

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИРКУТСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
БАЙКАЛЬСКИЙ МУЗЕЙ

О.Т. Русинек

ПАРАЗИТЫ РЫБ ОЗЕРА БАЙКАЛ

**(фауна, сообщества, зоогеография,
история формирования)**

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2007

О.Т. Русинек. Паразиты рыб озера Байкал (фауна, сообщества, зоогеография, история формирования). — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. — 571 с., ил. + [24 с.].

Книга подготовлена на основе собственных данных автора, собранных в течение 20 лет, и многочисленных литературных данных, которые позволили провести детальный анализ паразитофауны рыб озера Байкал, оценить состояние инфрасообществ и компонентных сообществ многоклеточных паразитов рыб. Представлены данные о составе паразитофауны, структуре сообществ паразитов $\frac{3}{5}$ видов рыб озера Байкал, как аборигенных, так и интродуцированных в озеро в процессе хозяйственной деятельности. Значительная часть книги посвящена анализу вопросов, касающихся происхождения современной паразитофауны рыб в связи с геологическими, климатическими изменениями, происходившими в районе озера Байкал. Показано, что в Байкале в результате хозяйственной деятельности произошло изменение структуры природных фаунистических комплексов рыб и паразитарных систем. Сформулированы гипотезы истории формирования современной ихтиофауны и паразитофауны Байкала. Последнее позволило оценить возраст паразитарных систем Байкала. Проведен анализ многочисленных данных (паразитологических, ихтиологических, орнитологических и археологических), и на их основе был сделан вывод, что паразитарная система ленточного червя *Diphyllobothrium dendriticum* в Байкале могла формироваться в период климатического оптимума голоцена. Совместно с К.Д. Кузнецовым подготовлена глава о результатах молекулярно-биологических исследований паразитов рыб. Книга содержит обширный новый фактический материал по паразитам рыб озера Байкал и представляет интерес для паразитологов, ихтиологов, молекулярных биологов, экологов различных специальностей, специалистов в области сохранения биологического разнообразия и охраны природы, для археологов и палеонтологов, студентов и преподавателей высших учебных заведений.

Главный редактор:

чл.-корр. РАН *О.Н. Пугачев* (Зоологический институт РАН)

Ответственный редактор:

к.б.н. *А.В. Ермоленко* (Биолого-почвенный институт ДВНЦ РАН)

Рецензенты:

д.б.н. *Г.Ф. Мазенова* (Лимнологический институт СО РАН)
проф., д.б.н. *В.В. Тихтеев* (Иркутский государственный университет)

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
SIBERIAN BRANCH
IRKUTSK SCIENTIFIC CENTER
BAIKAL MUSEUM

O.T. Rusinek

**FISH PARASITES
OF LAKE BAIKAL**

**(fauna, communities, zoogeography
and historical background)**

KMK Scientific Press Ltd.
Moscow ❖ 2007

O.T. Rusinek. Fish parasites of Lake Baikal (fauna, communities, zoogeography and historical background). — Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2007. — 571 p., ill. + [24 p.].

The author has assembled this book on the basis of her own data collected for 20 years. Moreover, it contains a lot of literature data making it possible to carry out a detailed analysis of parasite fauna of Lake Baikal fish, and to estimate the state of infra-communities and component communities of multicellular parasites of fish. The book contains data on the composition of parasite fauna and the structure of communities of $3/5$ fish species both native and introduced ones into Lake Baikal due to economic activity. The major part of the book deals with the analysis of problems related to the origin of recent fish parasite fauna as a result of geological and climatic changes in the Lake Baikal region. There are also data on changes in the structure of natural faunal communities of fish and parasite systems occurring in Lake Baikal due to economic activity. According to the theory of faunal fish complexes, hypotheses on the historical background of recent ichthyofauna and parasite fauna of Baikal have been formulated. In this connection, it is possible to estimate the age of Baikal parasite systems. The analysis of numerous data (parasitological, ichthyological, ornithological and archeological) has been carried out. According to the data obtained, the parasite system of a tape-worm *Diphyllobothrium dendriticum* could have been formed in Lake Baikal during the climatic optimum of the Holocene. A chapter of this book presents results on molecular-biological studies of fish parasites obtained jointly with K. Kuznedelov. The book includes a wide range of factual material on fish parasites of Lake Baikal, and it is of great interest for parasitologists, ichthyologists, molecular biologists, ecologists of various aspects, as well as for specialists studying conservation of biological diversity and nature, for archeologists, paleontologists, students and teachers of institutions of higher education.

Editor in Chief:

Corresponding member, Russian Academy of Sciences *O.N. Pugachev*
(Zoological Institute, Russian Academy of Sciences)

Executive Editor:

Dr. *A.V. Ermolenko* (Institute of Biological and Soil Sciences, Far East Branch,
Russian Academy of Sciences)

Reviewers:

Dr. *G.F. Mazepova* (Limnological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences)
Professor *V.V. Takhteev* (Irkutsk State University)

ВВЕДЕНИЕ

Паразитические организмы представляют собой уникальное явление в организации живой материи, поскольку, в отличие от свободноживущих организмов, средой их обитания являются и хозяин, и внешние условия. Вот почему в отношении паразитов всегда говорят, что они одновременно существуют в двоякой среде: среда первого порядка — хозяин и среда второго порядка — внешние условия (Павловский, 1937).

Нельзя недооценивать влияние как хозяина, так и окружающей среды на паразита. Давно было замечено, что специфические условия среды обитания сказываются на составе паразитофауны различных организмов. Так, паразиты водных животных существенно отличаются от паразитов сухопутных или воздушных животных. Более того, разная среда обитания влияет на формирование состава паразитов (Догель, 1958, 1962).

Озеро Байкал является уникальным водоемом нашей планеты по многим характеристикам: древний возраст, большие глубины, низкие температуры, огромные объемы пресной воды, толщина донных осадков, достигающая 7–8 км, разнообразие и высокий уровень эндемизма флоры и фауны (Тимошкин, 2001).

Возраст озера разными исследователями оценивается в широких пределах от 60 до 10 млн лет (Флоренсов, 1978; Палеолимнические..., 1989; Logachev, 1993; Mats, 1993; Галазий и др., 1997; Гольдберг и др., 2001; Мац и др., 2001; и др.). В отличие от других пресных водоемов, заполненных стоячей водой и в геологическом смысле являющихся молодыми, озеро в центре Сибири — древнейший пресноводный водоем нашей планеты (Одум, 1986).

Согласно современным данным, в озере Байкал обитает 2570 видов и подвигов животных, из которых 56% составляют эндемики. Эти данные позволяют считать, что Байкал по-прежнему остается на первом месте среди древних озер мира по видовому разнообразию и уникальности его обитателей (Тимошкин, 2001).

Паразиты рыб Байкала изучаются на протяжении почти 100 лет. Исследования эти охватывают самые разные аспекты; среди наиболее значимых работ по фауне паразитов байкальских рыб следует назвать исследования Э.М. Ляймана (1933), В.А. Догеля, И.И. Боголеповой и К.И. Смирновой (1949), В.А. Догеля и И.И. Боголеповой (1957), В.Е. Заики (1961а, б, 1964, 1965). В них был дан ана-

лиз паразитофауны, на тот период времени насчитывающей 145 видов и подвигов. Был проведен зоогеографический анализ, выявлены эндемики и по паразитологическим данным подтвержден зоогеографический ранг Байкала в качестве Байкальской подобласти Голарктики.

В.Е. Заика (1965) провел ревизию паразитофауны байкальских рыб. Количество известных видов паразитов увеличилось в 2 раза. Весьма важным результатом его работы был сравнительный анализ паразитофауны трех вертикальных зон обитания рыб: литоральной, сублиторальной и профундальной. Все паразиты рыб рассмотрены в составе основных фаунистических комплексов: байкальского, сибирского и сибирско-байкальского. Было установлено, что в открытом Байкале встречается 60–70 видов паразитов, в прибрежно-соровой зоне — 110–120 видов.

Современная ревизия отдельных групп паразитов рыб проведена Н.М. Прониным и сотрудниками Лаборатории паразитологии Института экспериментальной биологии Бурятского научного центра СО РАН (Балданова, Пронин, 2001а, б; Хамнуева, Пронин, 2001; Пронина, Пронин, 2001; Пронин, 2001; Дугаров, 2001; Пронин, Санжиева, 2001; Некрасов и др., 2001; Пронин и др., 2004). По этим данным, паразиты рыб Байкала представлены в настоящее время 199 видами и подвидами, среди которых 29 эндемиков (14.6%). По другим оценкам, на рыбах Байкала паразитирует 221 вид, включая 36 эндемичных (Пронин, 2004).

В то же время, несмотря на активные исследования паразитов рыб Байкала, в литературе до сих пор отсутствуют полные данные об их таксономическом составе, основанные на представлении первичных материалов, распределении по хозяевам, по глубинам озера и т.п. Не проведена оценка их биологического разнообразия. В связи с этим на данном этапе требуется объединение всех накопленных сведений о паразитах байкальских рыб, их анализ и представление гипотез происхождения и становления современной ихтио- и паразитофауны озера Байкал в процессе эволюции этого водоема.

Для оценки паразитофауны в паразитологии широко используются в основном классические приемы. Прежде всего, это учет видового состава паразитов (составление списка видов), их встречаемости или процента заражения хозяев паразитами (экстенсивности заражения), обилия паразитов (среднего количества паразитов на объем выборки), интенсивности заражения (среднего показателя, а также минимального и максимального значений). Эти показатели достаточно информативны, поскольку позволяют получить необходимые данные об объекте исследований и интерпретировать их в зависимости от поставленных задач.

В экологии к настоящему времени накоплены новые многочисленные сведения, полученные в ходе изучения отдельных элементов, образующих экосистемы (Одум, 1975; Бигон и др., 1989; Мэггаран, 1992; Kennedy, Guegan, 1994; Kennedy, Bush, 1994; и др.). Опыт таких исследований показывает, что с помощью обычных сведений о паразитофауне (количества видов и их обилия), но с использованием других методических приемов (расчета статистических индексов, применяемых для оценки биологического разнообразия, а также выявления типа рас-

пределения обилий паразитов и т.д.) можно получить дополнительные, а также новые данные о паразитах изучаемой территории, или водоема, или отдельных групп хозяев. Прогрессивность подобных подходов для развития экологических исследований в целом (Бигон и др., 1989; Мэгарран, 1992) и паразитологических исследований, в частности, была отмечена ранее (Пугачев, 1999а; Доровских, 2002). Одним из главных результатов таких работ, по нашему мнению, является получение новых данных о структуре инфрасообществ и компонентных сообществ паразитов. На основе этих данных выявляются детали, которые позволяют понять механизмы функционирования конкретных паразитарных систем не только в настоящее время, но и на протяжении эволюции организмов-хозяев, водоема (или территории), а также оценить возможности прогнозирования их состояния в меняющихся условиях, включая антропогенные изменения среды.

В связи с уникальностью природы озера Байкал, в частности, в связи со специфическими абиотическими условиями, которые в процессе эволюции этого водоема способствовали формированию его фауны и флоры, возникают вопросы: отражают ли паразиты байкальских рыб ход эволюции Байкала и его ихтиофауны, а также — какие факторы могли способствовать становлению современного состава паразитов?

Цель данной работы — обобщение и ревизия современных знаний о фаунистическом составе, структуре паразитарных сообществ и зоогеографии паразитов рыб озера Байкал.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- на основе собственных и литературных данных провести ревизию видового состава паразитов рыб озера Байкал;
- дать качественную и количественную оценку паразитарных сообществ различных систематических и экологических групп рыб, как аборигенных, так и интродуцированных;
- провести зоогеографический анализ и сформулировать гипотезу формирования паразитофауны озера Байкал.

В монографии подводятся итоги исследований паразитов рыб озера Байкал за период 1933–2004 гг. Наряду с классическими методами, применены новые подходы, в частности, изучение экологии паразитарных сообществ, детальный зоогеографический анализ, а также молекулярно-генетические исследования. На основе изучения паразитофауны, паразитарных сообществ и зоогеографии проведены комплексные исследования паразитов рыб озера Байкал. Паразитофауна рыб с учетом литературных данных составила 255 видов и подвидов. Аборигенная паразитофауна включает 240 видов и подвидов; паразитофауна рыб-вселенцев — 48 видов и подвидов; 15 из них относятся к нехарактерной для Байкала фауне, специфичной для этих видов рыб в естественных условиях их обитания. Перехода паразитов с рыб-интродуцентов на аборигенную ихтиофауну не отмечено. Впервые получены данные по паразитофауне 11 видов рыб: байкальских рогатковидных рыб (*Asprocottus abyssalis*, *A. intermedius*, *A. parmiferus*, *A. platycephalus*,

A. pulcher, *Neocottus termalis*, *Procottus gurwicii*, *P. major*), *Phoxinus phoxinus*, а также 2 вида, интродуцированных в Байкал в середине прошлого столетия (*Coregonus peled*, *Abramis brama orientalis*). У новых хозяев отмечено 157 видов и подвидов паразитов; 24 вида впервые указаны для Байкала: *Myxidium macrocapsulare*, *Myxobolus lomi*, *M. macrocapsularis*, *M. cyprini*, *Hofereilus cyprini*, *Salmonchus pseudolenoki*, *S. ergensi*, *S. skrjabini*, *S. huchonis*, *Gyrodactylus lenoki*, *G. taimeni*, *G. sibiricus*, *G. magnificus*, *G. pannonicus*, *G. phoxini*, *G. lotae*, *G. elegans*, *Dactylogyrus baueri*, *D. formosus*, *D. inexpectatus*, *D. dulkeiti*, *D. auriculatus*, *Khawia sinensis*, *Cucullanus lebedevi*. Впервые проведен анализ инфра- и компонентных паразитарных сообществ рыб озера Байкал, что стало основой выделения зрелых и незрелых компонентных сообществ. Структура последних в целом зависит от систематического положения и экологии хозяев, а также истории формирования ихтиофауны. Предложена классификация зрелых и незрелых сообществ паразитов с учетом роли видов-специалистов и видов-генералистов, что позволило выделить в Байкале 5 вариантов зрелых и 2 варианта незрелых компонентных сообществ. На основе этой классификации показано, что теоретически может существовать только 8 вариантов зрелых и 4 варианта незрелых сообществ паразитов. В паразитарной системе чаечного лентеца *Diphyllobothrium dendriticum*, имеющего эпидемиологическое значение, впервые в качестве вторых промежуточных хозяев указаны 11 видов рыб. Изучен жизненный цикл цестоды *Nippo-taenia mogurndae* в новых условиях обитания окончательного хозяина (ротаноголовешки). Получены первые данные о нуклеотидных последовательностях 10 видов цестод и 2 видов ракообразных из Байкала.

Полученные результаты расширяют и углубляют фундаментальные знания о формировании биоты Байкала и о процессах, способствовавших формированию ее современного уникального облика. Подготовлена теоретическая база для дальнейшего развития взглядов на эволюцию паразитофауны. Эти данные могут быть использованы для проведения мониторинговых исследований экосистемы Байкала в условиях возрастающего антропогенного воздействия. Материалы работы могут быть включены в учебные курсы по паразитологии, зоологии, гидробиологии, зоогеографии, проблемам лимнологии и байкаловедению в высших учебных заведениях.

Автор выражает глубокую признательность и сердечную благодарность своему учителю О.Н. Бауеру и научному консультанту чл.-корр. РАН О.Н. Пугачеву, уделявшим этой работе много внимания. Благодарю всех своих коллег, с которыми приходилось работать в экспедициях: М.П. Бакину, З.В. Слугину, Т.Я. Ситникову, А.И. Таничева, Е.А. Баранова, [А.В. Воронова], А.В. Некрасова, В.Г. Егорова, А.Г. Ткачева, А.В. Ермоленко, А.А. Зубина, Л.В. Зубину, М.Г. Воронова, З.Б. Воронову, В.А. Подковырова, И.И. Тупицына, И.В. Фефелова, А.Ф. Тимошенко, Т.М. Тимошенко, а также Н. Христовского — профессора университета г. Битола (Македония), сотрудников ВостСибрыбНИИЦентра Л.Ф. Колягина, С.Г. Майстренко, инспектора Байкалрыбвода Прибайкальского района Бурятии В.А. Гри-

банова. Автор сердечно признательна проф. Л. Паджи (Италия) за помощь в организации работ по изучению жизненных циклов паразитов на Байкале; Б.И. Куперману за консультации по цестодам рыб; А.В. Ермоленко за помощь в определении моногеней. Отдельная благодарность за помощь, поддержку, практические советы начальнику Управления Байкалрыбвода Ю.И. Калашникову. Выражаю свою благодарность К.Д. Кузнецову за совместную работу по изучению молекулярной биологии паразитических организмов, Е.В. Дзюбе за участие в изучении паразитов голомянковых рыб и И.В. Мокрому за совместную работу по оценке биологического разнообразия паразитарных сообществ. Автор сердечно благодарит д.г.н. Е.В. Безрукову за консультации по вопросам палеогеографии, д.б.н. Г.Ф. Мазепову за консультации по фауне Байкала, к.б.н. А.М. Мамонтова за консультации по эволюции рыб, к.б.н. С.В. Кирилчика и к.б.н. Л.В. Суханову за консультации по молекулярной эволюции рыб.

Большую помощь в сборе материалов в 1998–2000 гг. и всестороннее содействие нам оказали директор Баргузинского биосферного заповедника Г.А. Янкус, зам. директора по научной работе, к.б.н. А.А. Ананин, а также сотрудники В.Е. Баранцев, Л.А. Голубцов, И.Д. Голубцова, Н.А. Демидова, Е.А. Корнилов, М.А. Афанасьев.

Автор благодарна заместителю начальника Управления Россельхознадзора по Иркутской области Г.В. Маркову, начальнику Отдела рыбнадзора Управления Россельхознадзора по Республике Бурятия В.И. Мошкину и инспектору Отдела Н.А. Щепину за помощь в сборе материалов для книги.

Особую благодарность мы выражаем сотрудникам Лаборатории по изучению паразитических червей Зоологического института РАН за всестороннюю помощь в течение многих лет.

Отдельная благодарность д.т.н. В.И. Зоркальцеву за консультации по математическим методам обработки данных.

Автор выражает свою признательность директору Лимнологического института СО РАН, академику М.А. Грачеву, зав. лабораторией биологии водных беспозвоночных ЛИН д.б.н. О.А. Тимошкину и сотрудникам лаборатории, а также всему коллективу Лимнологического института, где автор работала много лет.

Автор признательна заместителю председателя Иркутского научного центра, д.т.н. И.В. Бычкову за своевременную помощь в процессе подготовки книги.

Автор глубоко благодарна директору Байкальского музея ИНЦ СО РАН, к.г.н. В.А. Фиалкову за всестороннюю помощь и поддержку.

Данная работа не могла быть выполнена без большой помощи сотрудников различных библиотек: библиотеки Зоологического института РАН, библиотеки Лимнологического института СО РАН, библиотеки Института земной коры СО РАН, библиотеки Байкальского музея СО РАН. Мы выражаем отдельную благодарность Л.П. Гроздиловой, С.М. Пулькинину, А.Л. Немчиновой, А.А. Комаровой, Ю.А. Дунаевой, И.В. Крылатовой, А.И. Верховиной, Р.М. Грабовской, Г.Е. Альбицкой, В.В. Усковой.

От всего сердца благодарю маму за ее безграничную доброту, веру и поддержку, а также дочь и мужа за их преданность, заботу и любовь.

Представленная работа на разных ее этапах была частично поддержана грантами РФФИ (98-04-49276; 98-04-49428; 01-04-49339); Европейского сообщества (грант INTAS N 93-1921); Федеральной целевой программой «Биоразнообразию» (N 998), грантом Единого экологического фонда Бурятии (2000 г.).

Список сокращений и условных обозначений, использованных в таблицах и иллюстрациях

<p>AB — автогенные виды AL — аллогенные виды Г — виды-генералисты С — виды-специалисты ж.ц. — жизненный цикл ИО — индекс обилия ИЗ — интенсивность заражения ad — взрослые особи gloch — глохидии l — личинки mc — метацеркарии</p>	<p>pl — плероцеркоиды Mean; X_{cp} — среднее значение Std. Dev.; σ — среднее квадратичное отклонение Std. Err.; s.e. — ошибка средней D — индекс Бергера – Паркера E — выравненность видов по обилию H — индекс Бриллюэна Sch — индекс Шеннона SchT — теоретический индекс Шеннона Smp — индекс Симпсона SmpT — теоретический индекс Симпсона</p>
---	--

Часть I

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Глава 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ ПАЗАРИТОВ РЫБ ОЗЕРА БАЙКАЛ

Материалы

В работе использованы как собственные материалы, собранные в ходе экспедиционных научно-исследовательских работ, организованных Институтом биологии Бурятского филиала СО РАН (г. Улан-Удэ) и Лимнологическим институтом СО РАН на озере Байкал и его притоках, так и многочисленные литературные данные, благодаря которым удалось углубить анализ сведений о паразитах рыб озера Байкал.

Собственные материалы были получены в течение 1984–2001 гг. в разных районах озера Байкал. Места отбора проб указаны на рис. 1. Методом полного паразитологического вскрытия мы обследовали 807 экземпляров 47 видов и подвидов рыб из озера Байкал (табл. 1). Кроме того, с различной целью методом неполного паразитологического вскрытия было обследовано более 700 экземпляров рыб. В результате в настоящее время мы имеем собственные сведения о паразитофауне 47 видов и подвидов рыб озера Байкал из 58 видов и подвидов аборигенной и интродуцированной в Байкал ихтиофауны (*Coregonus albula*, *Barbatula toni*, *Gobio gobio synocephalus* обитают в бассейне Байкала) (Sideleva, 2001). 11 видов рыб обследованы впервые. К сожалению, удалось обследовать не все виды рыб. В озере Байкал обитают некоторые очень редкие виды рогатковидных рыб (Cottoidei), которых нам не удалось отловить; в последние годы также были описаны новые виды рыб (*Batrachocottus talievi* Sideleva, 1999; *Asprocottus korjakovi* Sideleva, 2001; *Neocottus termalis* Sideleva, 2001; *Procottus gotoi* Sideleva, 2001), подтвержден видовой статус северобайкальской широколобки — *Cottoco-*

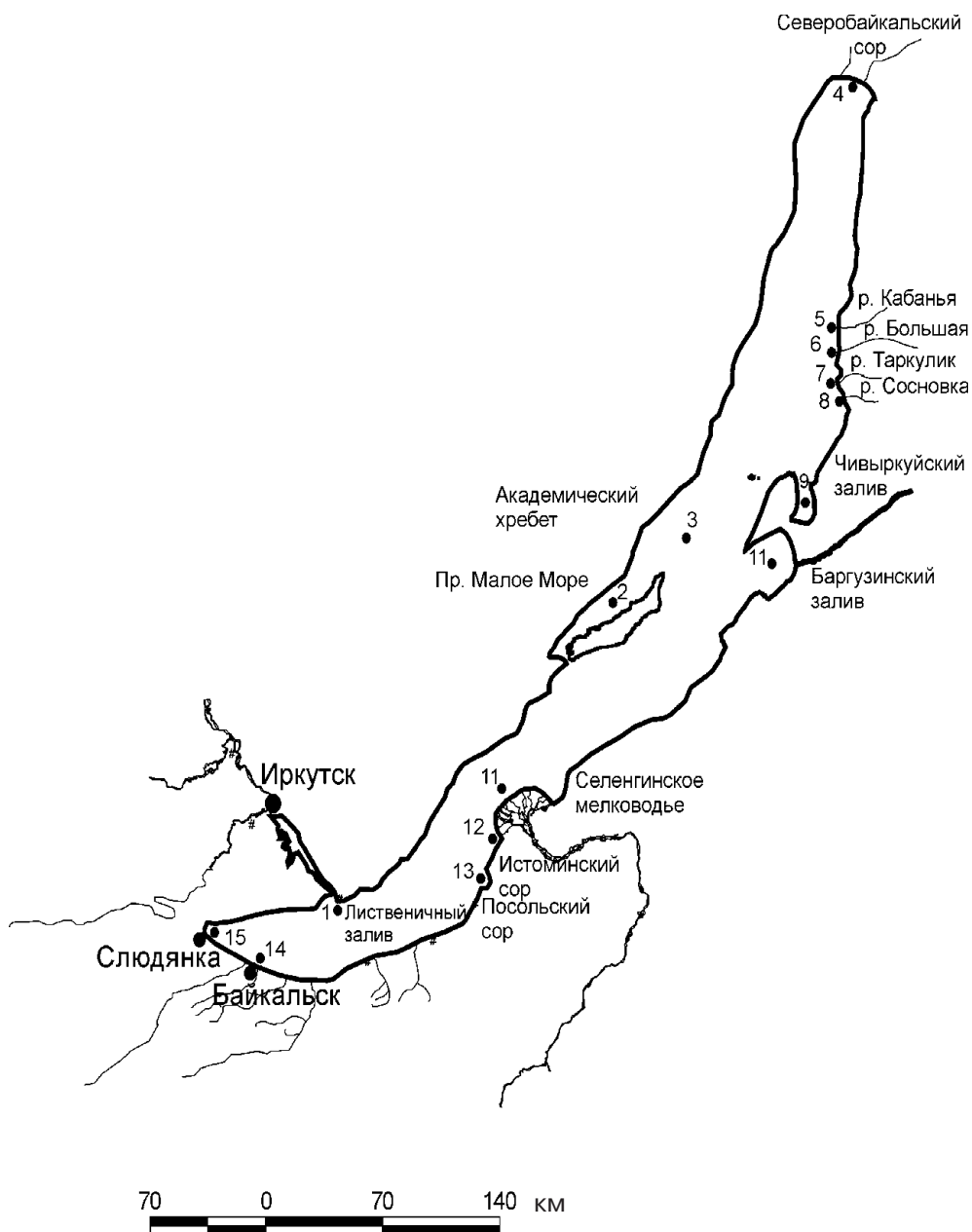


Рис. 1. Схема оз. Байкал. Точками (•) с цифрами обозначены места отбора проб.

Таблица 1

Список рыб оз. Байкал (видов и подвидов) и число экземпляров, обследованных различными исследователями для изучения паразитофауны

Виды рыб	Ляйман (1933)	Догель и др. (1949)	Заика (1965)	Наши данные
Отряд Acipenseriformes Сем. Acipenseridae				
1. <i>Acipenser baerii</i> — сибирский осетр	9	—	10	15
Отряд Salmoniformes Сем. Salmonidae				
2. <i>Hucho taimen</i> — обыкновенный таймень	0	0	2	8
3. <i>Brachymystax lenok</i> — ленок	0	0	5	25
Сем. Coregonidae				
4. <i>Coregonus autumnalis migratorius</i> — омуль	112	179	28	55
5. <i>Coregonus lavaretus</i> — сиг	93	73	15	90
6. <i>Coregonus peled</i> — пелядь	0	0	0	15
Сем. Thymallidae				
7. <i>Thymallus arcticus</i> — сибирский хариус	139	130	21	118
7.1. <i>Thymallus arcticus baicalensis</i> — черный байкальский хариус				97
7.2. <i>Thymallus arcticus baicalensis brevipinnis</i> — белый байкальский хариус				21
Сем. Esocidae				
8. <i>Esox lucius</i> — обыкновенная щука	2	56	12	15
Отряд Cypriniformes Сем. Cyprinidae				
9. <i>Leuciscus idus</i> — язь	7	25	3	12
10. <i>Leuciscus leuciscus baicalensis</i> — сибирский елец	60	126	21	15
11. <i>Phoxinus phoxinus</i> — озерный гольян	0	0	1	11
12. <i>Phoxinus phoxinus</i> — обыкновенный гольян	0	0	13	23
13. <i>Rutilus rutilus</i> — плотва	0	0	13	14
14. <i>Carassius auratus gibelio</i> — серебряный карась	1	0	0	15
15. <i>Abramis brama orientalis</i> — восточный лещ	0	0	0	14
16. <i>Cyprinus carpio haematopterus</i> — амурский сазан	0	0	5	11
Сем. Cobitidae				
17. <i>Cobitis melanoleuca</i> — сибирская щиповка	0	0	18	10
Отряд Siluriformes Сем. Siluridae				
18. <i>Parasilurus asotus</i> — амурский сом	0	0	5	11
Отряд Gadiformes Сем. Lotidae				
19. <i>Lota lota</i> — налим	15	0	15	15
Отряд Perciformes Сем. Percidae				
20. <i>Perca fluviatilis</i> — окунь	50	126	31	15

Продолжение таблицы 1

Виды рыб	Ляйман (1933)	Догель и др. (1949)	Зайка (1965)	Наши данные
Сем. Odontobutidae				
21. <i>Perccottus glenii</i> — ротан-головешка	0	0	0	29
Отряд Scorpaeniformes				
Сем. Cottidae				
22. <i>Batrachocottus baicalensis</i> — байкальская большеголовая широколобка	0	10	21	18
23. <i>Batrachocottus multiradiatus</i> — пестрокрылая широколобка	0	4	4	13
24. <i>Batrachocottus nikolskii</i> — жирная широколобка	0	2	16	15
25. <i>Batrachocottus talievi</i> — широколобка Талиева*	0	0	0	0
26. <i>Cottocomephorus grewingkii</i> — желтокрылка	205	7	60	26
27. <i>Cottocomephorus inermis</i> — длиннокрылая широколобка	0	0	18	15
28. <i>Cottocomephorus alexandrae</i> — северобайкальская широколобка*	0	0	0	0
29. <i>Leocottus kesslerii</i> — песчаная широколобка	0	2	45	15
30. <i>Paracottus knerii</i> — каменная широколобка	210	7	23	15
Сем. Comephoridae				
31. <i>Comephorus baicalensis</i> — большая голомянка	3	0	20	14
32. <i>Comephorus dybowski</i> — малая голомянка	96	2	15	15
Сем. Abyssocottidae				
33. <i>Abyssocottus gibbosus</i> — белая широколобка	0	4	0	7
34. <i>Abyssocottus korotneffi</i> — малоглазая широколобка	0	7	0	8
35. <i>Abyssocottus elochini</i> — елохинская широколобка*	0	0	0	0
36. <i>Asprocottus abyssalis</i> — глубоководная широколобка	0	0	0	5
37. <i>Asprocottus herzensteini</i> — шершавая широколобка Герценштейна	0	21	27	6
38. <i>Asprocottus intermedius</i> — полуголая широколобка	0	0	0	6
39. <i>Asprocottus parmiferus</i> — панцирная широколобка	0	0	0	5
40. <i>Asprocottus platycephalus</i> — плоскоголовая широколобка	0	0	0	7
41. <i>Asprocottus pulcher</i> — острорылая широколобка	0	0	0	5
42. <i>Asprocottus korjakovi</i> — широколобка Корякова*	0	0	0	0
43. <i>Asprocottus korjakovi minor</i> ¹ — карликовая широколобка Корякова*	0	0	0	0
44. <i>Cottinella boulengeri</i> — короткоголовая широколобка	0	3	0	0
45. <i>Limnocottus bergianus</i> — плоская широколобка	0	3	15	15
46. <i>Limnocottus godlewskii</i> — крапчатая широколобка	0	7	8	15
47. <i>Limnocottus griseus</i> — темная широколобка	0	0	0	15
48. <i>Limnocottus pallidus</i> — узкая широколобка	0	18	7	15
49. <i>Cyphocottus megalops</i> — горбатая широколобка	0	12	18	13

¹ В «Каталоге бесчелюстных рыб» (Богущая, Насека, 2004) название вида приведено как синоним *Asprocottus minor* Sideleva, 2001.

Окончание таблицы 1

Виды рыб	Ляйман (1933)	Догель и др. (1949)	Заика (1965)	Наши данные
50. <i>Cyphocottus eurystomus</i> — ширококрылая широколобка*	0	0	0	0
51. <i>Neocottus termalis</i> — тепловодная широколобка	0	0	0	8
52. <i>Neocottus werestschagini</i> — рыхлая широколобка	0	3	0	0
53. <i>Procottus jeittelesii</i> — красная широколобка	0	65	15	15
54. <i>Procottus gurwicii</i> — карликовая широколобка	0	0	0	10
55. <i>Procottus major</i> — большая широколобка	0	0	0	11
56. <i>Procottus gotoi</i> — широколобка Гото*	0	0	0	0
Всего экземпляров:	1002	892	530	807
Всего видов и подвидов:	14	24	32	47

Примечание. Знаком * отмечены виды рыб, не обследованные паразитологическими методами.

mephorus alexandrae, систематическое положение которой долгое время было дискуссионным среди ихтиологов (Берг, 1900; Талиев, 1935, 1955; Коряков, 1958, 1972; Сиделева, 1982; Сиделева и др., 1995; Аношко, Ханаев, 2000; Sideleva, 2001; Сиделева, 2002). Часть материалов в виде фиксированных рыб, их фиксированных органов, а также отдельных групп паразитов была любезно привезена коллегами из экспедиций по Байкалу и Монголии, что очень помогло выполнению работы.

Методы сбора и обработки

Сбор и обработка паразитологического материала проводились общепринятыми методами (Догель, 1933; Маркевич, 1950; Быховская-Павловская, 1969, 1985; Юхименко, 1972; Донец, Шульман, 1973; Хотеновский, 1974; Шигин, 1976; Гусев, 1983; и др.). Из спор микроспоридий и низших моногений были приготовлены глицерин-желатиновые препараты, которые исследовались с применением фазово-контрастного устройства. Высших моногений фиксировали в жидкости Ван-Клива и затем готовили постоянные препараты по методу И.А. Хотеновского (1974). Трематод, цестод, скребней, паразитических ракообразных, моллюсков и пиявок фиксировали 70%-ным этанолом; нематод, в зависимости от размера, фиксировали горячим или охлажденным формалином. Плоских червей окрашивали квасцовым кармином, гематоксилином по Каррачи с последующей дегидратацией и заключением в канадский бальзам. Морфологию скребней и нематод изучали как на постоянных (глицерин-желатиновых), так и на временных (смесь молочной кислоты и глицерина 2 : 1) препаратах. Метацицеркарии трематод окрашивали по методу А.А. Шигина уксуснокислым кармином.

Полевые и лабораторные исследования были проведены с использованием различных бинокляров и микроскопов: МБС-2, МБС-10, МБИ-3, МБИ-6, Enoval с фазово-контрастным устройством. Рисунки были изготовлены при помощи рисовального аппарата фирмы Цейсс.

Методы молекулярно-биологических исследований паразитов

В последние годы нами совместно с к.б.н., с.н.с. Лимнологического института СО РАН К.Д. Кузнецовым были начаты молекулярно-биологические исследования паразитов байкальских рыб. Молекулярно-биологическим исследованиям были подвергнуты некоторые виды паразитов байкальских рыб (табл. 2). Среди них — 10 видов цестод и 2 вида ракообразных. Суммарную ДНК выделяли из фиксированных 96°-ным этиловым спиртом гельминтов и ракообразных методом, использованным ранее (de Vos, Dick, 1989). Получены данные о 5'-концевом участке 18S рРНК 12 видов паразитов.

ПЦР-амплификация. Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) выполняли в 20–50 мкл реакционной смеси, содержащей 10 мМ буфера Трис-НСl (рН 8.9), 4 мМ MgCl₂, 40 мМ KCl, 0.1 мг/мл БСА, 0.2 мМ каждого dATP, dCTP, dGTP и dTTP, 1мкМ каждого праймера, 1–10 нг суммарной ДНК, 1–2 ед. акт. *Taq*-полимеразы. Амплификацию проводили 30-кратным повторением стадий в следующей последовательности: денатурация (94 °С, 60 с), отжиг (50–55 °С, 70 с) и полимеризация (72 °С, 120 с). Для амплификации выбранного фрагмента геномной ДНК использовали два праймера (Кузнецов, 1995): 5'-ТАССТGGTTGATCCTGCCAGTA-3' (прямой), 5'-АТТАСССGGCTGCTGGCACС-3' (обратный) с координатами 1–22 и 630–610 относительно нуклеотидной последовательности 18S рРНК человека (Accession Number X03205).

Определение нуклеотидных последовательностей. ПЦР-продукты очищали гель-электрофорезом, после чего они были выделены (Gyllensten, 1989). Полученные ПЦР фрагменты ДНК подвергали прямому секвенированию (Murtagh, 1989). Для этого кроме праймеров, использованных при ПЦР-амплификации, использовали внутренний праймер: 5'-GTTTCTCAGGCTCCCTCTC-3' (Kuznedelov, Timoshkin, 1993). Продукты секвенирующих реакций разделяли гель-электрофорезом в 8%-ном полиакриламидном геле, содержащем 8 М мочевины, и радиоавтографировали в течение 12–24 ч при комнатной температуре.

Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей. Для поиска последовательностей близкородственных видов в базе нуклеотидных данных, объединяющих 4 источника: GenBank, EMBL, DDBJ и PDB, — была использована программа BLASTN 2.2.10 [Oct-19-2004]. Для сравнительного анализа использовали последовательности представителей типов Plathelminthes и Arthropoda:

Таблица 2

Видовой состав паразитов рыб,
исследованных молекулярно-биологическими методами

Вид паразита	Фаза развития	Хозяин	Место отбора проб
Тип Plathelminthes Класс Cestoda Отряд Pseudophyllidea Сем. Triaenophoridae <i>Triaenophorus nodulosus</i>	плероцеркоид, взрослая	<i>Esox lucius</i> , <i>Perca fluviatilis</i> , <i>Cottomephorus grewingkii</i> , <i>C. inermis</i>	Байкал
Сем. Amphicotylidae <i>Eubothrium crassum</i>	взрослая	<i>Hucho taimen</i> , <i>Brachymystax lenok</i>	Байкал
Сем. Diphyllobothriidae <i>Diphyllobothrium dendriticum</i>	плероцеркоид, взрослая	<i>Coregonus autumnalis migratorius</i> , <i>Thymallus arcticus</i> , <i>Hucho taimen</i> , <i>Brachymystax lenok</i>	Байкал
Сем. Ligulidae <i>Ligula intestinalis</i>	плероцеркоид	<i>Rutilus rutilus</i>	Байкал
<i>Schistocephalus nemachili</i>	плероцеркоид	<i>Barbatula toni</i>	оз. Изумрудное, Прибайкалье
Сем. Cyathocephalidae <i>Cyathocephalus truncatus</i>	взрослая	<i>Thymallus arcticus</i>	Байкал
Отряд Proteocephalidea Сем. Proteocephalidae <i>Proteocephalus exiguus</i> <i>Proteocephalus thymalli</i> <i>Proteocephalus percae</i> <i>Proteocephalus pronini</i>	взрослая взрослая взрослая взрослая	<i>Coregonus autumnalis migratorius</i> <i>Thymallus arcticus</i> <i>Perca fluviatilis</i> <i>Thymallus arcticus nigrescens</i>	Байкал Байкал Байкал оз. Хубсугул
Тип Arthropoda Класс Crustacea Сем. Lernaepodidae <i>Salmincola thymalli</i> <i>Basanistes briani</i>	взрослая взрослая	<i>Thymallus arcticus</i> <i>Brachymystax lenok</i>	Байкал

Schistocephalus solidus (AF124460), *Thysanocephalum* sp. OLBM1 (AF287001), *Rhinebothrium maccallumi* (AF124476), *Gyrocotyle rugosa* (AF124455), *Eubothrium salvelini* (AF267291), *Bothriocephalus scorpii* (AJ228776), *Hunterella nodulosa* (AF124457), *Anchistrocephalus microcephalus* (AJ287473), *Diphyllobothrium stemmacephalum* (AF124459), *Eubothrium crassum* (AJ287509), *Abothrium gadi* (AJ228773), *Zygobothrium megacephalum* (AF286991), *Triaenophorus nodulosus* (Z98404), *Rudolphiella* sp. OLBM1 (AF286990), *Platybothrium auriculatum* (AF124470), *Proteocephalus*

phalus torulosus (AF335511), *P. tetrastomus* (AF335510), *P. sanbernardensis* (Z98395), *P. perplexus* (AF124472), *P. percae* (AF335509), *P. paraguayensis* (Z98392), *P. osculatus* (AF335508), *P. macrocephalus* (AF335507), *P. exiguus* (X99976), *P. chamelensis* (AF267294), *P. filicollis* (AF335506), *Prosobothrium armigerum* (AF286995), *Marsupiobothrium* sp. OLBM1 (AF286998), *Crossobothrium longicolle* (AF286997), *Calliobothrium* sp. (AF124469), *Clistobothrium montaukensis* (AF286996), *Anthobothrium laciniatum* (AF124471), *Diphyllobothrium latum* (Z98416), *Cyathocephalus truncatus* (AJ315132), *Spathebothrium simplex* (AF124456), *Grillotia heronensis* (AJ287519), *Callitetrarhynchus gracilis* (AJ287487), ракообразных: uncultured copepod — AF530545, *Tigriopus californicus* (AY599492), *Canrcincola plumipes* (L81938), *Lepeophtheirus salmonis* (AF208263), *Tisbe furcata* (AY692343), *Euterpina acutifrons* (AY446896), *Clausocalanus ingens* (AF367718), *Eucalanus inermis* (AY335857), *Leptodiptomus sicilis* (AY339155), *Pareucalanus attenuatus* (AY335852), *Eucyclops serrulatus* (L81940), также в качестве аутгруппы использована последовательность вида, относящегося к Monogenea, *Pseudomurraytrema ardens* (AJ228793).

Сравнительный анализ проводили путем вычисления эволюционных расстояний (количества различий) между последовательностями по методу Джукса и Кантора (Jukes, Cantor, 1969). Матрицу эволюционных расстояний, вычисленных при попарном сравнении, использовали для построения дендрограммы по методу Сайтоу и Нея (Saitou, Nei, 1987), которая отражает степени сходства между сравниваемыми последовательностями. Для выполнения сравнительного анализа использовали пакет компьютерных программ TREECON for Windows (version 1.3b) (Van de Peer, De Wachter, 1994).

Индексы для оценки инфра- и компонентных сообществ многоклеточных паразитов и статистическая обработка материалов

Наряду с широко распространенными показателями зараженности животных: экстенсивностью, интенсивностью заражения, индексом обилия, — были применены показатели, позволяющие оценить инфра- и компонентные сообщества многоклеточных паразитов.

Исследование инфра- и компонентных сообществ паразитов

В качестве основных показателей были использованы: S — количество видов паразитов; N — количество особей паразитов. Сравнение инфрасообществ было проведено с помощью индекса Бриллюэна (H), который является разновидностью индекса Шеннона (Sch) для выборок, все особи которых могут быть подсчитаны (n_i — численность вида в инфрасообществе):

$$H = \frac{\ln(N!) - \sum \ln(n_i!)}{N}.$$

Следует отметить, что индекс Бриллюэна отличается от индекса Шеннона тем, что является более индивидуализированным и очень удобен для вычисления показателей, характеризующих инфрасообщества паразитов.

Выравненность видов по обилию по Пиелу (E) представляет собой отношение наблюдаемого разнообразия к максимальному:

$$E = \frac{H}{H_{\max}},$$

$$\text{где } H_{\max} = \frac{1}{N} \ln\left(\frac{N!}{\{([\frac{N}{S}] + 1)!\}^r}\right), \frac{N}{S} \text{ — целая часть числа, } r = N - S[\frac{N}{S}].$$

Поскольку в данном случае количество видов и особей является неслучайной величиной, то каждое отличное значение индекса Бриллюэна считается автоматически значимым.

Сравнение компонентных сообществ проводили с использованием индексов Шеннона (Sch) и Симпсона (Smp):

$$\text{Sch} = \sum p_i \ln p_i,$$

где p_i — относительное обилие i -го вида, равно $\frac{n_i}{N}$.

При оценке этого индекса мы рассматривали два крайних состояния паразитарного сообщества:

1) когда в сообществе доминирует только 1 вид, и тогда индекс Шеннона равен 0;

2) когда все паразиты в сообществе имеют одинаковую численность, и тогда индекс Шеннона равен $\ln S$, где S — количество видов паразитов в рассматриваемом сообществе.

Это позволило нам оценить состояние паразитарных сообществ байкальских рыб, а также сравнить наши данные с результатами других исследователей (Мокрый, Русинек, 2003).

Выравненность видов по обилию по Пиелу в компонентном сообществе рассчитывается по формуле $E = \frac{\text{Sch}}{\ln S}$.

Варианса индекса Шеннона рассчитывается по формуле

$$\text{VarSch} = \sum p_i \cdot (\ln p_i)^2 - \frac{(\sum p_i \cdot \ln p_i)^2}{N} - S - \frac{1}{2N^2}.$$

Оценка достоверности различий между значениями индекса Шеннона для двух сообществ вычислялась с помощью критерия Стьюдента:

$$t = \text{Sch}_1 - \frac{\text{Sch}_2}{(\text{VarSch}_1 - \text{VarSch}_2)^{1/2}}.$$

Количество степеней свободы вычисляли по формуле

$$df = \frac{(\text{VarSch}_1 - \text{VarSch}_2)^2}{\left[\frac{(\text{VarSch}_1)^2}{N_1} \right] + \left[\frac{(\text{VarSch}_2)^2}{N_2} \right]}.$$

Индекс Симпсона рассчитывался по формуле

$$\text{Smp} = \frac{N(N-1)}{\sum n_i(n_i-1)},$$

где n_i — число особей i -го вида, а N — общее число особей паразитов в сообществе. Анализируя значения индекса для оценки компонентных сообществ паразитов, мы в своих рассуждениях рассматривали два крайних состояния численности паразитов в сообществе:

1) когда в сообществе доминирует только 1 вид, тогда индекс Симпсона равен 0;

2) когда все паразиты в сообществе имеют одинаковую численность, тогда индекс Симпсона равен S (количеству видов в сообществе).

Для выявления отношений доминирования видов в сообществах использовался непараметрический индекс доминирования Бергера – Паркера (D):

$$D = \frac{N_{\max}}{N_T},$$

где N_{\max} — общее число особей доминантного вида, N_T — общее количество особей паразитов в сообществе.

Следует обратить внимание на использование для оценки сообществ индекса Маргалефа (Мэгарран, 1992), который рекомендуют использовать для сравнения различных сочетаний значений числа видов в сообществе (S) и общего количества особей (N):

$$D_{\text{mg}} = S - \frac{1}{\ln N}.$$

Проведение пробных расчетов индекса Маргалефа убедило нас отказаться от использования его в анализе паразитарных и других сообществ, поскольку его значение определяется количеством особей паразитов в данной выборке и в це-

лом зависит от наших возможностей в данный момент времени. Индекс Маргалефа можно использовать для сообществ, численность видов которых отражает их абсолютную численность в пределах изучаемого пространства; например, этот индекс вполне подойдет для оценки биологического разнообразия деревьев, кустарников определенных видов в пределах изучаемого пространства и в данный момент времени.

Все указанные индексы в разной степени используются при изучении сообществ как свободноживущих, так и паразитических организмов (Kennedy et al., 1986; Esch et al., 1988; Бигон и др., 1989; Пугачев, 1999а, 2001; Pugachev, 2002; Доровских, 2001, 2002; и др.). В комплексном анализе паразитов рыб озера Байкал они применены впервые.

Для вычисления параметров инфрасообществ были использованы программы «Биоиндекс» О.Н. Пугачева, М.В. Новикова; для вычисления индекса Шеннона, выравнивания видов по обилию, достоверности различий значений индексов Шеннона — специальная программа с использованием таблиц в программе Excel (программа была любезно предоставлена нам О.Н. Пугачевым и К.Е. Домаскиным). Это позволило унифицировать и ускорить процессы статистической обработки результатов.

Часть II

ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПАРАЗИТОВ РЫБ ОЗЕРА БАЙКАЛ

В.А. Догель (1958, 1962: 227), говоря о паразитофауне того или иного вида животного, определил ее как «совокупность паразитов, обитающих в одном каком-либо хозяине», которая «представляет собой своеобразный биоценоз, имеющий свои закономерности развития и свою динамику».

При проведении эколого-фаунистических работ большинство современных паразитологов придерживаются классической схемы исследований, которая включает учет видового состава паразитов, расчет встречаемости (% заражения), индексов обилия и интенсивности заражения. Такая схема оправданна, поскольку она позволяет широко интерпретировать полученные результаты в зависимости от поставленных задач.

В последние годы параллельно этому направлению паразитологи стали разрабатывать и другие подходы к оценке фауны (Holmes, 1961, 1990; Holmes et al., 1979; Holmes, Price, 1980, 1986; Leong, Holmes, 1981; Lotz, Font, 1985, 1994; Kennedy et al., 1986; Esch et al., 1988; Bush et al., 1990; Kennedy, 1990; Janovy et al., 1992; Dobson, Roberts, 1994; Valtonen, Julkuene, 1995; Ройтман, 1996; Казаков и др., 1997; Ройтман и др., 1997; Пугачев, 1999а, 2002а; Болонев, Пронин, 2000; Доровских, 2002; и др.). Из экологии были заимствованы некоторые новые определения и понятия, а также методические подходы, которые позволили всесторонне оценить паразитофауну и получить о ней новые данные.

На страницах этих работ проведен анализ существующих определений основных понятий, используемых при изучении биологического разнообразия паразитических организмов, поскольку они были мало известны (а в некоторых случаях и мало понятны) большинству исследователей.

В частности, О.Н. Пугачевым (1999а) было предложено использовать в эколого-фаунистических исследованиях известные представления о паразитарных сообществах. По мнению О.Н. Пугачева, определение сообщества как «совокупно-

сти совместно обитающих организмов разных видов, представляющей собой экологическое единство» (Биологический..., 1986) в полной мере отражает определение совместного обитания организмов, «ведущих сходный образ жизни, какими и являются паразиты». К этому определению автор добавляет следующие особенности сообществ паразитов: 1) структурными элементами сообществ являются гемипопуляции, представляющие собой часть популяции паразита на определенной фазе его жизненного цикла; 2) на уровне хозяина сообщество имеет вполне определенные территориальные границы; 3) большинство популяций паразитов не способно поддерживать свое существование путем «самовоспроизводства» в одной и той же особи хозяина, подобно другим типичным популяциям (Беклемишев, 1959, 1960).

Чем сообщество паразитов отличается от паразитофауны? По В.А. Догелю (1958, 1962), паразитофауна — своеобразный биоценоз, имеющий свои закономерности развития и свою динамику.

Впервые термин «паразитоценоз» (биоценоз) применил Е.Н. Павловский (1937), который по аналогии с другими терминами заимствовал его из экологии. Следует отметить, что термин «паразитоценоз» относится к категории довольно редко используемых в научной литературе; большинство ученых применяют термин «фауна».

П. Джиллер (1988) считает, что Р. Уиттейкер (Whittaker, 1975) дал наиболее точную формулировку сообществу как «сочетанию популяций растений, животных и микроорганизмов, взаимодействующих друг с другом в пределах данной среды и образующих тем самым особую живую систему со своим собственным составом, структурой, взаимоотношениями со средой, развитием и функцией». Здесь же было отмечено, что нельзя говорить о сообществах птиц, насекомых, растений и т.д., поскольку это «вносит путаницу и искажает истинный экологический смысл понятия “сообщество”». Для сходных видовых популяций, встречающихся вместе, рекомендуется использовать термин «ассамблея» (ассамблея птиц, ассамблея рыб, ассамблея моллюсков) (Джиллер, 1988: 11).

М. Бигон с соавторами (1989) в широко известном и цитируемом биологами разных специальностей издании «Экология. Особи, популяции и сообщества» дает следующее определение сообществу. «Сообщество» представляет собой «совокупность популяций разных видов, существующих в пространстве и во времени». Чуть ниже это определение уточняется в том, что сообщество — это не просто сумма входящих в него видов, «но и совокупность взаимодействий между ними». Сообщества формируют экосистемы (Бигон и др., 1989: 115).

А.Ф. Алимов (2000) отмечает, что любые сообщества организмов, и тем более экосистемы, имеют внутреннюю структуру. Структура сообществ и экосистем подвержена изменениям во времени (сезонные, межгодовые колебания) и пространстве (особенности жизненных циклов организмов), что, вероятно, является отражением изменений их естественного состояния под воздействием факторов окружающей среды, в том числе и антропогенных. На ряде примеров показано, что

сообщества и экосистемы — динамические образования, живущие по своим законам, которые не всегда открыты для исследователя, но которые проявляются в той или иной форме. Далее А.Ф. Алимов пишет, что видовое разнообразие сообществ определяется доступностью жизненных ресурсов (ширина ниш, перекрывание ниш). Случаи, когда ресурсы не используются или недоиспользуются, практически отсутствуют, поскольку, если в сообществах произошло уменьшение количества видов, оставшиеся виды расширяют свои возможности за счет высвободившихся ресурсов, что позволяет прийти к заключению, что «большинство сообществ насыщено особями, даже если они не насыщены видами» (Алимов, 2000: 15).

Учитывая эти мнения, мы считаем, что при выделении сообществ необходимо, прежде всего, учитывать наиболее важные критерии этого понятия, которыми, по нашему мнению, являются: 1) совместное обитание нескольких видовых популяций в пределах данного пространства и времени; 2) наличие между ними функциональных связей; 3) совместное функционирование в пределах данного пространства как единого целого, что выражается в способности сообщества регулировать свои взаимоотношения с окружающей средой.

Несмотря на то что О.Н. Пугачев считает, что сообщество паразитов нельзя отождествлять с сообществом свободноживущих организмов из-за разных свойств сообществ, которые формируются под воздействием среды первого порядка (хозяин) и второго порядка (окружающая хозяина среда) (Павловский, 1937), паразиты вполне подходят под это обобщенное определение и соответствуют основным его критериям.

По предложению О.Н. Пугачева (1999а), для оценки паразитофауны отдельной особи хозяина вполне логично использовать термин «инфрасообщество» (*infracommunity*), как более удобный, по аналогии с понятием «инфрапопуляция», которое широко используется в англоязычной литературе (Holmes, Price, 1986). Именно в каждой отдельной особи хозяина формируются взаимоотношения между видами паразитов, которые могут принимать различные формы — антагонизм, симбиоз и др. По нашему мнению, вполне обоснованно К.В. Галактионов и А.А. Добровольский (1984) ввели однозначное понятие локальной гемипопуляции, тем самым подчеркнув важность этого уровня (особь хозяина) для существования паразита. Паразиты, населяющие популяцию хозяина, формируют компонентное сообщество (*component community*) (Holmes, Price, 1986). Все компонентные сообщества и свободноживущие стадии паразитов образуют составное сообщество (*compound community*) (Holmes, Price, 1986).

Г.Н. Доровских (2002) систематизировал все существующие в настоящее время направления исследований паразитарных сообществ. Им выделено 5 направлений:

1) изучение сообществ паразитов отдельных органов и систем органов (Кеннеди, 1978; Доровских, 1988, 1990в; Шигин, 1996);

2) изучение сочетаний различных видов паразитов как у одного, так и у нескольких видов хозяев (Leong, Holmes, 1981; Kennedy et al., 1986; Janovy et al.,

1992; Valtonen, Julkuene, 1995; Ройтман, 1996; Ройтман и др., 1997; Казаков и др., 1997);

3) изучение структуры сообществ паразитов (в основном, на примере кишечных паразитов) и их реакций на факторы внешней среды (Holmes, 1961, 1990; Holmes, et al., 1979; Holmes, Price, 1980, 1986; Lotz, Font, 1985, 1994; Kennedy et al., 1986; Esch et al., 1988; Bush et al., 1990; Kennedy, 1990; Dobson, Roberts, 1994; и др.);

4) исследование структуры инфра- и компонентных сообществ многоклеточных паразитов и ее реакции на воздействие факторов среды первого и второго порядков (Пугачев, 1997, 1999а, б, 2000; Pugachev, 2000а, б);

5) исследование компонентных сообществ всех групп паразитов, включая одноклеточных, с использованием данных не только о числе особей, но и о биомассе или условной биомассе (Доровских, 1996, 1998, 1999, 2000а, б; 2002; Доровских, Голикова, 2001; и др.).

В данной главе впервые представлены результаты эколого-фаунистического анализа паразитов рыб озера Байкал на основе собственных и литературных данных, позволяющие получить достаточно полные сведения о составе фауны паразитов 47 видов и подвидов рыб озера Байкал. Подобно уже известным исследованиям других паразитарных сообществ (Kennedy et al., 1986; Пугачев, 1999а, 2001; Доровских, 2001, 2002; Pugachev, 2002; и др.), мы предприняли попытку проведения таких работ на паразитах рыб Байкала.

Имеющиеся у нас материалы позволили нам применить наряду с классическими методами оценки паразитофауны и современные экологические подходы, заимствованные паразитологами из экологии.

Э. Мэгарран (1992) особо отметила интерес экологов разных специализаций к изучению биологического разнообразия. Прежде всего, этим автором было указано, что, несмотря на меняющиеся приоритеты, исследования различных аспектов биоразнообразия «всегда остаются центральной темой экологии», поскольку оно отражает состояние экосистем. Также очевидным является то, что до настоящего времени не выработано единых подходов к оценке биоразнообразия; это проявляется в неоднозначном отношении исследователей к его критериям. Последнее, по нашему мнению, вполне можно считать справедливым, поскольку разным организмам не всегда будут подходить одни и те же индексы или модели, описывающие распределение обилия видов.

Разрабатываемые разными учеными подходы к изучению биологического разнообразия не являются достижениями последних лет, о чем свидетельствуют популярные подробные обзоры по экологии и наиболее современные сводки (Одум, 1975, 1986; Kennedy et al., 1986; Бигон и др., 1989; Пугачев, 1999а; Доровских, 2002). Не вызывает сомнения, что такого рода исследования вполне могут быть отнесены к категории универсальных, поскольку благодаря их методологии существует возможность глубоко изучить различные биологические сообщества, не учитывая, например, некоторые особенности распределения их составляющих

(например, паразитов по органам или системам органов, бабочек по различным растениям, птиц по нескольким видам деревьев и т.д.). Однако последние также важны, поскольку с их помощью можно интерпретировать, например, уже сформированное сообщество паразитов, а также свободноживущих организмов под воздействием факторов среды первого или второго порядков или тех и других.

При оценке инфра- и компонентных сообществ паразитов были выделены автогенные (паразиты рыб, водных млекопитающих, беспозвоночных, существующие в пределах данного водоема) и аллогенные виды (паразиты птиц и наземных млекопитающих, покидающие пределы водоема на определенной фазе развития). Мы приводим это уточнение, потому что, в отличие от других пресноводных водоемов, в Байкале имеется паразит байкальского тюленя (*Phoca sibirica*) — нематода *Contraeaecum osculatum baicalensis*, которая заканчивает свое развитие в пределах Байкала и поэтому отнесена нами к автогенным видам.

