomaenis	S. malma	S. albus
Tylodelphis podicipina Kozi-cka et Niewiadomska, 1960	—	+	—
Contracaecum sp.	+	+	+
Anisakis sp. larva	+	+	+
Rhabdochona sp.	—	+	—
Cystidicola farionis Fischer, 1798	+	+	+
Cystidicoloides tenuissima (Zeder, 1800) Rascheed, 1966	—	+	+
Cucullanus truttiae (Fabricius, 1794)	+	+	+
Philonema oncorhynchi Kuitunen-Ekbaum, 1933	+	+	+
Capillaria salvelini Poljansky, 1952	—	+	+
Neoechinorhynchus rutili (Muller, 1780)	+	+	+
Echinorhynchus gadi Muller, 1776	—	—	+
Metechinorhynchus salmonis (Muller, 1780)	+	+	+
Corynosoma strumosum (Rudolphi, 1802)	+	—	+
C. villosum Van Gleave, 1953	+	—	—
Bolbosoma caeniforme Heitz, 1920	+	—	+
Acanthobdella livanowi Epstein, 1966	—	+	+
Anodonta yukonensis Lea	+	+	+
Ergasilus auritus Markewitsch, 1940	—	+	—
Salmincola carpionis (Kroyer, 1837)	+	+	+
S. edwardsii (Olsson, 1869)	+	+	+

sis, *A. livanowi*. Другая группа паразитов (*Azygia lucii*, *Acanthobdella peledina*, *Neoechinorhynchus crassus*) имеет сибирское (во всяком случае, арктическое) происхождение.

Полученные нами данные показывают, что паразитофауна гольцов подтверждает разделение рода *Salvelinus* на две группы видов: арктическую и тихоокеанскую (Глубоковский, 1976). Из исследованных нами гольцов к арктической группе относятся *S. neiva* и *S. alpinus*, к тихоокеанской — *S. albus*, *S. malma* и *S. leucomaenis*. Анализ паразитофауны гольцов тихоокеанского бассейна свидетельствует о том, что *S. albus*, *S. malma* и *S. leucomaenis* являются автохтонно тихоокеанскими видами, тогда как *S. neiva* проникла в этот район из арктического бассейна.

Приводим список паразитов, обнаруженных у гольцов р. Камчатки (табл. 9).

ЛИТЕРАТУРА

- Ахмеров А. X. Паразитофауна рыб рек Камчатки.— Изв. ТИНРО, 1955, т. 43, с. 99—137.
 Богданова Е. А. Паразитофауна лососей рек Южного Сахалина.— Изв. ГОСНИОРХ, 1963, т. 54, с. 15—47.

vanowi (Лукин, 1976 а, б). По-видимому, *A. livanowi* смогла сохраниться во время морских трансгрессий в водоемах Камчатки и Охотского побережья благодаря большей, нежели у *A. peledina*, приспособленности к существованию вне хозяина. *A. peledina* позднее проникла в водоемы Охотского побережья из рек Сибири и Чукотки, где она могла сохраниться, тогда как на Камчатке и Охотском побережье в результате морских трансгрессий и оледенений погибла вся пресноводная равнинная фауна коротких рек. Интересны находки у нейвы и другого типичного паразита сигов — *Neoechinorhynchus crassus*. Этот паразит также широко распространен по всей Сибири. Следовательно, мы можем вполне определенно утверждать, что паразитофауна нейвы включает в себя сибирские элементы.