Кроме того, были выделены виды-специалисты и виды-генералисты. Специалистами К.Р. Кеннеди (Kennedy, 1995) считает тех паразитов, которые встречаются только у одного вида или одного рода хозяев. Генералисты — это те виды, которые обычны для нескольких родов или семейств хозяев. Следует отметить, что в более ранней своей работе Кеннеди (Kennedy, Bush, 1994) считал специалистами виды паразитов, которые приурочены к нескольким семействам хозяев, что вполне соответствует понятию узкой и широкой специфичности при строгом или нестрогом ее проявлении (Шульман, Добровольский, 1977). Нельзя не отметить в трактовке этих понятий определенную долю субъективизма, который будет определяющим при оценке исследователем паразитофауны. Главные причины этого кроются, прежде всего, в разном отношении исследователей к оценке специфичности отдельных видов паразитов к их хозяевам, когда определяющими могут быть конкретные условия данного водоема, а также представления каждого конкретного исследователя о путях формирования и становления паразитофаун отдельных зоогеографических регионов в связи с эволюцией ихтиофаун, а также с эволюцией земной поверхности. В будущем, вероятно, появятся новые критерии, которые позволят разрешить существующие проблемы и унифицировать эти определения и оценки.

Применение в нашем анализе новых подходов (расчет индексов биологического разнообразия, унификация данных по сообществам в виде определенной схемы) позволило получить новые данные о паразитах рыб экосистемы Байкала в целом и по каждому виду хозяев в частности.

Проведена оценка компонентных сообществ паразитов на принадлежность их к зрелым или незрелым паразитарным сообществам (Пугачев, 1999а).

Кроме того, на основе анализа комплекса значений индексов (Доровских, 2002) были получены оригинальные данные, которые позволили в деталях представить состояние сообщества. Г.Н. Доровских (2002) было предложено проводить оценку зрелости сообщества с точки зрения геологического возраста территории. Им было показано, что в пределах молодых в геологическом отношении

территорий отмечаются незрелые паразитарные сообщества, а в пределах достаточно стабильных на протяжении длительной геологической эволюции территорий отмечаются и зрелые паразитарные системы. Было доказано, что зрелые сообщества проходят несколько состояний: сформированности, разрушения и формирования (Доровских, 2002).

Применение новых методов позволило расширить и углубить наши знания о паразитофауне рыб озера Байкал, оценить паразитарные сообщества и выявить особенности, которые сформировались в результате совместной эволюции в Байкале паразитов и их хозяев — рыб.

Глава 2. ПАРАЗИТОФАУНА И ПАРАЗИТАРНЫЕ СООБЩЕСТВА РЫБ — АБОРИГЕНОВ ОЗЕРА БАЙКАЛ

1. Семейство ACIPENSERIDAE Bonaparte, 1832 — осетровые

1. *Acipenser baerii* Brandt, 1869 — сибирский осетр

Сибирский осетр населяет довольно обширную территорию России, включая бассейны рек Оби, Иртыша, Енисея, Лены, Яны, Индигирки, Колымы, Амура, а также озера Зайсан и Байкал (Берг, 1948; Holcik, 1989; Решетников и др., 1997; Аннотированный..., 1998).

Обычно выделяют 3 подвида сибирского осетра: *A. b. baerii* Brandt, 1869 — западносибирский осетр, обитающий в Оби и Иртыше, *A. b. stenorrhynchus* A. Nikolsky, 1896 — восточносибирский осетр из рек Сибири от Енисея до Колымы и *A. b. baicalensis* A. Nikolsky, 1896 — байкальский осетр (Соколов, 1998).

По данным Г.И. Рубана (1998, 1999), сибирский осетр — монотипичный вид, представленный изолированными популяциями, населяющими речные системы Оби, Енисея, Хатанги, Пясины, Анабара, Оленека, Лены, Яны, Индигирки, Колымы. В наиболее крупных речных бассейнах (Лены, Енисея, Оби) этот вид образует непрерывные ряды популяций. В пределах ареала сибирский осетр представлен речными и озерно-речными формами, как оседлыми, так и совершающими протяженные потамодромные миграции. Кластерный анализ выборок сибирского осетра по меристическим и пластическим признакам, а также анализ распределения выборок в пространстве главных компонент по пластическим признакам и попарное сравнение выборок по меристическим признакам показали обоснованность выделения подвигов сибирского осетра. Как было установлено,

структура фенетического разнообразия сибирского осетра определяется параллельной широтной изменчивостью ряда пластических признаков этого вида в крупных речных бассейнах Лены, Енисея и Оби. Как считает Г.И. Рубан, объяснение того факта, что на территории Сибири существует монотипический пресноводный представитель осетровых — сибирский осетр, населяющий практически все крупные реки, следует искать в филогении осетровых.

Как было установлено (Егоров, 1961), байкальский осетр ведет озерно-речной образ жизни. В Байкале осетр проводит большую часть своей жизни и лишь в период размножения входит в реки. Самцы достигают половой зрелости к 14–15, самки — к 18–20 годам. Размножение приурочено к весне (апрель – май) и происходит в трех реках — Селенге, Баргузине и Верхней Ангаре. Своеобразные экологические условия этих рек, по мнению А.Г. Егорова, способствуют формированию местных, локальных форм. Основу питания осетра в течение всей жизни составляют гаммариды, личинки тендипедид, веснянок, поденок и байкальские рогатковидные рыбы. Кроме того, в качестве объектов питания отмечены моллюски, олигохеты, кладки планарий, личинки ручейников, мух, жуков и мошек. У некоторых осетров желудки были заполнены байкальскими губками. Часто наряду с указанными пищевыми объектами в желудках присутствует детрит, кусочки древесины, коры, большое количество ила, песка и слюды.

Возрастные изменения в питании осетра происходят с первых лет жизни. В желудках сеголеток и годовиков преобладают более мелкие формы тендипедид, а также молодь гаммарид, имеющая более нежные покровы по сравнению со взрослыми особями. Со второго года жизни, наряду с тендипедами, рыбы начинают питаться гаммаридами, а в реках — поденками и веснянками. В возрасте 3–4 лет байкальский осетр дополняет свой рацион молодью бычковых рыб, но его главные пищевые объекты — тендипедиды и гаммариды. Рыбы старших возрастов питаются почти исключительно гаммаридами и молодью рогатковидных рыб и несколько меньше — карповыми рыбами (Егоров, 1961).

Относительно систематического статуса байкальского осетра А.Г. Егоров (1988) высказывался определенно, считая всех осетров, обитающих в водоемах Восточной Сибири и Дальнего Востока, популяциями *Acipenser baerii*. По его мнению, байкальский осетр по морфологическим признакам занимает промежуточное положение между енисейским и лено-колымским осетрами. Его отличают менее развитые плавники, что, вероятнее всего, связано с преимущественно озерным образом жизни.

Нами обследовано 15 экз. этого вида: 8 из Баргузинского залива и 7 из придельтовых участков р. Селенги; 13 самцов от 50 до 74 см длиной (средняя 62 см) и 2 самки размером 60 и 80 см. Все рыбы отловлены весной (май – июнь). Отмечено 12 видов паразитов, среди которых 5 — специфичные паразиты осетровых рыб (табл. 3). Следует указать, что специфичные паразиты отличаются разной степенью приуроченности к осетровым рыбам. Виды, специфичные к семейству Acipenseridae: *Amphilina foliaceae*, *Acrolichanus auriculatum*,

Таблица 3

Паразитофауна *Acipenser baerii* из оз. Байкал

Виды паразитов	Литературные данные**	Наши данные
<i>Eimeria</i> sp.	+	—
<i>Glugea</i> sp.	+	—
<i>Polypodium hydriforme</i> *	+	+
<i>Diclybothrium armatum</i> *	+	+
<i>Amphilina foliacea</i> *	+	+
<i>Acrolichanus auriculatum</i> *	+	—
<i>Crepidostomum farionis</i>	+	+
<i>Diplostomum spathaceum</i> (mc)	+	+
<i>Ascarophis skrjabini</i>	+	+
<i>Cucullanus sphaerocephalus</i> * !	+	—
<i>C. lebedevi</i> *	—	+
<i>Echinorhynchus borealis</i>	+	+
<i>E. salmonis</i>	+	+
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	+	+
<i>Paraergasilus rylovi</i>	+	+
<i>Piscicola geometra</i> !!	+	—
<i>Baicalobdella torquata</i>	+	+
Всего	16	12

Примечание. ** — использованы данные Э.М. Ляймана (1933), В.А. Догеля, И.И. Боголеповой (1957), А.Г. Егорова (1961), В.Е. Заики (1965), Н.М. Пронина (1975); * — специфичные паразиты осетровых рыб; ! — в настоящее время есть сведения, что данный вид не паразитирует на сибирском осетре; !! — находки этого вида в Байкале, с одной стороны, относятся к ошибочным (Лукин, 1976; Эпштейн, 1987), а с другой стороны, вполне можно допустить переход этой пиявки на осетра в период его жизни в реках (например, в р. Селенге).

Cucullanus lebedevi; к отряду Acipenseriformes: *Polypodium hydriforme*, *Diclybothrium armatum*.

Все обследованные нами рыбы были заражены специфичными паразитами с достаточно высокой интенсивностью. Другие виды паразитов довольно широко распространены у разных видов рыб, являются широкоспецифичными и попадают к осетру благодаря питанию беспозвоночными, которые являются промежуточными хозяевами этих паразитов (табл. 4).

Впервые паразитофауна осетра из Байкала была исследована Э.М. Ляйманом (1933). Им было вскрыто 9 экз., длиной от 50 до 154 см. Рыбы были выловлены в приустьевых участках рек Селенги и Баргузина. У них отмечено 4 вида гельминтов: *Diclybothrium armatum*, *Acrolichanus auriculatum*, *Amphilina foliacea* и *Ascarophis skrjabini*. В.А. Догель и И.И. Боголепова (1957), обработавшие ма-

Таблица 4

Зараженность *Acipenser baerii* из оз. Байкал паразитами (наши данные по 15 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, экз., min-max	Индекс обилия, экз.
<i>Polypodium hydriforme</i> *	13.3	—	—
<i>Diclybothrium armatum</i> *	46.7	4–69	9.47
<i>Amphilina foliacea</i> *	53.3	1–10	1.73
<i>Crepidostomum farionis</i>	26.7	5–12	1.87
<i>Diplostomum spathaceum</i> (mc)	20	2–7	0.87
<i>Ascarophis skrjabini</i>	20	3–12	1.33
<i>Cucullanus lebedevi</i> *	20	2–5	0.07
<i>Echinorhynchus borealis</i>	33.3	2–15	2.06
<i>E. salmonis</i>	20	1–5	0.07
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	20	1–2	0.33
<i>Paraergasilus rylovi</i>	13.3	3–5	0.53
<i>Baicalobdella torquata</i>	33.3	2–12	2.13

Примечание. * — специфичные паразиты осетровых рыб.

териалы В.В. Костылева и А.Г. Егорова, указывают среди паразитов осетра скребня *Echinorhynchus borealis* и пиявку *Piscicola multistriata*.

А.Г. Егоров (1961) приводит интересные данные о зараженности байкальского осетра *Amphilina foliacea*. Было установлено, что из 287 экз. рыб амфилиной были заражены 139 (48.5%). Нередко в одной рыбе присутствовало 5–6 амфилин разных возрастов от мелких (4–5 мм) до крупных (20–30 мм). Массовое заражение амфилиной отмечается с трехлетнего возраста, когда осетр переходит на питание гаммаридами (табл. 5). Рыбы размером больше 140 см почти не заражаются этим паразитом, что связано с переходом осетра на питание рыбой (в основ-

Таблица 5

Зараженность различных размерных групп *Acipenser baerii* паразитом *Amphilina foliacea* (данные Егорова, 1961)

Показатели	Классы линейных размеров рыб, см																
	20–30–	40–	50–	60–	70–	80–	90–	100–	110–	120–	130–	140–	150–	160–	170–	180–	190
Число обследованных рыб	4	19	58	93	55	27	5	2	1	5	3	4	3	3	1	1	1
Число рыб, зараженных амфилиной	0	1	24	54	29	17	4	2	1	1	1	1	0	0	0	1	0
Экстенсивность заражения, %	0	0.5	41	58	53	63	80	100	100	20	33	25	0	0	0	100	0

ном коттидами). Анализ влияния зараженности амфилинами на степень упитанности осетра не выявил изменений в состоянии рыб (Егоров, 1961).

В.Е. Заика (1965) приводит список, включающий всех отмеченных ранее паразитов.

Н.М. Пронин (1975) к уже известным 6 видам добавил 8 новых, среди которых кокцидия *Eimeria* sp., микроспоридия *Glugea* sp., гидроидный полип *Polypodium hydriforme*, метацеркарии трематоды *Diplostomum spathaceum*, нематода *Cucullanus sphaerocephalus*, скребни *Echinorhynchus rutili*, *E. salmonis* и паразитический рачок *Paraergasilus rylovi*. Находки в Байкале *Cucullanus sphaerocephalus* в настоящее время можно отнести к ошибочным, поскольку детальные исследования, проведенные Е.С. Скрябиной (1966) и С.П. Финогеновой (1967), показали, что у сибирского и амурского осетров паразитирует *C. lebedevi*, близкий к *C. truttae* — паразиту лососевых рыб. *C. sphaerocephalus* — паразит осетровых рыб из бассейнов Черного, Азовского, Каспийского и Балтийского морей (Висманис и др., 1987).

Таким образом, с учетом литературных и наших данных паразитофауна сибирского осетра из озера Байкал насчитывает 16 видов. 25% (4 вида) фауны являются специфичными для осетровых рыб (*Polypodium hydriforme*, *Diclybothrium armatum*, *Amphilina foliacea*, *Cucullanus lebedevi*).

Пиявка *Baicalobdella torquata* — эндемик, широко распространенный в Байкале, — отмечен, кроме осетра, на гаммаридах и рогатковидных рыбах. Все остальные виды паразитов сравнительно широко распространены в Палеарктике.

Паразитофауна осетра из рек Лены и Колымы представлена 8 видами, причем в Колыме отмечено явное обеднение (3 вида) ее за счет паразитов со сложным жизненным циклом (Пугачев, 1984). Анализ фауны показал, что это связано с бедностью бентоса в Лене и Колыме (по сравнению, например, с Енисеем и Байкалом) и, в частности, с отсутствием гаммарид (Бауер, 1948а, б; Шульман, 1954; Скрябина, 1974). Восточная граница распространения *Amphilina foliacea*, проведенная ранее по Енисею (Пугачев, 1984), не подтвердилась вышеприведенными литературными и нашими данными (табл. 3), поскольку этот паразит широко распространен в Байкале и Селенге. Вероятно, этими же обстоятельствами можно объяснить отсутствие *Amphilina foliacea* у осетра в р. Лене (рис. 2).

В Байкале у сибирского осетра имеется 7 видов паразитов с простым и 9 со сложным жизненным циклом (рис. 4). Среди паразитов со сложным жизненным циклом преобладают виды, развивающиеся в бентосных беспозвоночных и рыбах, доминирующих в питании осетра.

Анализ паразитофауны мировой фауны осетровых рыб впервые провел С.С. Шульман (1954); анализ гельминтофауны осуществила Е.С. Скрябина (1974). По данным этих исследователей, в водоемах бывшего СССР у осетровых было отмечено 103 вида паразитов. Из них 27 являются узкоспецифичными и имеют достаточно высокий ранг специфичности: надсемейство *Cystoosioidea*; семейства *Diclybothriidae*, *Deropristidae*; подсемейства *Cyclozoninae*, *Nitzschiinae* и род *Amphi-*

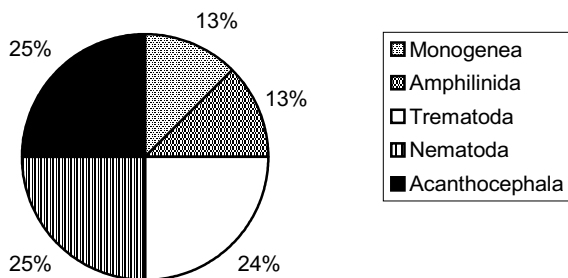


Рис. 2. Состав паразитофауны *Acipenser baerii* из р. Лены.

Использованы данные О.Н. Бауера (19486), Е.С. Скрябиной (1974).

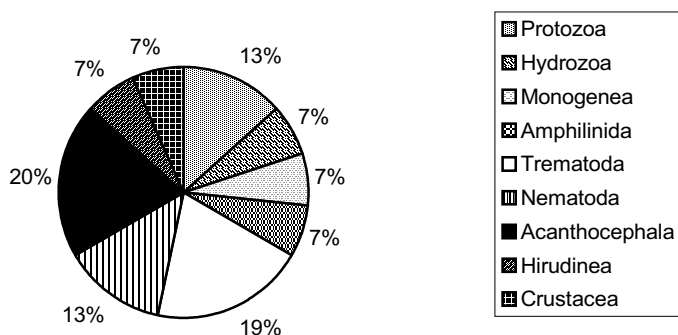


Рис. 3. Состав паразитофауны *Acipenser baerii* из оз. Байкал.

Использованы данные Э.М. Ляймана (1933), А.Г. Егорова (1961), В.Е. Заики (1965), Н.М. Прошина (1975) и наши материалы.

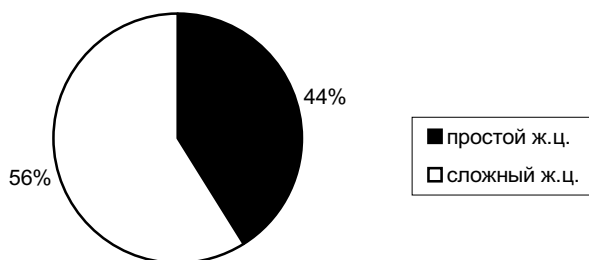


Рис. 4. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Acipenser baerii* из оз. Байкал.

lina. Это свидетельствует о достаточно длительной эволюции системы «паразит – хозяин». Е.С. Скрябина (1974) приводит данные о том, что у акул паразитируют некоторые группы паразитов, близкородственные паразитам осетровых, что также свидетельствует о древности этих рыб и паразитов.

По С.С. Шульману (1954), паразитофауна осетровых подразделяется на две группы: западную и тихоокеанскую, — которые разделились в миоцене, когда исчезла связь между Тетисом и Пацификой. Западная группа делится на две подгруппы: атлантическую и верхнетретичную. В верхнетретичной подгруппе также различаются две группировки: понто-каспийская и сибирско-амурская. Представители последней группировки (в частности, *Acipenser baerii* и *Huso dauricus*) проникли из бассейна Лены в Амур, где вступили в контакт с тихоокеанской группой и вместо *Amphilina foliacea*, которая у них уже отсутствовала, приобрели *A. japonica* (Стрелков, Шульман, 1971) (табл. 6).

Палеонтологическая история ископаемых осетрообразных до настоящего времени считается недостаточно изученной (Рубан, 1999). Нет единого мнения от-

Таблица 6

Распределение специфичных паразитов осетровых рыб (роды *Acipenser*, *Huso*) по схеме С.С. Шульмана (1954)

Виды паразитов	Западная группа				Тихоокеанская группа
	Атлантическая подгруппа		Верхнетретичная подгруппа		
	Европа	Северная Америка	Понто-каспийская группировка	Сибирско-амурская группировка	
<i>Trypanosoma anura</i>				+ (Амур)	
<i>Cryptobia acipenseris</i>			+ (Дон, Волга)	+ (Енисей)	
<i>Polypodium hydriforme</i>	+	+	+	+	
<i>Diclybothrium armatum</i>			+	+	
<i>Paradiclybothrium pacificum</i>					+
<i>Paradiclybothrium</i> sp.		+			
<i>Nitzschia sturionis</i>	+				
<i>N. superba</i>		+			
<i>Amphilina foliacea</i>			+	+	
<i>A. japonica</i>					+
<i>Eubothrium acipenserinum</i>			+		
<i>Acrolichanus auriculatus</i>	+	+	+	+	
<i>Cystoopsis acipenseris</i>	+	+	+	+ (Амур)	
<i>Cucullanus sphaerocephalus</i>	+		+		
<i>C. lebedevi</i>		+		+	
<i>Pseudotracheiastes stellatus</i>			+		
<i>P. soldatovi</i>				+ (Амур)	
Всего	5	6	9	9	2

носителем времени и места их происхождения. В этом вопросе существует несколько точек зрения.

Североамериканское происхождение осетровых отстаивает Р. Миллер (1969: 174, 177). По его мнению, роды *Acipenser*, *Polyodon*, *Scaphirhynchus* относятся к древней реликтовой (дотретичного происхождения) фауне Северной Америки. Им удалось выжить и распространиться на древних низменностях, занятых сейчас долиной реки Миссисипи.

Палеарктическое происхождение доказывается В.Н. Яковлевым (1977). Он считает, что пресноводные Chondrosteidae были распространены на всей территории Палеарктики с начала юрского периода; они имели небольшие размеры и более архаичное строение, постепенно эволюционировав в направлении современных Acipenseriformes. Автор предполагает, что хондростеодная линия, вероятно, обособилась от ствола Paleonisciformes в первой половине триаса, и первичная радиация этой группы происходила в пресноводных водоемах Северной Азии. Это обособление было связано с фетализацией, о чем свидетельствует сходство личинки Paleonisci и взрослых хондростеид. Затем произошел переход взрослых форм хондростеид к бентофагии. Это позволило им занять абсолютно свободную экологическую нишу, поскольку среди пресноводных рыб мезозоя Северной Азии не было специализированных бентофагов. К началу юрского периода Chondrostei, по-видимому, расселились по территории Палеарктики и вышли в опресненные участки моря. Пресноводные формы, сохранившие небольшие размеры и более архаичное строение, эволюционировали в направлении современных осетрообразных. У предков современных осетрообразных появляется ростр, который определяет вентральное положение рта и специализацию к придонному образу жизни. Современные Polyodontidae вторично перешли к пелагическому образу жизни и к питанию nektonными и планктонными организмами, что привело к сходству в строении рта с палеонисками, хотя и поверхностному (Яковлев, 1977).

Согласно последним данным, осетрообразные (Acipenseriformes) возникли в юрское время в бассейне моря Тетис на территории современной Центральной Азии (Birstein, De Salle, 1998). Возникновение осетровых в результате дивергенции Acipenseridae и Polyodontidae от вымершего предка Peipiaosteidae, известного из позднеюрских отложений (Jin, 1995; Jin et al., 1995; Grande, Bemis, 1996), также относится к юрскому периоду и датируется 200–135 млн лет назад (Birstein, De Salle, 1998). Наиболее древние находки представителей рода *Acipenser* известны из верхнемеловых отложений (95–65 млн лет назад) (Несов, Казнышкин, 1983).

До сих пор общепринятых представлений о филогенетических связях внутри семейства Acipenseridae (Berg, 1904; Berg, 1905; Findeis, 1993, 1997; Mayden, Kuhajda, 1996) не существует. Также остаются до конца не выясненными филогенетические связи внутри рода *Acipenser*, хотя в течение длительного времени предпринимались попытки сгруппировать виды (Dumeril, 1870; Bemis et al.,

1997), в том числе в последние годы — с использованием биогеографических (Artyukhin, 1995) и молекулярно-биологических данных (Birstein et al., 1997; Birstein, De Salle, 1998).

Результаты молекулярно-генетических исследований (Birstein, De Salle, 1998) показали, что наиболее близкими к сибирскому осетру *Acipenser baerii* являются 2 вида: персидский осетр *A. persicus* и адриатический осетр *A. naccarii*. Несколько меньшее генетическое сходство обнаружено между сибирским и русским (*A. gueldenstaedtii*) осетрами. Между последними двумя видами есть и морфологическое сходство (Sokolov, Vasil'ev, 1989).

Предок сибирского осетра, по мнению В.Я. Бирштейна (Birstein, De Salle, 1998), проник в сибирские реки из Понто-Каспийского бассейна в середине плейстоцена через систему подпорных приледниковых озер, существовавших во время максимального оледенения (Берг, 1928). Как известно, восточные и юго-восточные границы последнего оледенения (20–18 тыс. лет назад – 7 тыс. лет назад) пока остаются в этих же пределах (Величко и др., 1994; Цепкин, 1995).

Г.И. Рубан (1998, 1999) считает, что монотипичность сибирского осетра связана с тем, что этот вид в филогенетическом отношении является наиболее молодым представителем осетровых, а его пресноводный образ жизни — результат формирования этого вида в условиях изоляции от морских бассейнов в ледниковое время.

Относительно появления сибирского осетра в Байкале существует два мнения. А.Г. Егоров (1961, 1988) относил эту проблему к категории сложных. Он высказывал предположение о том, что предки осетра существовали еще до того, как Байкал стал единым водоемом, и с учетом имеющихся данных допускал и первоначальное появление осетра в Байкале из системы р. Лены через систему рек Ангары и Енисея. «Проникновение енисейских и ангарских осетров в оз. Байкал в прошлом могло быть обусловлено также наступлением ледникового периода» (Егоров, 1961: 31).

По мнению Г.Г. Карасева (1977), древние осетровые существовали в районе Байкала с олигоцена – миоцена, то есть в период, когда Байкал был представлен отдельными озерами с глубинами 100–300 м. Формирование глубоководной Байкальской котловины относится приблизительно к олигоцену – миоцену. В плиоцене происходит становление собственно Байкала современного облика (углубление котловины, поднятие хребтов). Несмотря на геологические и фаунистические перестройки, осетровые рыбы, как считает Г.Г. Карасев, сохранились в этом уникальном водоеме с того времени.

Исходя из вышеизложенных данных, можно констатировать, что дискуссия по вопросу о происхождении осетровых рыб вообще и сибирского осетра в частности еще не завершена и требует новых убедительных доказательств. Несмотря на столь различные мнения, можно выделить следующие важные моменты:

1. Доказательства относительно времени появления осетров в озере Байкал (с третичного периода или с плейстоцена) отсутствуют.

2. Молекулярно-биологические данные свидетельствуют о том, что сибирский осетр является сравнительно молодым монотипическим видом, представленным отдельными популяциями, распространенными в бассейнах крупных сибирских рек (Оби, Енисея, Лены, Колымы), а также в бассейне озера Байкал. Эти данные интересны, но, по нашему мнению, к ним следует относиться весьма осторожно и критически. Не вызывает сомнения факт древности осетровых, и поэтому не вполне увязываются с этим фактом данные о молодости *Acipenser baerii*. Возможно, что такая «консервативность» вида как раз и отражает его древнее происхождение.

3. Осетры в целом имеют весьма своеобразную паразитофауну. Сибирский осетр по составу специфичных паразитов наиболее близок к понто-каспийским осетрам, образует вместе с ними верхнетретичную группировку. Это, с одной стороны, может свидетельствовать о близком родстве сибирского осетра к корневой (исходной) группе осетровых рыб (Acipenseridae), а значит, о древности этого вида, а с другой стороны, эти данные не противоречат и тому, что сибирский осетр мог отделиться от понто-каспийских осетров в относительно недавнее время и поэтому сохранить черты специфичной паразитофауны. Все это может свидетельствовать о том, что требуются дополнительные исследования для решения существующих проблем.

Инфрасообщества паразитов сибирского осетра

В инфрасообществах паразитов осетра из озера Байкал отмечается от 1 до 7 видов паразитов, в среднем их количество составляет 3.13 вида. Инфрасообщества паразитов сибирского осетра из озера Байкал характеризуются сравнительно небольшой долей рыб с одним видом паразитов или без таковых (13%). Автогенных видов 10, аллогенных — 1 (*Diplostomum spathaceum*); доля особей первых составляет 0.96, вторых — 0.04; генералистов (1.9) больше, чем специалистов (1.3). Доминирует автогенный специалист — моногенетический сосальщик *Diclybothrium armatum* (рис. 5). Размах колебаний доли доминантного вида в инфрасообществах сибирского осетра (индекс Бергера – Паркера) довольно значителен: от 0.269 до 1.0; среднее его значение свидетельствует о том, что его численность составляет больше половины численности всех паразитов. Средние значения индексов имеют сравнительно высокие и близкие значения, что свидетельствует о низком уровне сбалансированности инфрасообществ и их обедненности (табл. 7; рис. 6).

Компонентное сообщество паразитов сибирского осетра

Компонентное сообщество паразитов осетра из озера Байкал представлено 11 видами многоклеточных паразитов, общая численность их особей в наших материалах составила 339 экз. Автогенных видов 10, аллогенных — 1 (*Diplostomum spathaceum* — паразит рыбоядных птиц, который в данном случае не сможет за-

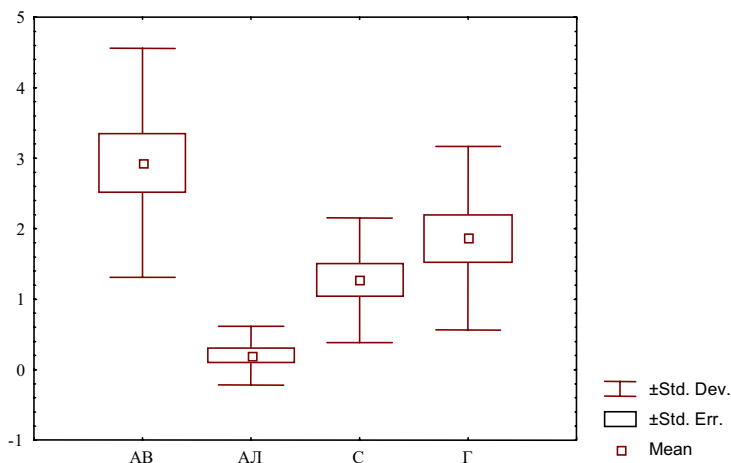


Рис. 5. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах *Acipenser baerii* из оз. Байкал.

Таблица 7

Характеристики инфрасообществ паразитов *Acipenser baerii* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	15/15
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.13 (2)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–7) $3.13 \pm 0.47; 1.8$
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(4–87) $22.6 \pm 5.59; 21.7$
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–6) $2.93 \pm 0.39; 1.53$
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.71–1) $0.96 \pm 0.022; 0.085$
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	1
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–0.27) $0.038 \pm 0.022; 0.085$
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–3) $1.27 \pm 0.23; 0.88$
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.528 \pm 0.1; 0.39$
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–4) $1.86 \pm 0.34; 1.30$
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.472 \pm 0.09; 0.36$
Доминантный вид	<i>Diclybothrium armatum</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.269–1.0) $0.659 \pm 0.056; 0.217$
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1.0) $0.656 \pm 0.088; 0.342$
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1.511) $0.642 \pm 0.11; 0.427$

вершить свой жизненный цикл, так как осетры недоступны птицам; находки этого вида у осетра можно отнести к случайным). Специалистов — 4; генералистов — 7 видов. Известно, что сибирский осетр ведет преимущественно донный образ жизни; спектр питания его достаточно стабильный, что сказывается на соотноше-

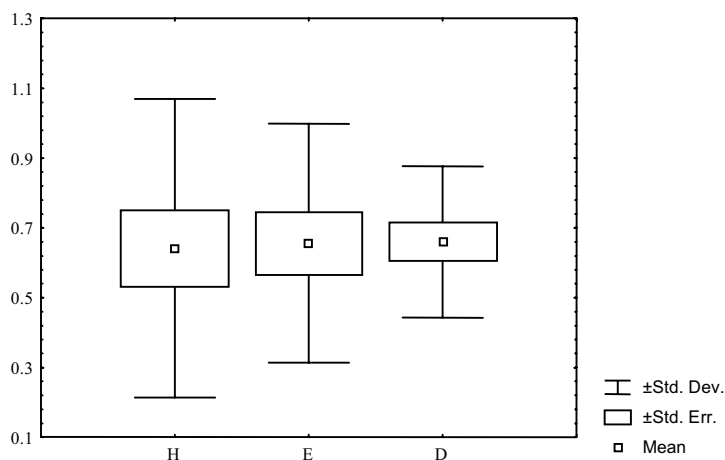


Рис. 6. Значения индексов Бриллюэна, выравненности видов по обилию и Бергера – Паркера для инфрасообществ паразитов *Acipenser baerii* из оз. Байкал.

нии автогенных и аллогенных видов, видов-специалистов и генералистов. Доля особей автогенных видов в 25 раз больше доли аллогенных, а специалистов — в 1.4 раза больше, чем доля особей генералистов. Компонентное сообщество паразитов осетра из озера Байкал характеризуется очень высокими значениями индексов, что позволяет характеризовать его как зрелое (сформированное) сообщество (табл. 8). Сравнение компонентных обществ паразитов осетра из Байкала и Лены показывает, что для них характерно преобладание автогенных видов (в Лене аллогенные виды и виды-генералисты не отмечены вообще).

В этих водоемах доминирует автогенный специалист *Diclybothrium armatum*. По значениям индексов компонентное сообщество паразитов сибирского осетра из Лены можно отнести к зрелым формирующимся сообществам (Доровских, 2002), для которых характерно незначительное видовое разнообразие (в данном случае 3 вида паразитов). Использование литературных данных (Пугачев, 1984) в расчетах индексов биологического разнообразия позволило установить низкое значение индекса Шеннона и достаточно большое — индекса доминирования (табл. 8). Возможно, что такие значения определяются сроками проведения сборов материалов. Значения индекса Шеннона для компонентного сообщества сибирского осетра из Лены и Байкала достоверно ($P < 0.001$) отличаются при величине степеней свободы $df = 47$; коэффициент Стьюдента $t = 8.3$. Представленные данные свидетельствуют о том, что компонентное сообщество паразитов *Acipenser baerii* из озера Байкал достоверно значительно отличается от такового из р. Лены, где оно находится на стадии формирования.

Индекс Симпсона, рассчитанный для компонентных сообществ паразитов сибирского осетра (разница между Байкалом и Леной составляет 2.5 раза), также свидетельствует о том, что компонентное сообщество паразитов из озера Байкал

Таблица 8

Характеристики компонентных сообществ паразитов *Acipenser baerii*
из разных мест обитания

Водоемы	Байкал (наши данные)	р. Лена*
Исследовано рыб	15	15
Общее количество видов паразитов	11	3
Общее количество особей паразитов	339	37
Количество АВ видов	10	3
Доля особей АВ видов	0.962	1
Количество АЛ видов	1	0
Доля особей АЛ видов	0.038	0
Количество видов С	4	3
Доля особей видов С	0.58	1
Количество видов Г	7	0
Доля особей видов Г	0.42	0
Доминантный вид	<i>Diclybothrium armatum</i>	
Характеристика доминантного вида	С/АВ	
Индекс Бергера – Паркера	0.439	0.792
Выравненность	0.787	0.588
Индекс Шеннона	1.92	0.72
Теоретический индекс Шеннона	2.398	1.098
Индекс Симпсона	4.57	1.79
Теоретический индекс Симпсона	11	3
Состояние сообщества	зрелое	зрелое

Примечание. * — использованы данные О.Н. Пугачева (1984).

более разнообразно и многочисленно, чем таковое из р. Лены. Компонентные сообщества паразитов осетра из этих двух водоемов по значениям статистических индексов относятся к зрелым, но в Байкале сообщество сформировано, а в Лене, вероятнее всего, находится в состоянии формирования, что, по нашему мнению, определилось сроками отбора проб и отразилось на составе, численности и фазах развития паразитов. Можно предположить, что на состав и численность паразитов осетра из Лены могли повлиять особенности ее гидрологического режима в год отбора проб (много- и маловодные годы или сезоны), что отражается на численности беспозвоночных — промежуточных хозяев паразитов со сложным жизненным циклом развития.

Таким образом, с учетом литературных и наших данных 25% паразитов сибирского осетра в озере Байкал представляют собой специфичную для осетровых рыб паразитофауну (*Polypodium hydriforme*, *Diclybothrium armatum*, *Amphilina foliacea*, *Cucullanus lebedevi*). Эндемичных таксонов — 6.25% (1 вид). Эндемичная пиявка *Baicalobdella torquata* широко распространена в Байкале и кроме осет-

ра отмечена на гаммаридах, моллюсках и рогатковидных рыбах (Cottoidei). Остальные виды паразитов сибирского осетра широко распространены в Палеарктике у других рыб. Инфрасообщества паразитов осетра в Байкале являются стохастическими, слабо сбалансированными и обедненными; компонентное сообщество паразитов — зрелое, поскольку хорошо сбалансировано и разнообразно.

2. Семейство SALMONIDAE Rafinesque, 1815 — лососевые

1. *Brachymystax lenok* (Pallas, 1773) — ленок

Вид обитает в реках Сибири от Оби до Колымы, имеется в бассейне Амура и в реках, впадающих в Японское и Охотское моря, на Шантарских островах, северо-западном и западном Сахалине (к югу до р. Тык), в северных районах Кореи (реки Ялуцзян и Туманган) (Берг, 1948; Леванидов, 1951, 1969; Кириллов, 1972; Беседнов, Кучеров, 1972; Кифа, 1976; Алексеев, 1983, 1985; Алексеев и др., 1986, 2003; Мина, 1986; Черешнев, 1996, 1998; Золотухин и др., 2000; Черешнев и др., 2002). Место обитания ленка — предгорные участки рек с чистой, насыщенной кислородом водой.

Половой зрелости самцы и самки достигают в возрасте шести лет (5+), имея к этому времени длину тела 320–350 мм и вес 315–420 г. Созревание икры следующей генерации начинается сразу после окончания очередного нереста. К зиме коэффициент зрелости гонад у самок несколько ниже, чем перед нерестом (Кириллов, 1972). Нерестится ленок весной после ледохода. Ленки, подобно другим лососевым рыбам, расчищают участки нерестилищ, выкапывают небольшие ямки (гнезда) и зарывают оплодотворенную икру. После нереста часть рыб погибает, причем самцов гибнет больше, чем самок. Инкубационный период длится 20–30 суток (Новиков, 1966; Кириллов, 1972).

Для ленка характерна эврифагия. Он поедает любую доступную пищу (Черешнев и др., 2002). В первый год жизни личинки и мальки питаются зоопланктоном, личинками хирономид и мелкими поденками; до двухлетнего возраста основную роль в питании ленка играют личинки поденки, веснянок, ручейников, хирономид, имаго насекомых, в Байкале — мелкие гаммариды и моллюски; с двухлетнего возраста в питании отмечается рыба, доля которой достигает 60–80% к 8–9 годам (Матвеева, Матвеев, 1990; Черешнев и др., 2002).

В настоящее время нет единого мнения относительно видового статуса *Brachymystax lenok* (Леванидов, 1951, 1969; Митрофанов, 1959; Беседнов, Кучеров, 1972; Кириллов, 1972; Алексеев, 1983, 1985; Алексеев, Кириллов, 1985; Алексеев и др., 1986, 2003; Мина, 1986; Алексеев, Дудник, 1989; Шедько, Гинатулин, 1993; Осин, 1993; Ермоленко и др., 1998; Черешнев и др., 2002; Mori, 1930; Li Sze-Chung, 1966; и др.). Одни исследователи признают монотипичность

вида с существованием внутривидовых форм, другие считают описанные формы ленка — тупорыльную и острорыльную — самостоятельными видами. Учитывая последние данные по морфологии и молекулярной биологии, а также собственные наблюдения, можно предполагать, что в Байкале, вероятнее всего, обитает острорылая форма ленка. Современная направленность работ ведущих ихтиологов убеждает нас в том, что в ближайшее время споры систематиков благополучно будут разрешены достоверными данными об истинном систематическом статусе известных ныне ленков.

Нами обследовано 25 экз., отловленных в июне – июле 1999 г. в приустьевых участках притоков восточного побережья Байкала (реки Большая, Езовка, Тарку-

Таблица 9

Зараженность *Brachymystax lenok* из оз. Байкал паразитами (наши данные по 25 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, экз., min–max	Индекс обилия, экз.
<i>Tetrahymena pyriformis</i> !	16	много	–
<i>Salmonchus lenoki</i> * ¹	80	3–19	7.48
<i>S. pseudolenoki</i> * !	44	2–7	1.48
<i>S. roytmani</i> *	48	1–5	1.24
<i>S. ergensi</i> * !	28	1–9	1.2
<i>S. rogersi</i> *	44	1–45	5.08
<i>Gyrodactylus lenoki</i> * !	36	1–5	0.72
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl) !	24	1–3	0.36
<i>Eubothrium crassum</i>	16	1–3	0.32
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)	84	1–18	5.65
<i>D. ditremum</i> (pl) !	12	1–2	0.16
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	4	1	0.04
<i>Azygia robusta</i> !	12	1–2	0.16
<i>Proteocephalus exiguus</i>	12	1–6	0.44
<i>Pseudocapillaria salvelini</i> !	20	1–4	0.48
<i>Cystidicola farionis</i>	92	23–377	117.96
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> (l)	88	1–300	43.24
<i>Echinorhynchus salmonis</i> !	12	1–5	0.28
<i>E. borealis</i>	8	1–2	0.12
<i>Basanistes briani</i> *	100	1–16	4.88

Примечание. * — специфичные паразиты ленка; ! — вид впервые отмечен у этого хозяина в оз. Байкал. ¹ Согласно одним исследователям (Стрелков, 1963; Гусев, Пугачев, 1985; Ergens, 1971a, b), семейство Tetraonchidae является монотипическим, другие (Спасский, Ройтман, 1958; Герасев, 1998, 2002; Пугачев, 2002б) — разделяют его на два рода: *Tetraonchus* Diesing, 1858 и *Salmonchus* Spassky et Roytman, 1958. Последнее мнение на данный момент считается нами более обоснованным.

лик, Сосновка): 15 самок размером 35–50 см (средний 41 см) и 10 самцов размером 40–60 см (средний 49 см). Обнаружено 20 видов паразитов (табл. 9). Более всего ленок заражен 5 видами паразитов: *Salmonchus lenoki*, *Diphyllbothrium dendriticum* (pl), *Cystidicola farionis*, *Contracaecum osculatum baicalensis* (l), *Basanistes briani*.

Первые сведения о паразитофауне ленков Байкала были получены В.Е. Зайкой (1965), который отметил 13 видов паразитов у ленков, отловленных в истоке р. Ангары. Позднее Е.Н. Матвеева и А.Н. Матвеев (1990) для ленков из северного Байкала отмечали 15 видов паразитов.

В результате анализа литературных и собственных данных нами установлено, что в настоящее время паразитофауна ленка озера Байкал представлена 27 видами паразитов, 11 из которых имеют простой, 16 — сложный жизненный цикл (рис. 7; табл. 10). 4 вида и 1 подвид находятся у этого хозяина на личиночных фазах развития (цестоды *Schistocephalus solidus*, *Diphyllbothrium dendriticum*, *D. ditremum*, *Triaenophorus nodulosus* и нематода *Contracaecum osculatum baicalensis*; первые три вида являются паразитами рыбадных птиц, *T. nodulosus* — паразит щуки, *C. osculatum baicalensis* — паразит байкальского тюленя *Phoca sibirica*). 12 видов паразитов заканчивают свое развитие в ленке. В паразитофауне ленка в целом отмечено 7 видов специфичных паразитов ленка: 6 видов моногеней и 1 вид ракообразных, а также и 1 эндемичный подвид — *C. osculatum baicalensis*.

По нашим данным, ленок из озера Байкал более всего заражен 5 видами паразитов: *Salmonchus lenoki* (80%), *Basanistes briani* (100%), *Diphyllbothrium dendriticum* (84%), *Cystidicola farionis* (92%), *Contracaecum osculatum baicalensis* (88%). Два первых вида развиваются без участия промежуточных хозяев, чаечный лентец (*D. dendriticum*) — через планктонных ракообразных, 2 вида нематод — через гаммарид. Такой высокий уровень зараженности рыб этими видами паразитов, вероятно, обусловлен, с одной стороны, большей долей определенных групп беспозвоночных и рыб в рационе взрослых ленков, а с другой стороны, очень большой численностью этих видов паразитов в экосистеме Байкала в целом, что,

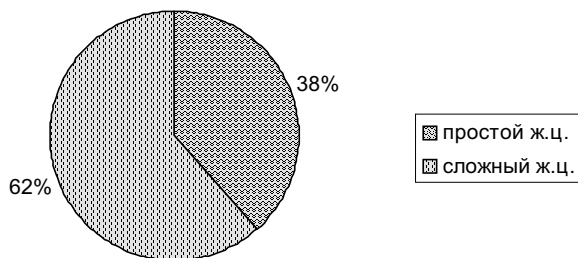


Рис. 7. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Brachymystax lenok* из оз. Байкал.

Использованы данные В.Е. Зайки (1965), Е.Н. Матвеевой, А.Н. Матвеева (1990), О.Т. Русинек, Е.В. Русинек (2000; 2001), Е.В. Русинек (2001), О.Т. Русинек и др. (2001) и наши материалы.

вероятно, обусловлено хорошими условиями для осуществления их жизненных циклов (сравнительно большим видовым разнообразием и численностью промежуточных и окончательных хозяев, а также благоприятными абиотическими факторами).

Ленок из приустьевых участков р. Большой менее всего заражен 2 видами паразитов: цестодой *Cyathocephalus truncatus* (4%) и скребнем *Echinorhynchus borealis* (8), промежуточными хозяевами которых также являются гаммариды (Пронин и др., 1986; Балданова, Пронин, 2001а, б). Возможно, что это связано с локальными особенностями распределения паразитов, поскольку, например, в северном Байкале зараженность ленков этими видами значительно выше и составляет 31.3% и 93.7% соответственно (Матвеева, Матвеев, 1990).

Паразитофауна ленка в пределах его ареала изучена довольно обстоятельно. Первые сведения о его паразитах приведены Е.В. Гвоздевым (1950) из озера Марка-Куль (Казахстан), где указаны 5 видов паразитов. Данные о паразитах ленка в водоемах Западной Сибири были представлены С.Д. Титовой (1965), в Чарской котловине — Н.М. Прониным (1966), в р. Лене — В.А. Ройтманом и А.В. Наумовой (1967), в р. Колыме — О.Н. Пугачевым (1984), в р. Амуре — Ю.А. Стрелковым, С.С. Шульманом (1971), в водоемах Якутии, Колыме — Н.М. Губановым с соавторами (1973), В.А. Однокурцевым (1979), в озере Хубсугул — Эргенсом (Ergens, 1971), Н.М. Прониным (1976); в реках Приморья — А.В. Ермоленко (1992) и А.В. Ермоленко с соавторами (1998).

О.Н. Пугачев (Pugachev, 2001) провел анализ собственных и литературных данных по паразитам *Brachymystax lenok* из водоемов Северной Азии. Им отмечено 69 видов паразитов, среди которых наиболее многочисленными группами являются простейшие, моногенеи, цестоды, нематоды (рис. 8).

Анализ паразитофауны ленка в пределах его ареала показал, что от Оби до Приморья она достаточно разнообразна по количеству образующих ее групп (от простейших до ракообразных); в то же время в ней достаточно трудно выделить

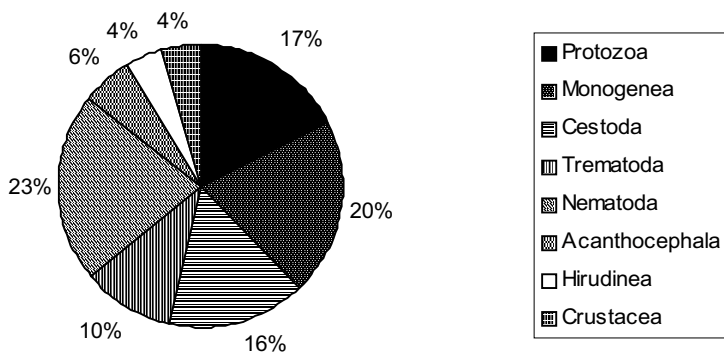


Рис. 8. Состав паразитофауны *Brachymystax lenok* из водоемов Северной Азии. Использованы данные О.Н. Пугачева (Пугачев, 1984; Pugachev, 2001).

Таблица 10

Паразитофауна *Brachymystax lenok* из различных водоемов

Виды паразитов	Обь	Енисей	Хубсугул	Байкал	Селенга	Лена	Колыма	Оленек	Индигирка	Амур	Реки Приморья
<i>Microsporidia</i> gen. sp.			+								
<i>Dermocystidium lenoki</i>			+		+						
<i>Dermocystidium</i> sp.					+						
<i>Myxidium truttae</i>	+									+	
<i>Sphaerospora rota</i>				+							
<i>Myxobolus ellipsoides</i>	+										
<i>Myxobolus</i> sp.						+					
<i>Heneguya zschokkei</i>											
<i>Tripartitella</i> sp.			+		+						
<i>Tetrahymena pyriformis</i>							+			+	
<i>Trichodina domerguei</i>											
<i>T. californica</i>					+						
<i>Trichodina</i> sp.				+	+					+	
<i>Salmonchus ergensi</i>			+	+	+						+
<i>S. gvosdevi</i>		+	+	+	+					+	+
<i>S. lenoki</i>		+	+	+	+					+	+
<i>S. pseudolenoki</i>				+		+				+	+
<i>S. roytmani</i>		+	+	+	+	+					
<i>S. rogersi</i>		+	+	+	+	+					+
<i>S. spasskyi</i>		+			+	+					
<i>S. skrjabini</i>						+					
<i>S. pseudoroytmani</i>					+	+					
<i>Salmonchus</i> sp.	+						+				
<i>Gyrodactylus lenoki</i>			+	+	+						+
<i>G. asiaticus</i>					+						

Продолжение таблицы 10

Виды паразитов	Обь	Енисей	Хубсугул	Байкал	Селенга	Лена	Колыма	Оленек	Инди-гирка	Амур	Реки При-морья
<i>G. taimeni</i>					+						
<i>G. brachymystacis</i>					+						
<i>Cyathosephalus truncatus</i>			+	+	+		+			+	+
<i>Triacnophorus nodulosus</i>	+	+			+	+	+	+			
<i>T. crassus</i> (pl)						+	+	+			
<i>Eubothrium crassum</i>	+	+	+	+	+	+					
<i>E. sabelini</i>	+				+						
<i>Ligula intestinalis</i> (pl)	+										
<i>Schistocephalus solidus</i>				+							
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)		+	+	+	+						
<i>Diphyllobothrium</i> spp. (pl)		+	+	+		+					
<i>Proteocephalus exiguus</i>	+	+	+	+	+	+	+			+	+
<i>Proteocephalus</i> sp.	+	+		+		+	+				
<i>Diplostomum</i> spp. (mc)		+									
<i>Tylodelphys clavata</i> (mc)						+					
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i> (mc)	+				+	+					
<i>Azygia lucii</i>		+				+	+				
<i>A. robusta</i>		+		+		+	+	+		+	
<i>Crepidostomum farionis</i>	+	+	+	+	+	+	+				+
<i>C. metoecus</i>					+	+	+				
<i>Nanophyetus salmincola schikhobalowi</i> (mc)						+	+				+
<i>Pseudocapillaria sabelini</i>				+	+	+	+				+
<i>P. tomentosa</i>					+	+					
<i>Pseudocapillaria</i> sp. (l)						+					
<i>Eustrongylides</i> sp. (l)	+										
<i>Raphidascaris acus</i> (l)	+	+			+	+	+		+		

Виды паразитов	Обь	Енисей	Хубсугул	Байкал	Селенга	Лена	Колыма	Оленек	Инди-гирка	Амур	Реки При-морья
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> (I)				+							
<i>C. osculatum</i> (I)											
<i>Contracaecum</i> spp. (I)		+									
<i>Ichthyobronema hamulatum</i>					+	+					
<i>I. orthocephalum</i>											
<i>Cucullianus truttae</i>						+	+			+	+
<i>Philonema sibirica</i>				+							
<i>Cystidicolidoides ephemeridarum</i>	+	+			+	+					+
<i>Ascarophis skjabiini</i>		+		+	+	+					+
<i>Comephoronema werestschagini</i>				+							
<i>Cystidicola farionis</i>		+	+	+	+	+	+	+			
<i>Rhabdochona oncorhynchi</i>											+
<i>Salvelinema salmincola</i>											+
<i>Echinorhynchus borealis</i>			+	+	+	+					
<i>E. clavula</i>											
<i>E. salmonis</i>		+			+		+				
<i>E. cryophilus</i>										+	+
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	+					+	+	+	+		
<i>N. crassus</i>		+				+	+	+			
<i>Acanthobdella peledina</i>						+					
<i>Piscicola geometra</i>						+					
<i>P. respirans</i>		+									
<i>Ergasilus briani</i>					+						
<i>Basanistes briani</i>		+	+	+	+	+	+	+			+
<i>B. woskoboitkovi</i>		+			+						
Всего	15	25	16	26	37	37	23	6	2	10	18

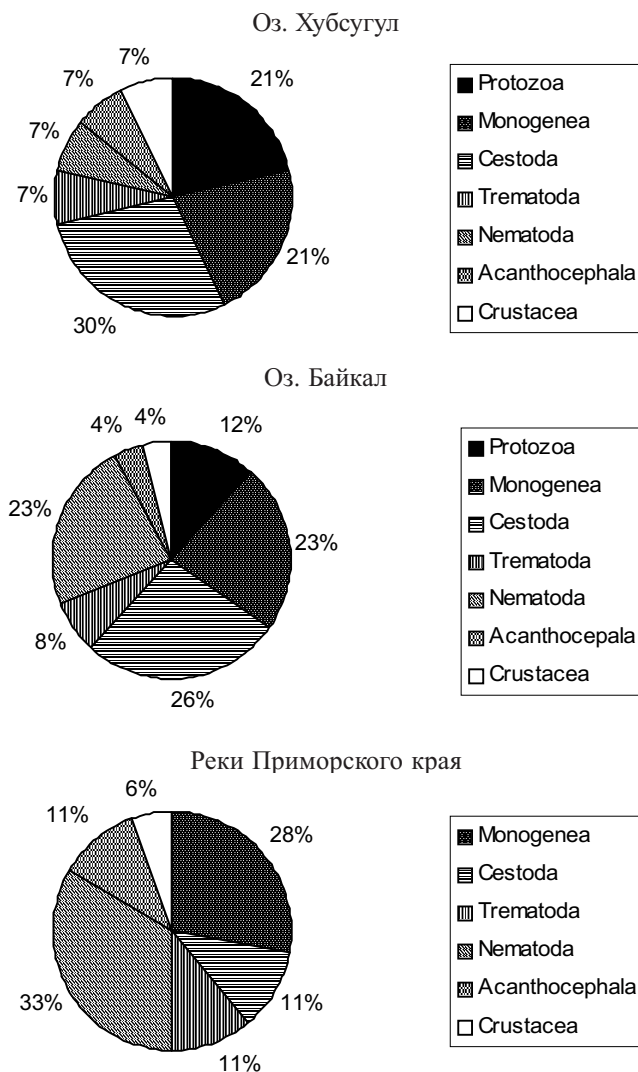


Рис. 9. Состав паразитофауны *Brachymystax lenok* (%) из некоторых водоемов (авторы данных указаны в примечании к табл. 10).

Примечание к табл. 10. Использованы данные: по оз. Хубсугул — Р. Эргенса (Ergens, 1971) и Н.М. Пронина (1976); по оз. Байкал — В.Е. Заики (1965), Е.Н. Матвеевой, А.Н. Матвеева (1990), О.Т. Русинек, Е.В. Русинек (2000, 2001), Е.В. Русинек (2001), О.Т. Русинек, Е.В. Русинек, А.А. Ключевской, М.А. Кожуховской (2001); по р. Амуру — Ю.А. Стрелкова, С.С. Шульмана (1971); по р. Колыме — О.Н. Пугачева (1984); по водоемам Приморья — А.В. Ермоленко (1992).

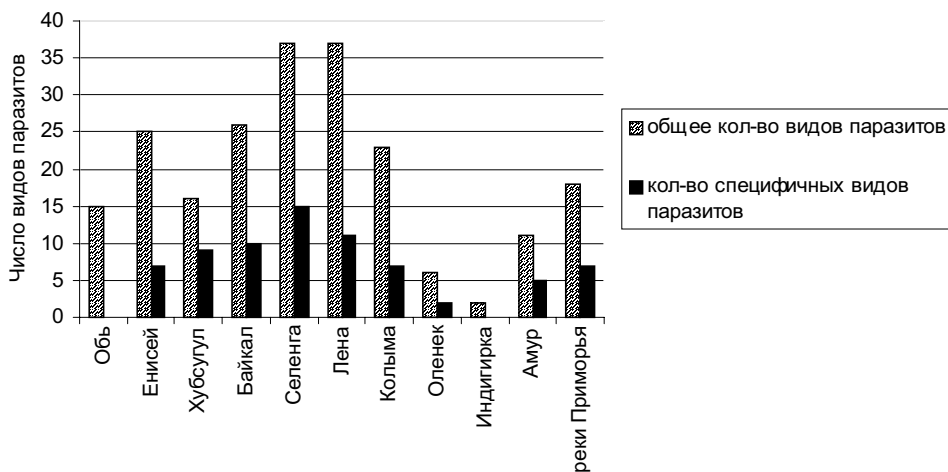


Рис. 10. Количественная характеристика фауны паразитов *Brachymystax lenok* из различных водоемов (авторы данных указаны в примечании к табл. 10).

ядро фауны, которое характеризовало бы ее тем или иным образом в целом (табл. 10; рис. 9). Больше всего паразитов отмечено в реках Лене, Селенге (по 37 видов), в Енисее (25) и в озере Байкал (26) и меньше всего (на краю ареала) — в реках Индигирке (2) и Оленеке (6) (рис. 10).

Как было отмечено нами в начале, ленок, обитающий в озере Байкал, вероятнее всего, относится к выделяемому в настоящее время острорылому ленку. Сравнение паразитофауны *B. lenok* из Байкала и *B. tumensis* из водоемов Приморья (Ермоленко и др., 1998) показало, что ленки, обитающие в водоемах сравнительно удаленных бассейнов, имеют 11 общих видов паразитов, среди которых 6 видов — специфичные паразиты ленков (*Salmonchus ergensi*, *S. lenoki*, *S. pseudolenoki*, *S. rogersi*, *S. roymani*) и 5 видов — паразиты лососевых, сиговых и хариусовых рыб (*Proteocephalus exiguus*, *Cyathocephalus truncatus*, *Crepidostomum farionis*, *Azygia robusta*, *Ascarophis skrjabini*).

Сравнение паразитофауны ленка из Байкал и острорылому ленку из Приморья выявило 6 общих паразитов, среди которых 2 — специфичные (*Salmonchus pseudolenoki*, *S. roymani*) и 3 — паразиты лососевидных рыб (*Proteocephalus exiguus*, *Crepidostomum farionis*, *Azygia robusta*). Полученные данные могут свидетельствовать в пользу того, что ленок из Байкала более близок по паразитофауне к тупорылым ленкам.

Инфрасообщества паразитов ленка

Все 25 экз. обследованных рыб были заражены многоклеточными паразитами; отсутствует группа рыб без паразитов или с одним видом. Количество видов

в одной рыбе колеблется от 3 до 12. В среднем в инфрасообществах отмечается 7.6 вида паразитов. Максимальное количество особей паразитов составило 616 экз., минимальное — 10, среднее — 191 экз. Среднее количество автогенных видов равно 6.7, аллогенных — 0.96. Доля особей автогенных видов в 24 раза больше, чем аллогенных. Специалистов — 5.08, генералистов — 2.48 вида; доля особей специалистов в 3 раза больше доли генералистов (табл. 11; рис. 11). Доминирует автогенный специалист — нематода *Cystidicola farionis* — паразит со сложным жизненным циклом, который осуществляется через промежуточных хозяев — гаммарид (Smith, Lankester, 1979). В Байкале промежуточные хозяева не установлены. Очень высокие значения интенсивности заражения этим паразитом — от 23 до 377 экз. (индекс обилия 117.96) — связаны, вероятно, с большей долей гаммарид и рыбной пищи в рационе ленка, в частности, хариуса, который также заражен этой нематодой. Большие значения численности доминирующего паразита отражаются на величине индекса Бергера – Паркера, который в среднем для инфрасообществ ленка составляет 0.679. Среднее значение выравнинности видов по обилию составило 0.5; индекс Бриллюэна — 0.909 (рис. 12).

Сравнение инфрасообществ паразитов *Brachymystax lenok* из озера Байкал и из рек Колымы, Лены, Селенги показало (Pugachev, 2001), что для них характерна очень высокая зараженность многоклеточными паразитами. Только в Колыме обнаружена группа рыб без паразитов или с одним видом, в других водоемах она отсутствовала. Наибольшее количество видов паразитов отмечено в Байкале и Селенге (12), наименьшее (7) — в Лене. Наибольшее среднее количество видов паразитов в инфрасообществе отмечено в Селенге (9), наименьшее (3.8) — в Ко-

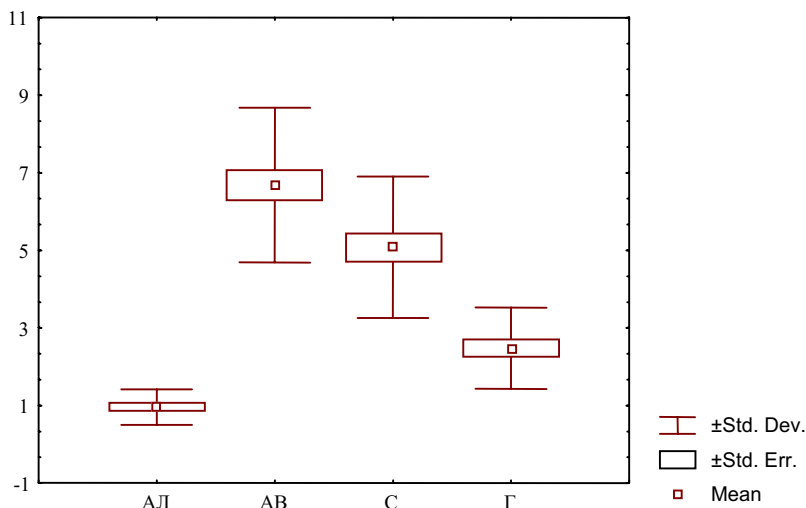


Рис. 11. Количество аллогенных, автогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Brachymystax lenok* из оз. Байкал.

Таблица 11

Характеристики инфрасообществ паразитов *Brachymystax lenok*

Показатели	Байкал*	Кольма**	Селенга**	Лена**
Исследовано рыб/заражено	25/25	15/15	6/6	3/3
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита	0	0.2	0	0
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(3–12) 7.6±0.42; 2.08	(1–8) 3.8±0.5; 2.1	(4–12) 9±1; 2.5	(6–7) 6.7±0.3; 0.5
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(10–616) 191±26.45; 132.25	(2–64) 18±4; 18	(81–1912) 527±260; 637	(15–146) 63±34; 59
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(3–11) 6.7±0.399; 1.994	(1–8) 3.7±0.6; 2.2	(4–12) 9±1; 2.5	(6–7) 6.3±0.3; 0.5
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0.79–1) 0.96±0.01; 0.053	(0–1) 0.93±0.06; 0.25	1	(0.97–1) 0.99±0.01; 0.01
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–2) 0.96±0.091; 0.454	(0–1) 0.07±0.06; 0.25	0	(0–1) 0.3±0.3; 0.5
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–0.21) 0.04±0.01; 0.053	(0–6) 2.9±0.5; 1.8	0	(0–0.03) 0.01±0.01; 0.01
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(2–9) 5.08±0.365; 1.82	(0–1) 0.079±0.07; 0.26	(8–10) 8.3±0.8; 2.0	(5–7) 5.7±0.5; 0.9
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0.04–0.99) 0.761±0.048; 0.24	(0–3) 0.79±0.07; 0.26	(0.88–1) 0.94±0.03; 0.08	(0.87–1) 0.92±0.03; 0.05
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(1–5) 2.48±0.209; 1.045	(0–3) 0.93±0.22; 0.85	(0–2) 0.7±0.3; 0.7	(0–2) 1±0.5; 0.8
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0.1–0.96) 0.239±0.048; 0.24	(0–1) 0.21±0.07; 0.26	(0–0.12) 0.06±0.03; 0.08	(0–0.13) 0.08±0.03; 0.05
Доминантный вид	<i>Cf</i>	<i>Pe</i>	<i>Sl</i>	<i>Sr</i>
Характеристика доминантного вида	C/AB	C/AB	C/AB	C/AB
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0.427–0.949) 0.679±0.033; 0.167	(0.27–1) 0.626±0.064; 0.249	(0.402–0.87) 0.631±0.105; 0.3	(0.37–0.6) 0.46±0.06; 0.1
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0.171–0.856) 0.5±0.039; 0.194	(0–1) 0.647±0.09; 0.368	(0.259–0.661) 0.536±0.056; 0.14	(0.704–0.857) 0.76±0.039; 0.07
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0.232–1.542) 0.909±0.07; 0.35	(0–1.489) 0.698±0.122; 0.474	(0.617–1.534) 1.103±0.146; 0.36	(0.96–1.401) 1.233±0.112; 0.2

Примечание. * — наши данные; ** — использованы данные О.Н. Пугачева (Pugachev, 2001); *Cf* — *Cystidicola farionis*; *Pe* — *Proteocephalus exiguus*; *Sl* — *Salmonchus lenoki*; *Sr* — *S. rogersi*.

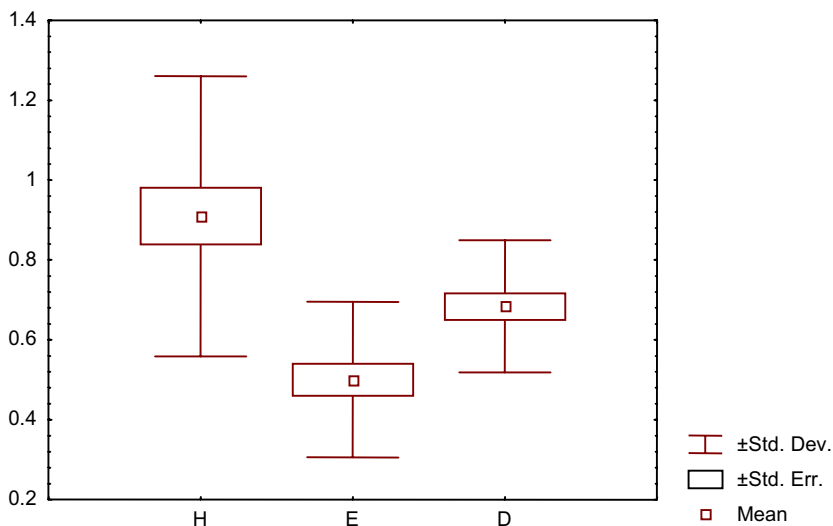


Рис. 12. Значения индексов Бриллюэна, выравненности видов по обилию и Бергера – Паркера для инфрасообществ паразитов *Brachymystax lenok* из оз. Байкал.

лыме. Автогенные виды доминируют по количеству видов и доле особей у ленков во всех водоемах (в Селенге аллогенные виды отсутствуют). Везде доминируют автогенные специалисты. Различия заключаются только в том, что в Байкале и Колыме это паразиты со сложным жизненным циклом, а в Лене и Селенге — с простым. Значения статистических индексов свидетельствуют о том, что инфрасообщества паразитов ленка из Байкала и Колымы слабо сбалансированы и разнообразны по сравнению с инфрасообществами из рек Селенги и Лены.

Компонентное сообщество паразитов ленка

Компонентное сообщество паразитов ленка из озера Байкал представлено 19 видами многоклеточных паразитов, общая численность особей составила 4782 экз. Автогенных видов — 15; аллогенных — 3. Доля особей автогенных видов в 24 раза больше доли аллогенных. Специалистов — 12, генералистов — 7 видов; доля особей специалистов в 3 раза больше доли генералистов (табл. 12). Доминирует автогенный специалист *Cystidicola farionis*. Все представленные в таблице 13 компонентные сообщества ленка из различных водоемов характеризуются преобладанием автогенных видов над аллогенными, а также специалистов над генералистами.

В реках доминирующими видами являются паразиты с простым жизненным циклом (моногенетические сосальщики *Gyrodactylus taimeni* и *Salmonchus rogersi*), в озерах — со сложным (*Cystidicola farionis*). Значения статистических индексов

Таблица 12

Характеристики компонентных сообществ паразитов *Brachymystax lenok* из различных водоемов

Водоемы	Байкал (наши данные)	Селенга*	Лена*	Хубсугул**
Исследовано рыб	25	6	3	14
Общее количество видов паразитов	19	15	12	14
Общее количество особей паразитов	4782	3158	190	12 685
Количество АВ видов	17	15	11	11
Доля особей АВ видов	0.96	1	0.99	0.99
Количество АЛ видов	2	0	1	2
Доля особей АЛ видов	0.04	0	0.01	0.01
Количество видов С	12	13	9	9
Доля особей видов С	0.737	0.98	0.97	0.99
Количество видов Г	7	2	3	4
Доля особей видов Г	0.263	0.02	0.03	0.01
Доминантный вид	<i>Cf</i>	<i>Gt</i>	<i>Sr</i>	<i>Cf</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ	С/АВ	С/АВ	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.617	0.578	0.353	0.838
Выравненность	0.464	0.542	0.655	0.261
Индекс Шеннона	1.257	1.467	1.628	0.689
Теоретический индекс Шеннона	2.944	2.708	2.485	2.639
Индекс Симпсона	2.29	2.65	4.81	1.41
Теоретический индекс Симпсона	19	15	12	14
Состояние сообщества	зрелое	зрелое	зрелое	зрелое

Примечание. * — использованы данные О.Н. Пугачева (Pugachev, 2001); ** — использованы данные О.Н. Пугачева (Pugachev, 2001), рассчитанные по материалам Н.М. Пронина (1976); *Cf* — *Cystidicola farionis*; *Gt* — *Gyrodactylus taimeni*; *Sr* — *Salmonchus rogersi*.

свидетельствуют о том, что сообщества ленка из различных водоемов являются зрелыми и находятся на разных стадиях формирования (рис. 13).

В озере Хубсугул компонентное сообщество паразитов существенно отличается от таковых из других водоемов низкими значениями индексов Шеннона, выравненности по обилию и высоким значением индекса Бергера – Паркера, что свидетельствует о том, что это сообщество находится на стадии формирования. Однако на эти результаты могли повлиять сроки сбора данных материалов (июль – август 1971 и 1973 гг.), а также и то, что выборка могла быть объединенной: возможно, что в ней присутствовали рыбы из реки Ихэ-Ханх-Гол и из Хубсугула, поскольку пробы были отобраны «в устье реки и в прилегающем к нему мелководье» (Пронин, 1976: 314).

Сравнение компонентных сообществ паразитов острорылого и тупорылого ленков из рек Приморского края показало, что в реке Арму — притоке реки Ус-

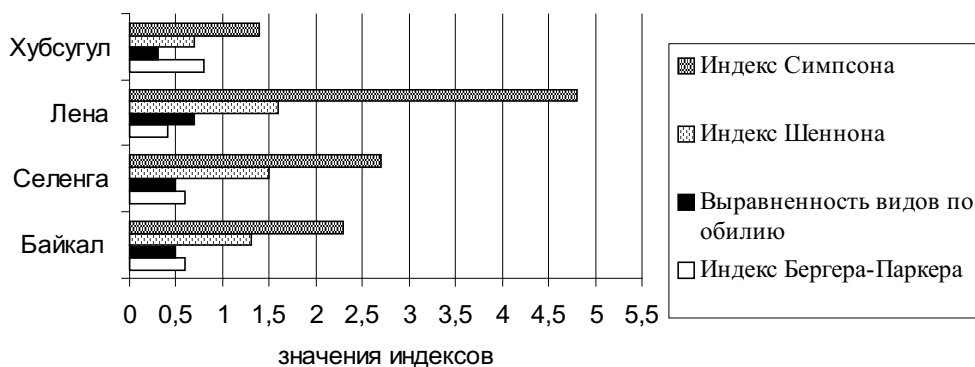


Рис. 13. Значения индексов биологического разнообразия в компонентных сообществах паразитов различных популяций *Brachymystax lenok*.

сури — паразитарные сообщества ленков характеризуются очень высокими значениями индекса Бергера – Паркера, поскольку численность доминирующей трематоды *Nanophyetus salmincola* на 5 порядков больше, чем других видов (табл. 13). *N. salmincola* является паразитом кишечника рыбоядных млекопитающих и человека. Моллюски рода *Juga* — первые, рыбы — вторые промежуточные хозяева паразита. Высокий уровень численности паразита в реке Арму, вероятно, зависит от нескольких причин: большого количества окончательных и первых промежуточных хозяев паразита (в 2002 г. мы сами отмечали в реке Арму очень высокую численность моллюсков рода *Juga* при низком уровне воды в реке), хороших условий для осуществления жизненного цикла при колебаниях уровня и температуры воды в горных водоемах (Ермоленко и др., 1998).

Значения индексов выравнивания видов по обилию и Шеннона имеют очень низкие значения, что свидетельствует об угнетенности паразитарного сообщества.

Сравнение разнообразия компонентных сообществ паразитов ленка из различных водоемов показало, что они достоверно отличаются между собой ($P < 0.001$): Байкал и Хубсугул ($t = 26.14$ и $df = 8355$), Селенга и Байкал ($t = 7.56$ и $df = 6762$), Байкал и Лена ($t = 6.656$ и $df = 137$), Байкал и Колыма ($t = 7.76$ и $df = 347$). Паразитарные сообщества *Brachymystax tumensis* из реки Арму достоверно значительно разнообразнее по сравнению с таковыми у *B. lenok* ($P < 0.001$) при $t = 39.98$ и $df = 55332$.

Отличия в значениях индекса Симпсона у ленков из разных водоемов определяются численностью доминирующего вида: чем больше его доля по отношению к другим видам, тем меньше значение индекса.

Таким образом, можно заключить, что паразитофауна ленка из озера Байкал представлена 27 видами, включая 7 специфичных. Впервые для Байкала указаны *Salmonchus pseudolenoki*, *S. ergensi*, *Gyrodactylus lenoki*; также впервые у этого хозяина в Байкале отмечены *Tetrahymena pyriformis*, *Triaenophorus nodulosus*,

Таблица 13

Характеристики компонентных сообществ паразитов острорылого (*Brachymystax lenok*) и тупорылого (*B. tumensis*) ленков из рек Приморья (данные Ермоленко, 1992; Ермоленко и др., 1998)

Виды рыб	<i>Brachymystax tumensis</i>		<i>Brachymystax lenok</i>
	Реки	Единка	Арму
Исследовано рыб	15	15	15
Общее количество видов паразитов	13	17	16
Общее количество особей паразитов	306	44 652	271 499
Количество АВ видов	13	14	11
Доля особей АВ видов	1	0,02	0.01
Количество АЛ видов	0	3	5
Доля особей АЛ видов	0	0,98	0.99
Количество видов С	10	10	8
Доля особей видов С	0.84	0.02	0.008
Количество видов Г	3	7	8
Доля особей видов Г	0.16	0.98	0.992
Доминантный вид	<i>Slen</i>	<i>Nsal</i>	
Характеристика доминантного вида	С/АВ	Г/АЛ	Г/АЛ
Индекс Бергера – Паркера	0.466	0.979	0.987
Выравненность	0.734	0.047	0.032
Индекс Шеннона	1.883	0.133	0.087
Теоретический индекс Шеннона	2.565	2.773	2.708
Индекс Симпсона	4.042	1.041	1.026
Теоретический индекс Симпсона	13	16	15
Состояние сообщества	зрелое	незрелое	незрелое

Примечание. *Slen* — *Salmonchus lenoki*; *Nsal* — *Nanophyetus salmincola*.

Diphyllobothrium ditremum, *Azygia robusta*, *Pseudocapillaria salvelini*, *Echinorhynchus salmonis*. Проведен сравнительный анализ паразитофауны ленка из различных водоемов (Пугачев, 1984; Ермоленко, 1992; Ермоленко и др., 1998; Pugachev, 2001); установлено, что специфичные паразиты ленка отсутствуют в Оби, Индигирке; в Енисее их 3, в Хубсугуле, Селенге, Лене — по 6, в Амуре — 2, в реках Приморья — 5. Ядро паразитофауны выделить не удалось. Более всего ленков в Байкале заражен специфичным паразитом *Basanistes briani* (100%), наиболее многочисленный паразит — нематода *Cystidicola farionis* (ИО = 117.96 экз.). Инфраобщества паразитов ленка из Байкала слабо сбалансированы и разнообразны по сравнению с реками Селенгой и Леной, компонентное сообщество — зрелое, сбалансированное и разнообразное, о чем свидетельствуют значения индексов биологического разнообразия.

2. *Hucho taimen* (Pallas, 1773) — обыкновенный таймень

Вид населяет реки Урала и Сибири от Камы до Индигирки, есть в Амуре (Решетников и др., 1997). Некоторые авторы рассматривают *H. taimen* в качестве подвида *H. hucho* — дунайского лосося, распространенного в Европе (Holcik et al., 1998). Встречается в реке Селенге и ее притоках (Хилок, Чикой, Джида, Уда), в Верхней Ангаре, Баргузине, Турке, Хаиме. Обитает в бассейне р. Витима (рр. Верхняя Ципа, Ципа, Ципикан), заходит в озеро Баунт. В Байкале отмечается в приустьевых участках притоков. Обыкновенный таймень занесен в «Красную книгу» Бурятии (Красная..., 1988). На территории Монголии населяет все крупные реки бассейна Селенги — Эгийн-Гол, Дэлгэр-Мурэн, Идэр, Орхон, Тула (Рыбы Монгольской Народной Республики, 1983).

Таймень предпочитает реки с быстрым течением. Взрослые особи держатся на большой глубине, а молодь встречается в прибрежных участках.

В Байкале обитает озерно-речная форма тайменя. Он приурочен к приустьевым участкам рек Тья, Верхняя Ангара, Фролиха, Томпуда, Большая, Кика, Турка, Снежная (Матвеев и др., 1996). Весной он поднимается в эти реки для размножения и нагула. Как было отмечено А.Н. Матвеевым с соавторами (1996), эти биологические особенности в жизни тайменя обычно совпадают с весенним паводком на реках и повышением температуры воды до 7–8 °С. В летний период, когда в реках происходит падение уровня воды, таймень скатывается вниз по течению (вторая половина июля — начало августа). Если же температура воды в реках становится выше его физиологического оптимума, то есть превышает 14–15 °С, он мигрирует вверх по течению к местам выхода грунтовых вод и впадения холодных горных ручьев и рек или может залегать на дно глубоких ям и становиться малоактивным.

Молодь тайменя питается беспозвоночными животными (ракообразные, личинки комаров, ручейников, воздушные насекомые). В возрасте 2 лет в пище появляется молодь рыб, а с 4 лет таймень становится хищником, потребляя самых различных рыб (плотва, голянь, хариус, сиг и подкаменщиковые рыбы), а также мелких млекопитающих и птенцов водоплавающих птиц.

Половой зрелости таймень достигает на 5–7 году жизни при длине тела 500–700 мм и массе 2.5–3 кг (Карантонис и др., 1956; Никольский, 1956; Подлесный, 1958; Матвеев и др., 1996; Matveev et al., 1998). Самцы озерно-речной формы тайменя из бассейна озера Байкал созревают на 7–8 году жизни при длине тела не менее 800 мм и массе тела 6–7 кг; самки созревают на 1–2 года позже при длине тела 900 мм и массе 9 кг (Матвеев и др., 1996). Считают, что более раннее созревание речного тайменя по сравнению с озерно-речным связано с более благоприятными температурными условиями в реках, чем в литорали озера, для процессов гаметогенеза (Кошелев, 1978). Плодовитость рыб колеблется от 16 до 35 тыс. икринок (Матвеев и др., 1996), в водоемах Сибири и Дальнего Востока этот показатель может колебаться от 7.5 до 35 тыс. икринок (Солдатов, 1915;

Подлесный, 1958; Кириллов, 1962; Мишарин, Шутило, 1971). Как было установлено ранее, таймень, подобно другим видам лососевидных рыб, может пропускать 1–2 нерестовых сезона, что обусловлено коротким периодом нагула и роста, в течение которого этот вид не может восстановить свои физиологические функции, обеспечивающие созревание половых продуктов к нерестовому периоду (Матвеев и др., 1996).

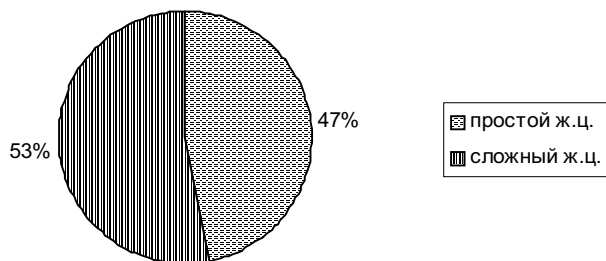


Рис. 14. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Hucho taimen* из оз. Байкал.

Использованы данные В.Е. Заики (1965), А.Н. Матвеева и др. (1996) и наши материалы.

Таблица 14

Зараженность *Hucho taimen* паразитами
(приустьевые участки р. Большой, наши данные по 8 экз.)

Виды паразитов	Количество зараженных рыб	Интенсивность заражения, экз., min-max	Индекс обилия, экз.
<i>Myxobolus mülleri</i>	1		
<i>Salmonchus skrjabini</i> *	5	2–6	2.13
<i>S. spasskyi</i> *	2	2–5	0.88
<i>S. roytmani</i> *	3	2–5	1.25
<i>S. huchonis</i> *	1	4	0.5
<i>Gyrodactylus taimeni</i> *	1	6	0.75
<i>Proteocephalus exiguus</i> *	3	1–41	5.63
<i>Eubothrium crassum</i> *	3	1–6	1.13
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)	1	5	0.63
<i>D. ditremum</i> (pl)	2	1	0.25
<i>Cyathocephalus truncatus</i> *	3	4	0.5
<i>Azygia robusta</i> *	1	1	0.13
<i>Cystidicola farionis</i> *	1	49	6.13
<i>Ascarophis skrjabini</i>	2	1–3	0.38
<i>Echinorhynchus salmonis</i> *	1	1	0.13
<i>Basanistes woskoboynikovi</i> *	4	1–3	1.25

Примечание. * — специфичные паразиты.

Нами обследованы 8 экз. этого вида: 5 самцов и 3 самки размером 60–80 см (средняя длина 75 см), отловленные в Байкале в июне 1999 г. в приустьевых участках р. Большой. Отмечено 16 видов паразитов, 7 из которых имеют простой жизненный цикл и 9 — сложный (рис. 14; табл. 14, 15). Только 2 вида: *Diphyllobothrium dendriticum* и *D. ditremum* — отмечены на фазе плероцеркоида, все остальные заканчивают свое развитие в этом хозяине.

В Байкале отмечено 3 узкоспецифичных вида паразитов тайменя: это 2 вида моногеней *Salmonchus huchonis* и *Gyrodactylus taimeni* и рачок *Basanistes wosko-*

Таблица 15

Паразитофауна *Hucho taimen* (литературные данные)

Виды паразитов	Северный Байкал (Зайка, 1965)	Северный Байкал (Матвеев и др., 1996)	Селенга, Хилок (Матвеев и др., 1996)
<i>Muxobolus mülleri</i>	+		
<i>Salmonchus roytmani</i> *	+	+	
<i>S. spasskyi</i> *		+	+
<i>Gyrodactylus</i> sp.	+		
<i>Azygia robusta</i> *	+		
<i>Eubothrium crassum</i> *	+	+	+
<i>Proteocephalus</i> sp.	+		
Nematoda gen. sp.			+
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i>	+	+	+
<i>Salmincola salmoneus</i> !			+
<i>Basanistes woskoboinikovi</i> *	+	+	+
Всего	8	5	6

Примечание. * — специфичные паразиты; ! — находка вида у тайменя, скорее всего, является ошибкой в определении.

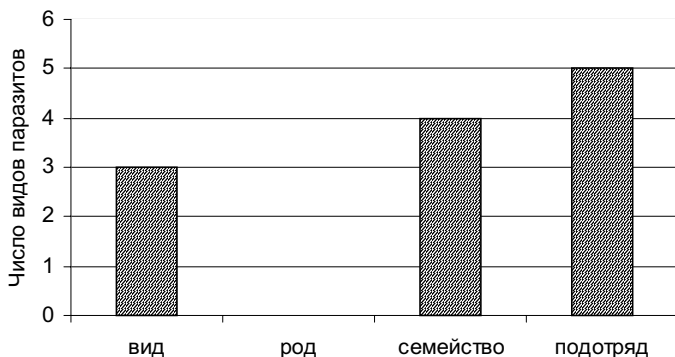


Рис. 15. Количество специфичных видов паразитов тайменя разного ранга специфичности (вид *Hucho taimen*, род *Hucho*, семейство Salmonidae, подотряд Salmonoidei).

boinikovi. Широкоспецифичных паразитов — 9 видов (4 вида на уровне семейства и 5 на уровне подотряда) (рис. 15).

Первые сведения о паразитофауне тайменя из озера Байкал были представлены В.Е. Заикой (1965), который указал 8 видов паразитов (три из них не были определены до вида: *Gyrodactylus* sp., *Proteocephalus* sp. larva, *Diphyllobothrium* sp.). Позднее А.Н. Матвеев с соавторами (1996) отметил для разных популяций тайменя 11 видов паразитов (табл. 16).

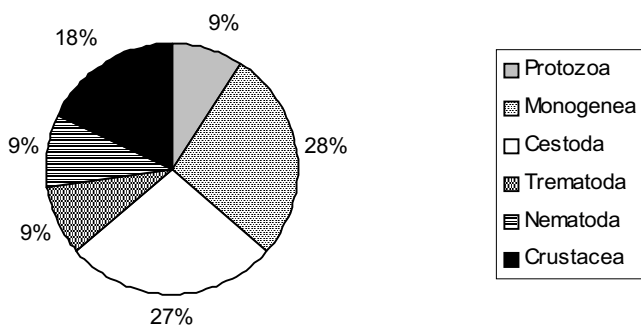
Анализ литературных и собственных данных показал, что паразитофауна тайменя из озера Байкал более разнообразна, чем в реках Селенге и Хилоке. В Байкале она представлена 6 систематическими группами паразитов и 16 видами; в реках не отмечены простейшие и трематоды (рис. 16, 17). Следует обратить внимание на находку Матвеева с соавторами (1996) паразитического рачка *Salmincola salmoneus*, который до настоящего времени был известен у лососей из бассейнов Белого, Балтийского и Баренцева морей, а также в озерах Кольского полуострова, в водоемах Англии и Шотландии (Гусев, 1987). С учетом этих сведений этот факт, скорее всего, можно отнести к ошибкам в определении (Kabata, 1969, 1979).

Паразитофауна тайменя из водоемов Приморского края насчитывает 19 видов паразитов (рис. 18). Состав фауны увеличивается за счет трематод, паразитирующих на личиночной фазе развития (*Metagonimus*, *Nanophyetus*) и развивающихся через моллюсков рода *Juga* (Ермоленко и др., 1998).

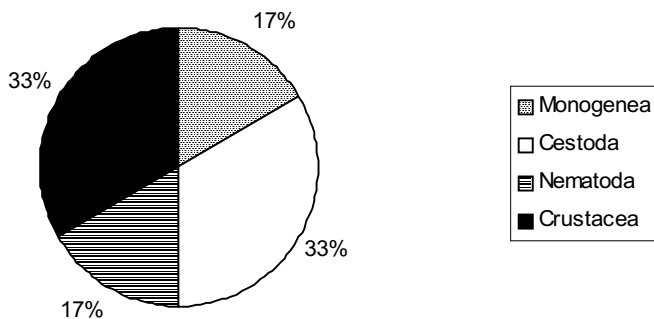
Таблица 16

Характеристики инфрасообществ паразитов *Hucho taimen* из оз. Байкал
(наши данные)

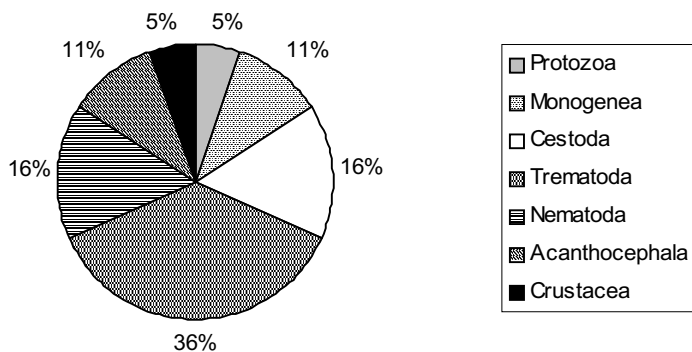
Исследовано рыб/заражено	8/8
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита	0
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(2–7) 4.13 ± 0.61 ; 1.73
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(3–61) 21.63 ± 7.15 ; 20.23
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(2–6) 3.75 ± 0.526 ; 1.49
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0.667–1) 0.95 ± 0.041 ; 0.117
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–2) 0.38 ± 0.26 ; 0.744
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–0.333) 0.05 ± 0.41 ; 0.117
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(2–6) 3.6 ± 0.46 ; 1.302
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0.67–1) 0.945 ± 0.041 ; 0.115
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–2) 0.5 ± 0.267 ; 0.756
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–0.33) 0.055 ± 0.041 ; 0.115
Доминантный вид	<i>Cystidicola farionis</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0.250–0.954) 0.54 ± 0.092 ; 0.261
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0.173–1.00) 0.779 ± 0.107 ; 0.309
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0.174–1.343) 0.787 ± 0.146 ; 0.413

Рис. 16. Состав паразитофауны *Hucho taimen* из оз. Байкал.

Использованы данные В.Е. Заики (1965), А.Н. Матвеева и др. (1996).

Рис. 17. Состав паразитофауны *Hucho taimen* из рек Селенги и Хилока.

Использованы данные А.Н. Матвеева и др. (1996).

Рис. 18. Состав паразитофауны *Hucho taimen* из водоемов Приморья.

Использованы данные А.В. Ермоленко и др. (1998).

Литературные, а также и наши данные свидетельствуют о том, что в пределах ареала таймень ведет исключительно хищный образ жизни; с этим связано обнаружение у него *Azygia robusta*, *Eubothrium crassum*, *Proteocephalus* spp., *P. exiguus*, *Cucullanus truttae*. Находки паразитов, развивающихся через беспозвоночных животных (*Crepidostomum* spp., *Cyathocephalus truncatus*, *Neoechinorhynchus rutili*, *Echinorhynchus* spp. и т.д.), у тайменя весьма редки, паразиты отмечаются в небольших количествах, что, вероятно, связано с попаданием их в тайменя при ихтиофагии.

В целом паразитофауна тайменя из озера Байкал по основным видам паразитов, за исключением узкоспецифичных, практически соответствует фауне паразитов рыб отряда Salmoniformes (Coregonidae, Salmonidae, Thymallidae).

Как отмечали ранее А.В. Ермоленко с соавторами (1998), отличия в зараженности тайменя из разных водоемов отдельными видами паразитов, учитывая его достаточно консервативный образ жизни, независимо от места обитания, вероятнее всего, определяются особенностями фаунистического состава его пищевых объектов — беспозвоночных, рыб, птиц, млекопитающих, а также разными гидрологическими условиями в каждом водоеме.

Инфрасообщества паразитов тайменя

Инфрасообщества паразитов тайменя характеризуются тем, что все исследованные рыбы имеют многоклеточных паразитов; группа рыб с одним видом паразитов или без таковых отсутствует. В среднем количество видов в сообществах

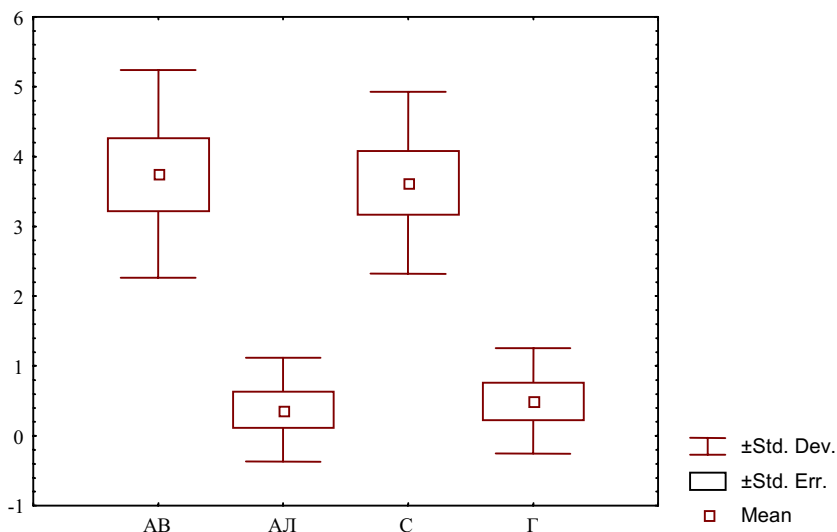


Рис. 19. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Hucho taimen* из оз. Байкал.

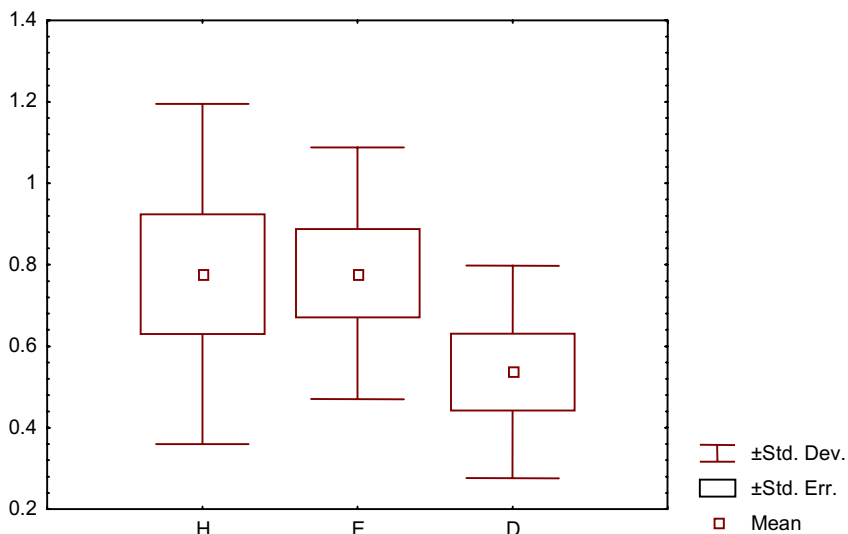


Рис. 20. Значения индексов Бриллюэна, выравненности видов по обилию и Бергера – Паркера для инфрасообществ *Hucho taimen* из оз. Байкал.

равно 4.13; количество особей в одной рыбе — 21.63. Среднее количество автогенных видов 3.75; аллогенных — 0.38. Доля особей автогенных видов составляет 0.95, аллогенных — 0.05. Среднее количество видов-специалистов — 3.6; генералистов — 2.75 (рис. 19). Доля особей специалистов — 0.945, генералистов — 0.055. Доминирует автогенный специалист — *Cystidicola farionis* (табл. 16). Высокие значения индексов Бриллюэна (0.787), выравненности видов по обилию (0.779) и невысокие — индекса Бергера – Паркера (0.54) свидетельствуют о том, что инфрасообщества паразитов тайменя сравнительно разнообразны и сбалансированы (рис. 20).

Компонентное сообщество паразитов тайменя

Компонентное сообщество паразитов тайменя представлено 15 видами, число особей которых равно 172. Количество автогенных видов 13, аллогенных — 2. Видов-специалистов — 12, генералистов — 3. Специалисты доминируют над генералистами (доля их особей в инфрасообществе в 2.8 раза больше). Индексы характеризуются высокими значениями, что свидетельствует о зрелости компонентного сообщества (табл. 17). Анализ данных по структуре компонентных сообществ паразитов тайменя показал, что наиболее разнообразными в видовом отношении являются сообщества из озера Байкал и р. Арму: здесь отмечено по 15 видов паразитов, в северном Байкале — только 5 видов. По количеству особей паразитов существенно выделяется компонентное сообщество тайменя из р. Арму, что определяется очень высокой численностью трематоды *Nanophyetus*

Таблица 17

Характеристики компонентных сообществ паразитов *Hucho taimen*

Водоемы	Байкал (наши данные)	Северный Байкал**	Арму* (Приморье)
Исследовано рыб	8	20	15
Общее количество видов паразитов	15	5	15
Общее количество особей паразитов	172	463	52 420
Количество АВ видов	13	4	13
Доля особей АВ видов	0.96	0.97	0.95
Количество АЛ видов	2	1	2
Доля особей АЛ видов	0.04	0.03	0.05
Количество видов С	12	4	12
Доля особей видов С	0.74	0.97	0.04
Количество видов Г	3	1	3
Доля особей видов Г	0.26	0.03	0.96
Доминантный вид	<i>Cf</i>	<i>Ss</i>	<i>Ns</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ	С/АВ	Г/АЛ
Индекс Бергера – Паркера	0.285	0.471	0.954
Выравненность	0.519	0.464	0.0798
Индекс Шеннона	1.406	1.257	0.221
Теоретический индекс Шеннона	2.708	1.609	2.708
Индекс Симпсона	5.43	2.94	1.097
Теоретический индекс Симпсона	15	5	15
Состояние сообщества	зрелое	зрелое	незрелое

Примечание. Использованы данные: * — А.В. Ермоленко, В.В. Беспрозванных, С.В. Шедько (1998); ** — А.Н. Матвеева, Н.М. Пронина, В.П. Самусенок (1996); *Ns* — *Nanophyetus salmincola*; *Ss* — *Salmonchus spasskyi*; *Cf* — *Cystidicola farionis*.

salmincola, метацеркарии которой локализуются в основном в почках и мышцах рыб. Автогенные виды доминируют над аллогенными, специалисты над генералистами; только в реке Арму у тайменя доля особей генералистов существенно превышает таковую специалистов.

Сравнение индексов Шеннона компонентных сообществ паразитов тайменя из разных водоемов свидетельствует о том, что наиболее значимыми являются различия между рекой Арму и Байкалом (табл. 17). Так, при $df = 218$ и $t = 1.22$ с вероятностью $P < 0.001$ компонентные сообщества тайменя из Байкала и Арму достоверно значимо различаются; при $df = 31595$ и $t = 22.71$ с вероятностью $P < 0.001$ компонентные сообщества паразитов тайменя из северного Байкала и Арму также достоверно значимо различаются между собой. Уровень различий компонентных сообществ паразитов тайменя из северного и восточного Байкала различается при $df = 176$, $t = 1.22$ с $P < 0.02$. Значения индексов Симпсона отра-

жают разницу в количестве видов и количестве особей в компонентных сообществах тайменя из разных мест отбора проб. Для озера Байкал отмечено максимальное значение индекса Симпсона, что является отражением влияния на него доли доминирующего вида *Cystidicola farionis*, которая по сравнению с компонентными сообществами паразитов тайменя из других водоемов является минимальной. Анализ количественных данных по компонентным сообществам тайменя из различных водоемов показал, что в случае с тайменем из реки Арму мы имеем дело с незрелым компонентным сообществом паразитов; в Байкале же эти сообщества можно охарактеризовать как зрелые, сформированные.

Таким образом, установлено, что паразитофауна тайменя озера Байкал представлена 16 видами, 3 из которых являются узкоспецифичными паразитами тайменя, а 9 — паразиты широкого круга рыб, принадлежащих к семействам Salmonidae, Coregonidae, Thymallidae. Впервые отмечены моногенеи *Salmonchus skrjabini*, *S. huchonis*, *Gyrodactylus taimeni*, плероцеркоиды цестоды *Diphyllobothrium ditremum*, нематода *Ascarophis skrjabini* и скребень *Echinorhynchus salmonis*. Проведенная оценка индексов биологического разнообразия свидетельствует о том, что компонентное сообщество паразитов тайменя озера Байкал — зрелое с высокими значениями индексов биологического разнообразия.

3. Семейство COREGONIDAE Core, 1872 — сиговые

1. *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi, 1775) — байкальский омуль

Байкальский омуль является подвидом арктического омуля (*Coregonus autumnalis* Pallas, 1776) (Решетников, 1979, 1980). Некоторыми исследователями этот подвид рассматривается в ранге вида (Берг, 1900; Gasowska, 1960; Шапошникова, 1968; Пирожников и др., 1975). Данные молекулярно-биологического анализа свидетельствуют, что байкальский омуль не является подвидом арктического омуля, а относится к сложно-комплексному виду — *Coregonus lavaretus complex* (Sukhanova et al., 2002a, b, c; Smirnov et al., 2002).

В Байкале омуль представлен тремя морфо-экологическими группами: прибрежной, пелагической и придонно-глубоководной (Смирнов, Шумилов, 1974). Обитает на глубинах до 300 м, питается зоопланктоном, а также пелагическим гаммарусом *Macrohectopus branickii*, донными гаммаридами, молодью рогатковидных рыб, большая часть которых приходится на желтокрылку — *Cottocomephorus grewingkii* (Кожов, 1954; Талиев, 1955; Мишарин, 1958; Топорков, 1979; Афанасьев и др., 1981; Волерман, Конторин, 1983; и др.).

Нами обследованы 20 экз. омуля пелагической группы: 10 самцов размером 32.5–36.4 см (средний 34.4 см) и 10 самок размером 33.0–35.9 см (средний 34.1 см); 15 экз. — прибрежной: 4 самца размером 33.0–35.1 (средний 34.2) и 11 самок раз-

мером 32.9–35.4 см (средний 34.3) и 20 экз. придонно-глубоководной группы: 10 самцов размером 34.5–40.2 см (средний 36.5) и 10 самок размером 33.3–39.5 (средний 35.5 см). Все рыбы были отловлены в июне – июле 1991–1992 гг. У пелагического омуля отмечено 10 видов паразитов, у прибрежного — 7, у придонно-глубоководного — 8 видов (табл. 18–20). Все экологические группы омуля более всего были заражены 2 видами и 1 подвидом паразитов: *Diphyllbothrium dendriticum*, *Proteocephalus exiguus* и *Contracaecum osculatum baicalensis*.

Таблица 18

Зараженность паразитами пелагической группы *Coregonus autumnalis migratorius* из оз. Байкал (наши данные по 20 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, экз., min–max	Индекс обилия, экз.
<i>Leptotheca subsphaerica</i> *	10	–	–
<i>Henneguya zschokkei</i> *	5	–	–
<i>Diphyllbothrium dendriticum</i> (pl)	85	1–17	7.12
<i>D. ditremum</i> (pl)	50	1–7	2.54
<i>Eubothrium crassum</i> *	10	1	0.1
<i>Proteocephalus exiguus</i> *	80	2–84	17.05
<i>Diplostomum helveticum</i> (mc)	10	1	0.1
<i>D. paraspathaceum</i> (mc)	35	1–6	0.9
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> (l)	90	3–55	9
<i>Salmincola extumescens</i> *	40	1–2	0.5

Примечание. * — специфичные паразиты сиговых рыб.

Таблица 19

Зараженность паразитами придонно-глубоководной группы *Coregonus autumnalis migratorius* из оз. Байкал (наши данные по 20 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, экз., min–max	Индекс обилия, экз.
<i>Henneguya zschokkei</i> *	10	–	–
<i>Diphyllbothrium dendriticum</i> (pl)	80	2–11	3.4
<i>Eubothrium crassum</i> *	5	1	0.05
<i>Cyathocephalus truncatus</i> *	10	2	0.1
<i>Proteocephalus exiguus</i> *	85	3–371	54.55
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> (l)	90	1–600	52.85
<i>Echinorhynchus salmonis</i> *	5	1	0.05
<i>Salmincola extumescens</i> *	15	3	0.15

Примечание. Условные обозначения как в табл. 18.

Таблица 20

Зараженность паразитами прибрежной группы *Coregonus autumnalis migratorius* из оз. Байкал (наши данные по 15 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, экз., min–max	Индекс обилия, экз.
<i>Leptotheca subsphaerica</i> *	13.3	–	–
<i>Henneguya zschokkei</i> *	6.7	–	–
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)	73.3	2–22	4.31
<i>Cyathocephalus truncatus</i> *	13.3	1	0.13
<i>Proteocephalus exiguus</i> *	100.0	25–2086	454
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> (l)	86.7	2–17	3.51
<i>Salmincola extumescens</i> *	13.3	1	0.13

Примечание. Условные обозначения как в табл. 18.

Цестоды развиваются через планктонных ракообразных (Русинек, 1987; Тимошенко, Русинек, 1988, 2000; Rusinek et al., 1996); нематода, наиболее вероятно, через гаммарид (в частности, через *Macrohectopus branickii*) (Судариков, Рыжиков, 1951). *Diphyllobothrium dendriticum* — паразит чайковых птиц, *Contracaecum osculatum baicalensis* паразитирует в байкальской нерпе. Омуль для них является вторым промежуточным хозяином. Высокий уровень зараженности омуля этими видами паразитов может быть обусловлен тем, что к нему они попадают не только непосредственно от первых промежуточных хозяев, но и благодаря резервуарным хозяевам, которыми являются рогатковидные рыбы (Cottoidei) (Русинек, 1987; Русинек, Дзюба, 2002).

Первые исследования паразитофауны байкальского омуля осуществил Э.М. Ляйман (1933). Им были вскрыты рыбы из уловов в створе протоки Харуз (дельта р. Селенги) в конце июля 1930 г. По-видимому, эти данные относятся к селенгинской расе омуля, образующей в это время преднерестовые скопления на Селенгинском мелководье. У омуля были отмечены *Crepidostomum farionis*, *Proteocephalus exiguus*, *Diphyllobothrium dendriticum*, *Contracaecum osculatum baicalensis*, *Cystidicola farionis*, кроме того, нематоды и скребень, не определенные до вида.

В.А. Догель и И.И. Боголепова (1957) указывают 10 форм паразитов омуля.

Е.А. Богданова (1957), проведя специальное паразитологическое исследование паразитов омуля из Баргузинского и Чивыркуйского заливов, обнаружила 8 видов: *Phyllodistomum umblae*, *Cyathocephalus truncatus*, *Triaenophorus crassus*, *Diphyllobothrium minus*, *D. strictum*, *Proteocephalus exiguus*, *Contracaecum osculatum baicalensis*, *Salmincola extumescens*.

В.Е. Заика (1965), проведя собственные исследования паразитов байкальского омуля, а также обобщив литературные данные, приходит к заключению, что паразитофауна омуля состоит из 17 видов паразитов.

Таблица 21

Паразитофауна *Coregonus autumnalis migratorius* (литературные данные)

Виды паразитов	Заика, 1965	Пронин, 1981
<i>Saprolegnia</i> sp.		+
<i>Hexamita truttae</i>		+
<i>Myxobolus</i> sp.*		+
<i>Myxidium omuli</i> **	+	+
<i>Leptotheca subsphaerica</i> **	+	+
<i>Henneguya zschokkei</i> **		+
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>		+
<i>Trichodina</i> sp.		+
<i>Capriniana</i> sp.	+	+
<i>Apiosoma</i> sp.		+
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	+	+
<i>T. crassus</i> (pl)**		+
<i>Eubothrium crassum</i> **	+	+
<i>Cyathocephalus truncatus</i> **	+	+
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)	+	+
<i>D. ditremum</i> (pl)	+	+
<i>Proteocephalus exiguus</i> **	+	+
<i>Phyllodistomum umblae</i> **	+	+
<i>Crepidostomum farionis</i> **	+	+
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i> (mc)		+
<i>Diplostomum helveticum</i> (mc)		+
<i>D. paraspathaceum</i> (mc)		+
<i>Diplostomum</i> sp. (mc)		+
Strigeidae gen. sp.		+
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> (l)	+	+
<i>Raphidascaris acus</i> (l)		+
<i>Cystidicola farionis</i> **	+	+
<i>Ascarophis skrjabini</i>		+
<i>Philonema sibirica</i> **		+
<i>Echinorhynchus borealis</i>		+
<i>E. salmonis</i> **	+	+
<i>Piscicola geometra</i> !		+
<i>Ergasilus sieboldi</i>		+
<i>Salmincola extensus</i> **	+	+
<i>S. strigatus</i> **		+
<i>S. extumescens</i> **	+	+
Всего	16	36

Примечание. * — использованы данные В.А. Догеля и И.И. Боголеповой (1957), которые приведены Н.М. Прониним (1981); ** — специфичные паразиты; ! — вид отсутствует в Байкале (Лукин, 1976).

В.В. Черепанов (1966) исследовал молодь омуля в возрасте от 20–30 дней до 2+ в выростных бассейнах биологической станции Иркутского университета (пос. Большие Коты). Им обнаружено 5 видов паразитов: *Trichodina* sp., *Ichthyophthirius multifiliis*, *Proteocephalus exiguus*, *Echinorhynchus borealis*, а также грибы — *Saprolegnia* sp.

Н.М. Пронин (1981) провел комплексные исследования паразитов байкальского омуля, представил их в виде систематического обзора, дал экологический анализ, а также оценил влияние паразитологического фактора с точки зрения интродукции этого вида рыб в различные водоемы бассейна Байкала.

В результате анализа литературных и собственных данных нами установлено, что в настоящее время паразитофауна байкальского омуля насчитывает 35 видов паразитов (табл. 21).

Из них 14 видов паразитов развиваются без участия промежуточных хозяев (10 видов простейших и 4 — ракообразных), 21 вид развивается с участием различных беспозвоночных, при этом 11 видов находятся у омуля на личиночной фазе развития, остальные 10 видов заканчивают в нем свое развитие (рис. 21, 22).

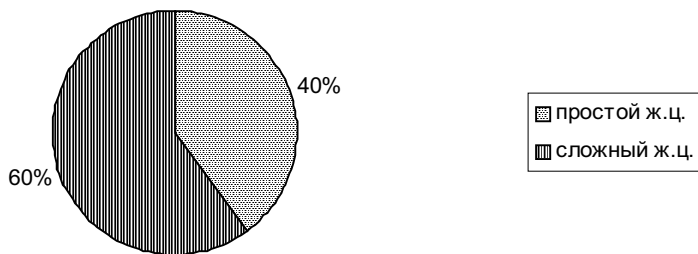


Рис. 21. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Coregonus autumnalis migratorius* из оз. Байкал.

Использованы данные Э.М. Ляймана (1933), В.А. Догеля, И.И. Боголеповой (1957), В.Е. Заики (1965), Н.М. Пронина (1981).

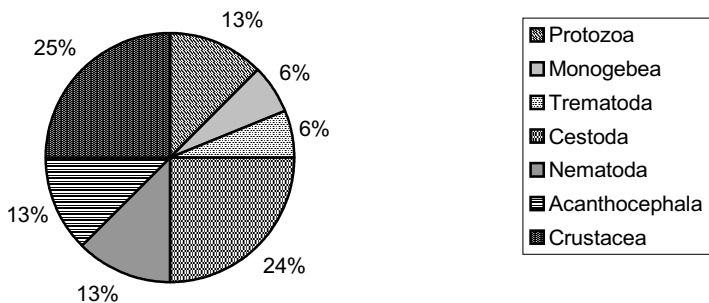


Рис. 22. Состав паразитофауны *Coregonus autumnalis* из р. Лены.

Использованы данные О.Н. Пугачева (1984).

У омуля обнаружено 2 эндемичных вида и 1 подвид паразитов: *Muxidium omuli*, *Leptotheca subsphaerica* и *Contracaecum osculatum baicalensis*. *Muxidium omuli* был описан В.Е. Заикой (1961а, б) и является узкоспецифичным паразитом байкальского омуля. С.С. Шульман с соавторами (1997) указывают этот вид в составе байкальского фаунистического комплекса. Представители семейства Muxidiidae являются паразитами желчного и мочевого пузыря, мочеточников и мочевых каналов морских и пресноводных рыб, а также амфибий и водных рептилий (Шульман, 1965; Шульман и др., 1997). *Leptotheca subsphaerica* — также паразит желчного и мочевого пузыря. Этот вид был отмечен только у байкальского омуля и сибирского хариуса из Байкала. С.В. Пронина и Н.М. Пронин (2001) считают его эндемиком Байкала, но С.С. Шульман с соавторами (1997) воздержался от такого заключения и отнес его к группе микроспоридий невыясненного зоогеографического положения. Представители этого рода довольно широко распространены как у морских, так и у пресноводных костистых и хрящевых рыб; они встречаются обычно в желчном, мочевом пузыре и мочеточниках.

У байкальского омуля отмечен только 1 вид (рачок *Salmincola strigatus*), специфичный для рода *Coregonus* (он отмечен также на сибирской ряпушке в низовьях Енисея и Оби); 3 вида: *Henneguya zschokkei*, *Salmincola extumescens* и *S. extensus* — специфичны для семейства Coregonidae; 7 видов: *Leptotheca sub-*

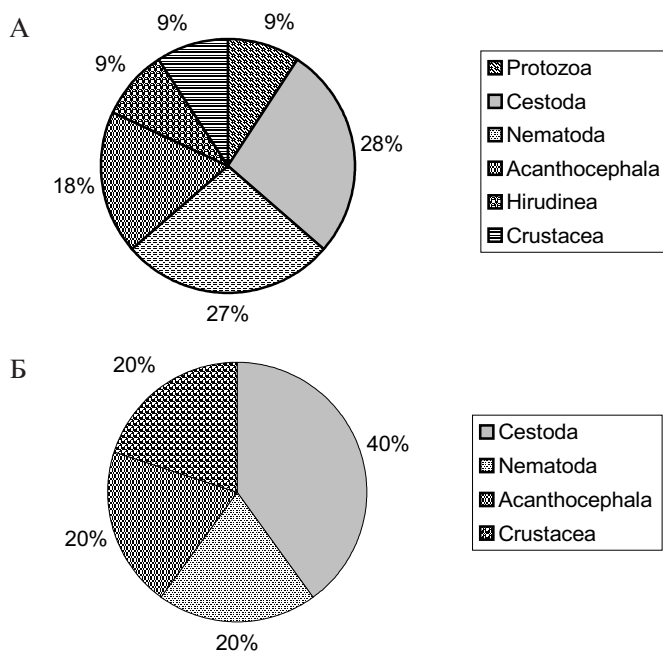


Рис. 23. Состав паразитофауны *Coregonus autumnalis* из р. Оби (А) и р. Енисея (Б). Использованы данные О.Н. Пугачева (1984).

sphaerica, *Eubothrium crassum*, *Triaenophorus crassus*, *Cyathocephalus truncatus*, *Proteocephalus exiguus*, *Cystidicola farionis*, *Philonema sibirica* — для подотряда Salmonoidei; *Triaenophorus nodulosus* специфичен на уровне отряда Salmoniformes. Все остальные виды паразитов широко распространены и у других видов рыб; байкальский омуль получает их при питании различными группами организмов.

У омуля из различных водоемов О.Н. Пугачевым (1984) отмечено 24 вида паразитов (рис. 23; табл. 23).

Таблица 22

Паразитофауна ледовитоморского омуля *Coregonus autumnalis*
из различных водоемов (данные Пугачева, 1984)

Виды паразитов	Обь	Енисей	Лена	Колыма
<i>Trichodina domerguei</i>	+ ?			
<i>Henneguya zschokkei</i>			+	
<i>Chloromyxum coregoni</i> *			+	
<i>Salmonchus grumosus</i> *			+	
<i>Triaenophorus crassus</i> *			+	
<i>Eubothrium crassum</i> *	+			
<i>Cyathocephalus truncatus</i> *		+		
<i>Diplocotyle olrikii</i>	+		+	
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i>		+	+	
<i>D. ditremum</i>	+	+	+	+
<i>Proteocephalus exiguus</i> *		+		
<i>Lecithaster gibbosus</i>	+		+	
<i>Thynnascaris</i> sp.	+			
<i>Raphidascaris</i> sp.		+	+	
<i>Philonema sibirica</i>*	+	+	+	+
<i>Neoechinohynchus rutili</i>	+		+	+
<i>Echinorhynchus salmonis</i>*	+	+	+	+
<i>Corynosoma semerme</i>	+			
<i>C. strumosum</i>		+		
<i>Acanthobdella peledina</i>	+			
<i>Salmincola coregonorum</i> *			+	
<i>S. extumescens</i> *	+	+	+	
<i>S. extensus</i> *		+	+	
<i>Coregonicola orientalis</i> *			+	
Всего	12	10	16	4

Примечание. Использованы данные О.Н. Бауера (1948а, б), С.Д. Титовой (1965), Н.М. Губанова и др. (1972а), приведенные в монографии О.Н. Пугачева (1984); ? — определение сомнительно; жирным шрифтом выделены виды, которые образуют ядро паразитофауны; * — специфичные паразиты.

Ядро паразитофауны омуля формируют 3 вида: *Diphyllobothrium ditremum*, *Philonema sibirica*, *Echinorhynchus salmonis*. Все они развиваются через ракообразных отрядов Copepoda и Amphipoda (Тимошенко, Русинек, 2000; Коренченко, 1993; Пронин, 2001а). Зараженность омуля *D. ditremum* свидетельствует о том, что им стабильно питаются рыбацкие птицы. *P. sibirica* и *E. salmonis* — специфичные паразиты лососевидных рыб.

Паразитофауна байкальского омуля отличается от таковой ледовитоморского омуля некоторыми особенностями:

- значительным видовым разнообразием (35 видов); 16 видов являются паразитами широкого круга рыб (карповые, щуковые, налимовые) и 19 видов — паразитами лососевидных рыб (Salmonoidei);
- наличием видов, которых нет в других водоемах: *Leptotheca subsphaerica*, *Muxidium omuli*, *Contracecum osculatum baicalensis*;
- присутствием большой группы паразитов (17 видов), которые не отмечены у омуля из других водоемов, но у других видов рыб, включая лососевидных, они паразитируют;
- в Байкале не найдены специфичные паразиты сиговых рыб — *Chloromyxum coregoni* (отмечен в озерах Карелии, Ладожском, Онежском, в Енисее, Лене, на Камчатке в р. Паратунке, водоемах Аляски и Скандинавии), *Salmonchus grumosus* и *Discocotyle sagittata*, которые широко распространены в реках, впадающих в Северный Ледовитый океан, от Печоры до Колымы, а также отмечены в р. Анадырь (Определитель..., 1984, 1985).