Таким образом, на основании проведенного изучения паразитофауны гольцов можно выделить две группы паразитов. Первая из них связана в своем происхождении с Тихоокеанским бассейном и включает *Muxobolus krokhini*, *Lep-totheca krogiusi*, *Salmincola carpionis*, *Tetraonchus alasken-*

- Буторина Т. Е. Динамика паразитофауны разных форм гольца *Salvelinus alpinus* (L.) бассейна оз. Азабачьего.—Паразитология, 1975, т. 9, №3, с. 237—246.
- Викторовский Р. М. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера: Автореф. канд. дис. Владивосток, 1975. В надзаг.: АН СССР, ДВНЦ. Ин-т биол. моря.
- Викторовский Р. М., Глубоковский М. К. Механизмы и темпы видообразования гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae, Pisces).—ДАН СССР, 1977, т. 215, № 4, с. 946—949.
- Волобуев В. В. Систематика и экология нейвы *Salvelinus neiva* Taranetz оз. Уегинского (бассейн р. Охоты).—Вопр. ихтиол., 1976, т. 16, вып. 6(101), с. 989—999.
- Глубоковский М. К. Сравнительная остеология и систематика гольцов рода *Salvelinus*.—В кн.: Лососевидные рыбы. Л.: ЗИН АН СССР, 1976, с. 20—21.
- Глубоковский М. К. Таксономические отношения гольцов рода *Salvelinus* в бассейне р. Камчатки.—Биол. моря, 1977 а, № 3, с. 59—70.
- Глубоковский М. К. *Salvelinus albus* sp. n. из бассейна р. Камчатки.—Биол. моря, 1977 б, № 4, с. 48—56.
- Гриценко О. Ф. Биология гольцов рода *Salvelinus* и место их в ихтиоценозах заливов северо-восточного Сахалина.—Вопр. ихтиол., 1976, т. 16, вып. 6(101), с. 1012—1022.
- Догель В. А. Значение паразитологических данных для решения зоогеографических вопросов.—Зоол. ж., 1947, т. 27, №6, с. 481—492.
- Догель В. А., Марков Г. С. Возрастные изменения паразитофауны новоземельского гольца.—Тр. ЛОЕ, 1937, т. 66, с. 434—455.
- Жуков Е. В. Эндопаразитические черви рыб Японского моря и Южно-Курильского мелководья.—В кн.: Материалы по паразитологии рыб дальневосточных морей. Л.: ЗИН АН СССР, 1960, с. 5—146.
- Жуков Е. В. Паразитофауна рыб Чукотки. II. Эндопаразитические черви морских и пресноводных рыб.—Паразитол. сб. Л.: Наука, 1963, т. 21, с. 96—139.
- Коновалов С. М. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Л.: Наука, 1971. 217 с.
- Кохменко Л. В. Пищевые отношения молоди тихоокеанских лососей с жилими и некоторыми проходными рыбами в предгорных притоках Амура.—Изв. ТИНРО, 1964, т. 55, с. 97—111.
- Кохменко Л. В. Питание л. пищевые отношения рода *Salvelinus* с молодью тихоокеанских лососей.—Вопр. ихтиол., 1965, т. 5, вып. 2(35), с. 347—359.
- Лукин Е. И. Фауна СССР. Пиявки. Т. 1. Л.: Наука, 1976 а, с. 195—206.
- Лукин Е. И. К фауне пиявок Чукотки.— В кн.: Пресноводная фауна Чукотского полуострова. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976 б, с. 102—103. (Тр. БПИ; Т. 36(139)).
- Мамаев Ю. Л., Парухин А. М., Баева О. М., Ошмарин П. Г. Гельминтофауна дальневосточных лососей в связи с вопросом о локальных стадах и путях миграции этих рыб. Владивосток: Примиздат, 1959. 73 с.
- Мартьянова-Глебова И. П. К гельминтофауне дальневосточной мальмы (*Salvelinus malma*) и кунджи (*S. leucomaenis*).—Тр. ГЕЛАН, 1962, т. 12, с. 52—58.
- Маховенко Т. Е. Об особенностях паразитофауны различных форм гольца *Salvelinus alpinus* (L.) Камчатки.—Паразитология, 1972, т. 6, №4, с. 369—375.
- Никольский Г. В. Рыбы бассейна реки Амур. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 551 с.
- Редкозубов И. Ю., Мовчан В. А. К изучению даватчана *Salvelinus alpinus erythrinus* Georgi оз. Фролиха.—Вопр. ихтиол., 1974, т. 14, вып. 2, с. 330—332.
- Саввантова К. А. Кунджа — *Salvelinus leucomaenis* Pallas озер Южного Сахалина.— В кн.: Озера Южного Сахалина и их ихтиофауна. М.: Изд-во МГУ, 1964, с. 154—167.
- Саввантова К. А. Гольцы (рода *Salvelinus*) оз. Начикинского (Камчатка) и некоторые проблемы систематики озерных гольцов Голарктики.—Вопр. ихтиол., 1976, т. 16, вып. 2, с. 274—282.
- Спасский А. А., Ройтман В. А., Шагаева В. Г. К гельминтофауне рыб бассейна реки Плотникова Камчатской области.—Тр. ГЕЛАН, 1961, т. 11, с. 270—285.
- Стрелков Ю. А. Эндопаразитические черви морских рыб восточной Камчатки.—В кн.: Материалы по паразитологии рыб дальневосточных морей. Л.: ЗИН АН СССР, 1960, с. 147—196.
- Тагмазян З. И. Питание хищных рыб покатной молодью горбуши в реках Сахалина.—Изв. ТИНРО, 1974, т. 92, с. 65—76.
- Трофименко В. Я. Материалы по гельминтофауне пресноводных и проходных рыб Камчатки.—Тр. ГЕЛАН, 1962, т. 12, с. 232—262.
- Трофименко В. Я. Гельминтофауна рыб пресных вод азиатской Субарктики: Автореф. канд. дис. М., 1969. В надзаг.: МСХ СССР ВАСХНИЛ. Всес. ин-т гельминтологии им. К. И. Скрябина.
- Шульман С. С. Значение данных по паразитам рыб для смежных дисциплин.—Тр. пробл. и темат. совещ. ЗИН АН СССР, 1954, т. 4, с. 153—163.
- Шульман С. С. Миксопорииды фауны СССР. М.; Л.: Наука, 1966. 481 с.
- Шульман С. С., Малахова Р. П., Рыбак В. Ф. Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб Карелии. Л.: Наука, 1974. 107 с.