Ядром паразитофауны ледовитоморского омуля из различных водоемов являются 3 вида: *Diphyllobothrium ditremum*, *Philonema sibirica*, *Echinorhynchus salmonis* (табл. 22). У байкальского омуля отмечены все эти виды паразитов; все они широко распространены у лососевидных рыб.

Таким образом, можно констатировать, что паразитофауна байкальского омуля не отличается ярко выраженным своеобразием (за исключением находок у него двух эндемичных миксоспоридий *Muxidium omuli* и *Leptotheca subsphaerica*) и в целом соответствует паразитофауне сиговых рыб.

Инфрасообщества паразитов байкальского омуля

Инфрасообщества паразитов пелагической, прибрежной и придонно-глубоководной групп байкальского омуля характеризуются присутствием многоклеточных паразитов. Рыб с одним видом паразитов или без таковых не отмечено (табл. 23). Для всех морфо-экологических групп омуля характерно преобладание автогенных видов над аллогенными и генералистов над специалистами (рис. 24).

На сообщество паразитов пелагического омуля приходится в среднем 4 вида и 37 особей паразитов. Среднее количество автогенных видов — 2.3, аллогенных — 1.85. Доли их особей составляют 0.75 и 0.25 соответственно. Среднее количество видов-специалистов — 1.15, генералистов — 2.85; доли их особей —

Таблица 23

Характеристики инфрасообществ паразитов *Coregonus autumnalis migratorius*

Показатели	Пелагическая группа	Прибрежная группа	Придонно-глубоководная группа
Исследовано рыб/заражено	20/20	15/15	20/20
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита	0	0	0
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(2–6) 4±0.281; 1.257	(1–4) 2.9±0.192; 0.743	(2–5) 2.9±0.191; 0.852
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(4–97) 36.95±5.59; 24.98	(35–2092) 416.8±143; 553.8	(4–826) 122.3±47.1; 210.6
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–4) 2.3±1.031; 0.23	(1–3) 2.13±0.516; 0.133	(0–4) 2.1±0.788; 0.176
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.75±0.273; 0.061	(0.8–1) 0.975±0.066; 0.017	(0.6–1) 0.91±0.1; 0.223
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–4) 1.85±0.988; 0.22	(0–1) 0.73±0.458; 0.118	(0–1) 0.8±0.41; 0.092
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.25±0.273; 0.061	(0–0.2) 0.025±0.053; 0.014	(0–0.5) 0.09±0.117; 0.026
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–3) 1.15±0.933; 0.209	(1–2) 1.27±0.458; 0.118	(0–3) 1.2±0.768; 0.172
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.475±0.075; 0.336	(0.66–1) 0.97±0.108; 0.028	(0–1) 0.565±0.365; 0.082
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–4) 2.85±1.039; 0.233	(0–2) 1.6±0.32; 0.163	(0–2) 1.7±0.571; 0.128
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.525±0.075; 0.336	(0–0.34) 0.03±0.108; 0.028	(0–1) 0.435±0.365; 0.082
Доминантный вид	<i>Pex</i>	<i>Pex</i>	<i>Cosc</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ	С/АВ	Г/АЛ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.283–0.894) 0.598±0.042; 0.189	(0.35–1) 0.827±0.049; 0.225	(0.5–0.968) 0.769±0.029; 0.128
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.299–0.962) 0.7±0.037; 0.168	(0–0.968) 0.395±0.073; 0.364	(0.187–0.971) 0.562±0.049; 0.218
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.323–1.408) 0.828±0.073; 0.324	(0–1.203) 0.343±0.069; 0.344	(0.125–0.857) 0.507±0.048; 0.214

Примечание. *Pex* — *Proteocephalus exiguus*, *Cosc* — *Contracaecum osculatum baicalensis*.

0.475 и 0.525 соответственно. Доминирует автогенный специалист цестода *Proteocephalus exiguus*.

На инфрасообщество паразитов прибрежного омуля приходится в среднем 2.9 вида и 416.8 особи паразитов. Среднее количество автогенных видов — 2.13, аллогенных — 0.73. Доли их особей составляют 0.975 и 0.024 соответственно.

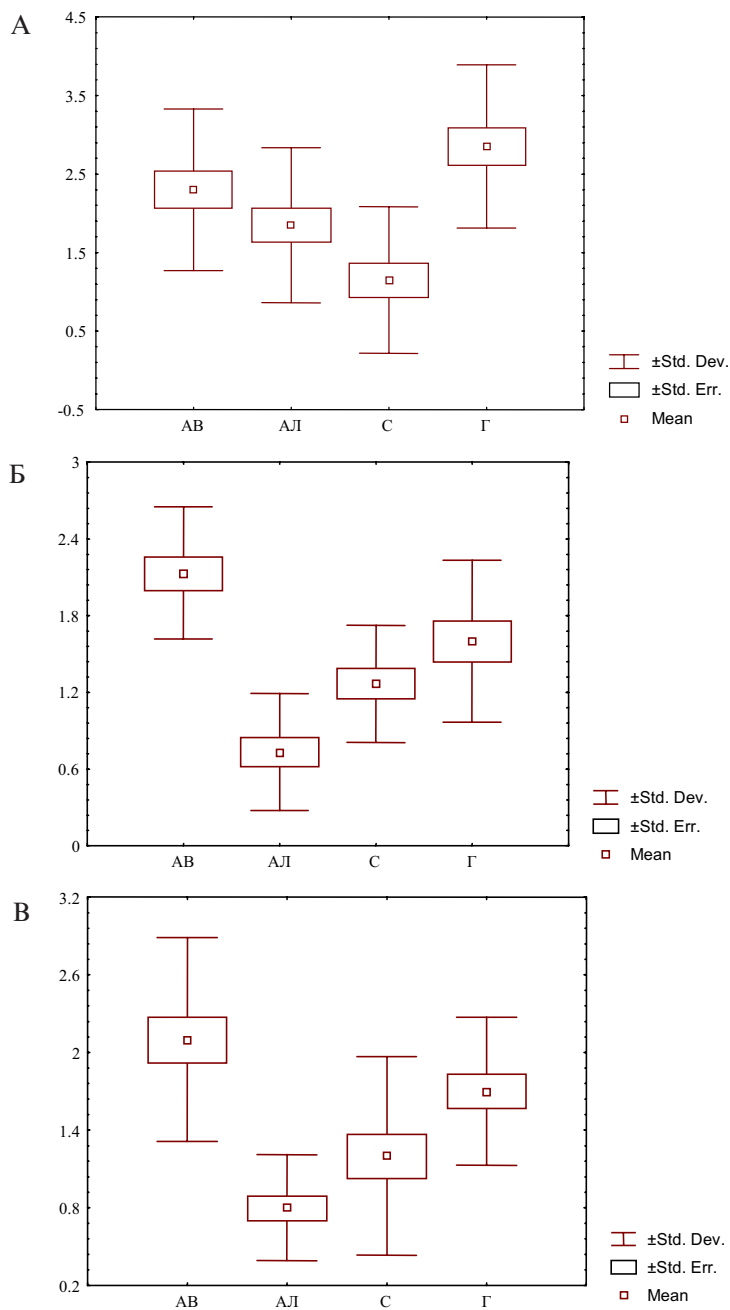


Рис. 24. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов пелагической (А), прибрежной (Б) и придонно-глубоководной (В) групп *Coregonus autumnalis migratorius* из оз. Байкал.

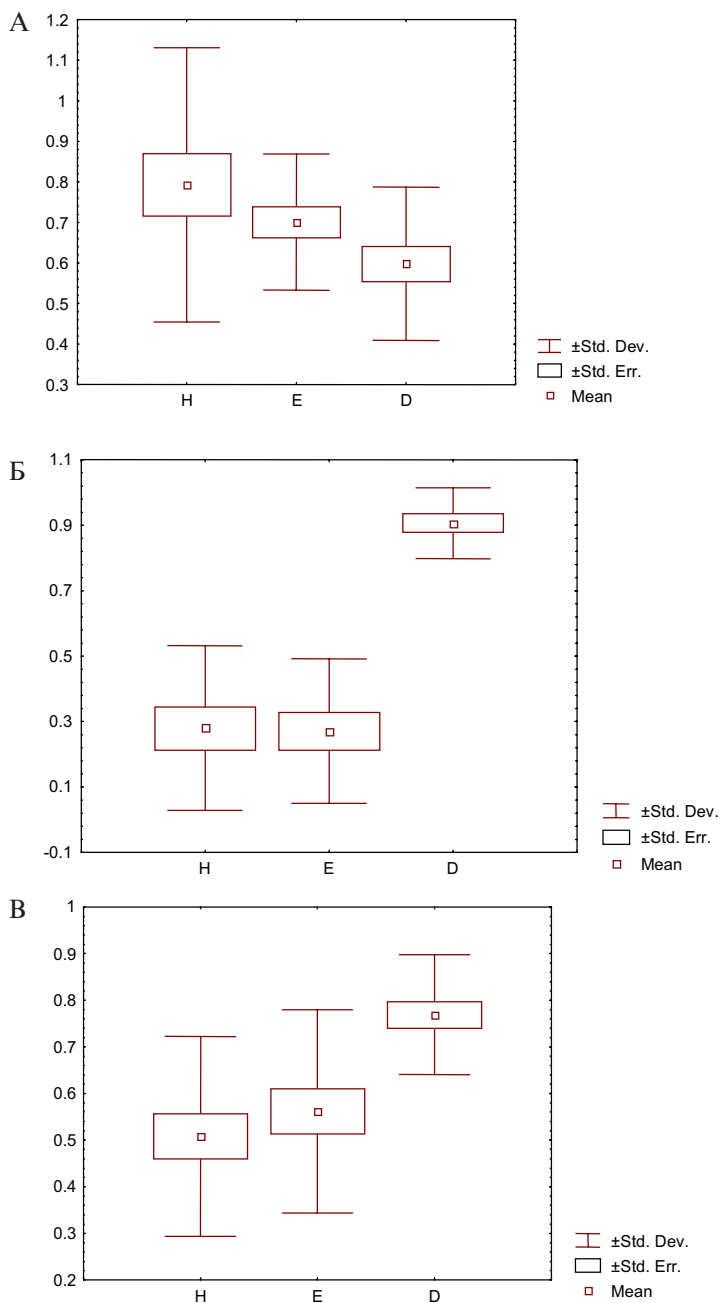


Рис. 25. Значения индексов Бриллюэна, выравненности видов по обилию и Бергера – Паркера для инфрасообществ паразитов пелагической (А), прибрежной (Б) и придонно-глубоководной (В) групп *Coregonus autumnalis migratorius* из оз. Байкал.

Таблица 24

Характеристики инфрасообществ паразитов *Coregonus autumnalis migratorius*

Показатели	Пелагическая + прибрежная группы	Пелагическая + придонно- глубоководная группы	Прибрежная + придонно- глубоководная группы
Исследовано рыб/заражено	35/35	40/40	35/35
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита	0	0	0
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–6) 3.51±0.202; 1.197	(2–6) 3.45±0.189; 1.197	(1–5) 2.89±0.135; 0.796
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(4–2092) 199.74±68.24; 403.73	(4–826) 79.6±24.386; 154.23	(4–2092) 248.49±70.29; 415.86
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–3) 1.3±0.114; 0.676	(0–1) 1.3±0.125; 0.791	(0–3) 1.2±0.107; 0.632
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.654±0.057; 0.32	(0–1) 0.515±0.052; 0.332	(0–1) 0.711±0.056; 0.329
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–4) 2.3±0.161; 0.95	(0–4) 2.2±0.144; 0.911	(0–2) 1.69±0.098; 0.583
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.346±0.054; 0.32	(0–1) 0.485±0.052; 0.332	(0–1) 0.289±0.056; 0.329
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–2) 1.2±0.107; 0.632	(0–2) 1.075±0.103; 0.656	(0–2) 1.11±0.089; 0.529
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.619±0.061; 0.362	(0–1) 0.485±0.056; 0.354	(0–1) 0.707±0.056; 0.33
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–4) 2.46±0.180; 1.067	(0–4) 2.43±0.156; 0.984	(0–4) 1.86±0.131; 0.772
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.381±0.061; 0.362	(0–1) 0.515±0.055; 0.347	(0–1) 0.301±0.056; 0.327
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>		
Характеристика доминантного вида	С/АВ		
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.283–1) 0.733±0.038; 0.223	(0.383–0.968) 0.686±0.029; 0.182	(0.5–1) 0.824±0.024; 0.142
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1.209) 0.527±0.052; 0.31	(0.187–0.971) 0.644±0.03; 0.203	(0–0.971) 0.451±0.046; 0.273
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1.408) 0.581±0.0069; 0.408	(0.223–1.408) 0.66±0.05; 0.318	(0–0.857) 0.416±0.043; 0.255

Среднее количество видов-специалистов 1.27, генералистов — 1.6; доли их особей — 0.97 и 0.03 соответственно. Доминирует тот же вид — автогенный специалист цестода *Proteocephalus exiguus*.

На инфрасообщество паразитов придонно-глубоководного омуля приходится в среднем 2.9 вида и 122.3 особи паразитов. Среднее количество автогенных видов 2.1, аллогенных — 0.8. Доли их особей — 0.91 и 0.09 соответственно. Сред-

нее количество специалистов 1.2, генералистов — 1.7; доли их особей составляют 0.565 и 0.435 соответственно. Доминирует автогенный генералист — нематода *Contracaecum osculatum baicalensis*.

Значения индексов Бергера – Паркера, выравненности по обилию и Бриллюэна показывают, что инфрасообщества паразитов пелагического омуля по сравнению с прибрежным и придонно-глубоководным более разнообразны по видовому составу и сбалансированы по численности (рис. 25). Доминирует автогенный специалист *Proteocephalus exiguus*. Комбинирование данных по инфрасообществам паразитов (табл. 24) демонстрирует их определенную «завышенность» по сравнению с данными по инфрасообществам паразитов отдельных групп омуля.

Компонентное сообщество паразитов байкальского омуля

Компонентное сообщество паразитов пелагической группы байкальского омуля представлено 8 видами, общая численность особей которых равна 739 экз. Автогенных видов — 4, аллогенных — 4. Доли их особей составляют 0.8 и 0.2 соответственно. Генералисты доминируют по числу видов (5) и по доле особей (0.52) по сравнению со специалистами (4 вида и 0.48). Доминирует автогенный специалист — *Proteocephalus exiguus*. Значения индексов Бергера – Паркера, выравненности по обилию и Шеннона свидетельствуют о том, что сообщество паразитов пелагической расы омуля разнообразно, сбалансировано по обилию паразитов (табл. 25). Сообщество паразитов вполне можно отнести к зрелым. Индекс Симпсона имеет высокие значения.

Компонентное сообщество прибрежной группы байкальского омуля представлено 8 видами паразитов, общая численность особей равна 6252 экз. Автогенных видов 4, аллогенных — 1. Доли их особей составляют 0.98 и 0.02 соответственно. Генералистов — 2, специалистов — 3 вида, но доля особей первых в 32 раза меньше, чем вторых. Доминирует автогенный специалист *Proteocephalus exiguus*. Значения индексов Бергера – Паркера, выравненности по обилию и Шеннона свидетельствуют о том, что сообщество паразитов пелагического омуля нельзя отнести к категории разнообразных, оно не сбалансировано по обилию паразитов, поскольку численность доминирующего вида приближается к 1 (табл. 25). Индекс Симпсона имеет высокое значение. Сообщество можно отнести к незрелым.

Компонентное сообщество придонно-глубоководной группы омуля представлено 7 видами паразитов, общая численность особей которых равна 2444 экз. Автогенных видов — 6; аллогенных — 1; доли их особей составляют 0.97 и 0.03 соответственно. Специалистов — 5, генералистов — 2 вида; доли их особей составляют 0.54 и 0.46 соответственно. Доминирует автогенный специалист *Proteocephalus exiguus*. Значения индексов Бергера – Паркера, выравненности по обилию и Шеннона свидетельствует о том, что сообщество паразитов пелагической расы омуля разнообразно, слабо сбалансировано по обилию паразитов (табл. 25). Индекс Симпсона имеет высокое значение. Сообщество можно отнести к незрелым.

Таблица 25

Характеристики компонентного сообщества паразитов
Coregonus autumnalis migratorius из оз. Байкал (наши данные)

Группы омуля	Пелагическая	Прибрежная	Придонно-глубоководная
Исследовано рыб	20	15	20
Общее количество видов паразитов	8	5	7
Общее количество особей паразитов	739	6252	2444
Количество АВ видов	4	4	6
Доля особей АВ видов	0.8	0.98	0.97
Количество АЛ видов	4	1	1
Доля особей АЛ видов	0.2	0.02	0.03
Количество видов С	3	3	5
Доля особей видов С	0.48	0.97	0.54
Количество видов Г	5	2	2
Доля особей видов Г	0.52	0.03	0.46
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>		
Характеристика доминантного вида	С/АВ		
Индекс Бергера – Паркера	0.461	0.967	0.533
Выравненность	0.491	0.063	0.302
Индекс Шеннона	1.329	0.170	0.817
Теоретический индекс Шеннона	2.079	1.609	1.945
Индекс Симпсона	3.08	1.07	2.11
Теоретический индекс Симпсона	8	5	7
Состояние сообщества	зрелое	незрелое	незрелое

Анализ значений индексов для оценки паразитарных сообществ внутри популяционных групп байкальского омуля может свидетельствовать о том, что их паразитарные сообщества являются незрелыми и проходят определенные этапы становления.

Анализ различных компонентных сообществ паразитов байкальского омуля в различных местах нагула показал, что в нагульный период времени омуль имеет 6–7 видов паразитов, общая численность которых колеблется от 298 до 2329 экз. (табл. 26). Автогенных видов 4–6, аллогенных — 1–2. По материалам Н.М. Пронина (1981) из района пос. Посольск (Селенгинское мелководье Байкала), у омуля доминируют автогенные виды паразитов и, в частности, *P. exiguus*; в районах, где существуют крупные колонии чайковых птиц (Малое Море и мыс Заворотный), отмечен очень высокий уровень встречаемости паразитов рыбоядных птиц — *Diphyllobothrium dendriticum* и *D. ditremum*. Поэтому в компонентных сообществах аллогенные виды существенно доминируют по доле особей. По данным Э.М. Ляймана (1930) из района Харауз (Селенгинское мелководье Байкала), автогенные виды

Таблица 26

Сравнение компонентных сообществ паразитов *Coregonus autumnalis migratorius* (литературные данные)

Место отбора проб	Харауз*	По-сольск**	Малое Море (Зама) **	Мыс Заворотный**
Исследовано рыб	112	25	25	30
Общее количество видов паразитов	7	6	6	6
Общее количество особей паразитов	2329	964	298	455
Количество АВ видов	6	4	4	4
Доля особей АВ видов	0.73	0.58	0.08	0.11
Количество АЛ видов	1	2	2	2
Доля особей АЛ видов	0.27	0.42	0.92	0.89
Количество видов С	2	3	3	3
Доля особей видов С	0.6	0.5	0.07	0.04
Количество видов Г	5	3	3	3
Доля особей видов Г	0.4	0.5	0.93	0.96
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>		<i>Diphyllbothrium dendriticum</i> , <i>D. ditremum</i>	
Характеристика доминантного вида	С/АВ		Г/АЛ	
Индекс Бергера – Паркера	0.607	0.484	0.826	0.701
Выравненность	0.163	0.227	0.126	0.239
Индекс Шеннона	0.922	1.247	0.632	0.911
Теоретический индекс Шеннона	1.946	1.792	1.792	1.792
Индекс Симпсона	2.3	5.7	1.4	1.9
Теоретический индекс Симпсона	7	6	6	6

Примечание. * — использованы данные Э.М. Ляймана (1930); ** — использованы данные Н.М. Пронина (1981).

почти в 3 раза преобладают над аллогенными за счет большой численности специфичного паразита сиговых рыб — *Proteocephalus exiguus*.

Анализ компонентных сообществ паразитов различных нерестовых стад байкальского омуля показал, что в целом у них встречается 5–6 видов многоклеточных паразитов, численность которых колеблется в достаточно больших пределах: от 439 до 11 489 экз. (табл. 27). Автогенных видов 3–4, аллогенных 2 (*Diphyllbothrium dendriticum* и *D. ditremum*). В нерестовый период автогенные виды по доле особей равны или превышают аллогенные. Специалистов 2–3 вида (*Cyathocephalus truncatus*, *Proteocephalus exiguus*, *Salmincola extumescens*) генералистов 3 вида (они по этим материалам достаточно постоянны: *Diphyllbothrium dendriticum*, *D. ditremum*, *Contracaecum osculatum baicalensis*). В большинстве мест отбора проб доминирует автогенный специалист *P. exiguus*, и только в одном месте (р. Селенга, район г. Улан-Удэ) — аллогенный генералист *D. dendriticum*.

Таблица 27

Характеристики компонентных сообществ паразитов различных нерестовых стад *Coregonus autumnalis migratorius* в разные годы (данные Н.М. Пронина, 1981)

Год отбора проб	1973		1975		1976		
Место отбора проб	Селенга	Бол. Речка	Верхняя Ангара	Селенга (Улан-Удэ)	Селенга (Улан-Удэ)	Баргузин	Чивыркуй
Исследовано рыб	15	25	50	30	30	30	30
Общее количество видов паразитов	5	5	6	5	5	5	5
Общее количество особей паразитов	900	963	2563	478	439	11 489	595
Количество АВ видов	3	3	4	3	3	3	3
Доля особей АВ видов	0.8	0.84	0.85	0.5	0.6	0.99	0.85
Количество АЛ видов	2	2	2	2	2	2	2
Доля особей АЛ видов	0.2	0.16	0.15	0.5	0.4	0.01	0.15
Количество видов С	2	2	3	2	2	2	2
Доля особей видов С	0.747	0.489	0.803	0.241	0.339	0.984	0.425
Количество видов Г	3	3	3	3	3	3	3
Доля особей видов Г	0.253	0.511	0.197	0.759	0.661	0.016	0.575
Доминантный вид	<i>Pex</i>	<i>Pex</i>	<i>Pex</i>	<i>Dden</i>	<i>Pex</i>	<i>Pex</i>	<i>Pex</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ	С/АВ	С/АВ	Г/АЛ	С/АВ	С/АВ	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.743	0.484	0.773	0.341	0.335	0.982	0.424
Выравненность	0.147	0.218	0.143	0.336	0.241	0.018	0.321
Индекс Шеннона	0.838	1.144	0.825	1.418	1.299	0.106	1.135
Теоретический индекс Шеннона	1.609	1.609	1.792	1.609	1.609	1.609	1.609
Индекс Симпсона	1.73	2.71	1.64	3.94	3.44	1.02	2.72
Теоретический индекс Симпсона	5	5	6	5	5	5	5

Примечание. *Pex* — *Proteocephalus exiguus*, *Dden* — *Diphyllbothrium dendriticum*.

Оценка значений статистических индексов показала, что чем выше значение индекса Бергера – Паркера (больше 0.5), тем ниже значение индекса Шеннона, и наоборот, если индекс Бергера – Паркера меньше 0.5, то тогда индекс Шеннона становится выше 1, что свидетельствует о том, что в последнем случае сообщество приобретает черты сбалансированности. Значения индекса Симпсона также тем выше, чем ниже индекс Бергера – Паркера, а значит, тем меньше обилие доминантного вида.

У самок по сравнению с самцами в компонентных сообществах отмечено больше видов паразитов — 10 (7) и больше особей — 1907 (717). Автогенные виды доминируют у обоих полов и по количеству видов, и по доле их особей; аллогенных видов — 2 (*Diphyllbothrium dendriticum* и *D. ditremum*), численность их невысока, но в самках их больше, чем в самцах. Доминирует автогенный специалист *Proteocephalus exiguus*. Компонентные сообщества характеризуются

Таблица 28

Характеристики компонентных сообществ паразитов самок и самцов
Coregonus autumnalis migratorius (данные Н.М. Проница, 1981)

	Самцы	Самки
Исследовано рыб	22	28
Общее количество видов паразитов	7	10
Общее количество особей паразитов	717	1907
Количество АВ видов	5	8
Доля особей АВ видов	0.9	0.83
Количество АЛ видов	2	2
Доля особей АЛ видов	0.1	0.17
Количество видов С	3	4
Доля особей видов С	0.9	0.8
Количество видов Г	4	6
Доля особей видов Г	0.1	0.2
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>	
Характеристика доминантного вида	С/АВ	
Индекс Бергера – Паркера	0.809	0.761
Выравненность	0.129	0.117
Индекс Шеннона	0.756	0.883
Теоретический индекс Шеннона	1.946	2.303
Индекс Симпсона	1.5	1.67
Теоретический индекс Симпсона	7	10
Состояние сообщества	незрелое	незрелое

очень высокими значениями индекса Бергера – Паркера, низкими — выравненности видов по обилию и достаточно низкими значениями индекса Шеннона: их значения для компонентных сообществ паразитов самок и самцов достоверно различаются. Значения индекса Симпсона тем больше, чем меньше доля доминирующего вида — *P. exiguus* (табл. 28).

Анализ компонентных сообществ паразитов северобайкальского омуля в различные сезоны (лето, осень, зима) (табл. 29) показал, что в летний период отмечается больше многоклеточных паразитов, чем в другие сезоны года, наибольшее количество их отмечено осенью (2246). Автогенные виды доминируют во все эти сезоны и по количеству видов (летом их 10, осенью 8, зимой 6), и по доле особей. К холодному времени года отмечается явное сокращение видового состава как в целом, так и аллогенных и автогенных видов. Осенью не были отмечены *Diplostomum* sp., *Crepidostomum farionis* и *Raphidascaris acus*, а зимой — также и *Cystidicola farionis*, и *Salmincola extumescens*. Специалистов 5–7 видов, генералистов 4–7; доля особей специалистов относительно постоянна и в разные периоды года составляет 0.756–0.818, причем отмечается некоторое увеличение их доли к

Таблица 29

Характеристики паразитарных сообществ *Coregonus autumnalis migratorius*
(в разные сроки) (данные Н.М. Пронина, 1981)

Места и сроки отбора проб	Дагары 4.06–26.07.1975	Устье Верхней Ангары 1–13.10.1975	Тоня 18–20.02.1976
Исследовано рыб	20	50	19
Общее количество видов паразитов	14	11	9
Общее количество особей паразитов	1448	2246	1146
Количество АВ видов	10	8	6
Доля особей АВ видов	0.9	0.8	0.8
Количество АЛ видов	4	3	3
Доля особей АЛ видов	0.1	0.2	0.2
Количество видов С	7	6	5
Доля особей видов С	0.8	0.8	0.8
Количество видов Г	7	5	4
Доля особей видов Г	0.2	0.2	0.2
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>		
Характеристика доминантного вида	С/АВ		
Индекс Бергера – Паркера	0.725	0.726	0.751
Выравненность	0.416	0.423	0.402
Индекс Шеннона	1.098	1.014	0.883
Теоретический индекс Шеннона	2.639	2.398	2.197
Индекс Симпсона	1.85	1.83	1.7
Теоретический индекс Симпсона	14	11	9
Состояние сообщества	незрелое	незрелое	незрелое

зиме и поэтому соответственное падение доли генералистов. Во все сезоны года у северобайкальского омуля доминирует автогенный специалист *P. exiguus*.

Значения статистических индексов свидетельствуют о том, что доля доминантного вида в сообществе паразитов омуля достаточно высока (что отражается на значении индекса Бергера – Паркера), и поэтому выравненность видов по обилию меньше 0.5. Индекс Шеннона почти одинаков летом и осенью, что свидетельствует о том, что в эти сезоны года паразиты в компонентных сообществах омуля распределены по численности более равномерно; в зимний период отмечается снижение индекса Шеннона, что может свидетельствовать об изменениях, происходящих в сообществах, которые приводят к изменению видового состава и численности паразитов.

Вопросы систематического статуса и эволюции байкальского омуля до сих пор остаются дискуссионными. В настоящее время существует три мнения:

1. Байкальский омуль — эндемичный подвид арктического омуля, который в четвертичном периоде проник в Байкал из ледовитоморского бассейна (Березов-

ский, 1927; и др.). Он принадлежит к сравнительно молодой группе рыб рода *Coregonus* арктического пресноводного фаунистического комплекса (Решетников, 1983). Последний сформировался в четвертичном периоде (Никольский, 1953; Яковлев, 1961, 1964).

2. Байкальский омуль — третичный реликт, его предками были рыбы, существовавшие в олигоцен-миоценовых водоемах в районе современного Байкала (Дрягин и др., 1969; и др.).

3. Байкальский омуль принадлежит к политипичному виду *Coregonus lavaretus* и не является близким родственником арктического омуля *C. autumnalis*. Байкальский омуль и байкальский озерно-речной сиг являются наиболее древними линиями *C. lavaretus* (Sukhanova, 2002a, b, c, 2004).

Поскольку интерес исследователей к омулю не ослабевает, можно надеяться, что уже в недалеком будущем специалисты смогут прийти к единому мнению в вопросах о происхождении и систематическом статусе сиговых рыб Байкала.

Согласно паразитологическим данным, у байкальского омуля отмечено определенное обеднение состава паразитов, что, возможно, связано с обитанием в рефугиумах (Догель, 1962). Обеднение состава паразитов также вполне можно объяснить и обитанием омуля в Байкале на краю ареала сиговых рыб.

2. *Coregonus lavaretus baicalensis* Dybowski, 1874 — байкальский сиг

Байкальский сиг является одним из подвигов обыкновенного сига *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758), имеющего циркумполярное распространение, обитающего в реках и озерах и выходящего в эстуарные районы (Аннотированный..., 1998). В Байкале обитают две формы сигов: байкальский сиг — *Coregonus lavaretus baicalensis*, размножающийся в озере, и речной сиг — *C. lavaretus pidschian*, размножение которого проходит в реках (Скрябин, 1969; Сиделева, 2004). Озерный сиг обитает в пределах 200-метровых глубин, обычно он распространен на глубинах 40–100 м. Озерно-речной сиг живет в литорали до 20 м глубины. Внешнее строение *C. lavaretus baicalensis* определяется обитанием в условиях медленного водообмена, а *C. lavaretus pidschian* — обитанием в воде с большими скоростями течения (реки и их прудустья).

Байкальские сики — бентофаги с широким спектром питания. Пищевой набор организмов шире у озерного сига; в молодом возрасте ему в большей степени, чем озерно-речному, свойственно питание зоопланктоном. Питание рыбой также характерно только для озерного сига. Основным кормом этих подвигов сигов являются амфиподы, а второстепенным у озерного сига — рыба, а у озерно-речного — моллюски. Нагул озерного сига происходит на глубинах более 30 м, где он живет большую часть года. Конкуренция в питании между подвидами ослаблена расхождением в местах нагула.

Адаптивный характер летней миграции озерного сига на мелководья объясняется необходимостью получения большего количества тепла для созревания половых продуктов. Обитая большую часть года в зоне умеренных, относительно постоянных температур, эти рыбы перестают питаться в зоне повышенных температур. Нерестовая миграция озерного сига в мелководную зону начинается в октябре, на нерестилищах он встречается до февраля – марта. По окончании нереста сига мигрируют на глубины (Скрябин, 1969).

Нерестовая миграция озерно-речного сига проходит с августа по октябрь, отнерестившиеся (покатные) особи отмечаются в декабре. Этот сиг обитает в основном в среднем и северном Байкале, где нерестится в реках Верхняя Ангара, Кичера, Тья, Фролиха, Томпуда (Мишарин, 1947; Скрябин, 1969).

В последнее время получены интересные данные относительно структуры популяции озерно-речных сегов. Доказано, что, например, северобайкальская и баргузинская популяции озерно-речных сегов являются экологически и генетически дифференцированными (Мамонтов, Яхненко, 1995).

Нами обследовано осенью (в сентябре) 22 экз. сига: 14 самцов размером 18.2–47.6 см (средний 33) и 8 самок размером 19.8–42.1 см (средний 34.7); летом (в июле) 15 экз.: 9 самцов размером 42–47.5 см (средний 45.4) и 6 самок размером 45.7–51 см (средний 47.9); весной (в марте) 11 экз.: 5 самцов размером 36.3–46 см (средний 40.9) и 6 самок размером 29.9–46.7 см (средний 40.4); зимой (в декабре) 26 экз.: 24 самца размером 42.5–54 см (средний 48.1) и 2 самки размером 55.8 и 67 см. Все эти рыбы были отловлены в Чивыркуйском заливе Байкала. Еще 16 экз. отловлены в Малом Море в летний период (в июне – июле): 5 самок размером 28–35 см (средний 31.3) и 11 самцов размером 32–45 см (средний 38.8 см).

Было отмечено 15 видов паразитов, 3 из которых имеют простой жизненный цикл, 12 — сложный (рис. 26–27; табл. 30).

Первые сведения о паразитах сегов озера Байкал приведены Э.М. Ляйманом (1933). Им были выявлены 4 группы паразитов: цестоды, трематоды, нематоды и скребни, — представленные 7 видами: *Proteocephalus longicollis*, *Proteocephalus* sp., *Crepidostomum farionis*, *Diphyllobothrium dendriticum*, *Cystidicola farionis*, *Contracaecum osculatum baicalensis*, *Acanthocephala* gen. sp.

Позднее более детальные сведения были получены В.А. Догелем с соавторами (1949), В.А. Догелем и И.И. Боголеповой (1957), Е.И. Богдановой (1957), В.Е. Заикой (1965), Д.Р. Балдановой, Н.М. Прониным (2001а, б). Благодаря этим исследованиям, состав паразитофауны сига из озера Байкал увеличился до 22 видов (табл. 32; рис. 28–32). Среди них только 5 видов имеют простой, а 17 — сложный жизненный цикл (рис. 33). Два подвида — *Contracaecum osculatum baicalensis* и *Echinorhynchus salmonis baicalensis* — эндемики Байкала.

Анализ литературных и собственных данных по паразитофауне *Coregonus lavaretus* показал, что сига из озера Байкал и Оби имеют 9 общих видов паразитов: *Henneguya zschokkei*, *Diphyllobothrium ditremum* (pl), *Cyathocephalus truncatus*,

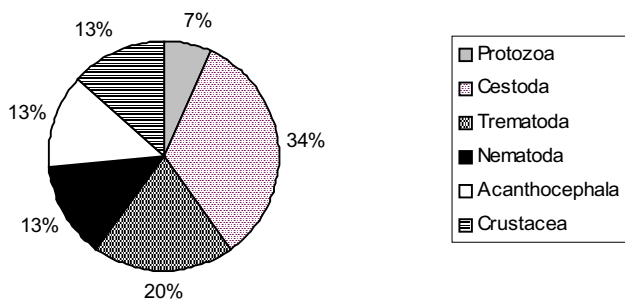


Рис. 26. Состав паразитофауны *Coregonus lavaretus baicalensis* из оз. Байкал (наши материалы).

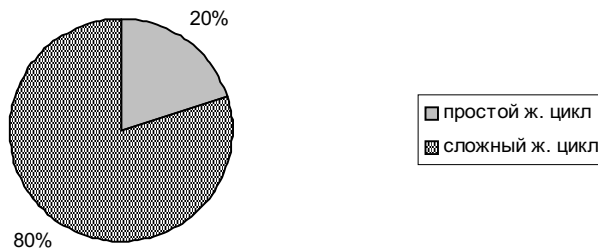


Рис. 27. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Coregonus lavaretus baicalensis* из оз. Байкал.

Таблица 30

Зараженность паразитами *Coregonus lavaretus* из оз. Байкал (наши данные по 90 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Henneguya zschokkei</i>	5.6	–	–
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i>	25.6	1–12	0.67
<i>D. ditremum</i>	5.6	1–3	0.12
<i>Eubothrium crassum</i> *	6.7	1–2	0.08
<i>Cyathocephalus truncatus</i> *	81.1	1–77	11.4
<i>Proteocephalus exiguus</i> *	45.6	1–377	11.9
<i>Crepidostomum farionis</i>	10.0	1–12	0.57
<i>Phyllodistomum umblae</i>	20.0	1–35	2.50
<i>Diplostomum spathaceum</i>	7.8	2–8	0.31
<i>Cystidicola farionis</i> *	5.6	1–14	0.59
<i>Contraeaecum osculatum baicalensis</i>	10.0	1–6	0.34
<i>Echinorhynchus salmonis</i> *	27.8	1–55	1.88
<i>E. borealis</i>	6.7	1–2	0.09
<i>Salmincola extensus</i> *	10.0	1	0.10
<i>S. extumescens</i> *	23.3	1–2	0.40

Примечание. * — специфичные паразиты сиговых рыб.

Таблица 31

Сезонная динамика зараженности *Coregonus lavaretus baicalensis* паразитами
(Чивыркуйский залив оз. Байкал, наши данные)

Виды паразитов	Зима		Весна		Лето		Осень	
	%	ИО	%	ИО	%	ИО	%	ИО
<i>Henneguya zschokkei</i>	0		0		4.5		13.4	
<i>Diphyllbothrium dendriticum</i>	38.5	0.77	9.1	0.72	27.2	1.00	40.0	1.5
<i>Eubothrium crassum</i>	19.2	0.23	9.1	0.09	0	0	0	0
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	73.1	8.31	100	24.18	86.3	11.86	93.3	14.85
<i>Proteocephalus exiguus</i>	23.1	0.65	72.7	46.09	40.9	10.3	13.4	1.00
<i>Crepidostomum farionis</i>	0	0	9.1	0.09	0	0	0	0
<i>Phyllodistomum umblae</i>	0	0	18.2	1.45	0	0	26.7	1.00
<i>Diplostomum spathaceum</i>	0	0	54.5	2.23	0	0	6.7	2.00
<i>Cystidicola farionis</i>	0	0	0	0	0	0	26.7	2.00
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i>	11.5	0.23	0	0	0	0	0	0
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	13.0	0.13	18.2	0.45	27.2	3.5	20.0	3.33
<i>Salmincola extumescens</i>	0	0	0	0	13.6	0.14	20.0	1.33

Proteocephalus exiguus, *Phyllodistomum umblae*, *Diplostomum spathaceum* (mc), *Cystidicola farionis*, *Echinorhynchus salmonis*, *Salmincola extumescens*.

У байкальского озерного сига отмечено 11 общих видов паразитов с енисейским озерным сигом: *Diphyllbothrium ditremum* (pl), *Triaenophorus crassus*, *Cyathocephalus truncatus*, *Proteocephalus exiguus*, *Phyllodistomum umblae*, *Crepidostomum farionis*, *Cystidicola farionis*, *Echinorhynchus salmonis*, *E. truttae*, *E. borealis*, *Salmincola extensus*. *Proteocephalus exiguus* специфичен для семейства Salmonidae (лососевые); *Salmincola extensus* — для рыб семейства Coregonidae (сиговые); *Crepidostomum farionis*, *Cyathocephalus truncatus*, *Cystidicola farionis*, *Echinorhynchus salmonis* специфичны для рыб подотряда Salmonoidei, включающего семейства лососевых, сиговых и хариусовых. *Phyllodistomum umblae* — паразит рыб 4 семейств: сиговых, хариусовых, корюшковых, налимовых. *Echinorhynchus borealis* и *E. truttae* — паразиты широкого круга рыб (табл. 33).

Сиги из Лены и Байкала имеют 14 общих видов паразитов: *Henneguya zschokkei*, *Diphyllbothrium ditremum* (pl), *Triaenophorus crassus*, *Eubothrium crassum*, *Cyathocephalus truncatus*, *Proteocephalus exiguus*, *Phyllodistomum umblae*, *Crepidostomum farionis*, *Cystidicola farionis*, *Echinorhynchus salmonis*, *E. truttae*, *E. borealis*, *Salmincola extumescens*, *Salmincola extensus*.

С сигом из Колымы у *Coregonus lavaretus* Байкала только 5 общих видов паразитов: *Mухоболus* sp., *Diphyllbothrium ditremum* (pl), *Proteocephalus exiguus*, *Phyllodistomum umblae*, *Echinorhynchus salmonis*.

Таблица 32

Паразитофауна *Coregonus lavaretus* из разных водоемов
(литературные данные)

Виды паразитов	Байкал	Обь	Енисей	Лена	Колыма
<i>Hexamita truttae</i>				+	
<i>Hexamita</i> sp.	+				
<i>Chloromyxum coregoni</i>			+	+	
<i>Henneguya zschokkei</i>	+	+		+	
<i>Myxobolus</i> sp.	+				
<i>Capriniana piscium</i>					+
<i>Discocotyle saggittata</i>		+	+	+	+
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i>	+				
D. ditremum	+	+	+	+	+
<i>Triaenophorus crassus</i>	+	+	+	+	
<i>T. nodulosus</i>			+	+	
<i>Eubothrium crassum</i>	+	+		+	
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	+	+	+	+	
<i>Diplocotyle olrikii</i>				+	
<i>Proteocephalus longicollis</i>	+				
P. exiguus	+	+	+	+	+
<i>Crepidostomum farionis</i>	+		+	+	
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>		+	+	+	
<i>I. pileatus</i>				+	
Phyllodistomum umblae	+	+	+	+	+
<i>P. elongatum</i>			+		
<i>P. megalorchis</i>				+	
<i>Azygia lucii</i>				+	
<i>A. robusta</i>				+	
<i>Diplostomum spathaceum</i>	+	+			
<i>Tylodelphys clavata</i>				+	
<i>Raphidascaris acus</i>			+	+	
<i>Rhabdochona denudata</i>		+			
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i>				+	
<i>Cystidicola farionis</i>	+	+	+	+	
<i>Ascarophis skrjabini</i>			+	+	
<i>Camallanus lacustris</i>		+			
<i>Philonema sibirica</i>			+		+
<i>Cucullanus truttae</i>			+	+	
<i>Pseudocapillaria salvelini</i>				+	
<i>Contraeum osculatum baicalensis</i>	+				
<i>Neoechinorhynchus crassus</i>		+			+
<i>N. rutili</i>			+	+	

Окончание таблицы 32

Виды паразитов	Байкал	Обь	Енисей	Лена	Колыма
<i>Echinorhynchus borealis</i>	+		+	+	
<i>E. salmonis</i>	+	+	+	+	+
<i>E. salmonis salmonis</i>	+				
<i>E. salmonis baicalensis</i>	+				
<i>E. truttae</i>	+		+	+	
<i>Acanthobdella peledina</i>			+	+	
<i>Ergasilus sieboldi</i>			+		
<i>Salmincola coregonorum</i>			+	+	
<i>S. extensus</i>	+		+	+	
<i>S. extumescens</i>	+	+		+	
<i>Coregonicola orientalis</i>			+	+	
Всего	22	16	25	34	8

Примечание. Использованы данные Э.М. Ляймана (1933), О.Н. Бауера (1948а, б), О.Н. Бауера, Н.П. Никольской (1948), Г.К. Петрушевского и др. (1948), В.А. Догеля и др. (1949), В.А. Догеля, И.И. Боголеповой (1957), С.Д. Титовой (1965), В.Е. Заики (1965), Н.М. Пронина (1966, 1981), В.Я. Трофименко (1969), С.М. Коновалова (1971), Н.М. Губанова и др. (1972а, б, 1973), А.А. Флоринской (1976), В.А. Однокурцева (1979), О.Н. Пугачева (1984), Д.Р. Балдановой, Н.М. Пронина (2001а, б); ? — определение вида сомнительно; жирным шрифтом выделены виды, составляющие ядро паразитофауны.

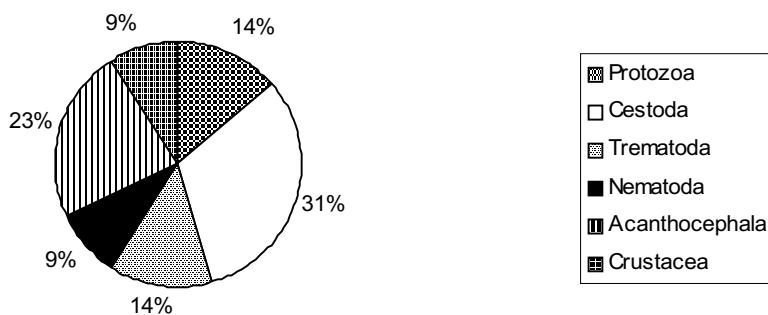


Рис. 28. Состав паразитофауны *Coregonus lavaretus* из оз. Байкал.

Использованы данные Э.М. Ляймана (1933), В.А. Догеля и др. (1949), В.А. Догеля, И.И. Боголеповой (1957), В.Е. Заики (1965), Н.М. Пронина (1981), Д.Р. Балдановой, Н.М. Пронина (2001а, б).

Ядро фауны сига в пределах ареала сига составляют 4 вида: *Diphyllobothrium ditremum*, *Proteocephalus exiguus*, *Phyllodistomum umblae*, *Echinorhynchus salmonis* (табл. 32).

P. exiguus и *E. salmonis* являются специфичными паразитами, они развиваются в основном через ракообразных; *Phyllodistomum umblae* распространен у широкого круга хозяев, развивается через моллюсков. Только *D. ditremum* (паразит

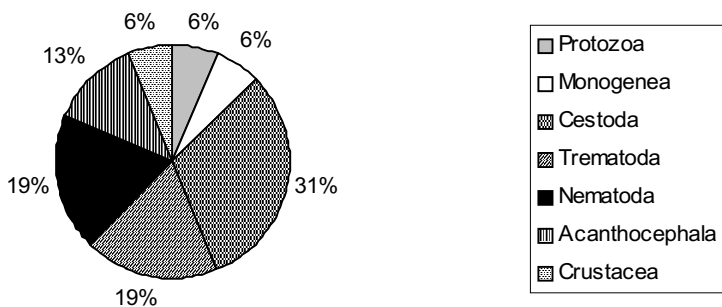


Рис. 29. Состав паразитофауны *Coregonus lavaretus pidschian* из р. Оби. Авторы данных указаны в примечании к табл. 32.

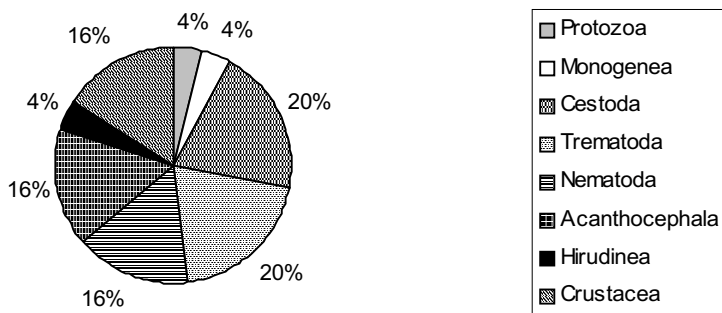


Рис. 30. Состав паразитофауны *Coregonus lavaretus pidschian* из р. Енисея. Авторы данных указаны в примечании к табл. 32.

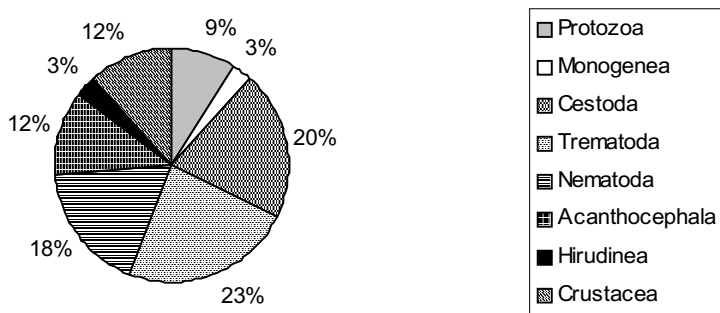


Рис. 31. Состав паразитофауны *Coregonus lavaretus pidschian* из р. Лены. Авторы данных указаны в примечании к табл. 32.

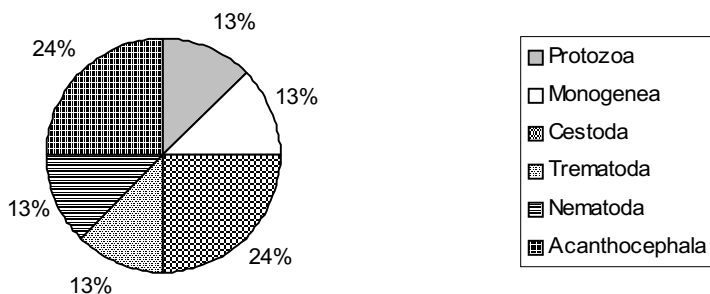


Рис. 32. Состав паразитофауны *Coregonus lavaretus pidschian* из р. Колымы. Авторы данных указаны в примечании к табл. 32.

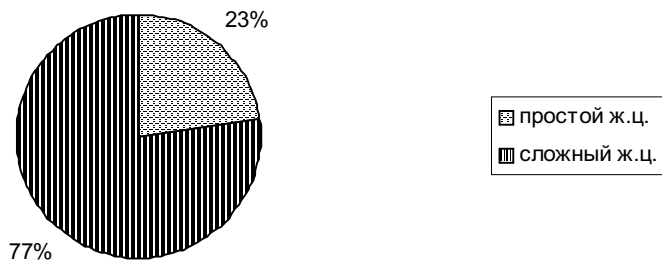


Рис. 33. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Coregonus lavaretus* из оз. Байкал.

Авторы данных указаны в примечании к табл. 32.

рыбоядных птиц) находится в сиге на личиночной фазе развития (плероцеркоид), все остальные виды заканчивают свое развитие в сиге.

Данные о паразитофауне позволяют заключить, что у озерного сига в озере Байкал отсутствуют видоспецифичные паразиты; ранг специфичности паразитов сига соответствует рангу семейства, подотряда, отряда.

Эти данные могут свидетельствовать о том, что сиг сравнительно недавно появился в Байкале и это не позволило ему в своеобразных условиях обитания сформировать своеобразную паразитофауну. Можно предполагать, что сиги могли внести в фауну Байкала паразитических ракообразных рода *Salmincola*, которые довольно быстро перешли на родственного сигам омуля (или сохранились на омуле, как непосредственном родственнике сига), а также один из этих видов сформировал в Байкале на бычках эндемичный вид — *S. cottidarum*.

Ракообразные рода *Salmincola* относятся к семейству Lernaeopodidae, предковые формы которых были морскими животными (Kabata, 1979). Современные Lernaeopodidae — паразиты преимущественно морских рыб (33 рода) и значительно меньше — пресноводных рыб (7 родов). От рода *Salmincola* произошли роды *Basanistes*, *Achtheres*, *Cauloxenus*, *Coregonicola*, *Pseudotracheliastes*, *Tracheliastes* (Определитель..., 1987). Прimitивные лернеоподиды паразитируют на примитив-

ных рыбах *Elasmobranchia* и, вероятнее всего, как считает З.П. Кабата, они эволюционировали на этой группе рыб. Первое большое ответвление в эволюции семейства *Lernaeopodidae* намечилось, когда его представители стали адаптироваться к жизни на костистых рыбах — первых древних лососевых. З.П. Кабата поддерживает общепринятое мнение о том, что лососевые произошли в пресноводных водоемах и что их миграции стали результатом их высокой плодовитости и привели к большой их численности в периоды межледниковья в плейстоцене. Кабата предполагает, что предок рода *Salmincola* перешел на пресноводных сига в морских условиях. Вместе с новыми хозяевами предки рода *Salmincola* проникли в реки Северного полушария, где от него образовались и другие роды. Ранее *S. extumescens* и *S. thymalli*, как паразиты наиболее многочисленных видов рыб — омуля, сига и хариуса — указывались в качестве предковых форм *S. cottidarum* (Бауер, 1948а; Догель и др., 1949).

З.П. Кабата вначале считал, что *S. cottidarum*, возможно, является сборным видом (Kabata, 1969), но позднее, проведя совместно с Е.А. Коряковым (Кабата, Коряков, 1974) детальные исследования этого вида, пришел к выводу, что *S. cottidarum* морфологически более родственен *S. edwardsii* (Olsson, 1869) и, по-видимому, произошел от него. *S. edwardsii* — паразит гольцов рода *Salvelinus*, один из представителей которого — даватчан (*Salvelinus alpinus erythrinus*) — обитает вблизи Байкала на севере — в горных озерах (например, в озере Фролиха). В самом Байкале также известны случаи поимки гольца, который проникает сюда по реке Фролиха, вытекающей из озера с одноименным названием. К сожалению, сведения о паразитах даватчана из бассейна Байкала отсутствуют. Проведение детальных морфологических и молекулярно-биологических исследований ракообразных этого рода в Байкале в дальнейшем позволит разобраться в этом пока еще спорном вопросе.

Относительно появления сига в Байкале до настоящего времени нет единого мнения. А.Г. Скрыбин (1969), основываясь на данных об общих видах некоторых животных, обитающих в Байкале и бассейнах рек Витима и Олекмы, высказы-

Таблица 33

Количественная оценка общих видов паразитов *Coregonus lavaretus* из различных водоемов

	Байкал**	Обь*	Енисей*	Лена*	Колыма*
Байкал	—	11 (8)	11 (8)	14 (11)	5 (2)
Обь	—	—	9 (6)	12 (10)	6 (4)
Енисей	—	—	—	22 (12)	6 (5)
Лена	—	—	—	—	5 (4)
Колыма	—	—	—	—	—

Примечание. * — использованы данные О.Н. Пугачева (1984); ** — наши материалы; в скобках указано число общих специфичных видов паразитов.

вал предположение о том, что сиги, вероятнее всего, проникли в Байкал из Ленского бассейна. Для доказательства этой точки зрения он приводил данные других исследователей (Кожов, 1962; Кожов, Томилов, 1949; Талиев, 1946; Ламакин, 1952), где отстаивался ленский путь миграции рыб и нерпы в Байкал.

Анализ паразитологических данных показывает, что сиги из озера Байкал отличаются от сигов, обитающих в реках Оби, Енисее, Лене тем, что в Байкале отсутствуют такие специфичные паразиты, как *Chloromyxum coregoni*, *Discocotyle sagittata*, *Salmincola coregonorum*, *Coregonicola orientalis*. Только в Байкале отмечены *Hexamita* sp., *Diphyllbothrium dendriticum*, *Proteocephalus longicollis*, *Contra-caecum osculatum baicalensis*, *Echinorhynchus salmonis salmonis*, *E. s. baicalensis*. Больше всего общих специфичных видов паразитов отмечено у сигов в Лене и Енисее (12), а также в Байкале, Оби и Енисее (8); меньше всего — у сигов из Байкала и Колымы (2) (табл. 33).

Инфрасообщества паразитов сига

Инфрасообщества паразитов озерной формы сига в зимний период насчитывали от 0 до 3 видов паразитов, были заражены 25 из 26 обследованных рыб; достаточно велика доля рыб без паразитов или с одним видом (0.42). Среднее количество особей паразитов в инфрасообществах составляет 10.04 экз.; минимум — 0, максимум — 77. Среднее количество автогенных видов — 1.8, аллогенных — 0.5; доля особей автогенных видов в 3 раза больше доли аллогенных и составляет 0.75. Среднее количество видов-специалистов и генералистов одинаково — 0.73 на инфрасообщество; доли их особей отличаются незначительно. Доминирует автогенный специалист *Proteocephalus exiguus* (рис. 34; табл. 34).

Инфрасообщества паразитов сига весной имеют от 2 до 4 видов паразитов, были заражены все 11 обследованных рыб; группа рыб без паразитов или с одним видом отсутствовала. Среднее количество особей паразитов в инфрасообществах составляет 77.46 экз. (минимум — 16, максимум — 405). Среднее количество автогенных видов — 2.3, аллогенных — 0.6; доля особей автогенных видов в 15.6 раза больше, чем доля аллогенных и составляет 0.94. Среднее количество видов-специалистов 0.73, генералистов 2.07 на инфрасообщество; доля особей генералистов в 2 раза больше, чем доля специалистов (0.691 и 0.309). Доминирует автогенный специалист *Proteocephalus exiguus*.

Инфрасообщества паразитов сига в летний период имеют от 1 до 4 видов паразитов; заражены все 15 обследованных рыб; один паразит отмечен только у 1 рыбы. Среднее количество особей паразитов в инфрасообществах составляет 16.1 экз. (минимум — 2, максимум — 42). Среднее количество автогенных видов — 2.0, аллогенных — 0.5; доля особей автогенных видов в 9.8 раза больше доли аллогенных и составляет 0.908. Среднее количество видов-специалистов — 0.33, генералистов — 2.13 на инфрасообщество; доля особей генералистов в 14 раз меньше, чем доля специалистов. Доминирует автогенный специалист *Proteocephalus exiguus*.

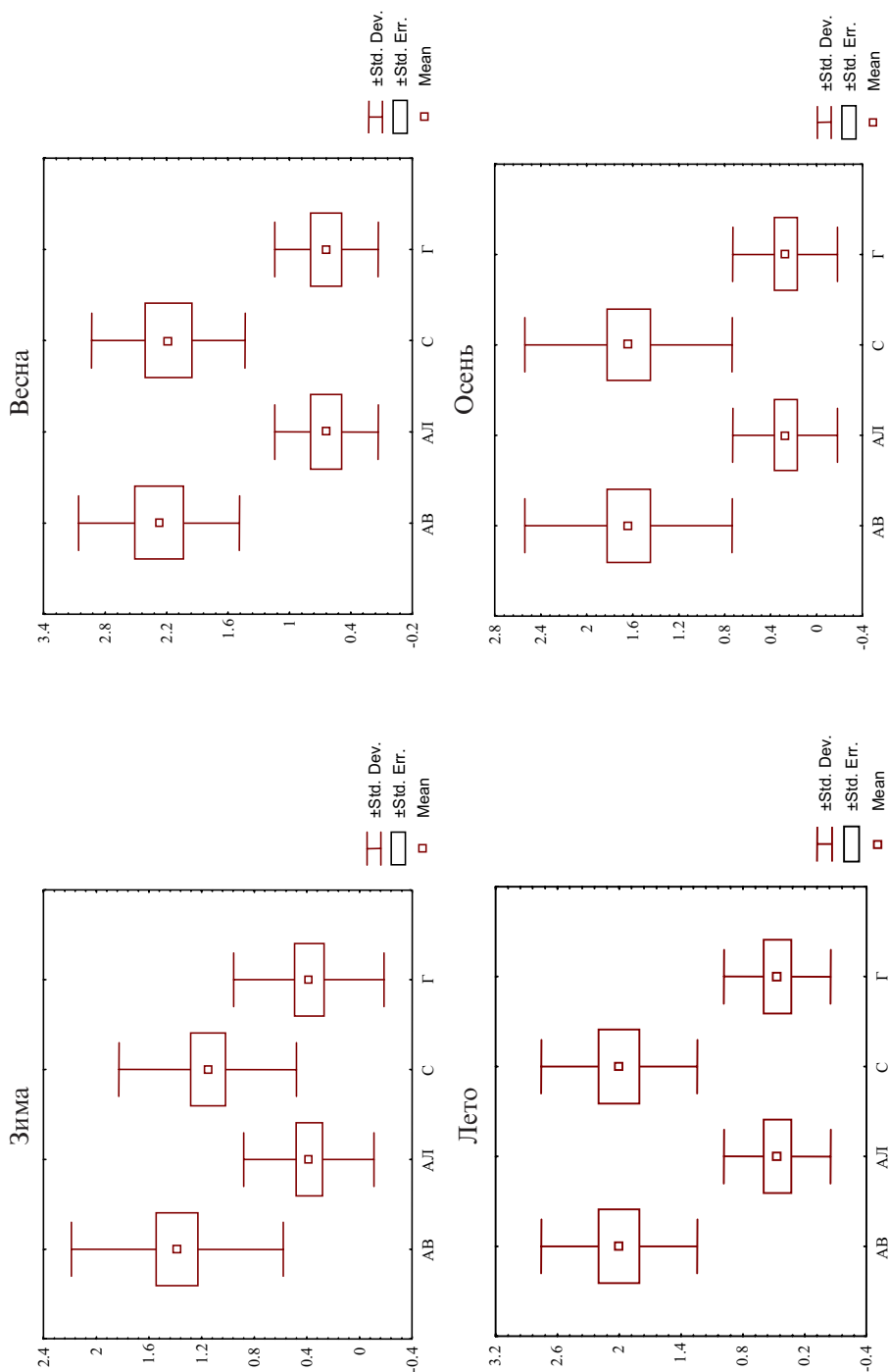


Рис. 34. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Coregonus taigaretius baicalensis* из оз. Байкал в разные сезоны года.

Таблица 34

Характеристики инфрасообществ паразитов *Coregonus lavaretus baicalensis* из оз. Байкал в разные сезоны года (наши данные)

Сезоны года	Зима	Весна	Лето	Осень
Исследовано рыб/заражено	26/25	11/11	15/15	22/20
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.42 (11)	0	0.07 (1)	0.41 (9)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–3) 1.58±0.126; 0.64	(2–4) 2.82±0.263; 0.874	(1–4) 2.47±0.236; 0.916	(0–4) 1.91±0.245; 1.151
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–77) 10.04±2.942; 14.999	(16–405) 77.4±33.197; 110.1	(2–42) 16.1±2.998; 11.612	(0–126) 23.09±6.42; 30.31
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–3) 1.38±0.804; 0.157	(1–3) 2.3±0.24; 0.786	(1–3) 2.0±0.195; 0.755	(0–3) 1.64±0.192; 0.902
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–1) 0.85±0.257; 0.05	(0.81–1) 0.94±0.021; 0.069	(0.5–1) 0.908±0.038; 0.145	(0–1) 0.957±0.065; 0.302
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–1) 0.38±0.496; 0.097	(0–1) 0.64±0.152; 0.505	(0–1) 0.467±0.133; 0.516	(0–1) 0.273±0.097; 0.456
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–1) 0.15±0.257; 0.05	(0–0.19) 0.06±0.021; 0.069	(0–0.5) 0.092±0.038; 0.145	(0–0.46) 0.043±0.023; 0.109
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–3) 1.15±0.674; 0.132	(1–3) 2.18±0.226; 0.75	(1–3) 2±0.195; 0.755	(0–3) 1.64±0.192; 0.902
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–1) 0.819±0.295; 0.066	(0.53–1) 0.9±0.042; 0.14	(0.5–1) 0.918±0.037; 0.142	(0.54–1) 0.957±0.023; 0.109
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–2) 0.38±0.571; 0.112	(0–1) 0.636±0.152; 0.504	(0–1) 0.467±0.133; 0.516	(0–1) 0.273±0.097; 0.456
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–1) 0.181±0.295; 0.066	(0–0.47) 0.1±0.042; 0.14	(0–0.5) 0.081±0.037; 0.142	(0–0.46) 0.043±0.023; 0.109
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>			
Характеристика доминантного вида	С/АВ			
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–1) 0.823±0.045; 0.228	(0.635–0.976) 0.834±0.031; 0.104	(0.5–1) 0.816±0.036; 0.138	(0–1) 0.74±0.062; 0.29
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–1) 0.346±0.086; 0.438	(0.142–0.696) 0.483±0.054; 0.179	(0–0.974) 0.521±0.077; 0.298	(0–1) 0.409±0.079; 0.371
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–1.271) 0.444±0.077; 0.345	(0.091–0.696) 0.483±0.073; 0.24	(0–0.65) 0.338±0.046; 0.177	(0–1) 0.324±0.067; 0.313

Инфрасообщества паразитов сига осенью имеют до 4 видов паразитов; заражены 20 из 22 обследованных рыб; достаточно велика доля рыб без паразитов или с одним видом (0.41). Среднее количество особей паразитов в инфрасообществах составляет 23.09 экз. Среднее количество автогенных видов — 1.6, аллогенных — 0.3; доля особей автогенных видов в 3 раза больше, чем доля аллогенных, и составляет 0.9. Среднее количество видов-специалистов — 0.5, генералистов — 1.36 на инфрасообщество; доли их особей составляют 0.28 и 0.72 соответственно. Доминирует автогенный специалист *Proteocephalus exiguus*.

Значения индексов Бергера – Паркера во все сезоны года достаточно высоки и приближаются к 1, что свидетельствует о значительной численности доминирующего вида по сравнению с другими. Весьма невелики значения индексов выравненности по обилию, что свидетельствует о том, что в инфрасообществах паразитов сига слабая сбалансированность, что также определяется значительной численностью доминирующего вида. Значения индекса Бриллюэна, а значит, и разнообразие, невысоки и снижаются от зимы к осени.

Компонентное сообщество паразитов сига

Компонентное сообщество паразитов сига в зимний период представлено 6 видами многоклеточных паразитов, общая численность которых составляет 261 экз. Автогенных видов — 5, аллогенных — 1, специалистов — 5, генералистов — 1 вид. Доля особей автогенных видов равна таковой специалистов (0.92), доля особей аллогенных видов равна доле генералистов (0.08). Доминирует автогенный специалист *Proteocephalus exiguus*.

Компонентное сообщество паразитов сига в весенний период содержит 7 видов многоклеточных паразитов, общая численность — 852 экз. Автогенных видов — 5, аллогенных — 2, специалистов — 5, генералистов — 2 вида. Доля особей автогенных видов равна доле специалистов, и она в 24 раза больше, чем доля аллогенных видов и генералистов соответственно. Доминирует автогенный специалист *Proteocephalus exiguus*.

Компонентное сообщество паразитов сига в летний период представлено 8 видами многоклеточных паразитов, общая численность — 242 экз. Автогенных видов — 6, аллогенных — 2. Доля особей автогенных видов в 19 раз больше таковой аллогенных видов. Специалистов — 6, генералистов — 2 вида; доля особей специалистов также в 19 раз больше, чем доля генералистов. Доминирует автогенный специалист *Proteocephalus exiguus*.

Осенью компонентное сообщество паразитов сига состоит из 5 видов, численность которых составляет 508 экз. Автогенных видов — 4, аллогенных — 1. Доля особей автогенных видов в 23.5 раза больше, чем доля аллогенных видов. Специалистов — 4, генералистов — 1 вид; доля особей специалистов в 23.5 раза больше, чем доля генералистов. Доминирует автогенный специалист *Proteocephalus exiguus*.

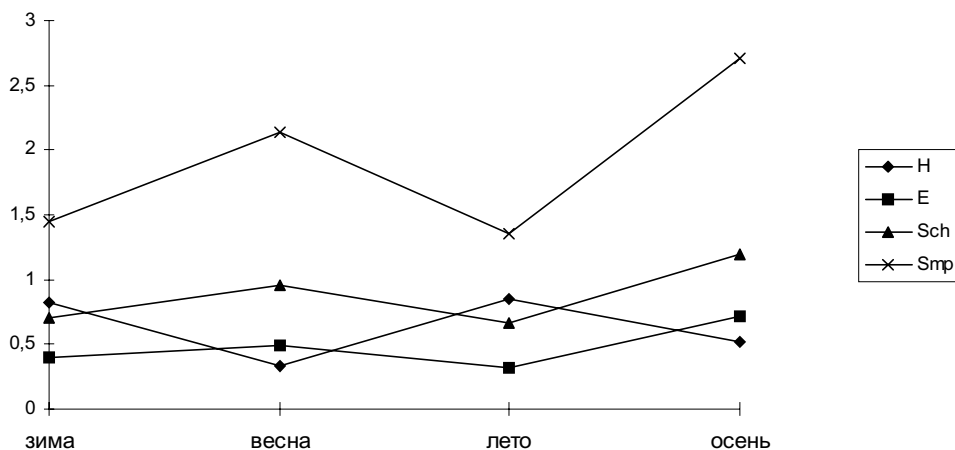


Рис. 35. Сезонная динамика значений статистических индексов, характеризующих компонентные сообщества паразитов *Coregonus lavaretus baicalensis* из оз. Байкал.

Таблица 35

Характеристики компонентных сообществ паразитов *Coregonus lavaretus baicalensis* из оз. Байкал в разные сезоны года (наши данные)

Сезоны года	Зима (декабрь)	Весна (март)	Лето (июль)	Осень (сентябрь)
Исследовано рыб	26	11	15	22
Общее количество видов паразитов	6	7	8	5
Общее количество особей паразитов	261	852	242	508
Количество АВ видов	5	5	6	4
Доля особей АВ видов	0.92	0.96	0.95	0.96
Количество АЛ видов	1	2	2	1
Доля особей АЛ видов	0.08	0.04	0.05	0.04
Количество видов С	5	5	6	4
Доля особей видов С	0.92	0.96	0.95	0.96
Количество видов Г	1	2	2	1
Доля особей видов Г	0.08	0.04	0.05	0.04
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>			
Характеристика доминантного вида	С/АВ			
Индекс Бергера – Паркера	0.828	0.335	0.855	0.514
Выравненность	0.392	0.489	0.322	0.716
Индекс Шеннона	0.703	0.952	0.670	1.159
Теоретический индекс Шеннона	1.792	1.946	2.079	1.609
Индекс Симпсона	1.45	2.14	1.36	2.71
Теоретический индекс Симпсона	6	7	8	5
Состояние сообщества	незрелое	незрелое	незрелое	зрелое

Во все сезоны года в компонентных сообществах доминируют автогенные виды и виды-специалисты. Все автогенные виды являются специалистами, а все аллогенные виды — генералистами. Доля особей автогенных видов существенно преобладает над долей аллогенных видов и видов-генералистов.

Максимальные значения индекса Бергера – Паркера отмечены зимой и летом — 0.828 и 0.855, минимальные — весной и осенью — 0.335 и 0.514. Выравниженность по обилию зимой и летом имеет низкие значения, а весной и осенью увеличивается. Индекс Шеннона в целом имеет низкие значения и только осенью составляет 1.159. Колебания индекса Симпсона определяются долей доминирующего вида, минимальные его значения отмечаются зимой и летом, максимальные — весной и осенью, что отражает особенности жизненного цикла *Protecephalus exiguus* (Русинек, 1987; Русинек и др., 1997) (рис. 35; табл. 35).

4. Семейство THYMALLIDAE Gill, 1884 — хариусовые

1. *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) — сибирский хариус

Вид обитает в реках и озерах бассейна Северного Ледовитого океана от Кары до Чукотки и в Северной Америке. Выделяют 6 подвидов сибирского хариуса, в том числе в Байкале 1 подвид — байкальский хариус — *Thymallus arcticus baicalensis*. Кроме того, байкальский хариус образует 2 экоформы: *Thymallus arcticus baicalensis* infrasubspecies *brevipinnis* Svet. (белый байкальский хариус) и *T. a. baicalensis* Дуб. (черный байкальский хариус) (Световидов, 1936). Места обитания хариусов приурочены к разным берегам Байкала: литораль восточного побережья населяет белый хариус, западного — черный хариус (Тугарина, 1981). Ареал белого хариуса, кроме того, охватывает весь бассейн реки Селенги, где обитают его локальные популяции. Хариусы Байкала совершают нагульные вертикальные и горизонтальные миграции в зависимости от сезона года.

По данным П.Я. Тугариной (1981), хариусы из озера Байкал генеративно — реофилы, трофически — лимнофилы. Жизненный цикл черного хариуса начинается в более чем 50 притоках Байкала: это реки северных склонов хребта Хамар-Дабан: Мантуриха, Тельная, Мысовка, Ивановка, Ключевка, Мишиха, Язовка, Осиновка, Снежная, Переемная, Большие и Малые Мангелы, Кедровая, Селенгушка, Аносовка, Куркавка, Паньковка, Шестипалиха, Хара-Мурин, Солзан, Утулик, Слюдянка, Култучная, Похабиха, Мангутай, Половинка; реки Приморского и Байкальского хребтов: Большая Котинка, Голоустная, Анга, Бугульдейка, Сарма, Мужинай, Горемыка, Рель, Тяя, Северная Слюдянка; реки Баргузинского хребта: Урбикан, Фролиха, Ширильда, Шегнанда, Язовка, Кабанья, Большая Речка, Таркулик, Одорченка, Давша, Сосновка, Кабалик, Большой Чивыркуй, Безымянная, Максимиха и др. Для белого хариуса это — реки Селенга, Баргузин, Кика, Томпуда, Верхняя Ангара с их притоками первого и второго порядка (Тугарина, 1981).

Нерест хариусов происходит в этих реках весной (в начале мая).

Нами обследованы 79 экз. черного хариуса, отловленных в разные сезоны года в Лиственничном и в Чивыркуйском заливах Байкала. В зимних пробах длина рыб составляла 14.7–40.3 см, среднее значение — 29 см, возраст рыб 3+...7+, 12 самок и 8 самцов; в весенних пробах длина рыб составляла 18.7–39.6 см, среднее значение длины 31.1 см, возраст рыб 3+...7, среди них было 14 самок и 7 самцов; в летних пробах длина рыб составляла 13.1–21.5 см, среднее значение длины 17.2 см, возраст 2+...3+, среди них было 9 самок и 8 самцов; в осенних пробах длина рыб составляла 24.5–37.2 см, среднее значение 33.4 см, возраст 6+...7+, среди них было 12 самок и 9 самцов. Кроме того, были обследованы 13 экз. молоди (1+) черного хариуса, размером 8.2–11.2 см (средний 8.7 см), отловленных в Лиственничном заливе. Исследованы 26 экз. белого хариуса, отловленных в июле 1998 г. в бухте Сосновка (восточное побережье озера); длина рыб составляла 19.7–29.5 см, среднее 25.1 см, возраст рыб 4+...5+, среди них было 11 самок и 15 самцов. Анализ сезонной динамики зараженности черного хариуса в Байкале показал, что в разные сезоны года он заражен 16 видами паразитов, среди которых 5 видов являются специфичными паразитами хариусовых рыб (*Chloromyxum thymalli*, *Henneguya cerebralis*, *Tetraonchus borealis*, *Proteocephalus thymalli*, *Salmincola thymalli*) (табл. 36). В течение всего года черный хариус заражен специфичными паразитами с достаточно высокой экстенсивностью и интенсивностью инвазии. Самым многочисленным паразитом можно назвать паразита кишечника *P. thymalli*, количество которого колеблется от 1 до 409 экз. Для этого вида паразита было установлено две генерации: развитие первой заканчивается в конце июня – июле, а второй — в сентябре – октябре (Русинек, 1987).

Анализ зараженности молоди черного хариуса показал, что в возрасте 1+ рыбы были заражены 5 видами паразитов, среди которых наибольшими значениями экстенсивности и интенсивности выделялись 3 вида: *Tetraonchus borealis*, *Cystidicola farionis*, *Proteocephalus thymalli* (табл. 37).

Данные по зараженности белого хариуса свидетельствуют о том, что в июле он был заражен 10 видами паразитов, среди них 3 видами специфичных паразитов (табл. 38). Более всего белый хариус был заражен *P. thymalli* (100%, индекс обилия составил 67.46 экз.) и личинками *Contracaecum osculatum baicalensis* (84.6%, индекс обилия 39.43 экз.).

Первые сведения о паразитах сибирского хариуса из озера Байкал были получены Н.П. Анненковой-Хлопиной (1923), которая описала новый вид цестод *Proteocephalus thymalli* — специфичного паразита хариусов. В дальнейшем детальные исследования паразитофауны хариусов Байкала были проведены Э.М. Ляйманом (1933). У белого хариуса он отметил 11 видов паразитов, у черного — 12 (табл. 39).

Согласно литературным и нашим данным, паразитофауна белого хариуса представлена 37 видами, черного — 36 (Ляйман, 1933; Догель и др., 1949; Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Пронин, Тугарина, 1971; Тугарина, 1981) (рис. 36, 37; табл. 39).

Таблица 37

Зараженность молоди (1+) *Thymallus arcticus baicalensis* паразитами
(наши данные по 13 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения (min–max)	Индекс обилия, экз.
<i>Tetraonchus borealis</i>	38.5	1–2	0.54
<i>Proteocephalus thymalli</i>	15.4	1	0.15
<i>Crepidostomum farionis</i>	7.6	1	0.08
<i>Cystidicola farionis</i>	23.1	1–3	0.46
<i>Salmincola thymalli</i>	7.6	1	0.08

Таблица 38

Зараженность *Thymallus arcticus baicalensis* infrasubspecies *brevipinnis* паразитами
(наши данные по 26 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения (min–max)	Индекс обилия, экз.
<i>Tetraonchus borealis</i>	19.2	1–23	1.54
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)	34.6	1–4	0.88
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	23.1	1–23	1.54
<i>Proteocephalus thymalli</i>	100	7–354	67.46
<i>Phyllodistomum umblae</i>	15.4	1–16	0.92
<i>Diplostomum paraspathaceum</i> (mc)	3.8	1	0.04
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> (l)	84.6	1–245	39.43
<i>Cystidicola farionis</i>	46.2	1–32	3.77
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	23.1	1–300	20.5
<i>Salmincola thymalli</i>	23.1	1–9	1

Анализ литературных и наших данных о составе паразитофауны сибирского хариуса из озера Байкал и других водоемов показал, что в Байкале отмечено больше всего видов паразитов (43) и больше всего групп (9). 17 видов имеют простой, 26 видов — сложный жизненный цикл. Ядро паразитофауны сибирского хариуса составляют 7 видов паразитов: *Hexamita truttae*, *Chloromyxum thymalli*, *Henneguya cerebralis*, *Tetraonchus borealis*, *Crepidostomum farionis*, *Cystidicola farionis*, *Salmincola thymalli* (табл. 40; рис. 38–42); их большая часть (4 вида) — специфичные паразиты хариуса. *Crepidostomum farionis*, *Cystidicola farionis* широко распространены у лососевидных рыб, *Hexamita truttae* — паразит широкого круга хозяев.

Таблица 39

Паразитофауна *Thymallus arcticus baicalensis* infrasubspecies *brevipinnis* (белого байкальского хариуса) и *T. arcticus baicalensis* (черного байкальского хариуса) (литературные данные)

Виды паразитов	Белый байкальский хариус			Черный байкальский хариус		
	Ляйман, 1933	Заика, 1965	Пронин, Тугарина, 1971	Ляйман, 1933	Заика, 1965	Пронин, Тугарина, 1971
<i>Hexamita truttae</i>		+				
<i>Leptotheca subsphaerica</i>		+			+	
<i>Chloromyxum thymalli</i>		+	+		+	+
<i>Henneguya cerebralis</i>						+
<i>Myxobolus mülleri</i>		+				
<i>Myxobolus</i> sp.			+			
<i>Trichodina</i> sp.		+				
<i>Apiosoma thymalli</i>			+			
<i>Apiosoma</i> sp.		+				
<i>Capriniana</i> sp.		+	+		+	
<i>Chilodonella</i> sp.						+
<i>Eimeria</i> sp.			+			
Protozoa gen. sp.			+			+
<i>Tetraonchus borealis</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)		+				
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	+		+	+	+	+
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)			+			+
<i>D. ditremum</i> (pl)			+			+
<i>Bothriocephalus</i> sp.	+			+		
<i>Proteocephalus exiguus</i>		+			+	
<i>P. longicollis</i>	+			+		
<i>Proteocephalus</i> sp.	+			+		
<i>P. thymalli</i>			+		+	
Cestodes gen. sp.				+		
<i>Crepidostomum farionis</i>	+		+	+	+	+
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i> (mc)			+			+
<i>Diplostomum</i> sp. (mc)						+
<i>Contraeaecum osculatum baicalensis</i> (l)		+	+			+
<i>Raphidascaaris acus</i> (l)						+
<i>Cystidicola farionis</i>	+		+	+	+	+
<i>Ascarophis skrjabini</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Comephoronema werestschagini</i>	+	+		+	+	+
<i>Cucullanus truttae</i>		+			+	

Окончание таблицы 39

Виды паразитов	Белый байкальский хариус			Черный байкальский хариус		
	Ляйман, 1933	Заика, 1965	Пронин, Тугарина, 1971	Ляйман, 1933	Заика, 1965	Пронин, Тугарина, 1971
<i>Philonema sibirica</i>						+
Nematodes gen. sp. (1)	+			+		
<i>Echinorhynchus clavula</i>		+			+	+
<i>E. salmonis</i>			+		+	
<i>E. truttae</i>		+			+	+
Acanthocephala gen. sp.	+			+		
<i>Acanthobdella peledina</i>						+
<i>Paraergasilus rylovi</i>			+			
<i>Salmincola thymalli</i> *		+	+		+	+
<i>Collopteryum ponderosum sedakovi</i>			+			
Итого	11	17	20	12	16	21

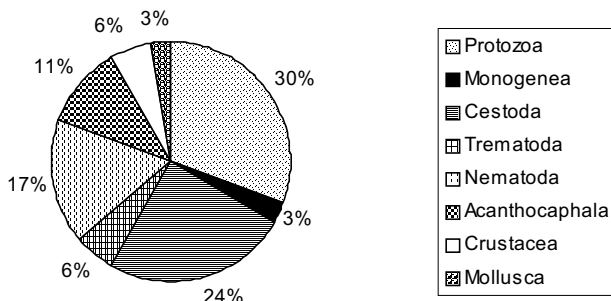


Рис. 36. Состав паразитофауны *Thymallus arcticus baicalensis* infrasubspecies *brevipinnis* из оз. Байкал.

Использованы данные Э.М. Ляймана (1933), В.Е. Заики (1965), Н.М. Пронина, П.Я. Тугариной (1971), П.Я. Тугариной (1981) и наши материалы.

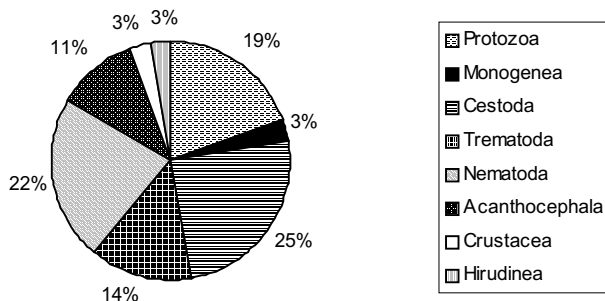


Рис. 37. Состав паразитофауны *Thymallus arcticus baicalensis* из оз. Байкал.

Авторы данных указаны в примечании к рис. 36.

Таблица 40

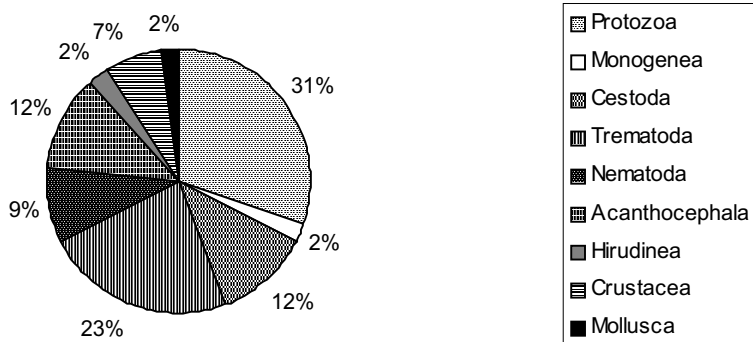
Паразитофауна *Thymallus arcticus* из различных водоемов
(литературные данные)

Виды паразитов	Байкал	Енисей	Лена	Колыма
<i>Trypanosoma carassii</i>	+			
<i>Hexamita truttae</i>	+	+	+	+
<i>Leptotheca subsphaerica</i>	+			
<i>Chloromyxum thymalli</i>*	+	+	+	+
<i>Henneguya cerebralis</i> *	+			
<i>Myxobolus arcticus</i>				+
<i>M. mülleri</i>	+			
<i>M. neurobius</i>				+
<i>Myxobolus</i> sp.	+			
<i>M. thymalli</i> *				+
<i>Paratrichodina incisa</i>	+			+
<i>Trichodina domerguei baicalensis</i>	+			
<i>Trichodina</i> sp.	+			
<i>Apoisoma</i> sp.	+			
<i>A. thymalli</i> *	+			
<i>Capriniana</i> sp.	+			
<i>Tetraonchus borealis</i>*	+	+	+	+
<i>Gyrodactylus thymalli</i> *				+
<i>Discocotyle sagittata</i>			+	
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	+		+	+
<i>T. crassus</i> (pl)	+			+
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	+			
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)	+	+	+	
<i>D. ditremum</i> (pl)	+			
<i>Proteocephalus exiguus</i>			+ ?	
<i>P. longicollis</i>		+		
<i>P. thymalli</i> *	+		+	+
<i>Crepidostomum farionis</i>	+	+	+	+
<i>C. metoecus</i>			+	+
<i>Diplostomum chromatophorum</i> (mc)	+			
<i>D. commutatum</i> (mc)	+			
<i>D. rutili</i> (mc)	+			
<i>D. helveticum</i> (mc)	+			
<i>D. paraspathaceum</i> (mc)	+			
<i>D. mergi</i> (mc)	+			
<i>D. spathaceum</i> (mc)	+			+
<i>Diplostomum</i> sp. (mc)	+			
<i>Phyllodistomum umblae</i>	+	+	+	+

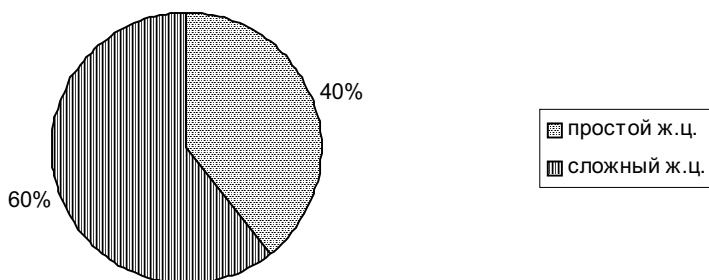
Окончание таблицы 40

Виды паразитов	Байкал	Енисей	Лена	Колыма
<i>Bunodera luciopercae</i>		+		
<i>Azygia robusta</i>			+	
<i>Tylodelphys clavata</i> (mc)			+	
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i> (mc)				
<i>Thymascaris</i> sp.			+	
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> (l)	+			
<i>Raphidascaris acus</i> (l)		+	+	+
<i>Cystidicola farionis</i>	+	+	+	+
<i>Ascarophis skrjabini</i>		+	+	
<i>Cystidicoloides tenuissima</i>			+	
<i>Comephoronema werestschagini</i>	+			
<i>Philonema sibirica</i>	+			
<i>Pseudocapillaria salvelini</i>		+	+	+
<i>Cucullanus truttae</i>				
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>			+	+
<i>N. crassus</i>				+
<i>Echinorhynchus borealis</i>	+	+	+	
<i>E. salmonis</i>	+	+	+	
<i>E. salmonis salmonis</i>	+			
<i>E. salmonis baicalensis</i>	+			
<i>E. truttae</i>	+	+	+	
<i>Acanthobdella pelledina</i>		+		
<i>Ergasilus briani</i>	+			
<i>Salmincola thymalli</i>*	+	+	+	+
<i>S. thymalli baicalensis</i> *	+			
<i>Basanistes briani</i>				+ ?
<i>Colletopterum ponderosum sedakovi</i> (gloch)	+			
Всего	43	17	24	23

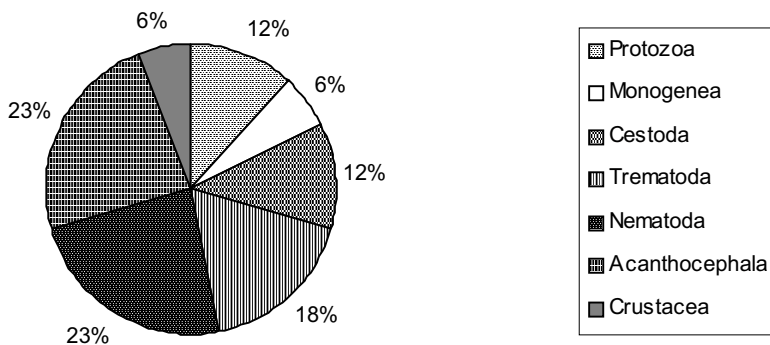
Примечание. Использованы данные, приведенные в монографии О.Н. Пугачева (1984): по рекам Енисею, Лене, Колыме: О.Н. Бауера (1948а), О.Н. Бауера, Н.П. Никольской (1948), В.А. Однокурцева (1979), В.А. Ройтмана, А.М. Наумовой (1966), В.Я. Трофименко (1969); по Байкалу: В.Е. Заики (1965), Н.М. Пронина, П.Я. Тугариной (1971), П.Я. Тугариной (1981), Г.Д. Тармаханова и др. (1990), Т.Р. Хамнуевой (2001), Т.Р. Хамнуевой, Н.М. Пронина (2001), С.В. Прониной, Н.М. Пронина (2001), Н.М. Пронина (2001г), Н.М. Пронина, С.Д. Санжиевой (2001), О.Т. Русинек (2001а, б, в, г), А.В. Некрасова, Н.М. Пронина, Ж.Н. Дугарова (2001), Д.Р. Балдановой, Н.М. Пронина (2001а, б); + ? — определение вида сомнительно; жирным шрифтом выделены виды, составляющие ядро паразитофауны; * — специфические паразиты хариусовых рыб.

Рис. 38. Состав паразитофауны *Thymallus arcticus* из оз. Байкал.

Авторы данных указаны в примечании к табл. 40.

Рис. 39. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Thymallus arcticus* из оз. Байкал.

Авторы данных указаны в примечании к табл. 40.

Рис. 40. Состав паразитофауны *Thymallus arcticus* из р. Енисей.

Авторы данных указаны в примечании к табл. 40.

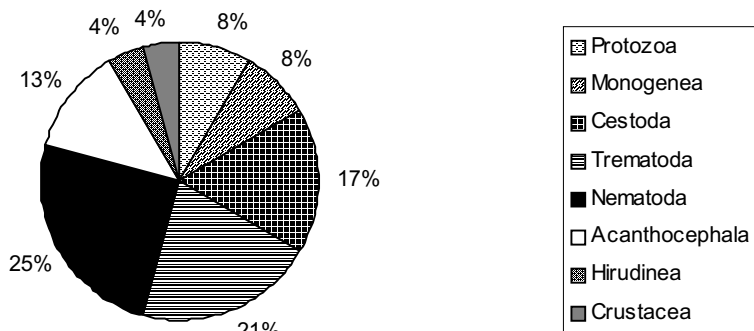


Рис. 41. Состав паразитофауны *Thymallus arcticus* из р. Лены.

Авторы данных указаны в примечании к табл. 40.

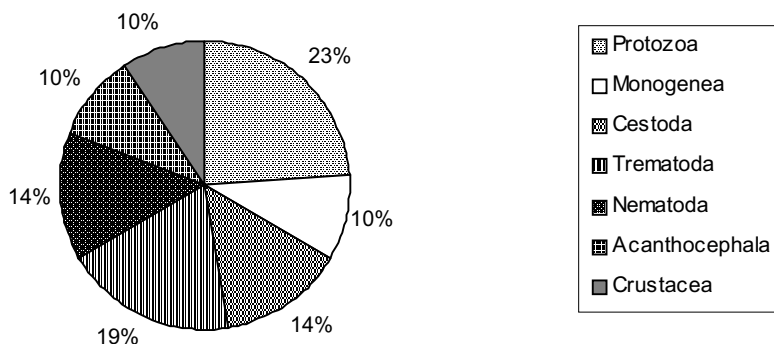


Рис. 42. Состав паразитофауны *Thymallus arcticus* из р. Колымы.

Авторы данных указаны в примечании к табл. 40.

Инфрасообщества паразитов сибирского хариуса из озера Байкал

Инфрасообщества паразитов черного хариуса в зимний период имеют от 1 до 8 видов многоклеточных паразитов; заражены все обследованные рыбы; весьма незначительна доля рыб с одним видом паразитов (0.05). Среднее количество особей паразитов в инфрасообществах составляет 53.6 экз. (минимум — 6, максимум — 395). Среднее количество автогенных видов — 2.1, аллогенных — 0.7; доля особей автогенных видов в 16 раз больше, чем аллогенных и составляет 0.92. Все данные по видам-специалистам и генералистам соответствуют таковым по автогенным и аллогенным видам, поскольку автогенные виды одновременно являются специалистами, а аллогенные — генералистами. Доминирует автогенный специалист *Proteocephalus thymalli* (табл. 41; рис. 43).

Весной инфрасообщества паразитов черного хариуса имеют от 2 до 5 видов паразитов, заражены все обследованные рыбы; группа рыб без паразитов или с одним видом отсутствует. Среднее количество особей паразитов в инфрасообществе-

ствах составляет 75.5 экз. (минимум — 4, максимум — 369). Среднее количество автогенных видов — 3, аллогенных — 0.619; доля особей автогенных видов в 24.6 раза больше, чем доля аллогенных видов, и составляет 0.961. Среднее количество видов-специалистов 1.9, генералистов — 1.81 на инфрасообщество; доля особей генералистов в 3.3 раза меньше таковой специалистов. Доминирует автогенный специалист *Proteocephalus thymalli* (табл. 41; рис. 43).

Инфрасообщества паразитов черного хариуса летом имеют от 1 до 5 видов паразитов, заражены все обследованные рыбы; только у 1 рыбы был отмечен один экземпляр паразита. Среднее количество особей паразитов в инфрасообществах составляет 19.7 экз. (минимум — 1, максимум — 48). Среднее количество автогенных видов 3, аллогенных — 0.059; доля особей автогенных видов в 34.7 раза больше доли аллогенных и составляет 0.972. Среднее количество видов-специалистов 3.48; генералистов — 0.524 на инфрасообщество; доля особей специалистов в 44.5 раза больше таковой генералистов и составляет 0.972. Доминирует автогенный специалист *Proteocephalus thymalli* (табл. 41; рис. 43).

Инфрасообщества паразитов черного хариуса в осенний период имеют от 2 до 5 видов многоклеточных паразитов; заражены все обследованные рыбы; группа рыб без паразитов или с одним видом отсутствует. Среднее количество особей паразитов в инфрасообществах составляет 75.5 экз. (минимум — 4, максимум — 369). Среднее количество автогенных видов — 3.71, аллогенных — 0.286; доля особей автогенных видов в 199 раз больше, чем доля аллогенных, и составляет 0.995. Среднее количество видов-специалистов — 3.48; генералистов — 0.524 на инфрасообщество; доля особей специалистов в 44.5 раза больше таковой генералистов и составляет 0.978. Доминирует автогенный специалист *Proteocephalus thymalli* (табл. 41; рис. 43).

Средние значения индексов Бергера — Паркера во все сезоны года достаточно высоки и изменяются в небольшом диапазоне — от 0.612 до 0.78, что является отражением значительной численности доминирующего вида по сравнению с другими. Значения индексов выравненности по обилию изменяются от 0.507 до 0.698. Они меньше зимой и практически равны в другие сезоны года, что свидетельствует о том, что в инфрасообществах паразитов черного хариуса значения обилия особей несущественно отличаются между собой (в случае приблизительно равного обилия значения выравненности приближались бы к 1). Значения индекса Бриллюэна незначительно отличаются в зимний и летний периоды и имеют равные значения весной и летом (рис. 44).

Инфрасообщества паразитов белого хариуса летом имеют от 1 до 8 видов многоклеточных паразитов, заражены все обследованные рыбы; 1 вид паразитов отмечен только у 1 рыбы. Среднее количество особей паразитов в инфрасообществах составляет 134.2 экз. (минимум — 12, максимум — 602). Среднее количество автогенных видов — 2.35, аллогенных — 1.23; доля особей автогенных видов в 3 раза больше, чем доля аллогенных, и составляет 0.726. Среднее количество видов-специалистов 1.42, генералистов — 2.23 на инфрасообщество; доля

Таблица 41

Характеристики инфрасообществ паразитов *Thymallus arcticus baicalensis*
(наши данные)

Сезоны года	Зима	Весна	Лето	Осень
Исследовано рыб/заражено	20/20	21/21	17/17	21/21
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.05 (1)	0	0.06 (1)	0
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(1–8) 2.8±0.32; 1.436	(2–5) 3.71±0.21; 0.956	(1–5) 3.06±0.25; 1.029	(2–5) 3±0.21; 0.96
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(6–395) 53.6± 19.5; 87.21	(4–369) 75.5±17.76; 81.36	(1–48) 19.7±3.57; 14.72	(4–369) 75.5±17.8; 81.4
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(1–6) 2.1±0.27; 1.209	(2–5) 3±0.195; 0.894	(1–4) 3±0.227; 0.935	(2–5) 3.71±0.156; 0.717
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0.64–1) 0.92±0.026; 0.118	(0.71–1) 0.961±0.015; 0.067	(0.52–1) 0.972±0.028; 0.116	(0.97–1) 0.995±0.002; 0.009
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–2) 0.7±0.127; 0.571	(0–2) 0.619±0.146; 0.669	(0–1) 0.059±0.059; 0.243	(0–1) 0.286±0.101 0.463
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–0.31) 0.08±0.022; 0.099	(0–0.29) 0.039±0.015; 0.067	(0–0.48) 0.028±0.028; 0.116	(0–0.03) 0.005±0.002; 0.009
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(1–6) 2.1±0.27; 1.209	(0–4) 1.9±0.206; 0.943	(1–4) 3±0.227; 0.935	(2–5) 3.48±0.148; 0.679
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0.64–1) 0.92±0.026; 0.118	(0.18–1) 0.767±0.052; 0.238	(0.52–1) 0.972±0.028; 0.116	(0.78–1) 0.978±0.011; 0.053
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–2) 0.7±0.127; 0.571	(0–3) 1.81±0.214; 0.981	(0–1) 0.059±0.059; 0.243	(0–2) 0.524±0.148; 0.679
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–0.31) 0.08±0.022; 0.099	(0–0.82) 0.23±0.051; 0.238	(0–0.48) 0.028±0.028; 0.116	(0–0.22) 0.022±0.011; 0.053
Доминантный вид	<i>Proteocephalus thymalli</i>			
Характеристика доминантного вида	С/АВ			
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0.4–1) 0.78±0.043; 0.345	(0.366–0.916) 0.612±0.038; 0.178	(0.333–1) 0.729±0.045; 0.187	(0.366–0.916) 0.612±0.038; 0.178
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–0.941) 0.507±0.073; 0.33	(0.249–1) 0.698±0.046; 0.209	(0–2.112) 0.69±0.112; 0.464	(0.249–1) 0.698±0.046; 0.209
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–1.271) 0.444±0.077; 0.345	(0.332–1.11) 0.771±0.056; 0.257	(0–947) 0.514±0.062; 0.254	(0.332–1.11) 0.771±0.056; 0.257

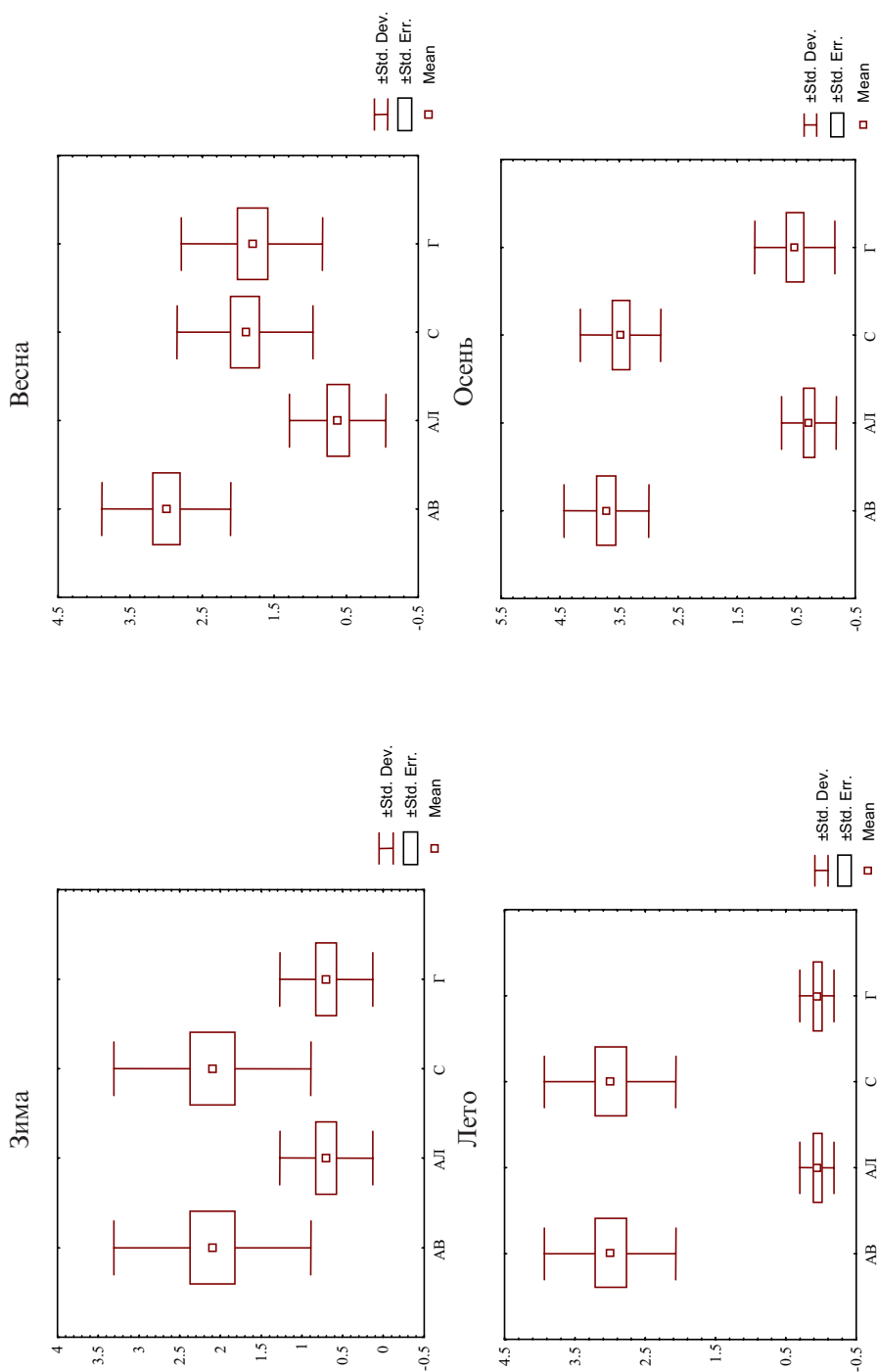


Рис. 43. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах *Thymallus arcticus baicalensis* по сезонам года.

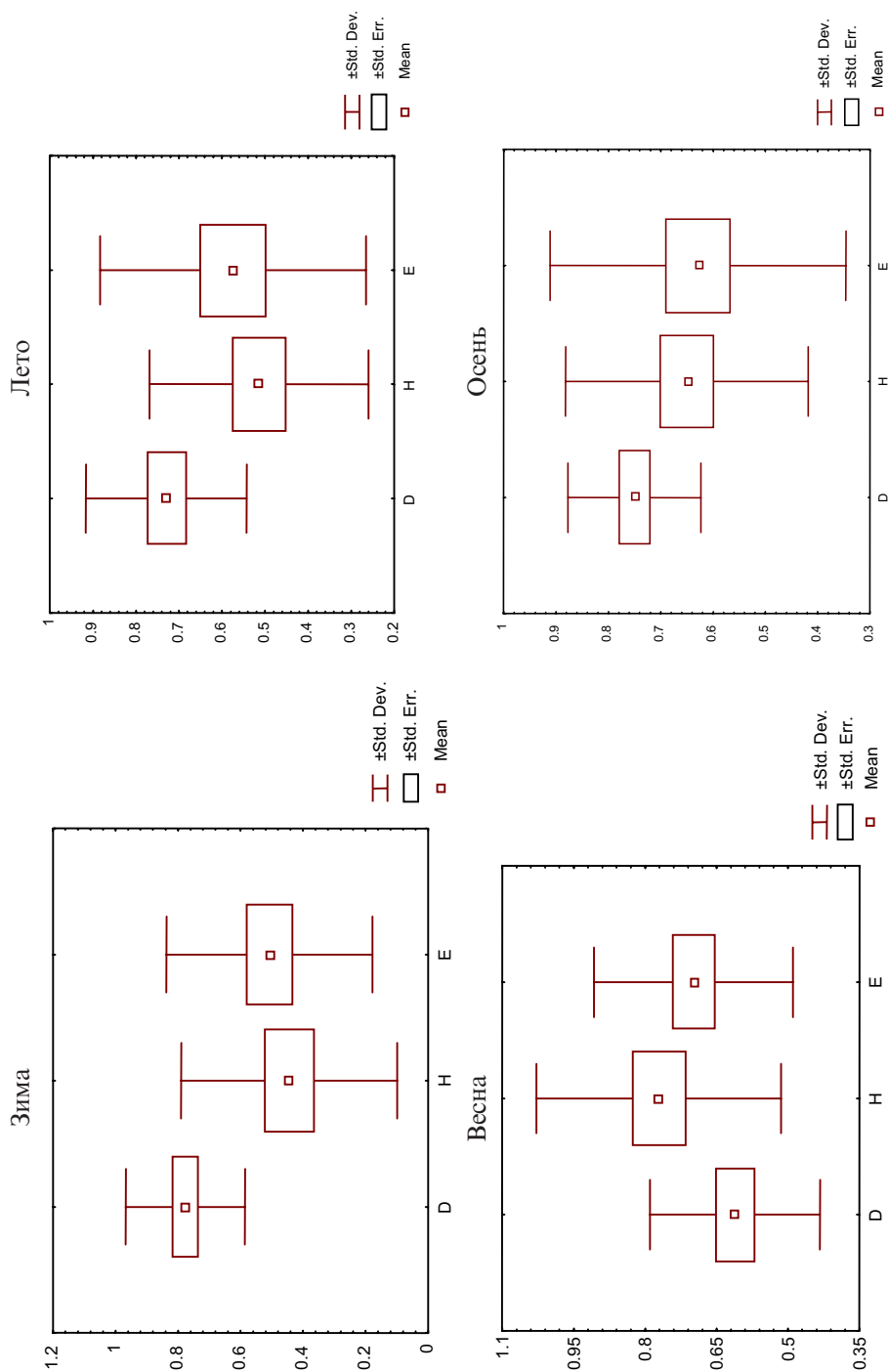


Рис. 44. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллоэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Thymallus arcticus baicalensis* в разные сезоны года.

Таблица 42

Характеристики инфрасообществ паразитов *Thymallus arcticus baicalensis* infrasubspecies *brevipinnis* из оз. Байкал (июль 1998 г., наши данные)

Исследовано рыб/заражено	26/26
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.04 (1)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–8) $3.65 \pm 0.318; 1.62$
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(12–602) $134.2 \pm 26.57; 135.5$
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–6) $2.35 \pm 0.265; 1.355$
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.02–1) $0.726 \pm 0.056; 0.285$
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–2) $1.23 \pm 0.127; 0.651$
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–0.76) $0.274 \pm 0.049; 0.249$
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–3) $1.42 \pm 0.158; 0.809$
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.21–1) $0.689 \pm 0.047; 0.241$
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–6) $2.23 \pm 0.231; 1.177$
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–0.79) $0.311 \pm 0.047; 0.241$
Доминантный вид	<i>Proteocephalus thymalli</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.277–1) $0.714 \pm 0.035; 0.179$
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–0.987) $0.546 \pm 0.043; 0.219$
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1.355) $0.639 \pm 0.063; 0.321$

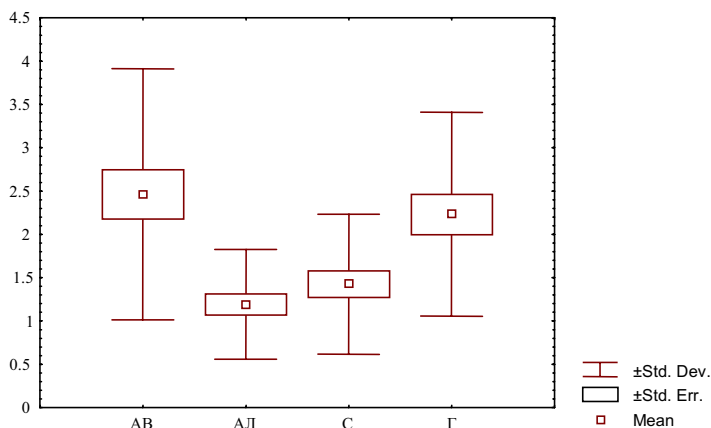


Рис. 45. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Thymallus arcticus baicalensis* infrasubspecies *brevipinnis*.

особей специалистов в 2 раза больше таковой генералистов. Доминирует автогенный специалист *Proteocephalus thymalli*. Среднее значение индекса Бергера – Паркера говорит о том, что обилие доминантного вида существенно превышает в целом другие виды; выравненность по обилию и индекс Бриллюэна имеют невысокие значения (табл. 42; рис. 45, 46).

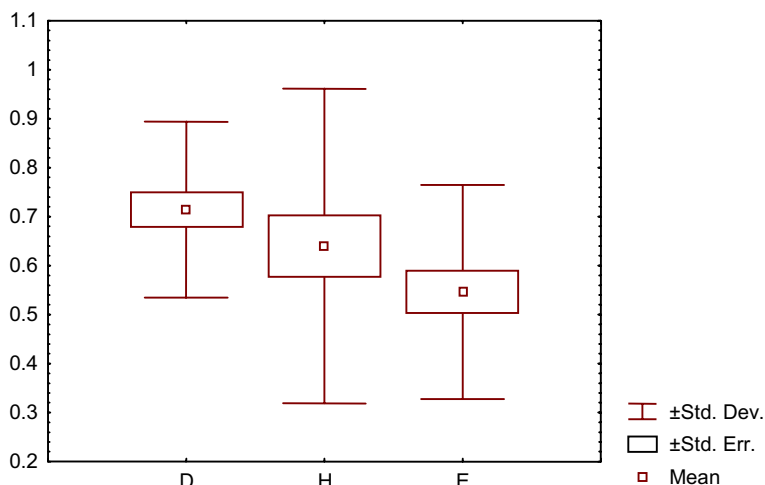


Рис. 46. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Thymallus arcticus baicalensis* infrasubspecies *brevipinnis*.

Таблица 43

Характеристики инфрасообществ паразитов двухлеток (1+) *Thymallus arcticus baicalensis* из оз. Байкал (август 1992 г., наши данные)

Исследовано рыб/заражено	13/9
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.69 (9)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–2) $1 \pm 0.23; 0.816$
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–4) $1.38 \pm 0.37; 1.33$
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–2) $1 \pm 0.23; 0.816$
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	1
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	0
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	0
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–2) $0.54 \pm 0.183; 0.66$
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.56 \pm 0.133; 0.48$
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.308 \pm 0.133; 0.148$
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.44 \pm 0.116; 0.419$
Доминантный вид	<i>Tetraonchus borealis</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.583 \pm 0.12; 0.436$
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–0.366) $0.109 \pm 0.048; 0.171$
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–0.448) $0.117 \pm 0.05; 0.184$

Инфрасообщества паразитов молоди (1+) черного хариуса в летний период времени имеют до 2 видов многоклеточных паразитов, заражены 9 рыб; довольно велика доля рыб с одним видом паразитов и без таковых (0.69). Среднее количество особей паразитов в инфрасообществах составляет 1.38 экз. (минимум — 1, максимум — 2). Аллогенные виды отсутствуют. В среднем на инфрасообщество количество видов и доля особей видов-специалистов (0.54 и 0.56) несколько больше, чем аналогичные показатели для видов-генералистов (0.308 и 0.44 соответ-

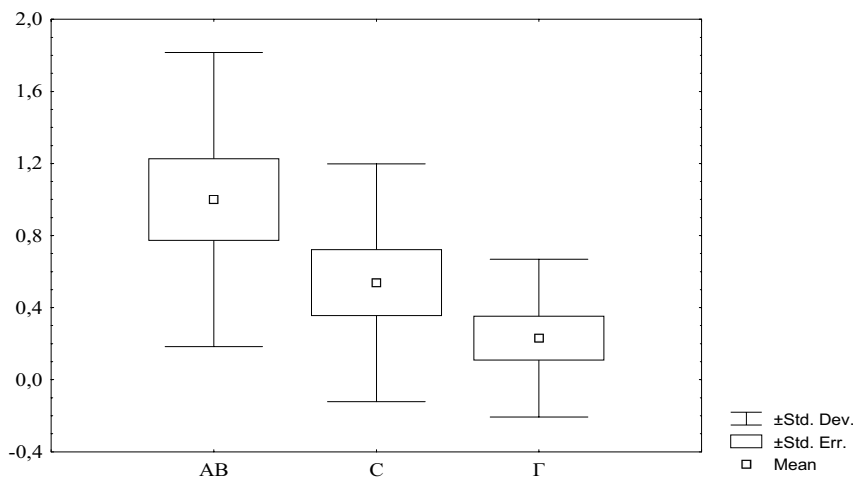


Рис. 47. Количество автогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов молоди *Thymallus arcticus baicalensis*.

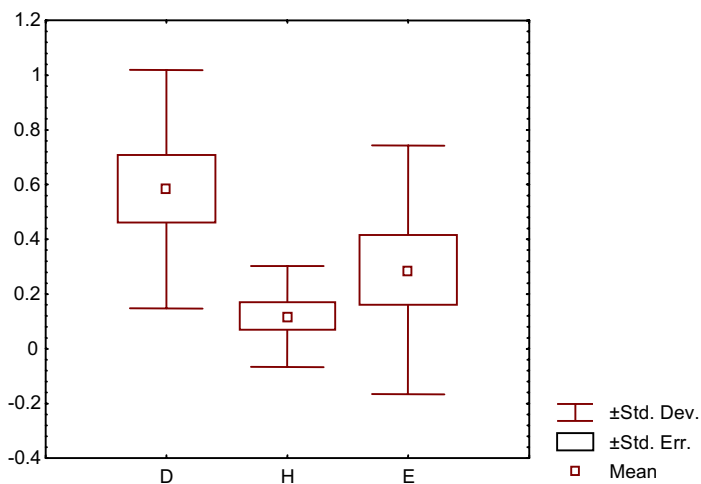


Рис. 48. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов молоди *Thymallus arcticus baicalensis*.

ственно). Доминирует автогенный специалист — моногенея *Tetraonchus borealis*. Значения статистических индексов свидетельствуют о неустойчивости инфрасообществ молоди хариуса, их обедненности, поскольку они характеризуются весьма низкими значениями выравненности видов по обилию и индекса Бриллюэна. Значение индекса Бергера – Паркера говорит о том, что доминирующий вид незначительно превышает по численности другие виды (табл. 43; рис. 47, 48).

Компонентное сообщество паразитов сибирского хариуса

Компонентное сообщество паразитов черного хариуса из озера Байкал зимой представлено 9 видами паразитов, общая численность особей которых равна 1071 экз. Автогенных видов — 7, аллогенных — 2; специалистов — 6, генералистов — 3 вида. Доля особей автогенных видов в 27 раз больше таковой аллогенных; доля особей специалистов в 9.6 раза больше, чем доля особей генералистов (табл. 44).

Таблица 44

Характеристики компонентных сообществ паразитов *Thymallus arcticus baicalensis* из оз. Байкал (наши данные)

Сезоны года	Зима	Весна	Лето	Осень
Исследовано рыб	20	21	17	21
Общее количество видов паразитов	9	10	10	8
Общее количество особей паразитов	1071	1584	335	4171
Количество АВ видов	7	8	9	7
Доля особей АВ видов	0.964	0.986	0.97	0.994
Количество АЛ видов	2	2	1	1
Доля особей АЛ видов	0.036	0.014	0.03	0.006
Количество видов С	6	7	9	6
Доля особей видов С	0.906	0.865	0.97	0.961
Количество видов Г	3	3	1	2
Доля особей видов Г	0.094	0.135	0.03	0.039
Доминантный вид	<i>Proteocephalus thymalli</i>			
Характеристика доминантного вида	С/АВ			
Индекс Бергера – Паркера	0.865	0.584	0.743	0.596
Выравненность	0.281	0.456	0.431	0.546
Индекс Шеннона	0.618	1.049	0.991	1.309
Теоретический индекс Шеннона	2.197	2.303	2.303	2.079
Индекс Симпсона	1.33	2.11	1.75	2.4
Теоретический индекс Симпсона	9	10	10	8
Состояние сообщества	зрелое (формирующе- еся)	зрелое (сформиро- ванное)	зрелое (формирующе- еся)	зрелое (сформи- рованное)

В весенний период компонентное сообщество паразитов черного хариуса представлено 10 видами паразитов; общая численность особей составила 1584 экз. Автогенных видов — 8, аллогенных — 2; специалистов — 7, генералистов — 3 вида. Доля особей автогенных видов в 70 раз больше, чем доля аллогенных; доля особей специалистов в 6.4 раза больше, чем доля особей генералистов.

Летом компонентное сообщество паразитов черного хариуса из озера Байкал было представлено 10 видами паразитов; общая численность особей равна 335 экз. Автогенных видов — 9, аллогенных — 1; специалистов — 9, генералистов — 1 вид. Доля особей автогенных видов в 32 раза больше, чем доля аллогенных; такая же разница отмечена для этого показателя у специалистов и генералистов.

Таблица 45

Характеристики компонентных сообществ паразитов *Thymallus arcticus baicalensis* из оз. Байкал (литературные и наши данные)

	Белый хариус* (Сосновка)	Белый хариус** (Сосновка – Кабалик)	Черный хариус** (Сосновка – Кабалик)	Черный хариус** (Мужинай)
Исследовано рыб	26	9	15	15
Общее количество видов паразитов	10	9	10	6
Общее количество особей паразитов	3488	140	2102	331
Количество АВ видов	8	9	9	6
Доля особей АВ видов	0.993	1	0.999	1
Количество АЛ видов	2	0	1	0
Доля особей АЛ видов	0.007	0	0.001	0
Количество видов С	7	6	6	5
Доля особей видов С	0.7	0.7	0.95	0.82
Количество видов Г	3	3	4	1
Доля особей видов Г	0.3	0.3	0.05	0.18
Доминантный вид	<i>Pth</i>	<i>Tbor</i>	<i>Pth</i>	<i>Pth</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ			
Индекс Бергера – Паркера	0.492	0.257	0.742	0.453
Выравненность	0.547	0.927	0.401	0.543
Индекс Шеннона	1.26	2.036	0.924	1.251
Теоретический индекс Шеннона	2.303	2.197	2.303	1.792
Индекс Симпсона	1.33	5.69	1.74	3.05
Теоретический индекс Симпсона	10	9	10	6
Состояние сообщества	зрелое	зрелое	зрелое	зрелое

Примечание. * — наши данные; ** — использованы данные Н.М. Пронина, П.Я. Тугариной (1971); *Pth* — *Proteocephalus thymalli*; *Tbor* — *Tetraonchus borealis*.