- Armstrong R. H.** Age, food and migrations of Dolly Varden smolts in southeastern Alaska.--J. fish. res. board Canada, 1970, V. 27, N6, p. 991—1004.
- Arthur J. R., Margolis L., Arai H. P.** Parasites of fishes of Aishihik and Stevens Lakes, Yukon Territory, and potential consequences of their interlake transfer through a proposed water diversion for hydroelectrical purposes.— J. fish. res. board Canada, 1976, v. 33, N 11, p. 2489—2499.
- Dechtiar A. O.** Parasites of fish from Lake of the Woods, Ontario.—J. fish. res. board Canada, 1972, v. 29, N3, p. 275—283.
- Dryer W. R.** Food of Lake Trout in lake Superior.—Trans. Amer. fish. soc., 1965, v. 94, N2, p. 169—176.
- Hare G. M., Frantsi C.** Abundance and potential pathology of parasites infecting salmonids in Canadian Maritime hatcheries.—J. fish res. board Canada, 1974, v. 31, N6, p. 1031—1036.
- Hicks F. J., Threlfall W.** Metazoan parasites of salmonids and coregonids from coastal Labrador.—J. fish. biol., 1973, p. 399—415.
- Mudry D. R., McCart P. J.** Metazoan parasites of Arctic Char (*Salvelinus alpinus*) from the North Slope of Canada and Alaska.—J. fish. res. board Canada. 1976, v. 433, N2, p. 271—275.
- Scott W. B., Crossman E. I.** Freshwater Fishes of Canada.—Fish. Res. Bd, Canada. Bul., 1973, N 184. 966 p.