Таблица 46

Характеристики компонентных сообществ паразитов молоди (1+) черного хариуса *Thymallus arcticus baicalensis* из оз. Байкал и нерки *Oncorhynchus nerka* из оз. Дальнего

Водоемы	Байкал*	Дальнее**
Исследовано рыб	13	33
Общее количество видов паразитов	5	5
Общее количество особей паразитов	17	93
Количество АВ видов	5	3
Доля особей АВ видов	1	0.26
Количество АЛ видов	0	2
Доля особей АЛ видов	0	0.74
Количество видов С	3	3
Доля особей видов С	0.56	0.26
Количество видов Г	2	2
Доля особей видов Г	0.44	0.74
Доминантный вид	<i>Tbor</i>	<i>Ds</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ	Г/АЛ
Индекс Бергера – Паркера	0.444	0.645
Выравненность	0.803	0.649
Индекс Шеннона	1.292	1.044
Теоретический индекс Шеннона	1.609	1.609
Индекс Симпсона	3.48	–
Теоретический индекс Симпсона	5	
Состояние сообщества	зрелое	зрелое

Примечание. * — наши данные; ** — использованы данные О.Н. Пугачева (2002); *Tbor* — *Tetraonchus borealis*; *Ds* — *Diplostomum spathaceum*.

Осенью компонентное сообщество паразитов черного хариуса из озера Байкал представлено 8 видами паразитов, общая численность особей — 4171 экз. Автогенных видов — 7, аллогенных — 1; специалистов — 6, генералистов — 2 вида. Доля особей автогенных видов в 165.7 раза больше, чем доля аллогенных; доля особей специалистов в 24.6 раза больше, чем доля генералистов.

Во все сезоны года в компонентных сообществах черного хариуса доминирует автогенный специалист *Proteocephalus thymalli*.

Наиболее высокие значения индекса Бергера – Паркера отмечены зимой и летом (0.865 и 0.743), весной и осенью они снижаются (0.584 и 0.596 соответственно), что вероятнее всего связано с сокращением общей численности доминирующего вида, что также отражается и на выравненности видов по обилию. Показатели индекса Шеннона имеют низкие значения зимой и летом, весной и осенью они повышаются, что определяется значениями численности доминирующе-

го вида — специалиста *Proteocephalus thymalli* — и является отражением сложного жизненного цикла (Русинек, 1989а).

Анализ компонентных сообществ паразитов белого и черного байкальских хариусов по нашим и литературным данным (Пронин, Тугарина, 1971) показал, что для них характерно общее доминирование автогенных видов над аллогенными и специалистов над генералистами (табл. 45). При этом у белого хариуса в качестве доминирующего вида отмечен также автогенный специалист — моногенетический сосальщик *Tetraonchus borealis*. Значения индексов подвержены определенным изменениям в различных пробах, что определяется видами паразитов и их обилием.

Компонентное сообщество паразитов двухлеток черного байкальского хариуса представлено 5 видами многоклеточных паразитов, общая численность которых равна 17 экз. (табл. 46). Автогенных видов — 5, аллогенные виды отсутствуют. Специалистов — 3, генералистов — 2 вида. Доминирует автогенный специалист — *Tetraonchus borealis*. Сравнение наших результатов по паразитам хариуса с данными по молоди нерки из оз. Дальнего (Пугачев, 2002) показало, что в отличие от хариуса нерка заражена и аллогенными видами. Наряду с видами-специалистами отмечены и генералисты. Доминирует у нее аллогенный генералист *Diplostomum spathaceum*. Все это может свидетельствовать о том, что молодь нерки доступна рыбадным птицам и паразит осуществляет через нее свой жизненный цикл.

5. Семейство ESOCIDAE Cuvier, 1817 — щуковые

1. *Esox lucius* Linnaeus, 1758 — обыкновенная щука

Семейство Esocidae в водоемах Евразии представлено 2 видами: обыкновенной щукой (*Esox lucius*), которая населяет большинство водоемов Евразии и Северной Америки (до Нью-Йорка и Огайо), и амурской щукой (*E. reicherti*), обитающей в бассейне р. Амура (Берг, 1948). В Северной Америке, кроме обыкновенной щуки, встречаются еще 3 вида: *E. americanus*, *E. masquinongy* и *E. niger* (Scott, Crossman, 1973).

В Байкале *E. lucius* обитает в прибрежно-соровой зоне. Относится к рыбам с ранневесенним нерестом, который приходится на апрель – май (Карасев, 1987).

Нами было обследовано 15 экз. щук: 6 самок размером 25–41 см (среднее 30.5 см) и 9 самцов размером 19–53 см (средний 35 см). Рыбы были отловлены в Истоминском соре Байкала в июне – августе 1992 г. Отмечено 14 видов паразитов (табл. 47). Более всего щука заражена 3 видами специфичных паразитов: *Tetraonchus monenteron*, *Triaenophorus nodulosus* и *Raphidascaris acus*.

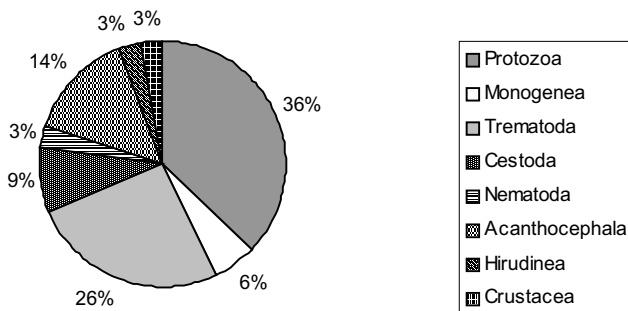
Паразитофауна щуки в озере Байкал представлена 35 видами и подвидами паразитов: 16 паразитов имеют простой и 19 — сложный жизненный цикл. Среди

Таблица 47

Зараженность *Esox lucius* из оз. Байкал паразитами (наши данные по 15 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, экз., min-max	Индекс обилия, экз.
<i>Myxidium lieberkuhni</i> *	13.3	–	–
<i>Chloromyxum esocinum</i> *	20	–	–
<i>Myxosoma anurum</i> *	6.7	–	–
<i>Henneguya lobosa</i> *	33.3	–	–
<i>Trichodina urinaria</i>	20	–	–
<i>Tetraonchus monenteron</i> *	93.3	3–73	15.07
<i>Gyrodactylus lucii</i> *	40	1–7	1.47
<i>Triaenophorus nodulosus</i> *	80	1–14	3.13
<i>Diplostomum spathaceum</i> (мс)	20	2–4	0.6
<i>Raphidascaris acus</i> *	86.7	3–32	8.87
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	26.7	1–7	1
<i>Echinorhynchus borealis</i>	20	1–7	0.73
<i>E. salmonis</i>	13.3	1–2	0.2
<i>Ergasilus sieboldi</i>	20	2–11	1.07

Примечание. * — специфичные паразиты щуки.

Рис. 49. Паразитофауна *Esox lucius* из оз. Байкал.

Авторы данных указаны в примечании к табл. 48.

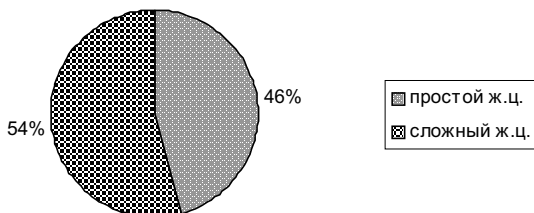
Рис. 50. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Esox lucius* из оз. Байкал.

Таблица 48

Паразитофауна *Esox lucius* из различных водоемов
(литературные и наши данные)

Виды паразитов	Обь	Енисей	Байкал	Лена	Колыма	Анадырь	Пенжина
<i>Trypanosoma schulmani</i>			+				
<i>Trypanosoma</i> sp. 1			+				
<i>Eimeria esoci</i> *			+		+		
<i>Myxidium lieberkuhni</i> *	+	+	+	+	+		+
<i>M. macrocapsulare</i>							+
<i>Sphaerospora minuta</i>							+
<i>Chloromyxum esocinum</i> *		+	+				
<i>Myxosoma anurum</i> *	+	+	+	+	+		
<i>M. dujardini</i>							+
<i>Myxobolus musculi</i>							+
<i>M. alienus</i>							+
<i>Henneguya lobosa</i> *	+	+	+				
<i>H. oviperda</i>	+	+					
<i>H. psorospermica</i> *	+	+		+			
<i>H. schizura</i>	+						
<i>Capriniana piscium</i>			+		+		+
<i>Apiosoma amoebae</i>	+						
<i>A. campanulatum</i>	+						
<i>A. megamicronucleatum</i>	+						
<i>A. minimicronucleatum</i>	+						
<i>Apiosoma</i> sp.			+				
<i>Trichodina dali</i>							+
<i>T. domerguei</i>	+	+					+
<i>T. intermedia</i>							+
<i>T. meridionalis</i>	+						
<i>T. urinaria</i>			+				
<i>T. nigra</i>	+		+				+
<i>T. reticulata</i>	+						
<i>T. esocis</i> *			+				
<i>T. tumifaciens</i>							+
<i>Paratrichodina incisa</i>							+
<i>Tripartiella lata</i>							+
<i>T. pediculus</i>	+						
<i>Trichodinella epizootica</i>	+		+				+
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>	+						
<i>Dactylogyrus borealis</i>							+
<i>Tetraonchus monenteron</i>*	+	+	+	+	+	+	+

Продолжение таблицы 48

Виды паразитов	Обь	Енисей	Байкал	Лена	Кольма	Анадырь	Пенжина
<i>Gyrodactylus cernuae</i>							+
<i>G. decorus</i>							+
<i>G. lucii</i> *	+		+		+		+
<i>G. phoxini</i>							+ ?
<i>Trienophorus crassus</i>	+	+	+	+		+	
<i>Trienophorus nodulosus</i>*	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ligula intestinalis</i>		+					
<i>Cyathocephalus truncatus</i>		+					
<i>Diphylobothrium latum</i> (pl)				+			+
<i>Proteocephalus esocis</i> *	+	+		+			
<i>Proteocephalus</i> sp. (l)			+				
<i>Bucephalus polymorphus</i>	+		+				
<i>Allocreadium isoporum</i>	+	+				+	
<i>Sphaerostomum bramae</i>	+						
<i>Phyllodistomum folium</i>	+	+	+	+			
<i>Azygia lucii</i> *	+	+	+	+	+		
<i>A. robusta</i>		+		+	+		
<i>Diplostomum spathaceum</i> (mc)	+		+	+			
<i>Diplostomum</i> sp. (mc)		+			+		+
<i>Posthodiplostomum brevicaudatum</i> (mc)	+						
<i>Tylodelphys clavata</i> (mc)			+	+			
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i> (mc)	+		+				
<i>I. variegatus</i> (mc)	+						
<i>Ichthyocotylurus</i> sp. (mc)		+	+			+	
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (mc)	+						
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	+	+	+				
<i>Bunodera luciopercae</i>	+		+				
<i>Raphidascaris acus</i>*	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cystidicola farionis</i>					+		
<i>Camallanus lacustris</i>	+	+		+			
<i>C. truncatus</i>				+			
<i>Philometra obturans</i>	+			+			
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	+	+	+	+	+		
<i>Paracanthocephalus tenuirostris</i>				+			
<i>Echinorhynchus truttae</i>		+					
<i>E. borealis</i>	+	+	+	+	+		
<i>E. salmonis</i>		+	+	+			
<i>E. salmonis salmonis</i>			+				

Окончание таблицы 48

Виды паразитов	Обь	Енисей	Байкал	Лена	Колыма	Анадырь	Пенжина
<i>E. salmonis baicalensis</i>			+				
<i>Acanthocephalus anguillae</i>				+			
<i>A. lucii</i> *				+			
<i>Hemiclepsis marginata</i>	+						
<i>Baicalobdella torquata</i>			+				
<i>Piscicola geometra</i>		+					
<i>Anodonta cygnea sedakovi</i>	+						
<i>Ergasilus sieboldi</i>	+	+	+				
<i>Argulus foliaceus</i>	+						
Всего	43	28	35	23	14	6	25

Примечание. Использованы данные: по Байкалу — В.Е. Заики (1965), Т.Р. Хамнуевой (2001), Н.М. Пронина и С.Д. Санжиевой (2001), Д.Р. Балдановой и Н.М. Пронина (2001г), N. Pronin (1998) и наши материалы; данные по по рр. Оби, Енисею, Лене, Колыме приведены в монографии О.Н. Пугачева (1984), который использовал материалы О.Н. Бауера (1948а), С.Д. Титовой (1965), Н.М. Пронина (1966), В.А. Ройтмана и А.Н. Наумовой (1967), С.М. Коновалова (1971), Н.М. Губанова и др. (1972а, б, 1973), А.А. Флоринской (1976), Т.А. Бочаровой (1977), В.А. Однокурцева (1979); * — специфичные паразиты рода *Esox*; жирным шрифтом выделены виды, составляющие ядро паразитофауны щуки.

них 13 видов простейших, 2 — моногеней, 3 — цестод, 9 — трематод, по 1 виду нематод, пиявок и ракообразных; 5 — скребней (Ляйман, 1933; Догель и др., 1949; Догель, Боголепова, 1957; Шульман, 1962, 1984; Шульман, Заика, 1964; Заика, 1965; Штейн, 1979, 1984; Шульман, Янковский, 1984; Дугаров, 1996; Хамнуева, 1997, 1998, 2001; Балданова, Пронин, 2001а, б, г; Хамнуева, Пронин, 2001; Пронин, Санжиева, 2001; Некрасов и др., 2001; Пронин, Крицкая, 2001; Пронина, Пронин, 2001; Pronin, 1998) (рис. 49, 50; табл. 48).

Детальный фаунистический анализ состава паразитов щук Евразии провел О.Н. Пугачев (1984). В водоемах Сибири и северо-востока России у щуки обнаружено 74 вида паразитов. Наибольшее количество видов паразитов отмечено в Оби (44) и Енисее (29). С запада на восток идет обеднение паразитофауны (рис. 51, 52, 53). Ядро паразитофауны щуки в рассматриваемых водоемах составляют 3 вида специфичных паразитов: *Tetraonchus monenteron*, *Triaenophorus nodulosus* и *Raphidascaris acus*.

Наши данные о паразитах *E. lucius* из озера Байкал меняют устоявшиеся представления об уменьшении у щуки количества видов паразитов в направлении с запада на восток, поскольку в настоящее время в Байкале известно 35 видов и подвидов, 10 из которых являются специфичными паразитами семейства Esocidae; 1 вид и 1 подвид относятся к байкальским эндемикам (*Echinorhynchus salmonis baicalensis* и *Baicalobdella torquata*).

По составу и количеству групп паразитов паразитофауна щуки из озера Байкал соответствует таковой из р. Енисей. В Оби отмечены моллюски; в Лене, Колыме, Анадыре отсутствуют пиявки и ракообразные, в Пенжине — скребни (табл. 48; рис. 51–53).

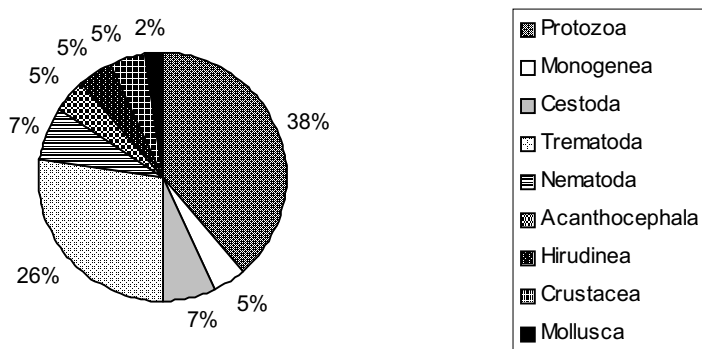


Рис. 51. Состав паразитофауны *Esox lucius* из р. Оби.
Авторы данных указаны в примечании к табл. 48.

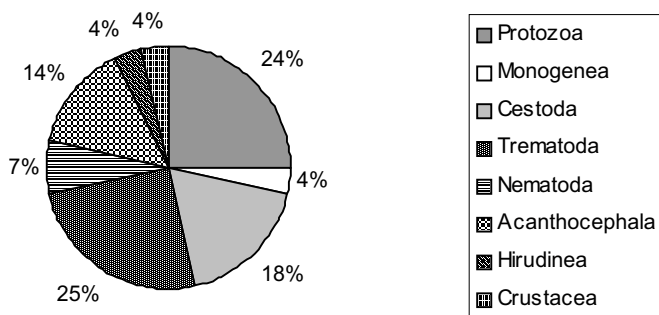


Рис. 52. Состав паразитофауны *Esox lucius* из р. Енисей.
Авторы данных указаны в примечании к табл. 48.

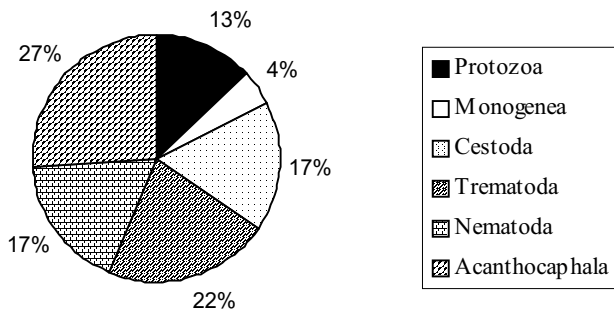


Рис. 53. Состав паразитофауны *Esox lucius* из р. Лены.
Авторы данных указаны в примечании к табл. 48.

Инфрасообщества паразитов щуки озера Байкал

Все 15 обследованных рыб были заражены многоклеточными паразитами. В среднем на инфрасообщество приходится 4 вида и 32.1 особи паразитов. Автогенных видов — 3.8, аллогенных — 0.2. Доля особей автогенных видов в 40.7 раза больше, чем доля аллогенных. Специалистов в среднем 3.1 вида, генералистов — 0.9; доля особей специалистов в 7 раз больше, чем доля генералистов. Доминирует автогенный специалист — моногенея *Tetraonchus monenteron*. Значение ин-

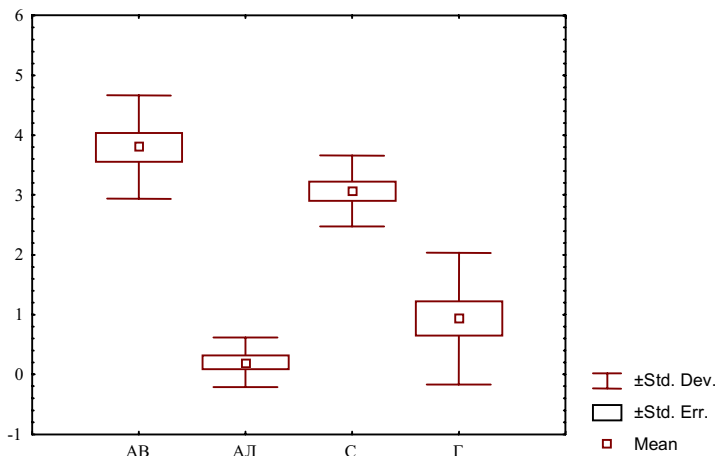


Рис. 54. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Esox lucius* из оз. Байкал.

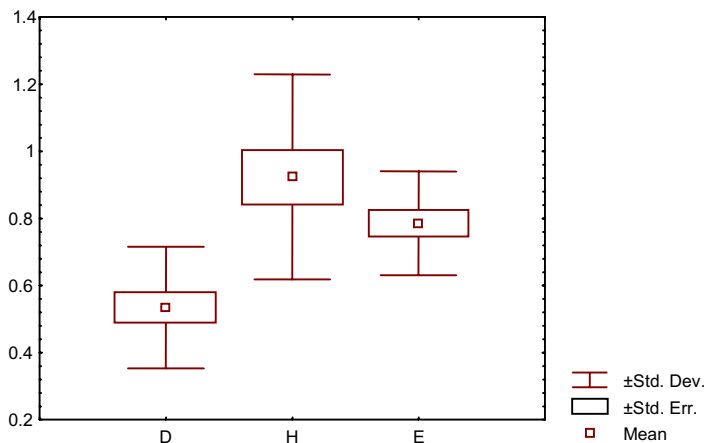


Рис. 55. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Esox lucius* из оз. Байкал.

Таблица 49

Характеристики инфрасообществ паразитов *Esox lucius* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	15/15
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(3–6) 4.0±0.293; 1.134
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(11–108) 32.1±6.181; 23.937
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(3–5) 3.8±0.223; 0.862
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0.83–1) 0.976±0.014; 0.053
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) 0.2±0.107; 0.414
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–0.17) 0.024±0.014; 0.053
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(2–4) 3.1±0.153; 0.594
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0.53–1) 0.874±0.044; 0.171
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–3) 0.9±0.284; 1.099
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–0.47) 0.126±0.043; 0.167
Доминантный вид	<i>Tetraonchus monenteron</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0.263–0.849) 0.534±0.047; 0.181
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0.451–0.991) 0.786±0.039; 0.154
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0.445–1.526) 0.923±0.079; 0.305

Таблица 50

Характеристики компонентного сообщества *Esox lucius* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб	15
Общее количество видов паразитов	9
Общее количество особей паразитов	482
Количество АВ видов	8
Доля особей АВ видов	0.98
Количество АЛ видов	1
Доля особей АЛ видов	0.02
Количество видов С	4
Доля особей видов С	0.87
Количество видов Г	5
Доля особей видов Г	0.13
Доминантный вид	<i>Tetraonchus monenteron</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.469
Выравненность	0.679
Индекс Шеннона	1.492
Теоретический индекс Шеннона	2.197
Индекс Симпсона	3.235
Теоретический индекс Симпсона	9
Состояние сообщества	зрелое

декса Бергера – Паркера (0.534) свидетельствует о том, что численность доминирующего вида составляет чуть больше половины всей численности паразитов в инфрасообществах щуки. Значения индексов выравненности по обилию и Бриллюэна показывают, что инфрасообщества щуки достаточно разнообразны по количеству видов и сбалансированы по обилию особей (рис. 54, 55; табл. 49).

Компонентное сообщество паразитов щуки озера Байкал

Компонентное сообщество паразитов щуки озера Байкал представлено 9 видами; общая численность особей — 482 экз. Автогенных видов — 8, аллогенных — 1 (*Diplostomum spathaceum*); специалистов — 4, генералистов — 5 видов. Доминирует автогенный специалист — моногенея *Tetraonchus monenteron*. Значение индекса Бергера – Паркера небольшое, значение выравненности видов по обилию выше среднего, значение индекса Шеннона достаточно высокое, что свидетельствует о том, что паразитарные сообщества щуки озера Байкал разнообразны по видовому составу и сбалансированы по численности особей, что позволяет отнести их к зрелым (табл. 50). Сравнение наших данных с материалами Н.М. Пронина и С.Ш. Шигаева (1977) по озеру Гусиному показало, что компонентные сообщества паразитов щуки в этом водоеме достоверно ($p < 0.0001$) менее разнообразны и менее сбалансированы, чем в Байкале. Такие значения ин-

Таблица 51

Характеристики компонентных сообществ паразитов *Esox lucius* из оз. Гусиного (данные Н.М. Пронина, С.Ш. Шигаева, 1977)

Годы проведения исследований	1972	1973	1974
Исследовано рыб	16	15	28
Общее количество видов паразитов	9	10	10
Общее количество особей паразитов	762	3548	2686
Количество АВ видов	7	9	8
Доля особей АВ видов	0.992	0.998	0.995
Количество АЛ видов	2	1	2
Доля особей АЛ видов	0.008	0.002	0.005
Количество видов С	5	6	4
Доля особей видов С	0.97	0.99	0.97
Количество видов Г	4	4	6
Доля особей видов Г	0.03	0.01	0.03
Доминантный вид	<i>Raphidascaris acus</i>		
Характеристика доминантного вида	С/АВ		
Индекс Бергера – Паркера	0.657	0.744	0.601
Выравненность	0.473	0.333	0.399
Индекс Шеннона	1.040	0.767	0.919
Теоретический индекс Шеннона	2.197	2.303	2.303

дексов, вероятно, определяются тем, что пробы отбирались в период нереста щуки (стрессовый период в жизни рыб и, вероятно, паразитов), который приходится на май – июнь (табл. 51). В озере Гусином у щуки доминирует автогенный специалист, паразит со сложным жизненным циклом — нематода *Raphidascaris acus*, что, с одной стороны, может свидетельствовать о существенной доле окуня в питании щуки, а с другой стороны, об особенностях жизненного цикла нематоды (сезонная динамика зараженности, длительность пребывания в окончательном хозяине и другие факторы). Данные о паразитарных сообществах щуки из сброса теплых вод Гусиноозерской ГРЭС и из контрольной станции вне влияния сброса (Пронин и др., 1985) свидетельствуют, что сообщества паразитов щуки за 1980 г. из сброса и из контроля достоверно отличались друг от друга ($p < 0.05$), а в 1981 г. эти различия были недостоверными. Все сообщества паразитов щуки находились в стадии формирования, что отразилось на значениях индексов (табл. 52). В Байкале и в Гусином озере у щуки доминируют автогенные специалисты.

Таблица 52

Характеристики компонентных сообществ паразитов *Esox lucius* из оз. Гусиного в условиях сброса теплых вод ГРЭС (сброс) и вне влияния сброса (контроль) (данные Н.М. Пронина, Г.Д. Тармаханова, О.Т. Русинек, 1985)

Дата отбора проб	19–22.02.1980		1–13.02 и 14–21.03.1981	
Место отбора проб	Контроль	Сброс	Контроль	Сброс
Исследовано рыб	14	16	34	26
Общее количество видов паразитов	3	4	7	9
Общее количество особей паразитов	536	773	2511	1133
Количество АВ видов	3	4	5	8
Доля особей АВ видов	1	1	0.996	0.885
Количество АЛ видов	0	0	2	1
Доля особей АЛ видов	0	0	0.004	0.015
Количество видов С	3	3	3	4
Доля особей видов С	1	0.999	0.95	0.97
Количество видов Г	0	1	4	5
Доля особей видов Г	0	0.001	0.05	0.03
Доминантный вид	<i>Triaenophorus nodulosus</i>		<i>Raphidascaris acus</i>	
Характеристика доминантного вида	С/АВ		С/АВ	
Индекс Бергера – Паркера	0.672	0.636	0.573	0.654
Выравненность по обилию	0.602	0.585	0.492	0.434
Индекс Шеннона	0.661	0.81	0.957	0.953
Теоретический индекс Шеннона	1.098	1.386	1.946	2.197

6. Семейство CYPRINIDAE Bonaparte, 1832 — карповые

1. *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758) — язь

Широко распространенный вид. Его ареал простирается от бассейна Рейна до западной Якутии, включая реки Северного Ледовитого океана от бассейна Белого моря (Понуй, Варгуза) до бассейна Лены, реки Черноморского бассейна от Дуная до Кубани (в Крыму отсутствует) и северную часть бассейна Каспийского моря (Волга, Урал, Эмба) (Богущая, 1998).

Язь встречается как вдоль восточного, так и вдоль западного берега Байкала. Вид немногочисленный. Встречается во всех сорах, заливах Мухор, Чивыркуйском и Баргузинском; в реках Селенге, Турке, Баргузине, Кичере, Верхней Ангаре; в озере Котокель и в Северобайкальских озерах. Предпочитает илисто-песчаные грунты с хорошо развитой водной растительностью. Концентрации язя наблюдаются в основном в преднерестовый период на ямах (Картушин, 1958). В прибрежно-соровой зоне Байкала нерест язя растянут с 15 мая по 15 июня при температуре воды 4.5–18.8 °С (Картушин, 1966).

По характеру питания язь близок к плотве и ельцу. Поедает мягкие части макрофитов, обрастания из фитобентоса, а также связанные с придонной флорой организмы зообентоса, ил и детрит (Карасев, 1987).

В прибрежно-соровой зоне Байкала А.И. Картушиным (1958) отмечено доминирование в пище язя наиболее массовых видов донных и придонных беспозво-

Таблица 53

Зараженность *Leuciscus idus* из оз. Байкал паразитами (наши данные по 12 экз.)

	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, экз., min–max	Индекс обилия, экз.
<i>Zschokkella nova</i>	8.3	–	–
<i>Myxobolus bramae</i>	8.3	–	–
<i>Myxobolus mülleri</i> !	8.3	–	–
<i>Myxobolus dispar</i> !	8.3	–	–
<i>Dactylogyrus tuba</i>	33.3	1–2	0.42
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	16.6	2	0.33
<i>Allocreadium isoporum</i>	25.0	2–4	0.67
<i>Diplostomum spathaceum</i>	16.6	2–3	0.42
<i>Raphidascaris acus</i> (1)	16.6	2	0.33
<i>Ergasilus sieboldi</i>	33.3	2	0.50
<i>Tracheliaestes polycolpus</i> !	16.6	1	0.17

Примечание. ! — вид впервые отмечен у данного хозяина в Байкале.

ночных, в частности моллюсков, амфипод, хирономид, а макрофиты в его питании занимали значительно меньшую долю. Молодь язя питается зоопланктоном.

Нами обследовано 12 экз. рыб, отловленных в июне 1993 г. в Истоминском (Черкалов-сор) соре Байкала, из них 8 самцов длиной 17–20 см (средняя 18) и 4 самки 15–23 см (средняя 19). Обнаружено 11 видов паразитов (табл. 53). Наиболее всего язь был заражен 2 видами паразитов: *Allocreadium isoporum* и *Ergasilus sieboldi*. Простейшие составляют 36.4% фауны, черви (моногенеи, цестоды, трематоды и нематоды) — 45.5% и ракообразные — 18.1%. Среди них 7 видов — паразиты с простым циклом развития, 4 — со сложным.

Первые сведения о паразитофауне язя были опубликованы Э.М. Ляйманом (1933), который обследовал 7 экз. рыб. Были обнаружены 4 вида паразитов: *Allocreadium isoporum* и 3 другие, не определенные до вида; их систематическое положение было представлено как *Cestodes* sp., *Nematodes* sp., *Acanthocephalli* sp.

Анализ собственных и литературных данных показал, что в настоящее время паразитофауна язя Байкала насчитывает 24 вида паразитов (табл. 54). 11 видов обнаружены нами; ранее были указаны *Trypanosoma dogieli*, *Proteocephalus*

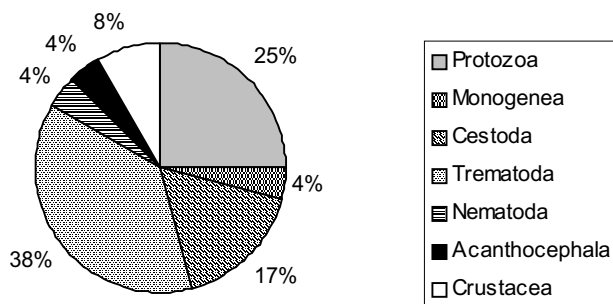


Рис. 56. Состав паразитофауны *Leuciscus idus* из оз. Байкал.

Использованы данные Э.М. Ляймана (1933), В.А. Догеля, И.И. Боголеповой (1957), В.Е. Заики (1965), Т.Р. Хамнуевой (1997, 2001), Н. Pronin (1998), Т.Р. Хамнуевой, Н.М. Пронина (2001), А.В. Некрасова и др. (2001), Н.М. Пронина, С.Д. Санжиевой (2001), О.Т. Русинек (2001а, б).

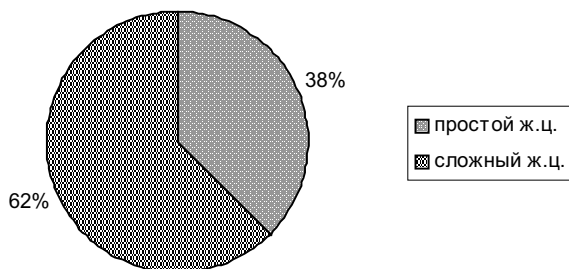


Рис. 57. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Leuciscus idus* из оз. Байкал.

Таблица 54

Паразитофауна *Leuciscus idus* из различных водоемов

Виды паразитов	Обь	Енисей	Байкал	Лена
<i>Trypanosoma dogieli</i>			+	
<i>Myxidium rhodei</i>	+			
<i>Zschokkella nova</i>			+	
<i>Myxosoma dujardini</i>	+		+	
<i>Myxobolus bramae</i>	+		+	
<i>M. carassii</i>	+	+		
<i>M. dispar</i>	+		+	
<i>M. donecae</i>	+			
<i>M. ellipsoides</i>	+			
<i>M. mülleri</i>	+	+	+	+
<i>M. nemeczeki</i>	+			
<i>M. obesus</i>	+			
<i>M. pseudodispar</i>	+			
<i>Thelohanellus oculileucisci</i>	+			
<i>T. periformis</i>	+	+		
<i>Apiosoma baueri</i>	+			
<i>Trichodina acuta</i>	+			
<i>T. domerguei</i>	+			
<i>T. meridionalis</i>	+			
<i>T. mutabilis</i>	+			
<i>T. nigra</i>	+			
<i>T. pediculus</i>	+			
<i>T. reticulata</i>	+			
<i>T. rostrata</i>	+			
<i>Trichodinella epizootica</i>	+			
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>				+
<i>Dactylogyrus alatus</i>	+			
<i>D. nasalis</i>	+			
<i>D. yinwenyingae</i>	+			
<i>D. ramulosus</i>	+			
<i>D. similis</i>	+			
<i>D. tuba</i>	+	+	+	
<i>Gyrodactylus carassii</i>	+			
<i>G. laevis</i>	+			
<i>G. prostatae</i>	+			
<i>G. vimbi</i>	+			
<i>Paradiplozoon megan</i>	+			
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	+	+	+	+
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	+	+		+

Продолжение таблицы 54

Виды паразитов	Обь	Енисей	Байкал	Лена
<i>Cyathocephalus truncatus</i>		+		
<i>Ligula intestinalis</i> (pl)	+		+	
<i>Proteocephalus torulosus</i>	+	+	+	
<i>Proteocephalus</i> sp. (l)			+	
<i>Bucephalus polymorphus</i>	+			
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	+			
<i>Phyllodistomum elongatum</i>	+	+		
<i>P. folium</i>	+			+
<i>Allocreadium isporum</i>	+	+	+	+
<i>Sphaerostomum bramae</i>	+			
<i>S. globiporum</i>	+			
<i>Bunodera luciopercae</i>		+		
<i>Asymphylogora markewitschi</i>	+			
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i> (mc)	+			
<i>I. plathycephalus</i> (mc)	+			+
<i>Diplostomum yogoenum</i> (mc)	+			+
<i>D. commutatum</i> (mc)			+	
<i>D. indistinctum</i> (mc)	+			+
<i>D. flexicaudatum</i> (mc)	+			
<i>D. paraspathaceum</i> (mc)	+		+	+
<i>D. spathaceum</i> (mc)		+	+	+
<i>D. rutili</i> (mc)			+	
<i>D. helveticum</i> (mc)			+	
<i>D. chromatophorum</i> (mc)			+	
<i>D. paracaudum</i> (mc)			+	
<i>D. volvens</i> (mc)			+	
<i>Ornithodiplostomum scardinii</i> (mc)	+			
<i>Posthodiplostomum cuticola</i>	+			
<i>Tylodelphys clavata</i>	+			
<i>Paracoenogonimus ovatus</i>	+			
<i>Opisthorchis felineus</i>	+			
<i>Posthodiplostomum brevicaudatum</i>	+			
<i>Histeromorpha triloba</i>	+			
<i>Thynnascaris sqalii</i>	+			
<i>Raphidascaris acus</i> (l)	+		+	+
<i>Rhabdochona denudata</i>	+	+		+
<i>Camallanus lacustris</i>	+			+
<i>Philometra rischta</i>	+			
<i>Pseudocapillaria tomentosa</i>	+			+
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	+	+	+	+

Окончание таблицы 54

Виды паразитов	Обь	Енисей	Байкал	Лена
<i>Paracanthocephalus tenuirostris</i>				+
<i>Echinorhynchus borealis</i>	+			
<i>E. salmonis</i>		+		
<i>Acanthocephalus lucii</i>				+ ?
<i>Piscicola geometra</i>	+	+		
<i>Anodonta cygnea sedakovi</i>	+			
<i>Ergasilus briani</i>	+			
<i>E. sieboldi</i>	+	+	+	
<i>Tracheliastes polycolpus</i>	+	+	+	
Всего	72	18	24	18

Примечание. Использованы данные: по Байкалу — Э.М. Ляймана (1933), В.А. Догеля и И.И. Боголеповой (1957), В.Е. Заики (1965), Т.Р. Хамнуевой (1997, 2001), N. Pronin (1998), Т.Р. Хамнуевой и Н.М. Пронина (2001), А.В. Некрасова и др. (2001), Н.М. Пронина и С.Д. Санжиевой (2001), наши материалы; данные по рр. Оби, Енисею, Лене приведены в монографии О.Н. Пугачева (1984), который использовал материалы О.Н. Бауера (1948а, б), С.Д. Титовой (1965), В.А. Ройтмана и А.Н. Наумовой (1967), А.А. Флоринской (1976), Т.А. Бочаровой (1977); жирным шрифтом выделены виды, составляющие ядро паразитофауны язя для данной группы водоемов; ? — определение сомнительно.

sp. (larvae), *Diplostomum chromatophorum*, *D. rutili*, *D. paraspathaceum*, *D. helveticum*, *Neoechinorhynchus rutili* (Заика, 1965; Тармаханов и др., 1990; Хамнуева, 1997, 2001; Балданова, Пронин, 2001а, б). Эта фауна по группам (в процентном отношении) представлена на рис. 56. Доминируют паразиты со сложным жизненным циклом (рис. 57).

По данным О.Н. Пугачева (1984), в водоемах Сибири у язя обнаружено 79 видов паразитов (табл. 54).

Анализ литературных данных показал, что паразитофауна язя из Байкала отличается от таковой из Оби, Енисея и Лены (рис. 58–60). Так, у язя из Оби в настоящее время известно 72 вида паразитов, из которых 23 вида — простейшие, 10 — моногенеи, 4 — цестоды, 21 — трематоды, 7 — нематоды, 5 — скребни, по 1 — пиявки и моллюски, 3 — ракообразные (Бауер, 1948а, б; Титова, 1965; Ройтман, Наумова, 1967; Флоринская, 1976; Бочарова, 1977).

У язя в Байкале наиболее многочисленными группами паразитов являются трематоды (38%), простейшие (25%) и цестоды (17%), что свидетельствует о том, что в питании язя большее место принадлежит моллюскам и ракообразным.

Ядро паразитофауны образуют 4 вида: *Muxobolus mülleri*, *Caryophyllaeides fennica*, *Allocreadium isoporum*, *Neoechinorhynchus rutili*. *M. mülleri* имеет быстро опускающиеся споры, которые язь получает вместе с грунтом или с другими пищевыми объектами, на которые споры могут оседать; цестода *C. fennica* развивается через олигохет, *A. isoporum* — через моллюсков, *N. rutili* — через остракод.

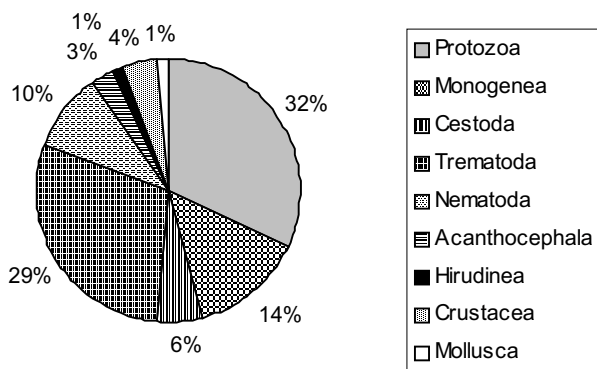


Рис. 58. Состав паразитофауны *Leuciscus idus* из р. Оби.

Данные по рр. Оби, Енисею, Лене приведены в монографии О.Н. Пугачева (1984), который использовал материалы О.Н. Бауера (1948а), С.Д. Титовой (1965), В.А. Ройтмана и А.Н. Наумовой (1967), Губанова и др. (1972а), А.А. Флоринской (1976), Т.А. Бочаровой (1977), В.А. Однокурцева (1979).

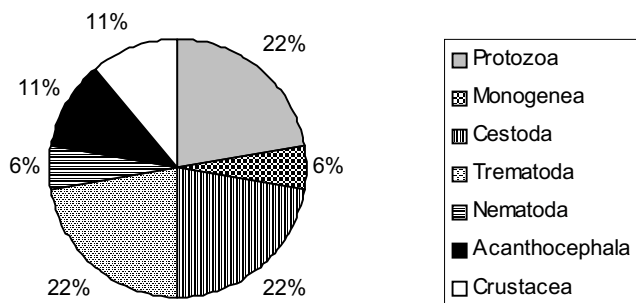


Рис. 59. Состав паразитофауны *Leuciscus idus* из р. Енисея.

Авторы данных указаны в примечании к рис. 58.

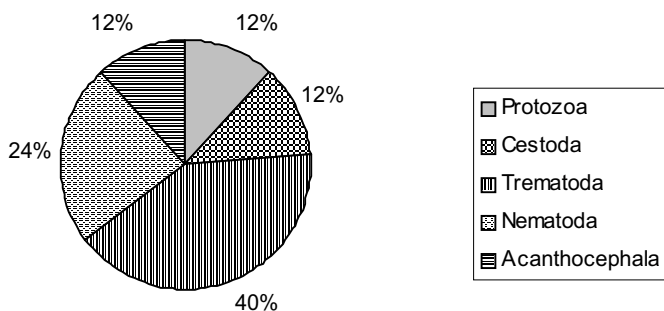


Рис. 60. Состав паразитофауны *Leuciscus idus* из р. Лены.

Авторы данных указаны в примечании к рис. 58.

Инфрасообщества паразитов язя

В инфрасообществах паразитов язя многоклеточными паразитами были заражены все 12 обследованных рыб, но среди них была очень велика доля рыб с одним видом паразитов (0.67). Среднее количество видов в инфрасообществе невелико — 1.6, особей — 2.7. По количеству видов и особей доминируют автогенные виды. Специалистов по количеству видов и особей в 2 раза меньше, чем генералистов. Доминантный вид — трематода *Allocreadium isporum*. Значение ин-

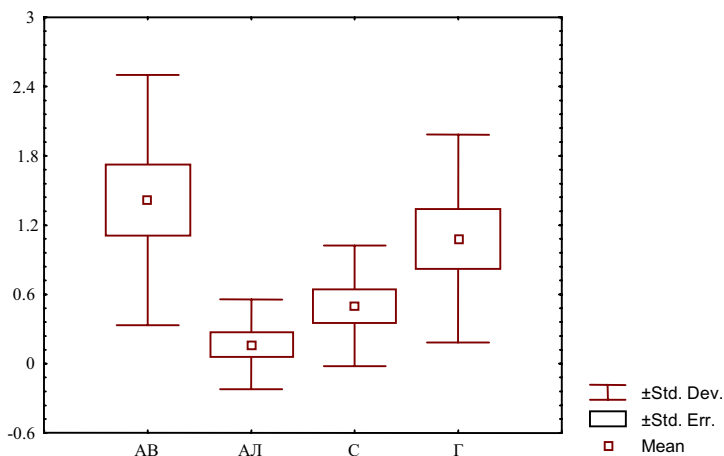


Рис. 61. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Leuciscus idus* из оз. Байкал.

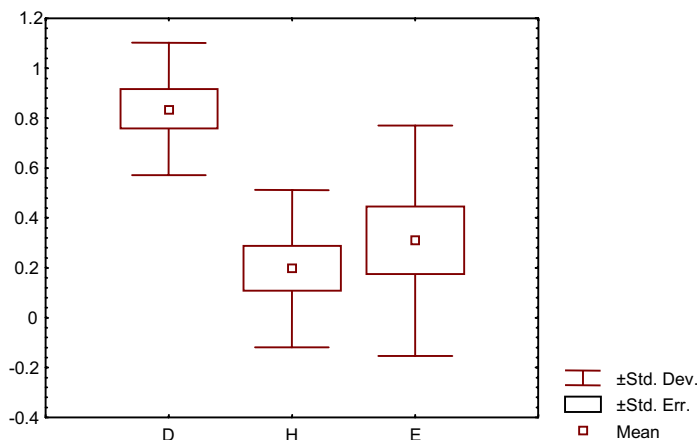


Рис. 62. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Leuciscus idus* из оз. Байкал.

Таблица 55

Характеристики инфрасообществ паразитов *Leuciscus idus* из оз. Байкал
(наши данные)

Исследовано рыб/заражено	12/12
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.67 (8)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(1–4) 1.6 ± 0.288 ; 0.996
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(1–6) 2.7 ± 0.541 ; 1.875
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–4) 1.4 ± 0.313 ; 1.084
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–1) 0.875 ± 0.089 ; 0.31
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–1) 0.2 ± 0.112 ; 0.389
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–1) 0.125 ± 0.089 ; 0.31
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–1) 0.5 ± 0.151 ; 0.522
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–1) 0.314 ± 0.124 ; 0.431
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–3) 1.1 ± 0.259 ; 0.9
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–1) 0.686 ± 0.124 ; 0.431
Доминантный вид	<i>Allocreadium isoporum</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0.333–1) 0.836 ± 0.076 ; 0.265
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–1) 0.308 ± 0.133 ; 0.462
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–0.866) 0.193 ± 0.09 ; 0.312

декса Бергера – Паркера свидетельствует о том, что доля особей *A. isoporum* довольно значительна; небольшие значения других индексов показывают, что инфрасообщества язя из озера Байкал можно отнести к категории обедненных и слабо сбалансированных по обилию особей (рис. 61, 62; табл. 55).

Компонентное сообщество паразитов язя

Компонентное сообщество паразитов язя озера Байкал представлено 7 видами, общая численность особей равна 32 экз. Автогенных видов — 6; аллогенных — 1 (*Diplostomum spathaceum*); специалистов — 2, генералистов — 5 видов. Доля автогенных видов в 9 раз больше доли аллогенных, специалистов в 2.3 раза больше, чем генералистов, Доминирует автогенный генералист — *Allocreadium isoporum*. Все индексы имеют высокие значения, что свидетельствует о зрелости компонентного сообщества паразитов язя — его сбалансированности и разнообразии (табл. 56).

Сравнение наших данных с данными О.Н. Пугачева (1984) по паразитам язя р. Лены показало наличие вполне определенных отличий в компонентных сообществах, что, вероятно, отражает специфику паразитофауны вида в отдельных водоемах. В Байкале преобладают (по количеству видов и доле особей) автоген-

Таблица 56

Характеристики компонентных сообществ *Leuciscus idus* из оз. Байкал и р. Лены

Водоем	Байкал*	Лена**
Исследовано рыб	12	15
Общее количество видов паразитов	7	8
Общее количество особей паразитов	32	41
Количество АВ видов	6	3
Доля особей АВ видов	0.9	0.7
Количество АЛ видов	1	5
Доля особей АЛ видов	0.1	0.3
Количество видов С	2	0
Доля особей видов С	0.3	0
Количество видов Г	5	8
Доля особей видов Г	0.7	1
Доминантный вид	<i>Ais</i>	<i>Rac</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.250	0.683
Выравненность	0.949	0.572
Индекс Шеннона	1.847	1.188
Теоретический индекс Шеннона	1.946	2.079
Индекс Симпсона	6.986	2.113
Теоретический индекс Симпсона	7	8

Примечание. * — наши данные; ** — использованы данные О.Н. Пугачева (1984); *Ais* — *Allocreadium isoporum*; *Rac* — *Raphidascaris acus*.

ные виды, в Лене — аллогенные. В обоих водоемах доминируют генералисты, причем в Лене абсолютно, поскольку здесь отсутствуют виды-специалисты. Разные виды-доминанты также отражают особенности пищевых связей язя в этих водоемах и разный состав пищи: в питании язя из реки Лены преобладают личинки хирономид, мокрецов, ручейников и олигохет (Кириллов, 1972); в Байкале язь питается фитобентосом, детритом, а также организмами зообентоса, связанными с придонной флорой (Картушин, 1966; Карасев, 1987). Индексы Шеннона, характеризующие компонентные сообщества паразитов язя из Байкала и Лены, достоверно ($p < 0.001$) отличаются друг от друга. Компонентное сообщество паразитов язя из Байкала более сбалансированно и разнообразно, чем из р. Лены. Значение индекса Симпсона для компонентного сообщества язя из озера Байкал значительно превышает таковое из Лены, что отражает существенную разницу в значении численности доминирующего вида паразита у язя из Лены.

2. *Leuciscus leuciscus baicalensis* (Dybowski, 1869) — сибирский елец

Обитает в водоемах Сибири от бассейна Оби до Колымы, причем в реках встречается от самых верхних участков до устьев (Берг, 1949а).

В Байкале елец живет в сорах, заливах, в приустьевых участках рек, вдоль побережий. В основном этот вид распространен вдоль восточного побережья Байкала и в меньшей степени — вдоль западного. Это связано с тем, что елец нерестится в сорах и заливах с небольшими глубинами, песчано-илистыми и илистыми грунтами. Чаще придерживается борозд, образуемых течениями (Картушин, 1958).

Питание ельца разнообразно и зависит от количества кормовых ресурсов и состава ихтиофауны. Будучи эврифагом, он весьма неприхотлив в пище и при наличии более активных потребителей бентоса и зоопланктона поедает макрофиты, нитчатые водоросли, фитопланктон, ил и детрит (Базикалова, Вилисова, 1959; Карасев, 1965; Кузмич, 1971). Нерестится весной (апрель – май) (Картушин, 1958).

Таблица 57

Зараженность *Leuciscus leuciscus baicalensis* из оз. Байкал паразитами (наши данные по 15 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Hexamita truttae</i>	6.7	–	–
<i>Trichodina domerguei</i>	20	–	–
<i>Zschokkella nova</i>	13.3	–	–
<i>Chloromyxum fluviatile</i>	13.3	–	–
<i>Myxobilatus paragasterostei</i>	6.7	–	–
<i>Myxosoma dujardini</i>	6.7	–	–
<i>Myxobolus carassii</i>	6.7	–	–
<i>M. bramae</i>	6.7	–	–
<i>Dactylogyrus cordus</i>	26.7	1–3	0.47
<i>D. ramulosus</i>	20	1–2	0.33
<i>Diplozoon paradoxum</i>	6.7	1	0.06
<i>Ligula intestinalis</i> (pl)	13.3	1–2	0.2
<i>Digamma interrupta</i> (pl)	6.7	1	0.06
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	26.7	1–2	0.47
<i>Phyllodistomum folium</i>	20	2–4	0.53
<i>Allocreadium isoporum</i>	20	2–7	0.8
<i>Diplostomum spathaceum</i> (mc)	13.3	2–3	0.33
<i>Raphidascaris acus</i> (l)	26.7	1–3	0.47
<i>Paraergasilus rylovi</i>	20	1–4	0.47
<i>Ergasilus briani</i>	6.7	2	0.13
<i>Tracheliaestes polycolpus</i>	20	1	0.2

Нами было обследовано 15 экз. ельца из Истоминского сора Байкала, отловленных в июле – августе 1992 г.: 7 самок длиной 11–15 см (средняя 14) и 8 самцов длиной 15–17 (средняя 16 см). Обнаружен 21 вид паразитов (табл. 57).

Анализ литературных данных показал, что фауна паразитов ельца озера Байкал представлена 43 видами, среди которых 16 видов — простейшие, 4 — моногенеи, 6 — цестоды, 11 — трематоды, 2 — нематоды, 4 — ракообразные (Ляйман, 1933; Догель и др., 1949; Догель, Боголепова, 1957; Шульман, Заика, 1964; Заика, 1961а, б, 1965; Дульбеева, 1990; Тармаханов и др., 1990; Некрасов и др., 2001; Пронин, 2001б, в, г; Пронина, Пронин, 2001; Пронин, Санжиева, 2001; Русинек, 2001а, б; Pronin, 1998) (табл. 58; рис. 63). Из них 24 вида имеют простой, 19 — сложный жизненный цикл (рис. 64).

Сравнение данных по паразитофауне ельца из озера Байкал и других водоемов (табл. 58; рис. 65, 66) показало, что ядром ее являются 4 вида паразитов: *Proteocephalus torulosus*, *Diplostomum spathaceum*, *Allocreadium isoporum* и *Neoechinorhynchus rutili*.

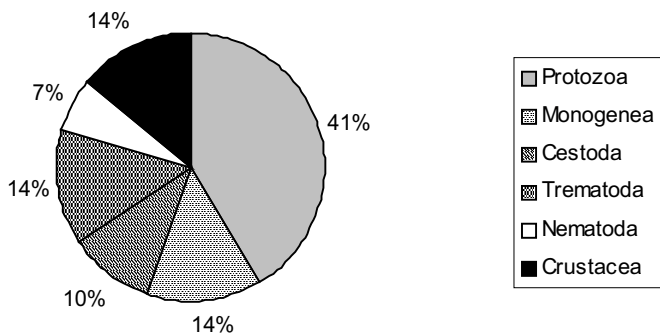


Рис. 63. Состав паразитофауны *Leuciscus leuciscus baicalensis* из оз. Байкал.

Использованы данные Э.М. Ляймана (1933), В.А. Догеля, И.И. Боголеповой, К.И. Смирновой (1949), В.А. Догеля, И.И. Боголеповой (1957), В.Е. Заики (1961а, б, 1965), С.С. Шульмана, В.Е. Заики (1964), N. Pronin (1998), А.В. Некрасова и др. (2001), Н.М. Пронина (2001б, в, г), Н.М. Пронина, С.Д. Санжиевой (2001) и наши материалы.

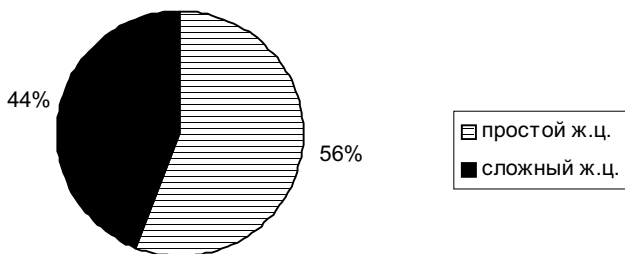


Рис. 64. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Leuciscus leuciscus baicalensis* из оз. Байкал.

Таблица 58

Паразитофауна *Leuciscus leuciscus baicalensis* (литературные данные)

Виды паразитов	Обь	Енисей	Байкал	Лена	Колыма
<i>Hexamita truttae</i>			+		
<i>Eimeria leucisci</i>			+		
<i>Myxobilatus paragasterostei</i>			+		
<i>Myxidium pfeifferi</i>				+	
<i>M. rhodei</i>	+	+			
<i>Zschokkella nova</i>		+	+		
<i>Sphaerospora rota</i>			+		
<i>Chloromyxum fluviatile</i>		+	+		
<i>Myxosoma dujardini</i>	+		+		
<i>Myxobolus albovae</i>				+	
<i>M. bramae</i>	+	+	+		
<i>M. carassii</i>	+		+		
<i>M. dispar</i>	+				
<i>M. donecae</i>	+				
<i>M. mülleri</i>	+			+	+
<i>M. macrocapsularis</i>	+				
<i>M. mülleriformis</i>				+	
<i>M. musculi</i>	+			+	
<i>M. nemeczeki</i>				+	
<i>Thelohanellus fuhrmanni</i>	+		+		
<i>T. oculileucisci</i>	+	+			
<i>T. pyriformis</i>	+	+			
<i>Apiosoma amoebae</i>	+				
<i>A. piscicolum</i>			+		
<i>Apiosoma sp.</i>			+		
<i>Trichodina domerguei</i>	+	+	+		
<i>T. mutabilis</i>	+				
<i>T. nigra</i>	+				
<i>T. carassii</i>	+				
<i>Trichodinella epizootica</i>			+		
<i>Capriniana sp.</i>			+		
<i>Pellucidhaptor rogersi</i>	+				
<i>Dactylogyrus cordus</i>	+	+	+		
<i>D. ramulosus</i>	+		+		
<i>D. alatus</i>	+		+		
<i>D. similis</i>	+				
<i>D. tuba</i>	+				
<i>Ancyrocephalus paradoxus</i>				+	

Продолжение таблицы 58

Виды паразитов	Обь	Енисей	Байкал	Лена	Колыма
<i>Gyrodactylus carassii</i>	+				
<i>G. laevis</i>	+				
<i>G. prostrae</i>	+				
<i>Diplozoon paradoxum</i>	+	+	+		
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>			+		
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	+	+	+	+	
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	+		+		
<i>Ligula intestinalis</i> (pl)	+	+	+	+	
<i>Digramma interrupta</i> (pl)			+		
<i>Proteocephalus torulosus</i>	+	+	+	+	+
<i>Bucephalus polymorphus</i>	+	+	+		
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	+		+		
<i>Phyllodistomum elongatum</i>	+	+			+
<i>P. folium</i>	+		+		+
<i>Allocreadium isoporum</i>	+	+	+	+	+
<i>A. transversale</i>					+
<i>Sphaerostomum bramae</i>	+				
<i>S. globiporum</i>	+				
<i>Parasymphylodora markewitschi</i>	+				+
<i>Asymphylodora tincae</i>					+
<i>Bunodera luciopercae</i>		+			
<i>Diplostomum commutatum</i> (mc)			+		
<i>D. rutili</i> (mc)			+		
<i>D. helveticum</i>	+				
<i>D. mergi</i>	+				
<i>D. paracaudum</i> (mc)			+		
<i>D. paraspathaceum</i> (mc)	+			+	
<i>D. spathaceum</i> (mc)	+	+	+	+	+
<i>D. volvens</i> (mc)			+		
<i>D. chromatophorum</i> (mc)			+		
<i>Posthodiplostomum cuticola</i> (mc)					+
<i>Tylodelphys clavata</i> (mc)	+				
<i>Hysteromorpha triloba</i> (mc)	+				
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (mc)	+				
<i>Opisthorchis felineus</i> (mc)	+				
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i> (mc)	+		+		
<i>I. platycephalus</i> (mc)	+				+
<i>Echinostoma revolutum</i>				+	
<i>Raphidascaris acus</i> (l)	+		+	+	

Окончание таблицы 58

Виды паразитов	Обь	Енисей	Байкал	Лена	Колыма
<i>Rhabdochona denudata</i>	+	+		+	+
<i>Philometra rischta</i>		+	+		
<i>Thynnascaris squalii</i>	+				
<i>Pseudocapillaria salvelini</i>	+				
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	+	+	+	+	+
<i>Paracanthocephalus tenuirostris</i>				+	
<i>Echinorhynchus salmonis</i>		+			
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	+				
<i>Piscicola geometra</i>	+				
<i>Anodonta sedakovi</i>	+				
<i>Ergasilus briani</i>	+		+	+	
<i>E. sieboldi</i>	+	+	+	+	
<i>Paraergasilus rylovi</i>	+		+		
<i>Neoergasilus japonicus</i>				+	
<i>Tracheliaestes polycolpus</i>	+	+	+	+	
<i>Argulus foliaceus</i>	+	+			
Всего	62	24	43	22	12

Примечание. Использованы данные: по Байкалу — Э.М. Ляймана (1933), В.А. Догеля, И.И. Боголеповой (1957), С.С. Шульмана, В.Е. Заики (1964), В.Е. Заики (1961а, б, 1965), N. Pronin (1998), А.В. Некрасова, Н.М. Пронина, Ж.Н. Дугарова (2001), Н.М. Пронина (2001б, в, г), Ж.Н. Дугарова (2001), Н.М. Пронина, С.Д. Санжиевой (2001), наши данные; данные по рр. Оби, Енисею, Лене, Колыме взяты из монографии О.Н. Пугачева (1984), который использовал материалы О.Н. Бауера (1948а, б), С.Д. Титовой (1965), В.А. Ройтмана и А.Н. Наумовой (1967), А.А. Флоринской (1976), Т.А. Бочаровой (1977); жирным шрифтом выделены виды, составляющие ядро паразитофауны ельца для данной группы водоемов.

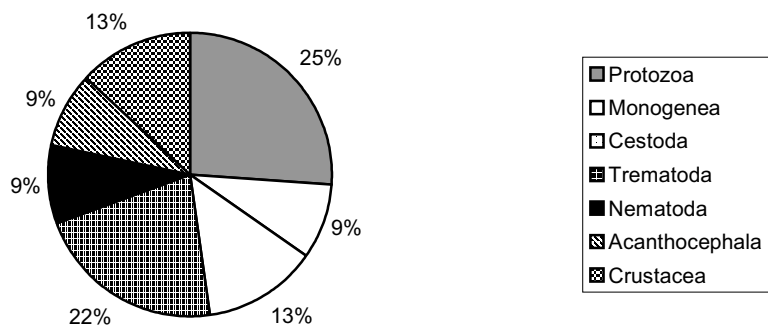


Рис. 65. Состав паразитофауны *Leuciscus leuciscus baicalensis* из р. Енисей.

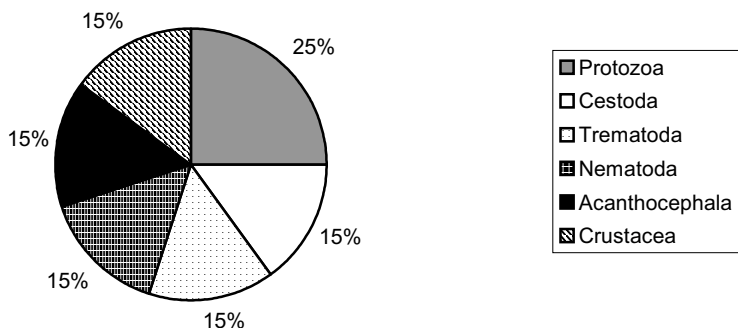


Рис. 66. Состав паразитофауны *Leuciscus leuciscus baicalensis* из р. Лены.

Инфрасообщества паразитов ельца

Все 15 обследованных экземпляров сибирского ельца были заражены многоклеточными паразитами; доля рыб с одним видом паразитов составила 0.4. Среднее количество видов в инфрасообществе составляет 2.3; количество особей паразитов — 4.6. Автогенных видов и их особей в среднем 6 раз больше, чем аллогенных видов. Специалистов в 1.6 раза меньше, чем генералистов, но доли их особей в инфрасообществах почти равны. Доминирует аллогенный генералист *Phyllodistomum folium* — паразит выделительной системы. Значения индексов доминирования, выравненности по обилию и Бриллюэна свидетельствуют о том, что инфрасообщества паразитов ельца относительно разнообразны и сбалансированны по численности особей (рис. 67, 68; табл. 59).

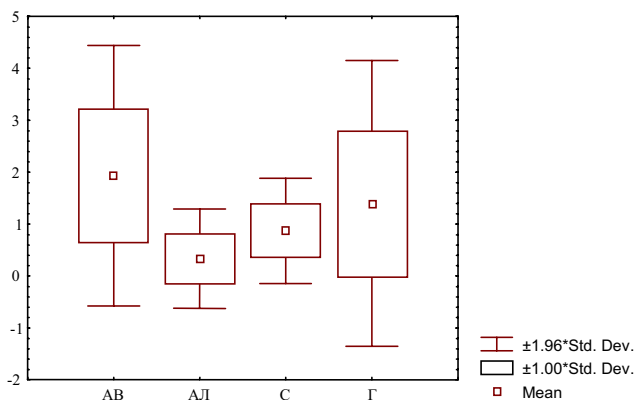


Рис. 67. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Leuciscus leuciscus baicalensis* из оз. Байкал.

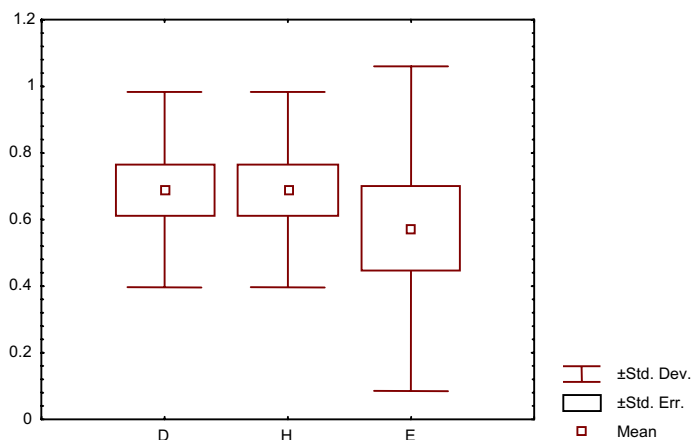


Рис. 68. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Leuciscus leuciscus baicalensis* из оз. Байкал.

Таблица 59

Характеристики инфрасообществ паразитов *Leuciscus leuciscus baicalensis* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	15/15
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.4 (6)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(1–5) $2.3 \pm 0.384; 1.486$
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(1–11) $4.6 \pm 0.935; 3.621$
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–4) $1.9 \pm 0.33; 1.279$
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) $0.856 \pm 0.073; 0.281$
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) $0.3 \pm 0.126; 0.488$
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) $0.144 \pm 0.073; 0.281$
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–2) $0.9 \pm 0.133; 0.516$
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) $0.506 \pm 0.112; 0.436$
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–4) $1.4 \pm 0.363; 1.4$
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) $0.494 \pm 0.112; 0.436$
Доминантный вид	<i>Phyllodistomum folium</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0.273–1) $0.689 \pm 0.076; 0.29$
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) $0.572 \pm 0.126; 0.488$
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1.176) $0.408 \pm 0.108; 0.418$

Компонентное сообщество паразитов ельца

Компонентное сообщество паразитов ельца представлено 13 видами, общая численность особей — 69 экз. Автогенных видов — 10, аллогенных — 3; автогенные виды значительно доминируют по доле особей над аллогенными видами (0.9 и 0.1 соответственно). Специалистов — 5 видов, генералистов — 8, доли их особей равны 0.5. Доминирует аллогенный генералист *Allocreadium isoporum*. Небольшое значение индекса Бергера – Паркера свидетельствует о том, что доминирующий вид незначительно отличается по обилию от других видов; очень высокие значения индексов выравненности видов по обилию и Шеннона свидетельствуют о сбалансированности и разнообразии компонентного сообщества ельца в Байкале, а значит, о его зрелости.

Сравнение наших данных с материалами из р. Лены и р. Колымы (Пугачев, 1984) позволяет считать, что компонентное сообщество паразитов ельца из озера Байкал более разнообразно по сравнению с северными реками, где, вероятно,

Таблица 60

Характеристики компонентных сообществ *Leuciscus leuciscus baicalensis*
из различных водоемов

Водоем	Байкал*	Лена**	Колыма**
Исследовано рыб	15	15	15
Общее количество видов паразитов	13	7	5
Общее количество особей паразитов	69	25	139
Количество АВ видов	10	5	3
Доля особей АВ видов	0.9	0.2	0.4
Количество АЛ видов	3	2	2
Доля особей АЛ видов	0.1	0.8	0.6
Количество видов С	5	0	0
Доля особей видов С	0.5	0	0
Количество видов Г	8	7	5
Доля особей видов Г	0.5	1	1
Доминантный вид	<i>Ais</i>	<i>Rac</i>	<i>Rac</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ	Г/АВ	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.174	0.32	0.511
Выравненность	0.937	0.938	0.765
Индекс Шеннона	2.402	1.825	1.231
Теоретический индекс Шеннона	2.565	1.946	1.609
Индекс Симпсона	11.014	6.667	2.836
Теоретический индекс Симпсона	13	7	5
Состояние сообщества	зрелое	зрелое	зрелое

Примечание. * — наши материалы; ** — данные О.Н. Пугачева (1984); *Ais* — *Allocreadium isoporum*; *Ra* — *Raphidascaris acus*.

хуже условия для его формирования. В Байкале отмечены специфичные виды паразитов (5 видов), тогда как в реках они отсутствуют. Автогенные виды паразитов в Байкале доминируют, их доля значительно превышает долю аллогенных видов; в Лене и Колыме доля особей автогенных видов несколько меньше. В сравнимых водоемах доминируют автогенные генералисты, только в Байкале это трематода *Allocreadium isoporum*, а в реках — нематода *Raphidascaris acus*, что, вероятно, отражает специфику биологии ельца и особенности его рациона в разных условиях обитания.

Индексы Шеннона компонентных сообществ паразитов ельца из различных мест обитания достоверно отличаются между собой ($p < 0.001$).

Компонентные сообщества паразитов ельца из Байкала, Лены и Колымы являются зрелыми, поскольку хорошо сбалансированы и разнообразны; сообщество паразитов из озера Байкал более сбалансировано по обилию, чем таковые из Лены и Колымы. Значения индекса Симпсона свидетельствуют об очень высоком уровне биологического разнообразия сообществ паразитов из озера Байкал и р. Лены.

3. *Phoxinus phoxinus* (Pallas, 1814) — озерный гольян

В России широко распространен в озерах, принадлежащих к бассейнам всех рек Северного Ледовитого океана от Северной Двины до Колымы, также в р. Анадыре, в реках, впадающих в Охотское море, в бассейнах Амура, водотоков юга Приморского края и реках о. Сахалин. Кроме того, этот вид обитает также в Средней Волге, в бассейнах Камы и Оки, в Верхнем и Среднем Днепре и их притоках (Берг, 1949а; Богущкая, 1998).

Сведения о паразитофауне озерного гольяна из Байкала до настоящего времени в литературе отсутствовали.

Нами обследовано 11 экз. рыб, размером от 5 до 9 см (средний 6): самок было 2 экз., самцов 7 экз. и 2 — неполовозрелые особи. Рыбы отловлены в приустьевых участках р. Мишихи (Байкальский заповедник) в августе 1999 г. У озерного гольяна в Байкале нами отмечено 13 видов паразитов (табл. 61; рис. 69, 70).

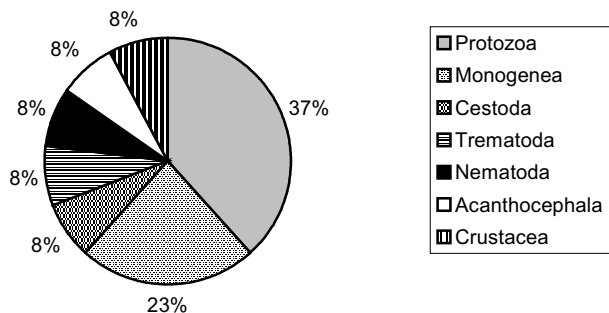


Рис. 69. Состав паразитофауны *Phoxinus phoxinus* из оз. Байкал.

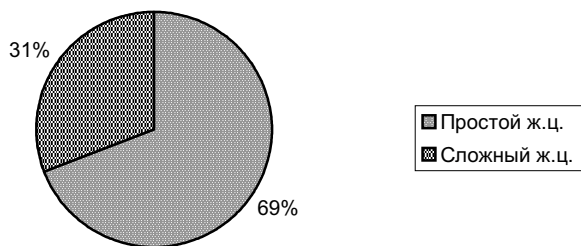


Рис. 70. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Phoxinus phoxinus* из оз. Байкал.

Таблица 61

Зараженность *Phoxinus phoxinus* из оз. Байкал паразитами (наши данные по 11 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, min-max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Myxidium macrocapsulare</i>	9.1	—	—
<i>Myxobolus bramae</i>	9.1	—	—
<i>M. lomi</i>	9.1	—	—
<i>M. mülleri</i>	9.1	—	—
<i>Trichodina domerguei domerguei</i>	18.2	—	—
<i>Pellucidhaptor merus</i>	27.3	1–12	2.09
<i>Dactylogyrus borealis</i>	54.5	1–23	5.09
<i>D. phoxini</i>	9.1	1	0.09
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	9.1	1	0.09
<i>Phyllodistomum folium</i>	27.3	1–2	0.45
<i>Raphidascaris acus</i> (l)	9.1	1	0.09
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	27.3	1–2	0.36
<i>Ergasilus briani</i>	18.2	1–3	0.36

Анализ данных по паразитофауне озерного гольяна из различных водоемов показал, что она отличается своеобразием (табл. 62; рис. 71–75). В ней не удалось выделить ядро паразитофауны, поскольку ни у одного вида паразитов нет непрерывного ареала.

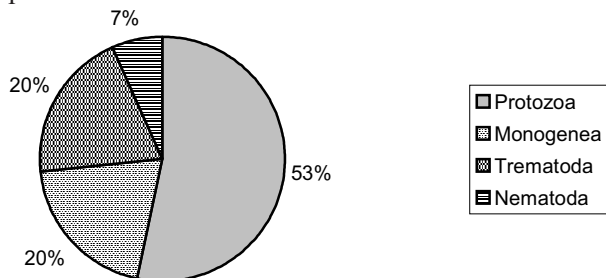


Рис. 71. Состав паразитофауны *Phoxinus phoxinus* из р. Оби. Используются данные О.Н. Пугачева (1984).

Таблица 62

Паразитофауна *Phoxinus phoxinurus* из различных водоемов
(литературные и наши данные)

Виды паразитов	Обь	Енисей	Байкал	Лена	Колыма	Охота
<i>Eimeria carpelli</i>					+	
<i>Myxidium macrocapsulare</i>			+			+
<i>M. pfeifferi</i>				+	+	+
<i>M. rhodei</i>	+					
<i>Myxosoma phoxinacea</i>		+				
<i>Myxobolus bramae</i>		+	+			
<i>M. elegans</i>						
<i>M. lomi</i>			+	+		
<i>M. mülleri</i>	+		+	+		
<i>Apiosoma amoebae</i>					+	
<i>A. baueri</i>					+	
<i>A. campanulatum</i>	+					
<i>A. conica</i>					+	
<i>A. incertum</i>					+	
<i>A. longiciliaris</i>					+	
<i>A. miniciliatum</i>					+	
<i>A. peculiariformis</i>					+	
<i>A. phoxini</i>					+	
<i>A. robusta</i>					+	
<i>Epistylis kronverci</i>					+	+
<i>Trichodina domerguei domerguei</i>	+	+	+			+
<i>T. mira</i>	+					
<i>T. mutabilis</i>	+					
<i>T. nigra</i>	+					
<i>Trichodina</i> sp.						+
<i>Paratrichodina incisa</i>	+					+
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>					+	+
<i>Pellucidhaptor merus</i>			+			
<i>Dactylogyrus phoxini</i>	+		+		+	
<i>D. borealis</i>			+			
<i>Ancyrocephalus brachus</i>		+		+		
<i>Gyrodactylus macronichus</i>	+					
<i>G. phoxini</i>	+					
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)			+			
<i>Ligula intestinalis</i> (pl)					+	+
<i>Phyllodistomum folium</i>			+			
<i>P. elongatum</i>	+					
<i>Allocreadium isoporum</i>	+					

Окончание таблицы 62

Виды паразитов	Обь	Енисей	Байкал	Лена	Колыма	Охота
<i>A. transversale</i>		+			+	+
<i>Sphaerostomum globiporum</i>					+	+
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i> (mc)						+
<i>Diplostomum commutatum</i> (mc)				+		+
<i>D. phoxini</i> (mc)						+
<i>D. spathaceum</i> (mc)	+					
<i>Diplostomum</i> sp. (mc)					+	
<i>Tylodelphys clavata</i> (mc)						+
<i>Raphidascaris acus</i> (l)	+		+		+	
<i>Eustrongylides excisus</i> (l)				+		
<i>Pseudocapillaria salvelini</i>					+	
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>			+	+	+	+
<i>Paracanthocephalus tenuirostris</i>				+		
<i>Ergasilus briani</i>			+	+		
Всего	15	5	13	9	21	15

Примечание. По оз. Байкал — использованы наши материалы; по рр. Оби, Енисею, Лене, Колыме и Охоте — данные О.Н. Пугачева (1984).

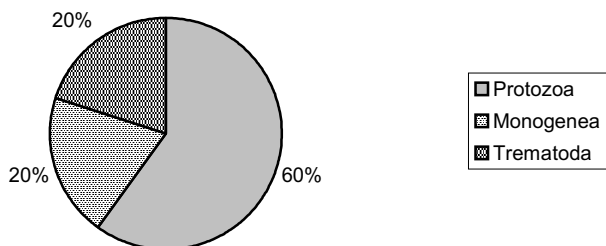


Рис. 72. Состав паразитофауны *Phoxinus phoxinus* из р. Енисей. Используются данные О.Н. Пугачева (1984).

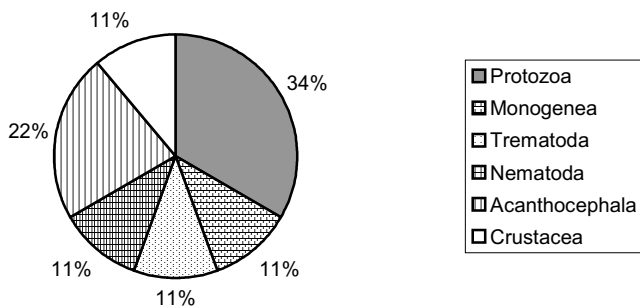


Рис. 73. Состав паразитофауны *Phoxinus phoxinus* из р. Лены. Используются данные О.Н. Пугачева (1984).

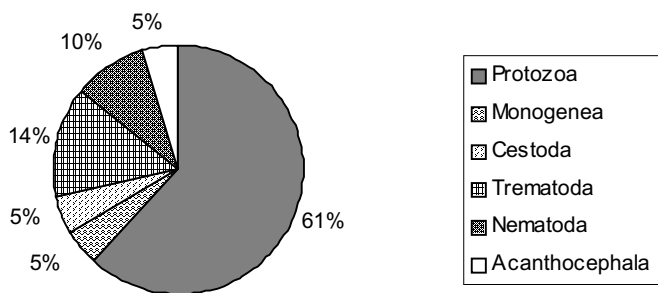


Рис. 74. Состав паразитофауны *Phoxinus phoxinus* из р. Колымы. Используются данные О.Н. Пугачева (1984).

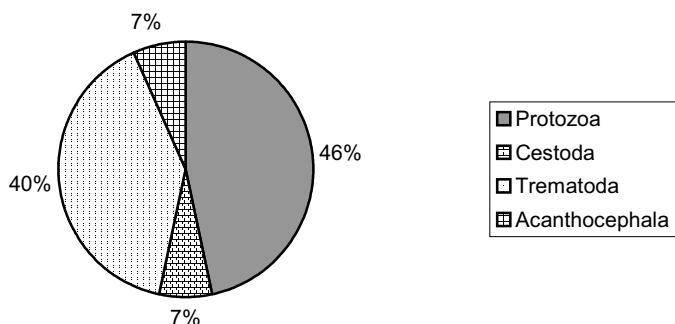


Рис. 75. Состав паразитофауны *Phoxinus phoxinus* из р. Охоты. Используются данные О.Н. Пугачева (1984).

Инфрасообщества паразитов озерного гольяна

Все обследованные рыбы были заражены многоклеточными паразитами; 6 рыб имели по одному виду паразитов, что свидетельствует об обедненности инфрасообществ паразитов озерного гольяна. В среднем на инфрасообщество приходится 1.8 вида паразитов и 8.6 особей. Аллогенные виды отсутствуют. Количество видов-специалистов и генералистов одинаково — 0.9, но доля особей специалистов (0.6) несколько выше, чем доля генералистов (0.4). Доминирует автогенный специалист *Dactylogyrus borealis*. Инфрасообщества озерного гольяна характеризуются высоким значением индекса Бергера – Паркера и низкими значениями выравнивания видов по обилию и индекса Бриллюэна, что позволяет рассматривать их как обедненные и слабо сбалансированные (рис. 76, 77; табл. 63).

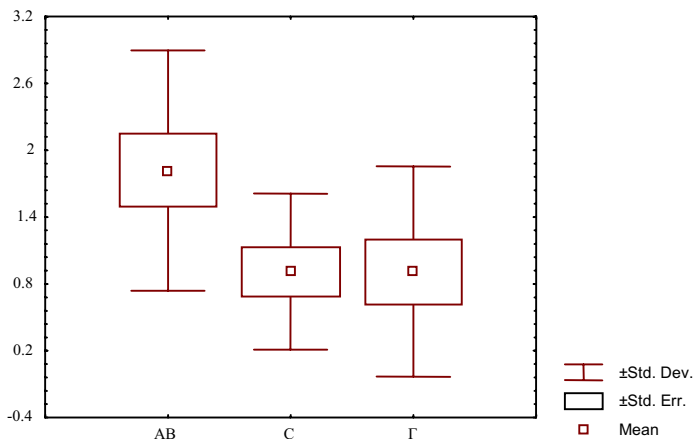


Рис. 76. Количество автогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Phoxinus phoxinus* из оз. Байкал.

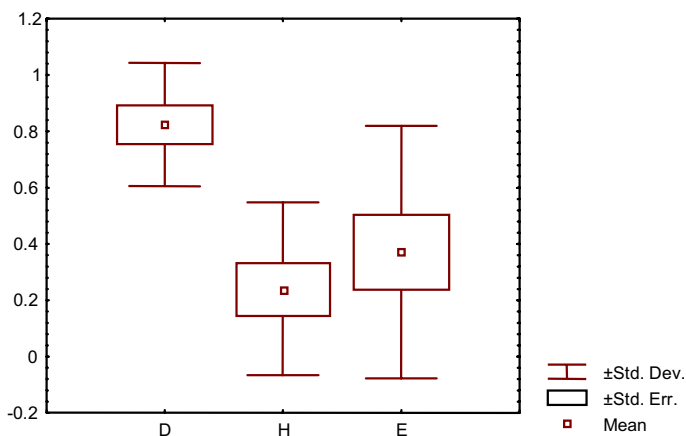


Рис. 77. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравниваемости видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Phoxinus phoxinus* из оз. Байкал.

Компонентное сообщество паразитов озерного голяна

Компонентное сообщество паразитов озерного голяна в Байкале представлено 8 видами паразитов, численность их особей равна 95 экз. Имеются только автогенные виды. Специалистов — 3, генералистов — 5 видов; доля особей первых в 1.5 раза больше, чем доля вторых; доминирует автогенный специалист *Dactylogyrus borealis*. Значения индексов свидетельствуют о зрелости паразитарного сообщества — его сбалансированности и разнообразии.

Таблица 63

Характеристики инфрасообществ паразитов *Phoxinus phoxinus* из оз. Байкал
(наши данные)

Исследовано рыб/заражено	11/11
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.55 (6)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(1–4) $1.8 \pm 0.325; 1.078$
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(1–36) $8.6 \pm 3.425; 11.361$
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(1–4) $1.8 \pm 0.325; 1.079$
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	1
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	0
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	0
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–2) $0.9 \pm 0.211; 0.7$
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) $0.605 \pm 0.135; 0.447$
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–3) $0.9 \pm 0.285; 0.944$
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) $0.395 \pm 0.135; 0.447$
Доминантный вид	<i>Dactylogyrus borealis</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) $0.778 \pm 0.097; 0.321$
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) $0.391 \pm 0.135; 0.449$
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–0.824) $0.241 \pm 0.093; 0.321$

Сравнение наших результатов по Байкалу с материалами по компонентным сообществам паразитов озерного гольяна из других водоемов (табл. 64) показало, что эти сообщества отличаются друг от друга по количеству видов: максимальное их количество отмечено в Байкале и в р. Охоте, минимальное — в р. Лене. Наибольшее количество особей отмечено в р. Охоте — 2996 экз., наименьшее — в верховьях р. Колымы. Наибольшее количество автогенных видов наблюдается в Байкале — 8, наименьшее в Лене, среднем течении Колымы и Охоте — 3. Аллогенных видов больше всего в р. Охоте — 5; максимальная доля особей автогенных видов (1) отмечена для Байкала (поскольку аллогенные виды здесь отсутствуют), минимальная доля указывается для р. Лены — 0.1. В Байкале больше всего видов-специалистов — 3; в других водоемах их по 1 виду. В Байкале специалисты представлены 3 видами моногеней — *Pellucidhaptor merus*, *Dactylogyrus phoxini*, *D. borealis*; в реках Лене и Колыме это *D. phoxini*, в р. Охоте — *Diplostomum phoxini*. Максимальное количество видов-генералистов отмечено в р. Охоте (7), минимальное — в Лене (3). Наибольшая доля особей специалистов отмечена в р. Охоте (0.887), наименьшая — в среднем течении реки Колымы (0.003); наибольшая доля особей генералистов отмечена соответственно в среднем течении реки Колымы, наименьшая — в Охоте. В Байкале доминирует паразит с простым жизненным циклом, в других водоемах — паразиты со сложными жизненными циклами (скребни и трематоды, развивающиеся через бентосные организмы).

Таблица 64

Характеристики компонентных сообществ *Phoxinus phoxinus* из различных водоемов (литературные и наши данные)

Водоем	Байкал**	Лена*	Колыма*		Охота*
Исследовано рыб	11	15	27	14	15
Общее количество видов паразитов	8	4	5	6	8
Общее количество особей паразитов	95	90	33	354	2996
Количество АВ видов	8	3	4	3	3
Доля особей АВ видов	1	0.1	0.94	0.113	0.004
Количество АЛ видов	0	1	1	3	5
Доля особей АЛ видов	0	0.9	0.06	0.887	0.996
Количество видов С	3	1	1	1	1
Доля особей видов С	0.6	0.08	0.27	0.003	0.827
Количество видов Г	5	3	4	5	7
Доля особей видов Г	0.4	0.92	0.73	0.997	0.173
Доминантный вид	<i>Db</i>	<i>Dcom</i>	<i>Nr</i>	<i>Dsp</i>	<i>Dph</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ	Г/АВ	Г/АВ	Г/АВ	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.584	0.900	0.303	0.853	0.827
Выравненность	0.586	0.284	0.923	0.329	0.306
Индекс Шеннона	1.221	0.393	1.485	0.591	0.637
Теоретический индекс Шеннона	2.079	1.386	1.609	1.792	2.079
Индекс Симпсона	2.461	1.228	4.551	1.36	1.435
Теоретический индекс Симпсона	8	4	5	6	8
Состояние сообщества	зрелое	незрелое	зрелое	незрелое	незрелое

Примечание. * — использованы данные О.Н. Пугачева (1984); ** — наши материалы; *Db* — *Dactylogyrus borealis*; *Dcom* — *Diplostomum commutatum*; *Dph* — *D. phoxini*; *Dsp* — *Diplostomum* sp.; *Nr* — *Neoechinorhynchus rutili*.

Значения индексов, характеризующих компонентные сообщества паразитов озерного гольяна из разных водоемов, отличаются между собой. К наиболее сбалансированным можно отнести сообщества паразитов озерного гольяна из озера Байкал и верхнего течения р. Колымы (рис. 78). В реках Лене и Охоте и в среднем течении Колымы компонентные сообщества гольяна слабо сбалансированы и имеют низкие значения индексов биологического разнообразия, поскольку доминирующие виды существенно преобладают по численности. Об этом же свидетельствуют и значения индекса Симпсона, максимальное значение которого отмечено для компонентного сообщества паразитов озерного гольяна из верхнего течения реки Колымы, где доминирующий вид *Neoechinorhynchus rutili* представлен близкими к другим видам значениями.

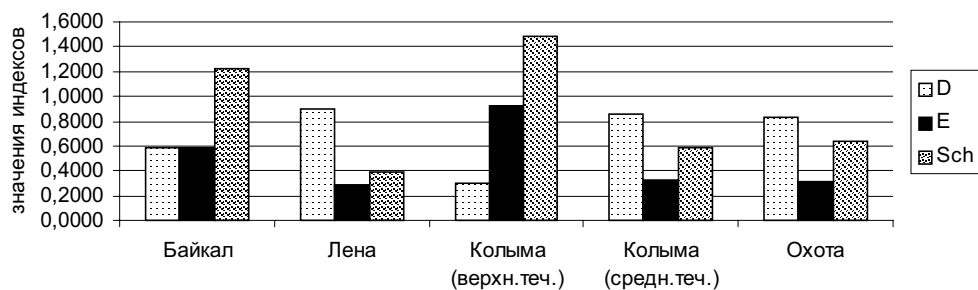


Рис. 78. Значения основных индексов, характеризующих компонентные сообщества *Phoxinus phoxinus* из различных водоемов.

4. *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) — обыкновенный голяян

Широко распространен в Европе и в Северной Азии — от Испании до Анадыря и бассейна Амура, встречается в реках Охотского побережья (Берг, 1949а).

Нами обследовано 11 экз. из озера Байкал: 6 самок и 5 самцов, размером 5–7 см (средний 5.5) — и 12 экз. из реки Большой (Баргузинский заповедник): 8 самок и 4 самца размером от 3 до 6 см (средний 4.5). Рыбы были отловлены в июле 1998 г.

В Байкале у голяяна отмечено 13, в р. Большой (приток Байкала) — 8 видов паразитов (табл. 65, 66).

Таблица 65

Зараженность *Phoxinus phoxinus* из оз. Байкал паразитами (наши данные по 11 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Myxidium macrocapsulare</i> !	9.1	–	–
<i>Mухоболus lomi</i> !	9.1	–	–
<i>M. mülleri</i>	18.2	–	–
<i>Pellucidhaptor merus</i> *	54.5	1–5	1.36
<i>Dactylogyrus borealis</i> *	36.4	1–3	0.55
<i>Gyrodactylus aphyae</i> * !	18.2	1–2	0.27
<i>G. magnificus</i> * !	27.3	1–2	0.36
<i>G. panonicus</i> * !	9.1	2	0.18
<i>G. phoxini</i> * !	9.1	1	0.09
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	27.3	1–2	0.36
<i>Philometra rischta</i> *	45.5	2–5	1.64
<i>Raphidascaris acus</i> (l)	18.2	1–2	0.27
<i>Pseudocapillaria salvelini</i>	27.3	1–2	0.45
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	27.3	1–3	0.55

Примечание. * — специфичные виды паразитов; ! — виды отмечены впервые.

Таблица 66

Зараженность *Phoxinus phoxinus* из р. Большой (Баргузинский заповедник) паразитами (наши данные по 12 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Myxidium macrocapsulare</i> !	8.3	–	–
<i>Myxobolus lomi</i> !	8.3	–	–
<i>M. mülleri</i>	8.3	–	–
<i>Pellucidhaptor merus</i> *	41.7	1–3	0.83
<i>Dactylogyrus borealis</i> *	8.3	1	0.08
<i>Gyrodactylus aphyae</i> *	16.6	1	0.16
<i>Philometra rischta</i> *	33.3	1–2	0.5
<i>Raphidascaris acus</i> (1)	75	1–3	1.17

Примечание. * — специфичные виды паразитов; ! — виды отмечены впервые.

Таблица 67

Паразитофауна *Phoxinus phoxinus* из различных водоемов (литературные и наши данные)

Виды паразитов	Байкал	Охота	Анадырь	Колыма
<i>Eimeria carpelli</i>	+			
<i>Myxidium macrocapsulare</i>	+ !	+		+
<i>Myxosoma dujardini</i>	+			
<i>Myxobolus bramae</i>	+			
<i>M. lomi</i>	+ !		+	
<i>M. mülleri</i>	+	+		+
<i>Myxobolus</i> sp.			+	
<i>Chloromyxum fluviatile</i>	+			
<i>Trichodina nemachili</i>	+			
<i>Trichodina</i> sp.		+		
<i>Paratrichodina alburni</i>		+		
<i>Apiosoma baueri</i>				+
<i>A. doliaris</i>		+		
<i>A. longiciliaris</i>		+		
<i>A. lopuchinae</i>				+
<i>A. piscicolum</i>				+
<i>Pellucidhaptor merus</i>	+			+
<i>Dactylogyrus borealis</i>	+			+
<i>Gyrodactylus aphyae</i>	+ !			+
<i>G. llewellyni</i>				+
<i>G. magnificus</i>	+ !			+
<i>G. pannonicus</i>	+ !			+

Окончание таблицы 67

Виды паразитов	Байкал	Охота	Анадырь	Колыма
<i>G. phoxini</i>	+ !			+
<i>G. macronichus</i>	+			
<i>Gyrodactylus</i> sp.	+			
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	+			
<i>Ligula intestinalis</i> (pl)	+	+		
<i>Proteocephalus exiguus</i>		+		
<i>Phyllodistomum elongatum</i>		+		
<i>Allocreadium transversale</i>		+	+	
<i>Sphaerostomum globiporum</i>		+		
<i>Parasymphylodora markewitschi</i>		+		
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i> (mc)		+	+	
<i>Diplostomum commutatum</i> (mc)		+		
<i>D. phoxini</i> (mc)		+	+	
<i>D. spathaceum</i> (mc)	+	+	+	
<i>Tylodelphys clavata</i> (mc)		+	+	
<i>Philometra rischta</i>	+			
<i>Raphidascaris acus</i> (l)	+		+	+
<i>Pseudocapillaria salvelini</i>	+			+
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	+		+	+
<i>Ergasilus briani</i>	+			
<i>Nematomorpha</i> sp.	+			
Всего	25	17	9	15

Примечание. Использованы данные: по Байкалу — В.Е. Зайки (1965), С.В. Прониной, Н.М. Пронина (2001), Н.М. Пронина (2001), О.Т. Русинек (2001a), Н.М. Пронина, Д.Р. Балдановой (2001), Н.М. Пронина, С.Д. Санжиевой (2001), А.В. Некрасова и др. (2001); по рр. Охоте, Колыме, Анадырю — О.Н. Пугачева (1984); ! — виды отмечены впервые.

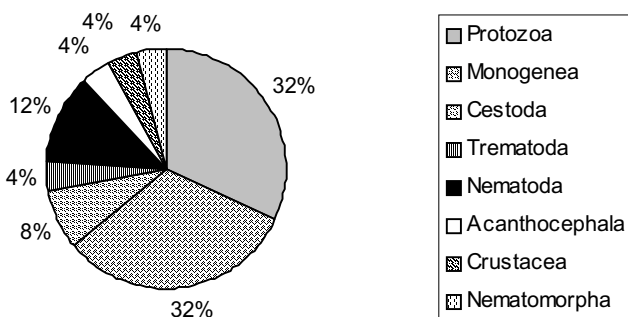


Рис. 79. Состав паразитофауны *Phoxinus phoxinus* из оз. Байкал (литературные и наши данные).

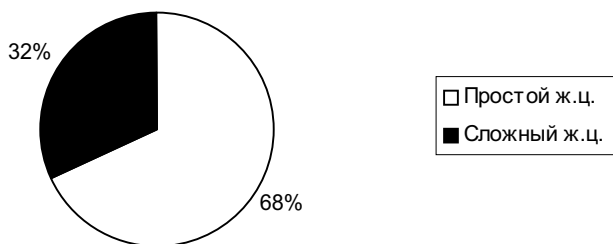


Рис. 80. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Phoxinus phoxinus* из оз. Байкал.

До настоящего времени у обыкновенного гольяна было известно 19 видов паразитов (Заика, 1965; Балданова, Пронин, 2001а, б; Некрасов и др., 2001; Пронин, 2001; Пронина, Пронин, 2001; Пронин, Санжиева, 2001; Русинек, 2001а, б). С учетом наших данных паразитофауна *Phoxinus phoxinus* составила 25 видов паразитов, в том числе 7 специфичных; эндемики не обнаружены. Впервые для Байкала отмечено 6 видов паразитов (табл. 65–67; рис. 79). 17 видов имеют простой, 8 — сложный жизненный цикл (рис. 80). Более всего гольян заражен специфичным паразитом *Pellucidhaptor merus*.

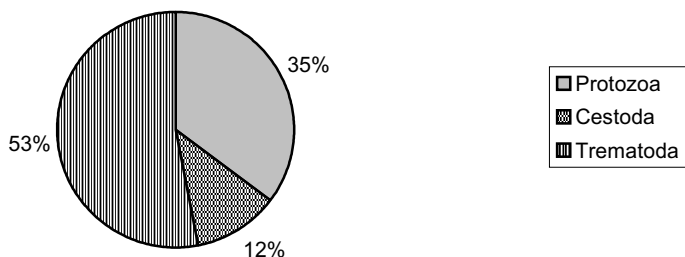


Рис. 81. Состав паразитофауны *Phoxinus phoxinus* из р. Охоты. Используются данные О.Н. Пугачева (1984).

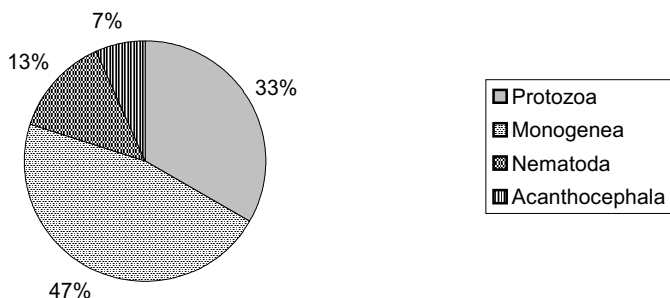


Рис. 82. Состав паразитофауны *Phoxinus phoxinus* из р. Колымы. Используются данные О.Н. Пугачева (1984).

Анализ литературных данных показал, что паразитофауна обыкновенного го-льяна наиболее богата видами в озере Байкал (25) и реках Охоте (17) и Колыме (15) (рис. 81–85; табл. 67). Только 2 общих вида паразитов отмечено для Байка-ла, Охоты и Колымы — это микроспоридии *Muxidium macrocapsulare* и *Muxobolus mülleri*. Наибольшее количество общих видов (11) паразитирует на го-льяне в Бай-

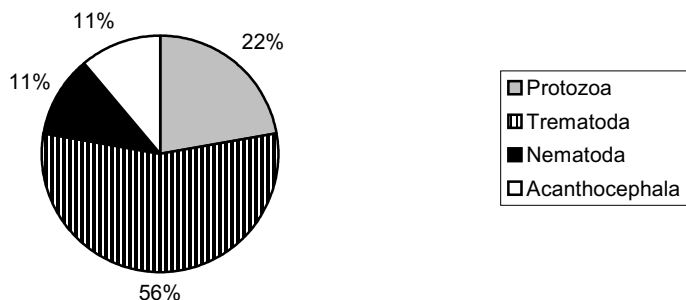


Рис. 83. Состав паразитофауны *Phoxinus phoxinus* из р. Анадыря. Используются данные О.Н. Пугачева (1984).

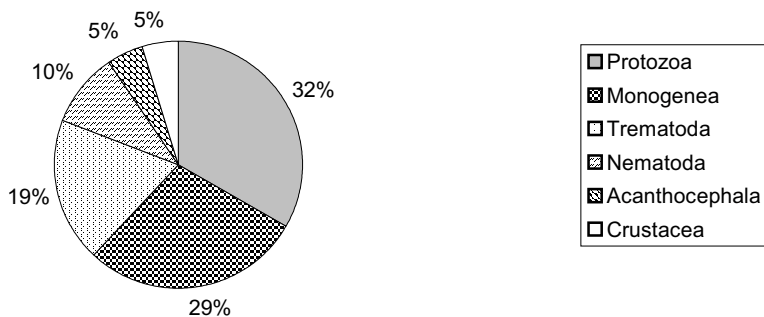


Рис. 84. Состав паразитофауны *Phoxinus phoxinus* из водоемов Южного Приморья. Используются данные А.В. Ермоленко (1992).

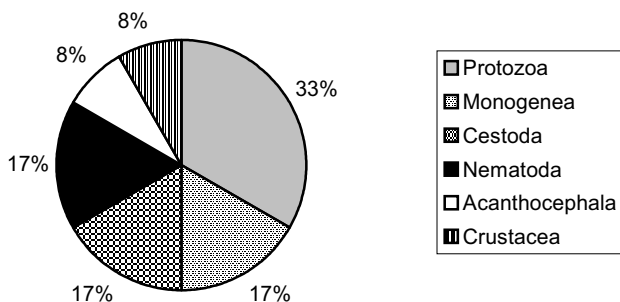


Рис. 85. Состав паразитофауны *Phoxinus phoxinus* из озер Баргузинского заповедника (наши данные).

кале и в Колыме, бóльшая часть из которых (7) — специфичные паразиты гольяна — моногенеи 3 родов *Pellucidhaptor*, *Dactylogyrus*, *Gyrodactylus*. А.В. Гусев (1978) считал, что дактилогирусы с рыб родов *Phoxinus* и *Oreoleuciscus*, а также все их североамериканские виды — прямые потомки древних третичных дактилогирусов, а *Pellucidhaptor merus* является палеогеновым реликтом.

Инфрасообщества паразитов обыкновенного гольяна

Все 11 обследованных рыб из Байкала были заражены многоклеточными паразитами, только у одной рыбы отмечен один вид. В среднем на инфрасообщество приходится 3 вида и 6 особей паразитов. Отмечены только автогенные виды. Специалистов в среднем — 2, генералистов — 1 вид на сообщество; доля особей специалистов в 2 раза больше, чем доля генералистов. Доминирует автогенный генералист *Raphidascaris acus*, который на личиночной фазе развития локализуется во внутренних органах (чаще в печени) рыб. В р. Большой все 12 обследованных рыб заражены паразитами, только у 4 экз. отмечено по 1 виду паразитов. В инфрасо-

Таблица 68

Характеристики инфрасообществ паразитов *Phoxinus phoxinus* из р. Большой и оз. Байкал (наши данные)

Водоемы	Большая	Байкал
Исследовано рыб/заражено	12/12	11/11
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.33 (4)	0.09 (1)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–3) 1.75±0.179; 0.622	(1–5) 3.0±0.381; 1.265
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–5) 2.75±0.392; 1.357	(1–12) 6.09±1.148; 3.807
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–3) 1.75±0.179; 0.622	(1–5) 3.0±0.381; 1.265
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	1	1
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	0	0
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	0	0
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–3) 1.75±0.179; 0.622	(0–4) 2.0±0.405; 1.342
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	1	(0–1) 0.662±0.096; 0.319
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	0	(0–2) 1.0±0.234; 0.775
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	0	(0–1) 0.338±0.096; 0.319
Доминантный вид	<i>Phr</i>	<i>Rac</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.5–1) 0.738±0.06; 0.209	(0.333–1) 0.532±0.055; 0.184
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.638±0.137; 0.476	(0.81–1) 0.956±0.103; 0.343
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–0.599) 0.274±0.062; 0.214	(0–1.176) 0.649±0.103; 0.343

Примечание: *Rac* — *Raphidascaris acus*; *Phr* — *Philometra rischta*.

обществах в среднем отмечено 2 вида и 3 особи паразитов. Присутствуют только автогенные виды и виды-специалисты. Доминирует автогенный специалист *Philometra rischta* (табл. 68). Согласно значениям статистических индексов, в реке Большой инфрасообщества паразитов обыкновенного гольяна более обеднены и слабее сбалансированы, чем в Байкале (рис. 86–89; табл. 68).

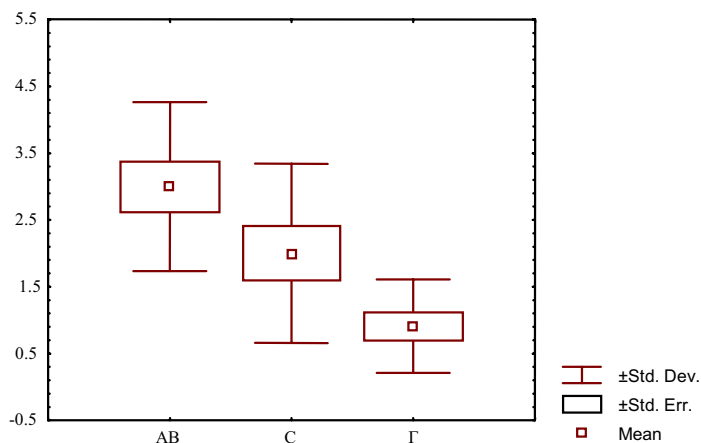


Рис. 86. Количество автогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Phoxinus phoxinus* из оз. Байкал.

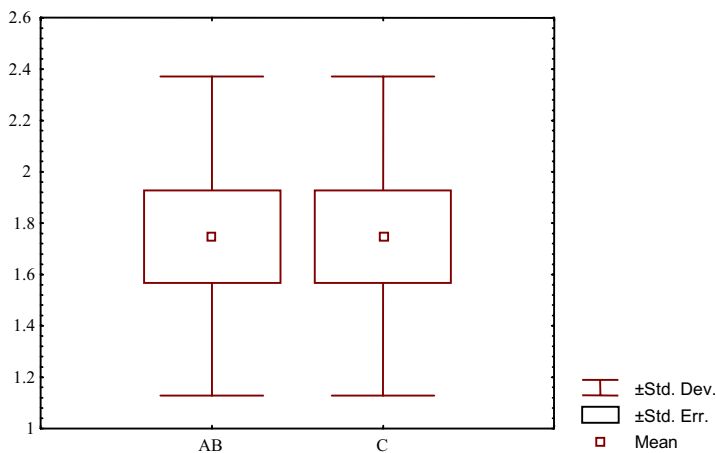


Рис. 87. Количество автогенных видов и специалистов в инфрасообществах паразитов *Phoxinus phoxinus* из р. Большой.

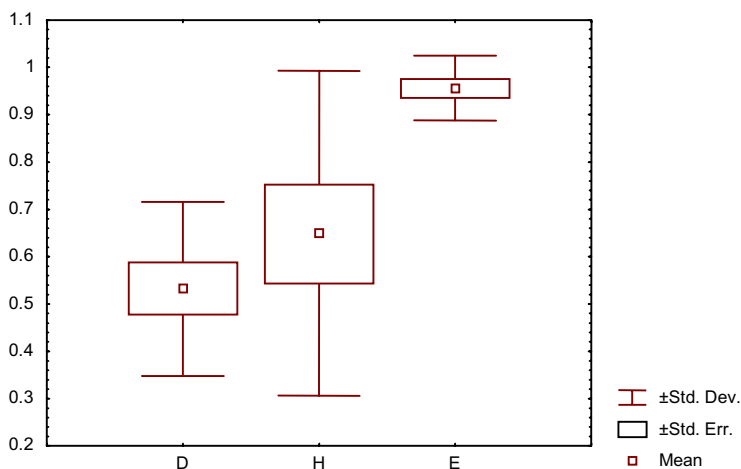


Рис. 88. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Phoxinus phoxinus* из оз. Байкал.

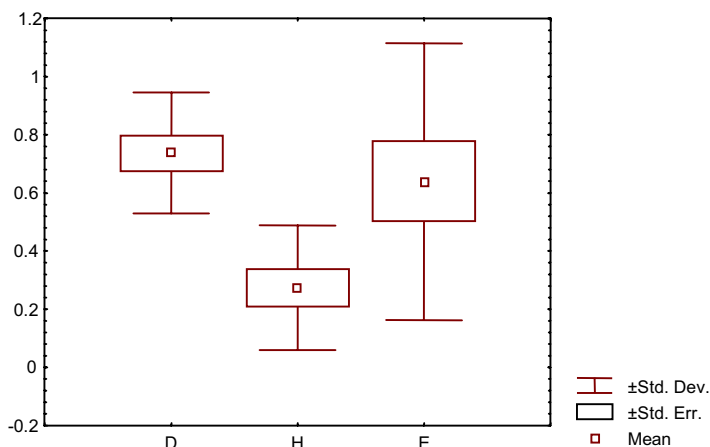


Рис. 89. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Phoxinus phoxinus* из р. Большой.

Компонентные сообщества обыкновенного голяяна

Компонентное сообщество паразитов обыкновенного голяяна в озере Байкал представлено 11 видами паразитов, общее количество их особей — 67. Все виды автогенные. Специалистов — 7, генералистов — 4 вида. Доля особей специалистов в 1.5 раза больше таковой генералистов. Доминирует автогенный генералист *Raphidascaris acus*. Значение индекса Бергера – Паркера невелико. Все другие индексы демонстрируют очень высокие значения, что свидетельствует о зрелости сообщества — его сбалансированности и разнообразии (табл. 69).

Таблица 69

Характеристики компонентных сообществ *Phoxinus phoxinus* из различных водоемов

Водоем	Байкал	Большая	Колыма	Анадырь	Охота
	наши данные	данные О.Н. Пугачева (1984)			
Исследовано рыб	11	12	14	15	13
Общее количество видов паразитов	11	5	10	7	11
Общее количество особей паразитов	67	33	384	83	802
Количество АВ видов	11	5	10	4	6
Доля особей АВ видов	1	1	1	0.1	0.04
Количество АЛ видов	0	0	0	3	5
Доля особей АЛ видов	0	0	0	0.9	0.96
Количество видов С	7	5	6	2	1
Доля особей видов С	0.6	1	0.04	0.02	0.5
Количество видов Г	4	0	4	0.65	10
Доля особей видов Г	0.4	0	0.96	0.98	0.5
Доминантный вид	<i>Rac</i>	<i>Phr</i>	<i>Rac</i>	<i>Dph</i>	<i>Dph</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ	С/АВ	Г/АВ	С/АЛ	С/АЛ
Индекс Бергера – Паркера	0.269	0.424	0.938	0.627	0.506
Выравненность	0.874	0.815	0.157	0.543	0.511
Индекс Шеннона	2.096	1.311	0.362	1.057	1.224
Теоретический индекс Шеннона	2.398	1.609	2.303	1.946	2.398
Индекс Симпсона	6.975	3.473	1.137	2.181	2.764
Теоретический индекс Симпсона	11	5	10	7	11
Состояние сообщества	зрелое	зрелое	незрелое	зрелое	зрелое

Примечание. *Rac* — *Raphidascaris acus*; *Phr* — *Philometra rischta*; *Dph* — *Diplostomum phoxini*.

Сравнение полученных данных по *Phoxinus phoxinus* из Байкала с таковыми из р. Большой (приток Байкала), а также из рек Колымы, Анадыря, Охоты (по материалам О.Н. Пугачева, 1984) показывает, что в реке Колыме компонентное сообщество паразитов менее сбалансированно и разнообразно, чем в других водоемах (табл. 69), что может свидетельствовать о напряженности в существовании сообщества.

5. *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) — плотва

Евро-азиатский вид с очень обширным непрерывным ареалом — от Пиренеев на восток и к северу от Альп и Вардара до Лены. В Европе северная граница ареала приблизительно совпадает с Полярным кругом. В Черноморско-Азовском бассейне — повсеместно, за исключением Крыма и побережья Малой Азии. Широко распространен в бассейне Каспийского моря, за исключением его южного побережья.

Обитает в Байкале, Хубсугуле и Зайсане, а также в изолированных озерах на Алтае, в Казахстане и Туркмении. В большинстве водоемов образует полупроходные и жилые формы (Берг, 1949а; Богущая, 1998). По типу питания плотва — типичный эврифаг, в рационе которого представлены водоросли, макрофиты, планктон и бентос. Половой зрелости достигает на 3–5 году жизни.

В Байкале плотва населяет прибрежно-соровую зону. В основном она распространена вдоль восточного берега. Здесь она живет во всех сорах, в заливах, в дельте р. Селенги, а также в озере Котокель. Вдоль западного побережья плотва живет в Малом Море (залив Мухор), а также вблизи устьев рек — притоков Байкала. Обычные места обитания плотвы — участки с небольшими глубинами, илистым, реже песчано-илистым грунтом, с хорошо развитой водной растительностью. Нерестится весной (май – июнь) (Картушин, 1958). Икра откладывает на растительный субстрат, залитый водой (Кириллов, 1972; Карасев, 1987).

Нами было обследовано 14 экз. этого вида, отловленных в Истоминском соре Байкала в июне – августе 1992 г.: 7 самок размером 12–23 см (средний 16.8 см) и 7 самцов размером 15–28 см (средний 19.5 см). Было отмечено 17 видов паразитов (табл. 70), среди которых 9 имеют простой, 8 — сложный жизненный цикл. Более всего плотва заражена трематодой *Phyllodistomum folium* (43%, индекс обилия 1.5 экз.).

Таблица 70

Зараженность паразитами *Rutilus rutilus* из оз. Байкал (наши данные по 14 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения рыб, %	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Myxidium pfeifferi</i>	21.4	–	–
<i>Henneguya lobosa</i>	7.1	–	–
<i>Thelohanellus fuhrmanni</i>	21.4	–	–
<i>Trichodina domerguei</i>	35.7	–	–
<i>Dactylogyrus crucifer</i> *	35.7	1–5	0.86
<i>Diplozoon paradoxum</i>	21.4	1–4	0.5
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	21.4	1–3	0.43
<i>Ligula intestinalis</i> (pl)	21.4	1–2	0.29
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	14.3	1	0.14
<i>Allocreadium isoporum</i>	28.6	2–9	1.43
<i>Phyllodistomum folium</i>	42.9	1–7	1.5
<i>Raphidascaris acus</i> (l)	28.6	1–3	0.64
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	21.4	1–2	0.36
<i>Echinorhynchus borealis</i>	21.4	1–2	0.35
<i>Ergasilus briani</i>	28.6	1–4	0.71
<i>E. sieboldi</i>	14.3	2–3	0.36
<i>Tracheliaestes polycolpus</i>	2	1–2	0.21

Примечание. * — специфичный паразит.

В результате анализа литературных данных было установлено, что паразитофауна плотвы в Байкале насчитывает 37 видов, включая 1 специфичный вид — *Dactylogyrus crucifer*, эндемики не обнаружены. Паразитофауна плотвы в Байкале является обедненной по сравнению, например, с водоемами Западной Сибири (табл. 71; рис. 90–94), где она более разнообразна.

Ядро паразитофауны плотвы формируют 11 видов паразитов: *Myxidium pfeifferi*, *M. rhodei*, *Myxobolus bramae*, *Dactylogyrus crucifer*, *Caryophyllaeides fennica*, *Ligula intestinalis*, *Diplostomum spathaceum*, *Allocreadium isoporum*, *Raphidascaris acus* (1), *Neoechinorhynchus rutili*, *Ergasilus sieboldi*.

Таблица 71

Паразитофауна *Rutilus rutilus* из различных водоемов

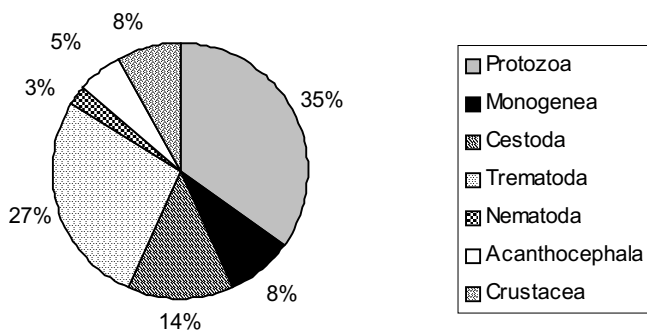
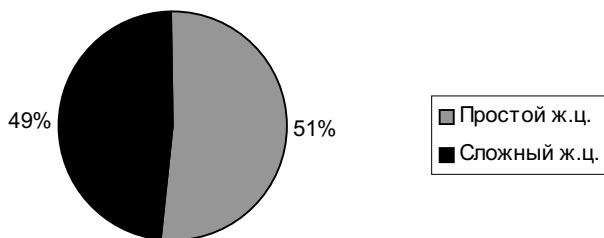
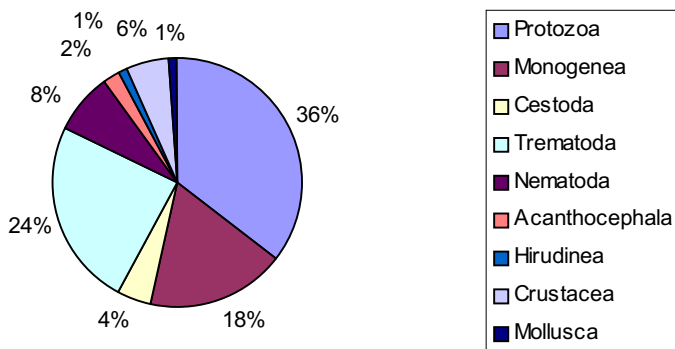
Виды паразитов	Обь	Енисей	Лена	Байкал
<i>Myxidium pfeifferi</i>	+	+	+	+
<i>M. rhodei</i>	+	+	+	+
<i>Zschokkella nova</i>	+	+		+
<i>Sphaerospora</i> sp.				+
<i>Chloromyxum cristatum</i>	+			
<i>C. fluviatile</i>	+			+
<i>C. legeri</i>	+			
<i>Myxosoma dujardini</i>	+			
<i>Myxobolus bramae</i>	+	+	+	+
<i>M. cyprinicola</i>	+			
<i>M. dispar</i>	+			+
<i>M. diversicapsularis</i>	+			
<i>M. ellipsoides</i>	+			
<i>M. intimus</i> *				+
<i>M. macrocapsularis</i>	+			
<i>M. mülleri</i>	+	+		
<i>M. muscoli</i>	+			
<i>M. obesus</i>	+			
<i>M. pseudodispar</i>	+	+	+	
<i>M. wasjugani</i>	+			
<i>Myxobolus</i> sp.	+			
<i>Henneguya cutanea</i>				+
<i>Thelohanellus fuhrmanni</i>	+			+
<i>T. oculileucisci</i>	+	+		
<i>T. pyriformis</i>	+			+
<i>Chilodonella piscicola</i>	+	+		
<i>Apiosoma amoebae</i>	+			
<i>Trichodina domerguei domerguei</i>	+			
<i>T. intermedia</i>	+			+

Продолжение таблицы 71

Виды паразитов	Обь	Енисей	Лена	Байкал
<i>T. meridionalis</i>	+			
<i>T. nigra</i>	+			
<i>T. pediculus</i>	+			
<i>T. reticulata</i>	+			
<i>T. rostrata</i>	+			
<i>Paratrichodina incisa</i>	+			+
<i>Trichodinella epizootica</i>	+			
<i>Dactylogyrus alatus</i> f. <i>minor</i>				+!
<i>D. alatus</i> f. <i>major</i>	+		+	
<i>D. crucifer</i>	+	+	+	+
<i>D. micracanthus</i>	+			
<i>D. nanus</i>	+	+	+	
<i>D. nasalis</i>	+			
<i>D. ramulosus</i>	+			
<i>D. rarissimus</i>	+			
<i>D. similis</i>	+	+		
<i>D. sphyrna</i>	+	+	+	
<i>D. suecicus</i>	+	+		
<i>D. tuba</i>	+			
<i>Gyrodactylus carassii</i>	+			
<i>G. longiradix</i>	+			
<i>G. prostaе</i>	+			
<i>G. scardinii</i>	+			
<i>Diplozoon paradoxum</i>		+	+	+
<i>Paradiplozoon homoin</i>	+	+	+	
<i>Cyathocephalus truncatus</i>		+		
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	+	+	+	+
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>				+
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	+	+		+!
<i>Ligula intestinalis</i> (pl)	+	+	+	+
<i>Proteocephalus torulosus</i>	+	+	+	
<i>Posthodiplostomum cuticola</i> (mc)	+			
<i>Diplostomum commutatum</i> (mc)			+	+
<i>D. helveticum</i> (mc)	+			+
<i>D. huronensis</i> (mc)	+			
<i>D. mergi</i> (mc)	+		+	+
<i>D. rutili</i> (mc)	+		+	+
<i>D. paraspathaceum</i> (mc)	+		+	
<i>D. spathaceum</i> (mc)	+			+
<i>Hysteromorpha triloba</i> (mc)	+			

Окончание таблицы 71

Виды паразитов	Обь	Енисей	Лена	Байкал
<i>Tylodelphys clavata</i> (mc)	+			+
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i> (mc)	+			
<i>I. platycephalus</i> (mc)	+			
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (mc)	+			
<i>Bucephalus polymorphus</i>	+			
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	+			
<i>Azygia lucii</i>	+			+
<i>Allocreadium baueri</i>		+		
<i>A. isoporum</i>	+	+	+	+
<i>A. markewitschi</i>	+			
<i>Bunodera luciopercae</i>				+
<i>Opisthorchis felineus</i> (mc)	+			
<i>Phyllodistomum elongatum</i>	+	+		
<i>P. folium</i>	+			+
<i>Asymphylogora markewitschi</i>	+			
<i>A. tincae</i>	+			
<i>Raphidascaris acus</i> (l)	+	+	+	+
<i>Contracaecum microcephalum</i> (l)	+			
<i>Anisakis</i> sp. (l)			+	
<i>Camallanus lacustris</i>	+		+	
<i>Philometra abdominalis</i>	+			
<i>P. rischta</i>	+			
<i>Philometra</i> sp.				+
<i>Rhabdochona denudata</i>	+	+	+	
<i>Pseudocapillaria salvelini</i>	+		+	
<i>Acanthocephalus tenuirostris</i>			+	
<i>Echinorhynchus borealis</i>				+
<i>E. salmonis</i>		+		
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	+			
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	+	+	+	+
<i>Piscicola geometra</i>	+			
<i>Anodonta cygnea</i>	+			
Unionidae gen. sp.	+	+		
<i>Ergasilus briani</i>	+		+	+
<i>E. sieboldi</i>	+	+	+	+
<i>Neoergasilus japonicus</i>			+	
<i>Paraergasilus rylovi</i>	+			
<i>Tracheliastes polycolpus</i>	+			+
<i>Argulus foliaceus</i>	+	+		
Всего	90	29	28	37

Рис. 90. Состав паразитофауны *Rutilus rutilus* из оз. Байкал.Рис. 91. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Rutilus rutilus* из оз. Байкал.Рис. 92. Состав паразитофауны *Rutilus rutilus* из р. Оби.

Примечание к табл. 71. Использованы данные: по Байкалу — В.Е. Заики (1965), Т.Р. Хамнуевой (2001), Н.М. Пронина и С.Д. Санжиевой (2001), Д.Р. Балдановой и Н.М. Пронина (2001г), N. Pronin (1998), наши материалы; данные по рр. Оби, Енисею, Лене приведены в монографии О.Н. Пугачева (1984), который использовал материалы О.Н. Бауера (1948а), С.Д. Титовой (1965), Н.М. Пронина (1966), В.А. Ройтмана и А.Н. Наумовой (1967), С.М. Коновалова (1971), Н.М. Губанова и др. (1972а, б, 1973), А.А. Флоринской (1976), Т.А. Бочаровой (1977), В.А. Однокурцева (1979); жирным шрифтом выделены виды, составляющие ядро паразитофауны плотвы.

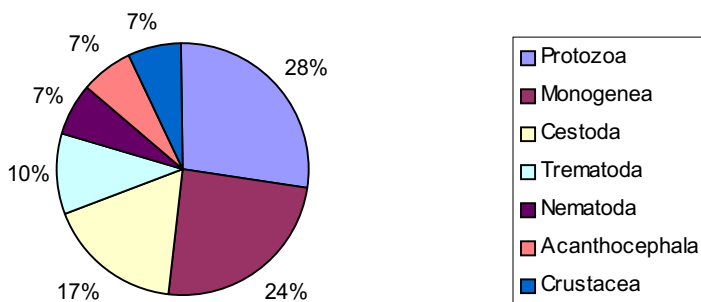


Рис. 93. Состав паразитофауны *Rutilus rutilus* из р. Енисея.

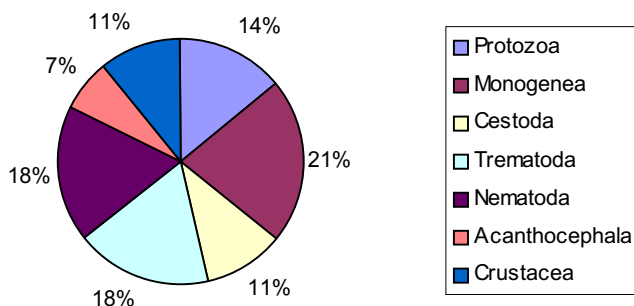


Рис. 94. Состав паразитофауны *Rutilus rutilus* из р. Лены.

Инфрасообщества паразитов плотвы

Все 14 обследованных рыб были заражены многоклеточными паразитами, только 3 из них имели по одному виду. В среднем на инфрасообщество приходится 3 вида паразитов и 8 особей; автогенных видов — 3, аллогенных — 0.4; доля особей автогенных видов почти в 6 раз больше, чем доля аллогенных. Специалистов в среднем — 1 вид, генералистов — 2; доля особей видов-специалистов в 4 раза меньше таковой генералистов. Доминирует автогенный генералист — трематода *Allocreadium isoporum*. Значения индексов, характеризующих инфрасообщества паразитов плотвы, имеют в целом средние и приблизительно одинаковые значения, что позволяет отнести их к сравнительно разнообразным и сбалансированным (табл. 72; рис. 95, 96).

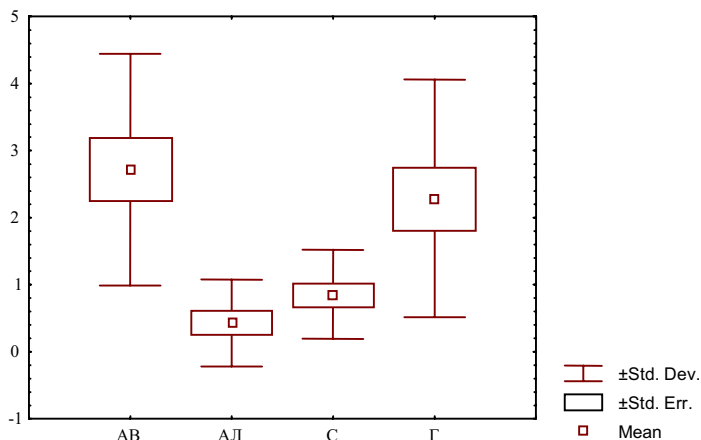
Компонентное сообщество паразитов плотвы

Компонентное сообщество паразитов плотвы озера Байкал представлено 13 видами многоклеточных паразитов, общая численность особей которых равна 109 экз. (табл. 73). Автогенных видов — 11, аллогенных — 2; доля особей автогенных видов в 5.7 раза больше доли аллогенных; специалистов — 4, генералистов — 9 видов; доля особей генералистов в 4 раза больше таковой специалистов. Доминирует автогенный генералист — трематода *Allocreadium isoporum*.

Таблица 72

Характеристики инфрасообществ паразитов *Rutilus rutilus* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	14/14
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.2 (3)
Количество видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1-8) $3 \pm 0.523; 1.956$
Количество особей (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1-24) $8 \pm 1.516; 5.673$
Количество АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-6) $3 \pm 0.462; 1.729$
Доля особей АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.85 \pm 0.081; 0.304$
Количество АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-2) $0.4 \pm 0.173; 0.646$
Доля особей АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.15 \pm 0.081; 0.304$
Количество видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-2) $1 \pm 0.177; 0.663$
Доля особей видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-0.83) $0.2 \pm 0.069; 0.259$
Количество видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-7) $2 \pm 0.474; 1.773$
Доля особей видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.17-1) $0.8 \pm 0.069; 0.259$
Доминантный вид	<i>Allocreadium isoporum</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.25-1) $0.623 \pm 0.072; 0.269$
Выравненность (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.684 \pm 0.106; 0.395$
Индекс Бриллюэна (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1.456) $0.604 \pm 0.122; 0.457$

Рис. 95. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Rutilus rutilus* из оз. Байкал.

нантный вид — *Allocreadium isoporum*. Низкое значение индекса Бергера – Паркера свидетельствует о том, что численность доминирующего вида незначительна в общей численности особей паразитов компонентного сообщества. Высокие значения выравненности видов по обилию и индекса Шеннона свидетельствуют о том, что данное компонентное сообщество сбалансированно и устойчиво.

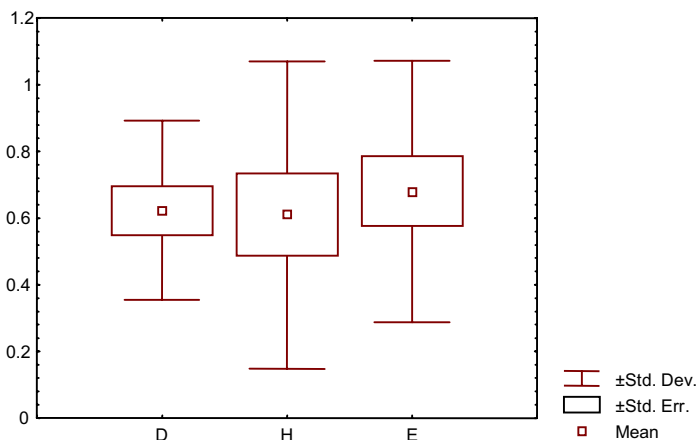


Рис. 96. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Rutilus rutilus* из оз. Байкал.

Таблица 73

Характеристики компонентных сообществ *Rutilus rutilus* из оз. Байкал и р. Лены

Водоем	Байкал	Лена
Исследовано рыб	14	15
Общее количество видов паразитов	13	7
Общее количество особей паразитов	109	22
Количество АВ видов	11	5
Доля особей АВ видов	0.85	0.45
Количество АЛ видов	2	2
Доля особей АЛ видов	0.15	0.55
Количество видов С	4	1
Доля особей видов С	0.2	0.1
Количество видов Г	9	3
Доля особей видов Г	0.8	0.9
Доминантный вид	<i>Ais</i>	<i>Dcom</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ	Г/АЛ
Индекс Бергера – Паркера	0.193	0.364
Выравненность	0.929	0.884
Индекс Шеннона	2.385	1.72
Теоретический индекс Шеннона	2.565	1.946
Индекс Симпсона	9.448	5.122
Теоретический индекс Симпсона	13	7
Состояние сообщества	зрелое	зрелое

Примечание. *Ais* — *Allocreadium isoporum*; *Dcom* — *Diplostomum commutatum*.

Сравнение наших результатов с материалами по паразитам плотвы из р. Лены (Пугачев, 1984) показывает, что в связи с имеющимися особенностями в сообществах паразитов плотвы Байкала и Лены значения статистических индексов различаются, но в целом они соответствуют зрелым сообществам (сбалансированным и разнообразным), и что компонентное сообщество паразитов плотвы из р. Лены менее разнообразно. У плотвы в Лене доминирует аллогенный генералист — трематода *Diplostomum commutatum*. Значение индекса Симпсона для паразитарного сообщества плотвы из Байкала больше, чем из Лены, что также свидетельствует о значительно большем разнообразии сообщества паразитов из Байкала и о его большей сбалансированности, а значит, устойчивости (табл. 73).

6. *Carassius auratus gibelio* (Linnaeus, 1758) — серебряный карась

Вид широко распространен в водоемах Палеарктики от Европы (Франция) до Дальнего Востока, захватывая бассейны рек Колымы и Индигирки (Богущкая, 1998). Места обитания частично совпадают с ареалом золотого карася (Берг, 1949а). До настоящего времени у ихтиологов нет единого мнения о систематическом положении карасей Восточной Сибири, поскольку для разных водоемов ука-

Таблица 74

Зараженность паразитами *Carassius auratus gibelio* из оз. Байкал
(наши данные по 15 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Myxobolus macrocapsularis</i> *!	13.3	–	–
<i>M. mülleri</i>	20	–	–
<i>M. cyprini</i> *!	6.7	–	–
<i>Chloromyxum cyprini</i> *!	20	–	–
<i>Hofereilus carassii</i> *!	13.3	–	–
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>	20	–	–
<i>Trichodina intermedia</i>	6.7	–	–
<i>Dactylogyrus baueri</i> *!	33.3	6–16	2.8
<i>D. dulkeiti</i> *!	26.7	2–8	1.27
<i>D. formosus</i> *!	26.7	2–7	0.93
<i>D. inexpectatus</i> *!	13.3	2–5	0.47
<i>Caryophyllaeides fennica</i> *	13.3	1	0.14
<i>Phyllodistomum folium</i>	13.3	8–13	1.4
<i>Diplostomum spathaceum</i>	20	1	0.2
<i>Philometra</i> sp.	6.7	1	0.07
<i>Ergasilus briani</i> *	13.3	1	0.14
<i>E. sieboldi</i>	6.7	1	0.07

Примечание. * — специфичные паразиты; ! — виды отмечены впервые.

зывают разные его подвиды, что признают не все исследователи (Кириллов, 1972; Карасев, 1987; Черешнев, 1996; и др.).

В озере Байкал, в его бассейне, а также в водоемах Забайкалья обитает серебряный карась — *C. auratus gibelio* (Кожов, Мишарин, 1958; Карасев, 1987; Sideleva, 2001).

Г.Л. Карасев (1987) приводит данные по питанию карася в водоемах Забайкалья. В рационе карася доминирует растительная пища, а также зоопланктон и хирономиды.

Нами обследовано 15 экз. серебряного карася, отловленных в Посольском и Истоминском сорах Байкала в июне – августе 1991 г.: 7 самцов (размером 15–18 см) и 8 самок (размером 14–19 см), что в среднем соответствует возрасту 4+...5+. Определено 17 видов паразитов (табл. 74).

Таблица 75

Паразитофауна *Carassius auratus gibelio* из различных водоемов
(литературные и наши данные)

Виды паразитов	Обь	Байкал	Лена	Раздольная
<i>Trypanosoma winitschenkae</i>				+
<i>Costia necatrix</i>				+
<i>Myxidium rhodei</i>	+			+
<i>Zchokkella nova</i>				+
<i>Chloromyxum carassii</i>			+	
<i>C. cyprini</i>		+		
<i>Hofereilus carassii</i>		+		
<i>Myxobolus carassii</i>	+			+
<i>M. cyprini</i>		+		
<i>M. dispar</i>	+			
<i>M. dogieli</i>				+
<i>M. ellipsoides</i>	+		+	+
<i>M. improvisus</i>			+	
<i>M. macrocapsularis</i>	+	+		
<i>M. mülleri</i>	+	+		+
<i>M. musculi</i>			+	
<i>M. oviformis</i>	+			
<i>M. permagnus</i>			+	
<i>Henneguya donecaei</i>				+
<i>Thelohanellus pyriformis</i>	+		+	
<i>T. dogieli</i>				+
<i>Apiosoma amoebae</i>	+			
<i>A. baueri</i>	+			
<i>A. campanulata</i>	+			
<i>A. piscicolum</i>				+

Продолжение таблицы 75

Виды паразитов	Обь	Байкал	Лена	Раздольная
<i>Chilodonella hexasticha</i>				+
<i>Trichodina acuta</i>				+
<i>T. domerguei</i>	+			
<i>T. intermedia</i>		+		
<i>T. meridionalis</i>	+			
<i>T. mutabilis</i>				+
<i>T. nigra</i>	+			+
<i>T. pediculus</i>	+			+
<i>T. reticulata</i>	+			
<i>Trichodinella subtilis</i>	+			
<i>T. epizootica</i>	+			+
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>		+		+
<i>Dactylogyrus anchoratus</i>	+			+
<i>D. arcuatus</i>				+
<i>D. baueri</i>	+	+		+
<i>D. crassus</i>	+			
<i>D. dulkeiti</i>	+	+	+	
<i>D. formosus</i>	+	+		+
<i>D. intermedius</i>	+	+	+	+
<i>D. inexpectatus</i>		+		+
<i>D. vastator</i>	+		+	+
<i>D. wegneri</i>	+			+
<i>Gyrodactylus carassii</i>	+			
<i>G. longoacuminatus</i>	+			
<i>G. longoacuminatus</i> f. <i>minor</i>				+
<i>G. medius</i>	+			
<i>Eudiplozoon nipponicum</i>				+
<i>Diplozoon paradoxum</i>	+			
<i>Caryophyllaeides fennica</i>		+		+
<i>Khawia rossitensis</i>	+			+
<i>K. parva</i>				+
<i>Digamma interrupta</i>	+			
<i>Ligula intestinalis</i>				+
<i>Triaenophorus amurensis</i>				+
<i>Cryptorhynchus pusillus</i>				+
<i>Bucephalus polymorphus</i>	+			
<i>Rhipidocotyle illense</i>	+			
<i>Phyllodistomum elongatum</i>	+			
<i>P. folium</i>	+	+		
<i>Allocreadium isoporum</i>	+			

Окончание таблицы 75

Виды паразитов	Обь	Байкал	Лена	Раздольная
<i>A. transversale</i>	+			
<i>Sphaerostomum bramae</i>	+			
<i>Asymphylogora markewitschi</i>	+			
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i>	+			
<i>Diplostomum chromatophorum</i>		+		
<i>D. mergi</i>	+			
<i>D. paraspathaceum</i>	+			
<i>D. spathaceum</i>	+	+		
<i>Tylodelphys clavata</i>	+			
<i>Posthodiplostomum brevicaudatum</i>	+			
<i>Paracoenogonimus ovatus</i>	+			
<i>Orienthocreadium pseudobagri</i>				+
<i>Isoparorchis hypselobagri</i>				+
<i>Metagonimus yokogawai</i>				+
<i>M. katsuradai</i>				+
<i>Pygidiopsis</i> sp.				+
<i>Centrocestus armatus</i>				+
<i>Echinochasmus milvi</i>				+
<i>Apharigostrigea cornu</i>				+
Strigeidae gen. sp. 1				+
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>			+	
<i>Paracanthocephalus tenuirostris</i>			+	
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	+			
<i>Raphidascaris acus</i>			+	
<i>Philometra sanguinea</i>	+			
<i>Philometra</i> sp.		+		
<i>Pseudocapillaria salvelini</i>			+	+
<i>Philometroides sanguinea</i>				+
<i>Piscicola geometra</i>	+		+	+
<i>Hemiclepis marginata</i>				+
<i>Ergasilus briani</i>	+	+		+
<i>E. sieboldi</i>	+	+		
<i>Lernaea cyprinacea</i>	+			+
<i>Argulus foliaceus</i>	+			
Всего	54	19	14	49

Примечание. Использованы данные: по Байкалу — Г.Д. Тармаханова и др. (1990), Н.М. Пронина, С.Д. Санжиевой (2001), А.В. Некрасова и др. (2001), наши данные; по р. Оби — С.Д. Титовой (1965); по р. Лене — О.Н. Бауера (19486), В.А. Ройтмана, А.М. Наумовой (1967), В.А. Однокурцева (1979); по р. Раздольной — А.В. Ермоленко (1992).

Более всего серебряный карась был заражен 5 видами паразитов — *Myxobolus mülleri*, *Dactylogyrus baueri*, *D. dulkeiti*, *D. formosus*, *Diplostomum spathaceum*.

Согласно литературным (Ляйман, 1933; Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001; Пронин, 2001б, в, г; Пронин, Балданова, 2001а, б; Пронин, Санжиева, 2001; Некрасов и др., 2001) и нашим данным, паразитофауна серебряного карася в озере Байкал включает 18 видов. Впервые нами у этого хозяина указано 7 специфических видов паразитов — *Myxobolus macrocapsularis*, *M. cyprini*, *Hoferellus carassii*, *Dactylogyrus baueri*, *D. dulkeiti*, *D. formosus*, *D. inexpectatus*. Ядро паразитофауны плотвы представляет только 1 вид — *Dactylogyrus intermedius* (табл. 75).

По группам среди паразитов карася в Байкале доминируют простейшие и моногенеи (рис. 97), поэтому преобладают паразиты с простым жизненным циклом (рис. 98).

Наибольшим разнообразием отличается паразитофауна карася из рек Оби (рис. 99) и Раздольной (Приморье), где доминирующими группами паразитов являются простейшие, моногенеи и трематоды. В Лене паразитофауна этого вида обеднена (рис. 100) и приближается к таковой из Байкала.

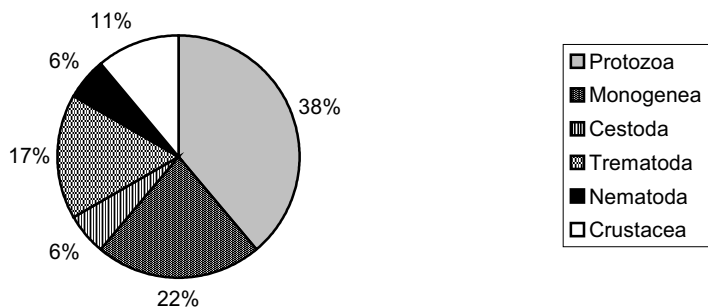


Рис. 97. Состав паразитофауны *Carassius auratus gibelio* из оз. Байкал.

Использованы данные Г.Д. Тармаханова и др. (1990), Н.М. Пронина, С.Д. Санжиевой (2001), А.В. Некрасова и др. (2001) и наши материалы.

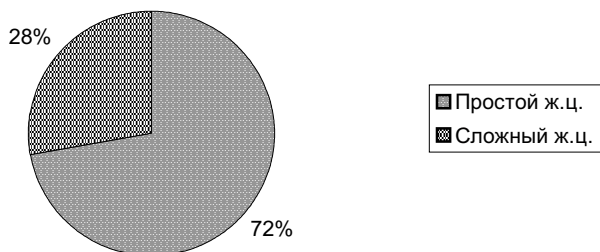


Рис. 98. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Carassius auratus gibelio* из оз. Байкал.

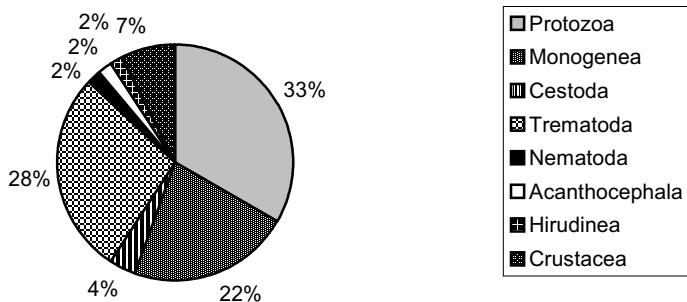


Рис. 99. Состав паразитофауны *Carassius auratus gibelio* из р. Оби. Используются данные С.Д. Титовой (1965).

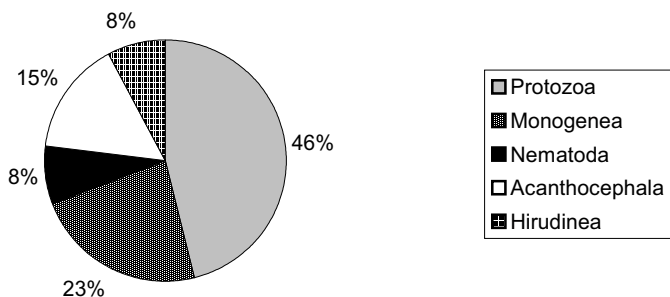


Рис. 100. Состав паразитофауны *Carassius auratus gibelio* из р. Лены. Используются данные О.Н. Бауера (19486), В.А. Ройтмана и А.М. Наумовой (1967), В.А. Однокурцева (1979).

Инфрасообщества паразитов серебряного карася

Все 15 обследованных рыб были заражены многоклеточными паразитами; у 5 рыб отмечено по 1 виду паразитов. Среднее количество видов в инфрасообществе паразитов составляет 1.73, особей — 7.53. Автогенных видов 1.2, аллогенных — 0.533, специалистов — 1.13, генералистов — 0.6. Доля особей автогенных видов в 4 раза больше таковой аллогенных; доля особей специалистов в 3.8 раза больше доли генералистов. Доминирует автогенный специалист *Dactylogyrus baueri*. Значения статистических индексов свидетельствуют об обедненности и слабой сбалансированности инфрасообществ паразитов серебряного карася (табл. 76; рис. 101, 102).

Компонентное сообщество паразитов серебряного карася

Компонентное сообщество паразитов серебряного карася из озера Байкал представлено 10 видами многоклеточных паразитов, общая численность особей — 112 экз. (табл. 77). Автогенных видов — 9, аллогенных — 1 (*Diplostomum spathaceum*). Доля особей автогенных видов в 32 раза больше доли аллогенных.

Таблица 76

Характеристики инфрасообществ паразитов *Carassius auratus gibelio* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	15
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.3 (5)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–3) $1.73 \pm 0.153; 0.593$
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(2–16) $7.53 \pm 1.142; 4.422$
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–2) $1.2 \pm 0.107; 0.414$
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.13–1) $0.826 \pm 0.064; 0.246$
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.533 \pm 0.133; 0.516$
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–0.87) $0.174 \pm 0.064; 0.246$
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–2) $1.13 \pm 0.091; 0.507$
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.13–1) $0.79 \pm 0.066; 0.254$
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.6 \pm 0.131; 0.507$
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–0.87) $0.21 \pm 0.066; 0.254$
Доминантный вид	<i>Dactylogyrus baueri</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.5–1) $0.84 \pm 0.042; 0.164$
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.467 \pm 0.099; 0.385$
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–0.621) $0.241 \pm 0.053; 0.206$

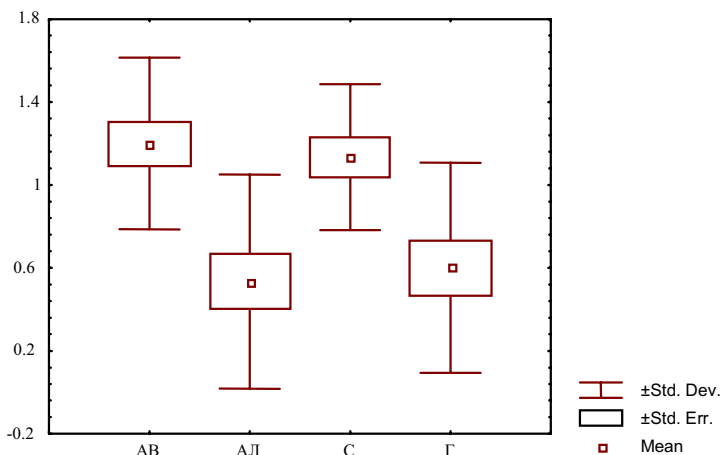


Рис. 101. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Carassius auratus gibelio* из оз. Байкал.

Специалистов — 6, генералистов — 4 вида. Доля особей специалистов в 15.7 раза больше доли генералистов. Доминирует автогенный специалист *Dactylogyrus baueri*. По значениям статистических индексов компонентное сообщество паразитов серебряного карася является зрелым, поскольку значения индексов свидетельствуют о его разнообразии и сбалансированности.

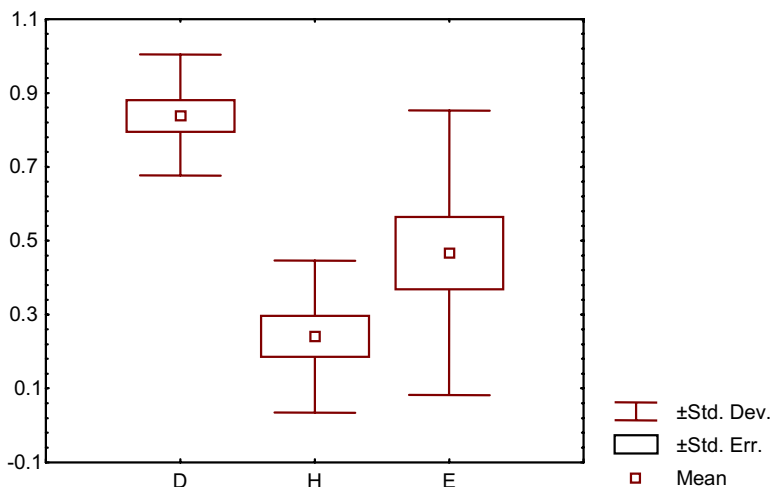


Рис. 102. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Carassius auratus gibelio* из оз. Байкал.

Таблица 77

Характеристики компонентного сообщества *Carassius auratus gibelio* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб	15
Общее количество видов паразитов	10
Общее количество особей паразитов	112
Количество АВ видов	6
Доля особей АВ видов	0.76
Количество АЛ видов	4
Доля особей АЛ видов	0.24
Количество видов С	6
Доля особей видов С	0.94
Количество видов Г	4
Доля особей видов Г	0.06
Доминантный вид	<i>Dactylogyrus baueri</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.375
Выравненность	0.756
Индекс Шеннона	1.741
Теоретический индекс Шеннона	2.303
Индекс Симпсона	4.8
Теоретический индекс Симпсона	10
Состояние сообщества	зрелое

7. Семейство COBITIDAE Swainson, 1839 — вьюновые

1. *Cobitis melanoleuca* Nichols, 1925 — сибирская щиповка

Наиболее широко распространенный вид рода, обитает в бассейнах Дона, Волги, Кубани, Еи (Краснодарский край), Урала; встречается в верховьях многих рек Сибири (Обь, Енисей, Лена, Яна), в бассейнах рек Селенги, Амура, Нуры (Казахстан), в заливах Северного Каспия, в р. Майхэ (залив Петра Великого), реках п-ова Корея, Ляодунского залива, в бассейне р. Хуанхэ (Берг, 1949а; Васильева, 1988, 1995; Nalbant, 1993). На основе различий в длине головы и высоте тела популяции этого вида из бассейна р. Селенги были описаны в качестве подвида *Cobitis melanoleuca olivai* (Nalbant et al., 1970), но анализ изменчивости морфометрических признаков не подтвердил их диагностическую ценность для выделения подвидов (Васильева, 1988). В то же время, валидность байкало-селенгинского подвида *C. melanoleuca olivai* Nalbant, Holcik, Pivnicka, 1970 подтверждается кариологическими данными (Vasil'ev, Vasil'eva, 1994). Вероятно, в ближайшее время на этот вопрос систематики дадут вполне определенный ответ.

Нами обследовано 10 экз. *Cobitis melanoleuca*, отловленных в приустьевых участках рек Большой и Язовки в июле 1998 г. Отмечено 10 видов паразитов (табл. 78). Впервые для Байкала указаны 3 вида паразитов — *Myxobolus lomi*, *M. macrocapsularis*, *Gyrodactylus sibiricus*. Более всего рыбы в этих пробах были заражены *Trichodina domerguei domerguei* и *Gyrodactylus sibiricus*.

Согласно обобщенным литературным данным и нашим материалам, паразитофауна щиповки Байкала насчитывает 15 видов (табл. 79, рис. 103). Из них

Таблица 78

Зараженность паразитами *Cobitis melanoleuca* из оз. Байкал
(наши данные по 10 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Trichodina domerguei domerguei</i>	40	–	–
<i>Sphaerospora rota</i>	10	–	–
<i>Myxosoma dujardini</i>	10	–	–
<i>Myxobolus mülleri</i>	30	–	–
<i>M. lomi</i> !	20	–	–
<i>M. macrocapsularis</i> !	10	–	–
<i>Thelohanellus pyriformis</i>	30	–	–
<i>Gyrodactylus sibiricus</i> * !	40	1–2	0.6
<i>G. anudarinii</i> *	30	1–2	0.4
<i>Raphidascaris acus</i> (1)	30	1–4	0.7

Примечание. ! — вид впервые указан для Байкала; * — специфичные паразиты сибирской щиповки.

Таблица 79

Паразитофауна *Cobitis melanoleuca* из различных водоемов

	Байкал	Раздольная
<i>Trypanosoma carassii</i>	+	+
<i>Trypanosoma</i> sp. 2	+	
<i>Cryptobia branchialis</i>		+
<i>Sphaerospora rota</i> *	+	
<i>Myxosoma dujardini</i>	+	
<i>Myxobolus mülleri</i>	+	
<i>M. lomi</i>	+	
<i>M. macrocapsularis</i>	+	
<i>Thelohanellus pyriformis</i>	+	
<i>Apiosoma campanulatum</i>		+
<i>A. carpelli</i>		+
<i>A. longiciliaris</i>		+
<i>Apiosoma</i> sp.	+	
<i>Trichodina domerguei domerguei</i>	+	
<i>T. nigra</i>		+
<i>Trichodinella subtilis</i>		+
<i>T. epizootica</i>		+
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>		+
<i>Gyrodactylus macracanthus</i>	+	
<i>G. sibiricus</i>	+	
<i>G. anudarini</i>	+	
<i>G. yukhimenkoi</i>		+
<i>Gyrodactylus</i> sp. 3		+
<i>Paracaryophyllaeides gotoi</i>		+
<i>Ligula columbi</i> (pl)	+	
<i>Metagonimus yokogawai</i> (mc)		+
<i>Pygidiopsis</i> sp. (mc)		+
Plagiorchiidae gen. sp. 1 (mc)		+
<i>Raphidascaris acus</i> (l)	+	+
<i>Sinanodonta fukadai</i> (gloh)		+
Всего	15	17

Примечание. Использованы данные: по Байкалу — В.Е. Заики (1965), Т.Р. Хамнуевой (2001), Т.Р. Хамнуевой, Н.М. Пронина (2001), Н.М. Пронина, С.Д. Санжиевой (2001), N. Pronin (1998), наши материалы; по р. Раздольной — А.В. Ермоленко (1992); * — эндемик Байкала.

12 видов имеют простой, 4 — сложный жизненный цикл (рис. 104). Среди паразитов с простым жизненным циклом — простейшие и моногенетические сосальщики, со сложным жизненным циклом — 2 вида трипаносом, нематода *Raphidascaris acus* и цестода *Ligula columbi*.

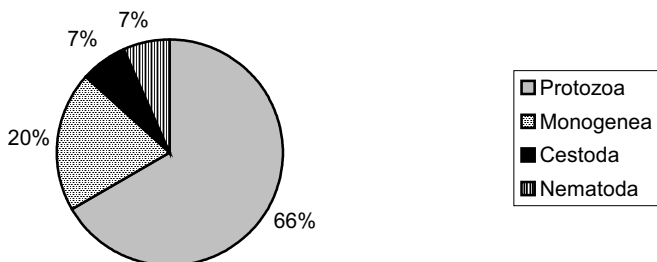


Рис. 103. Состав паразитофауны *Cobitis melanoleuca* из оз. Байкал.

Использованы данные В.Е. Заики (1965), Т.Р. Хамнуевой (2001), Т.Р. Хамнуевой, Н.М. Пронина (2001), Н.М. Пронина, С.Д. Санжиевой (2001), N. Pronin (1998) и наши материалы.

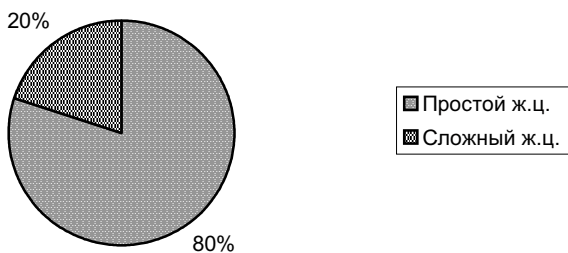


Рис. 104. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Cobitis melanoleuca* из оз. Байкал.

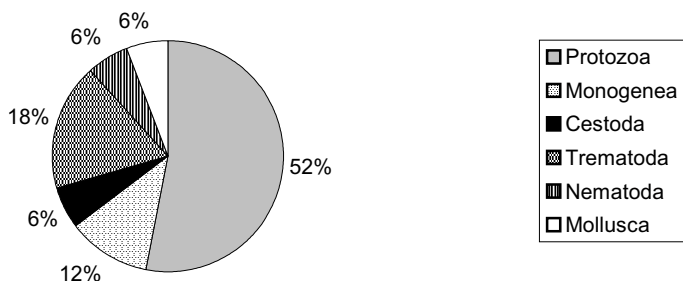


Рис. 105. Состав паразитофауны *Cobitis melanoleuca* из р. Раздольной.

Использованы данные А.В. Ермоленко (1992).

Паразитофауна щиповки озера Байкал на 66% представлена простейшими, бóльшая часть которых — микроспоридии. *Sphaerospora rota* впервые описан В.Е. Заикой (1961a) из оз. Байкал; кроме щиповки, отмечен у ленка, ельца (Заика, 1961б). Этот вид имеет быстро опускающиеся споры. С.С. Шульман с соавторами (1997) отнес его к группе микроспоридий, зоогеографическое положение которых пока точно не определено (вероятно, предполагая его более широкое распространение). С.В. Пронина и Н.М. Пронин (2001) относят *S. rota* к эндемикам Байкала. *Myxosoma dujardini*, *Myxobolus mülleri*, *M. lomi*, *M. macrocapsularis* довольно широко распро-

странены у карповых рыб Палеарктики. *Gyrodactylus sibiricus* отмечен нами впервые (вероятно, он является специфичным паразитом сибирской щиповки). Ядром паразитофауны является только 1 вид — *Raphidascaris acus*, который у щиповки отмечен на личиночной фазе развития и локализуется в печени хозяина.

По данным А.В. Ермоленко (1992), в реке Раздольной паразитофауна щиповки более разнообразна по сравнению с Байкалом. Здесь были отмечены трематоды и моллюски, которые отсутствуют в Байкале (рис. 105).

Инфрасообщества паразитов сибирской щиповки

9 из 10 обследованных рыб заражены многоклеточными паразитами, причем большая часть из них имели по одному виду паразитов (8), что свидетельствует о том, что инфрасообщества паразитов щиповки являются обедненными. В среднем на сообщество приходится 1 вид и 1.7 особи паразитов. Отмечены только автогенные виды паразитов; специалистов — 0.7, генералистов — 0.3 вида; доля особей специалистов — 0.63, генералистов — 0.37. Доминирует автогенный генералист — нематода *Raphidascaris acus*, которая у щиповки находится на личиночной фазе развития и локализуется в печени. Индекс Бергера – Паркера отличаются высокие значения по сравнению с очень низкими значениями индексов доминирования и Бриллюэна, что свидетельствует о том, что инфрасообщества являются обедненными и слабо сбалансированными (табл. 80; рис. 106, 107).

Таблица 80

Характеристики инфрасообществ паразитов *Cobitis melanoleuca* из оз. Байкал
(наши данные)

Исследовано рыб/заражено	10/9
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита	0.9
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–2) 1 ± 0.149 ; 0.471
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–4) 1.7 ± 0.367 ; 1.159
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–2) 1 ± 1.149 ; 0.471
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	1
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	0
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	0
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–1) 0.7 ± 0.153 ; 0.483
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–1) 0.63 ± 0.153 ; 0.483
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–1) 0.3 ± 0.153 ; 0.483
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–1) 0.37 ± 0.139 ; 0.439
Доминантный вид	<i>Rhaphidascaris acus</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–1) 0.867 ± 0.102 ; 0.322
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–1) 0.093 ± 0.027 ; 0.272
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; σ	(0–0.366) 0.036 ± 0.037 ; 0.116

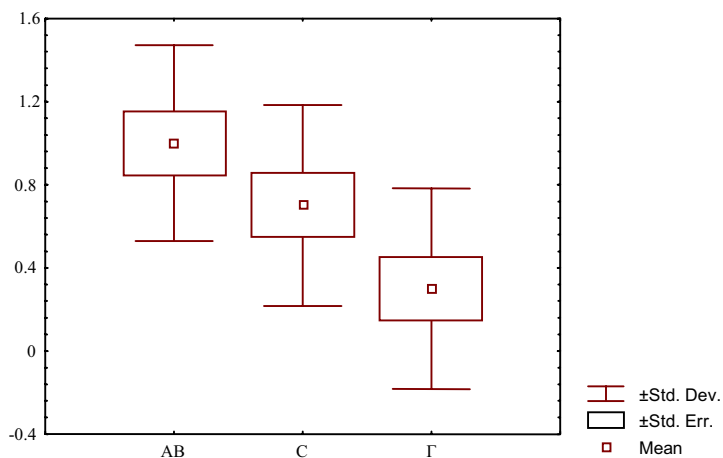


Рис. 106. Количество автогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Cobitis melanoleuca* из оз. Байкал.

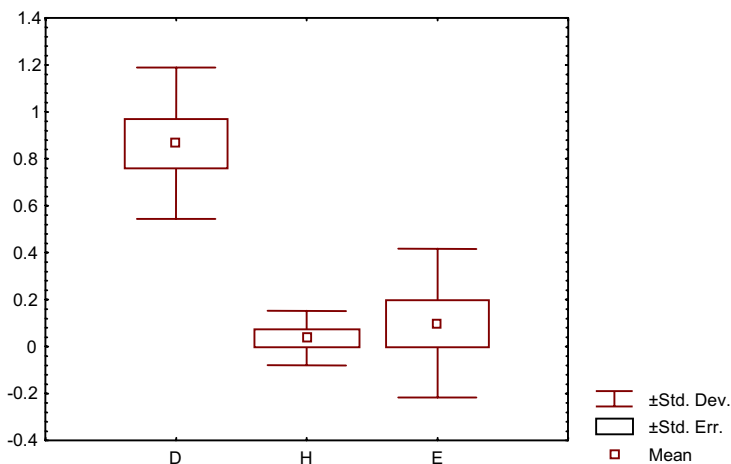


Рис. 107. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравнимости видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Cobitis melanoleuca* из оз. Байкал.

Компонентное сообщество паразитов сибирской щиповки

Компонентное сообщество паразитов сибирской щиповки в Байкале представлено 3 видами паразитов, их численность — 17 экз. Отмечены только автогенные виды паразитов; специалистов — 2 (моногеней рода *Gyrodactylus*), генералистов — один вид: нематода *Raphidascaris acus*. Индекс Бергера – Паркера имеет невысокие значения, что определяется небольшой численностью доминирующего вида. Индексы выравнимости видов по обилию и Шеннона достаточно вы-

соки, что свидетельствует о сбалансированности и разнообразии сообщества паразитов, соответственно, оно относится к зрелым. Сравнение наших результатов с материалами по паразитам щиповки из р. Раздольной обнаруживает их сходство. Но сообщество паразитов щиповки из р. Раздольной более разнообразно по сравнению с таковым из Байкала. Значения индексов Шеннона достоверно отличаются между собой ($p < 0.02$). Значение индекса Симпсона больше в Раздольной по сравнению с Байкалом, что свидетельствует о большем видовом разнообразии паразитарного компонентного сообщества. Значение выравненности видов по обилию несколько выше в Байкале. В целом эти данные, вероятнее всего, отражают стабильные условия существования паразитарных сообществ щиповки в этих водоемах (табл. 81).

Таблица 81

Характеристики компонентных сообществ паразитов *Cobitis melanoleuca* из оз. Байкал и р. Раздольной

Водоем	Байкал	Раздольная*
Исследовано рыб	10	16
Общее количество видов паразитов	3	8
Общее количество особей паразитов	17	61
Количество АВ видов	3	5
Доля особей АВ видов	1	0.92
Количество АЛ видов	0	3
Доля особей АЛ видов	0	0.08
Количество видов С	2	1
Доля особей видов С	0.7	0.2
Количество видов Г	1	7
Доля особей видов Г	0.3	0.8
Доминантный вид	<i>Raphidascaris acus</i>	<i>Sinanodonta fukadai</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.412	0.279
Выравненность	0.977	0.803
Индекс Шеннона	1.073	1.67
Теоретический индекс Шеннона	1.098	2.079
Индекс Симпсона	2.238	4.366
Теоретический индекс Симпсона	3	8
Состояние сообщества	зрелое	зрелое

Примечание. * — данные А.В. Ермоленко (1992).

8. Семейство LOTIDAE Jordan et Evermann, 1898 — налимовые

1. *Lota lota* (Linnaeus, 1758) — налим

Распространен в Европе (к северу от Альп), в Сибири и в Северной Америке. В России обычен на востоке до Колымы, Анадыря и Пенжины, а также в бассейне озера Байкал, в бассейне Амура, на Сахалине и Шантарских островах, в реках Новосибирских островов (Световидов, 1948; Берг, 1949б; Богуцкая, 1998; Cohen et al., 1990).

Налим обитает во всех реках, впадающих в Байкал, и в самом озере до глубины 180 м. Нерестится в реках в январе – марте; в Байкале в зимний период остается только нагульная часть популяции. Налим относится к группе проходных пресноводных рыб (Сорокин, 1976), хотя довольно долго существовало мнение о том, что в озере живет озерная форма налима (Талиев, 1942; Асхаев, 1944,

Таблица 82

Зараженность паразитами *Lota lota* из оз. Байкал (наши данные по 15 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Sphaerospora cristata</i> *	26.7	–	–
<i>Chloromyxum dubium</i> *	13.3	–	–
<i>C. mucronatum</i> *	13.3	–	–
<i>Caudomyxum cristatum</i>	6.7	–	–
<i>Myxobolus cycloides</i>	6.7	–	–
<i>M. mülleri</i>	26.7	–	–
<i>Gyrodactylus lotae</i> * !	33.3	1–11	1.13
<i>Eubothrium crassum</i>	33.3	1–10	1.27
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	26.7	1–2	0.4
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)	33.3	1–4	0.67
<i>Proteocephalus</i> sp.	33.3	2–15	2.33
<i>Azygia robusta</i>	13.3	3–6	0.6
<i>Diplostomum chromatophorum</i> (mc)	20	1–2	0.27
<i>D. spathaceum</i> (mc)	26.7	1–3	0.53
<i>D. volvens</i> (mc)	20	1–2	0.27
<i>Raphidascaris acus</i> (l)	20	1–4	0.47
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> (l)	33.3	1–12	1.47
<i>Comphoronema werestschagini</i>	13.3	2–3	0.33
<i>Echinorhynchus borealis</i>	40	2–30	4.47

Примечание. ! — вид впервые отмечен в Байкале; * — специфичные паразиты налима.

1958а). Расстояние, на которое поднимается налим в реках, зависит от протяженности реки. В малых реках он поднимается на несколько километров (Бугульдейка, Анга, Налимовка), в других — на несколько десятков (Кичера — до 80, Кика — до 60 км) и сотен километров (Селенга — до 400, Верхняя Ангара — до 200, Турка — до 150 км).

Нами обследовано 15 экз. налима из Истоминского сора Байкала в июле – августе 1991–1992 гг.: 3 самки и 12 самцов; размер рыб составлял 32–40 см (средний 34 см). Было отмечено 19 видов паразитов, включая 5 специфических паразитов налима и одного эндемика — *Contracaecum osculatum baicalensis* (табл. 82).

Более всего рыбы были заражены *Gyrodactylus lotae*, *Eubothrium crassum*, *Diphyllobothrium dendriticum*, *Proteocephalus* sp., *Contracaecum osculatum baicalensis* и *Echinorhynchus borealis*.

По литературным данным (Ляйман, 1933; Заика, 1965; Балданова, Пронин, 2001а, б; Некрасов и др., 2001; Пронина, Пронин, 2001; Пронин, 2001; Пронин, Санжиева, 2001; Pronin, 1998) и нашим материалам, паразитофауна налима насчитывает 30 видов паразитов; 13 имеют простой, 17 — сложный жизненный цикл (табл. 83; рис. 108, 109). Сравнение паразитофауны налима из озера Байкал и из других водоемов (табл. 83; рис. 110–115) показало, что от Оби до Пенжины она представлена 63 видами. Максимальное количество видов отмечено в Байкале и

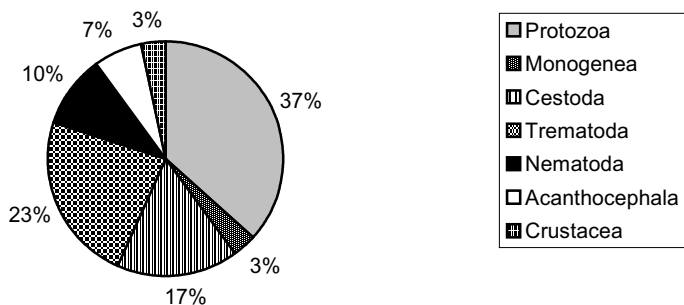


Рис. 108. Состав паразитофауны *Lota lota* из оз. Байкал.

Авторы данных указаны в примечании к табл. 83.

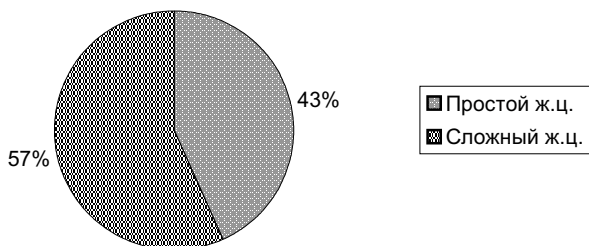


Рис. 109. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Lota lota* из оз. Байкал.

Таблица 83

Паразитофауна *Lota lota* из различных водоемов
(литературные и наши данные)

Виды паразитов	Обь	Енисей	Байкал	Лена	Колыма	Анадырь	Пен- жина
<i>Hexamita truttae</i>	+	+	+	+	+		+
<i>Glugea fennica</i>			+				
<i>G. anomala</i>	+?	+?					
<i>Sphaerospora cristata</i>		+	+		+		+
<i>Chloromyxum dubium</i>	+		+	+	+		+
<i>C. mucronatum</i>	+	+	+		+		+
<i>Caudomyxum nanum</i>			+	+	+		+
<i>Myxobolus cycloides</i>			+				
<i>M. mülleri</i>	+?	+?	+	+?			+?
<i>M. mülleriformis</i>		+?			+		
<i>Myxidium pfeifferi</i>			+				
<i>Ichtyophthirius multifiliis</i>	+						
<i>Trichodina domerguei</i>	+	+		+			
<i>T. urinaria</i>			+				
<i>Trichodinella lotae*</i>				+	+	+	+
<i>Apiosoma megamicronucleatum</i>			+	+	+	+	+
<i>Gyrodactylus lotae*</i>			+		+		
<i>Diplozoon paradoxum</i>				+?			
<i>Triaenophorus crassus</i>	+				+		
<i>T. nodulosus</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Eubothrium rugosum</i>	+	+		+			
<i>E. crassum</i>			+				
<i>Cyathocephalus truncatus</i>			+?	+			
<i>Diphyllobothrium latum</i>	+			+			
<i>D. dendriticum</i>			+				
<i>Schistocephalus solidus</i>						+	
<i>Proteocephalus</i> sp. (l)			+				
<i>Brachyphallus crenatus</i>							+
<i>Phyllodistomum megalorchis</i>	+	+					
<i>Azygia robusta</i>			+	+			
<i>A. lucii</i>	+?		+	+?	+	+?	
<i>Crepidostomum farionis</i>		+		+			+
<i>Bunodera luciopercae</i>	+						
<i>Diplostomum chromatophorum</i>			+				
<i>D. paraspathaceum</i>			+	+	+		
<i>D. rutili</i>			+				
<i>D. spathaceum</i>	+	+					

Окончание таблицы 83

Виды паразитов	Обь	Енисей	Байкал	Лена	Колыма	Анадырь	Пен- жина
<i>D. volvens</i>			+				
<i>Tylodelphys clavata</i>	+			+			
<i>Comephoronema werestschagini</i>			+				
<i>Raphidascaris acus</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ascarophis skrjabini</i>		+					
<i>Cystidicoloides tenuissima</i>				+			
<i>Ichthyobronema hamulatum</i>	+	+	+	+	+		+
<i>Camallanus lacustris</i>	+			+	+		
<i>Pseudocapillaria salvelini</i>				+		+	
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i>			+				
<i>Neoechinorhynchus crassus</i>		+					
<i>N. rutili</i>	+	+		+	+		
<i>Echinorhynchus borealis</i>	+	+	+	+			
<i>E. gadi</i>		+		+			
<i>E. salmonis</i>		+		+			+
<i>E. salmonis salmonis</i>			+				
<i>Paracanthocephalus tenuirostris</i>				+			+
<i>Corynosoma semerme</i>				+			
<i>Hemiclepis marginata</i>	+						
<i>Cystobranchus mammilatus</i>	+	+		+			+
<i>Piscicola geometra</i>		+		+			
<i>Paraergasilus rylovi</i>							
<i>Ergasilus sieboldi</i>	+		+				
<i>Salmincola lotae*</i>		+			+		+
<i>Argulus foliaceus</i>	+	+					
Всего	25	24	30	30	18	7	17

Примечание. Использованы данные: по Байкалу — Э.М. Ляймана (1933), В.Е. Заики (1965), Д.Р. Балдановой и Н.М. Пронина (2001а, б), А.В. Некрасова и др. (2001), С.В. Прониной и Н.М. Пронина (2001), Н.М. Пронина (2001б, в, г), Н.М. Пронина и С.Д. Санжиевой (2001), N. Pronin (1998) и наши материалы; по р. Оби — С.Д. Титовой (1965); по р. Енисею — О.Н. Бауера (1948а); по рр. Лене, Колыме, Анадырю, Пенжине — О.Н. Пугачева (1984); * — специфичные паразиты налима; ? — определение сомнительно.

Лене (по 30 видов), минимальное — в Анадыре (7). Больше всего групп паразитов отмечено в р. Пенжине (8), меньше всего в Анадыре (4). Только 8 видов являются специфичными паразитами налима (среди них 5 видов простейших, включая 4 вида миксопородий и 1 вид триходин, по 1 виду моногеней, цестод и паразитических ракообразных), остальные 55 видов широко распространены

у других видов рыб. 17 видов паразитов находятся на личиночных фазах развития, остальные 36 видов заканчивают свое развитие в налиме.

Ядро паразитофауны налима образуют 2 вида — *Triaenophorus nodulosus* и *Raphidascaris acus*. Оба вида отмечены у налима на личиночных фазах развития, поскольку являются специфичными паразитами щуки.

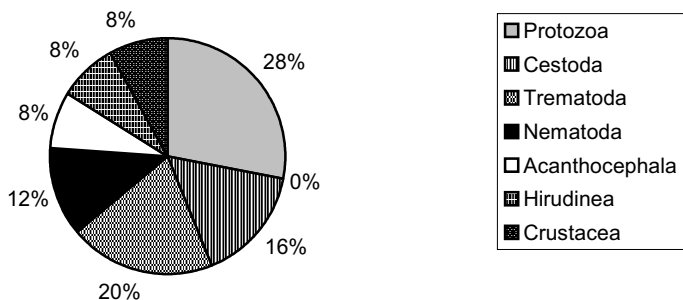


Рис. 110. Состав паразитофауны *Lota lota* из р. Оби. Используются данные С.Д. Титовой (1965).

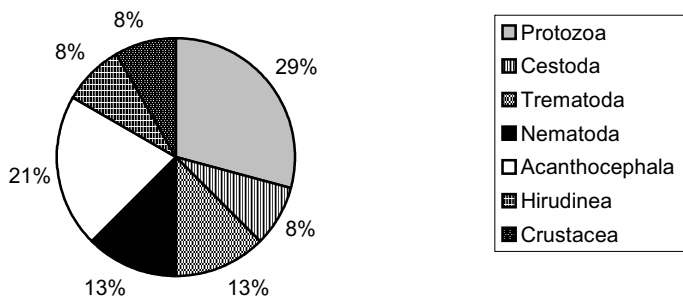


Рис. 111. Состав паразитофауны *Lota lota* из р. Енисея. Используются данные О.Н. Бауера (1948а).

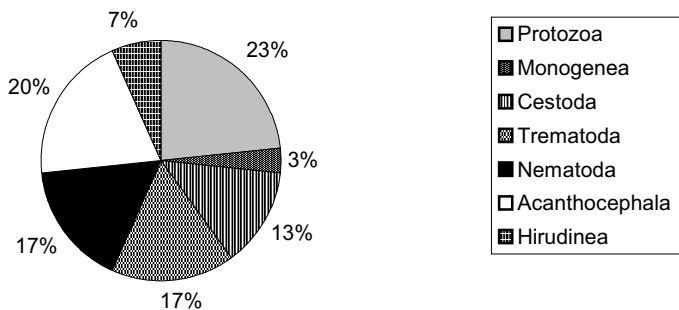


Рис. 112. Состав паразитофауны *Lota lota* из р. Лены. Используются данные О.Н. Пугачева (1984).

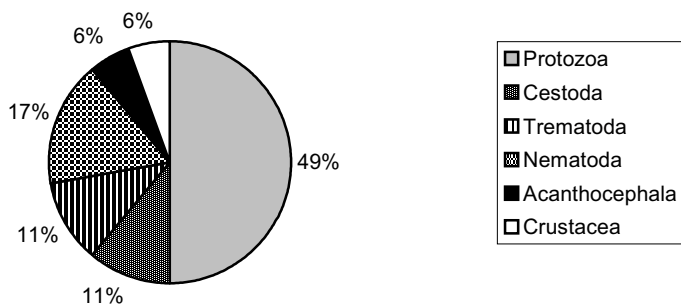


Рис. 113. Состав паразитофауны *Lota lota* из р. Колымы.

Использованы данные О.Н. Пугачева (1984).

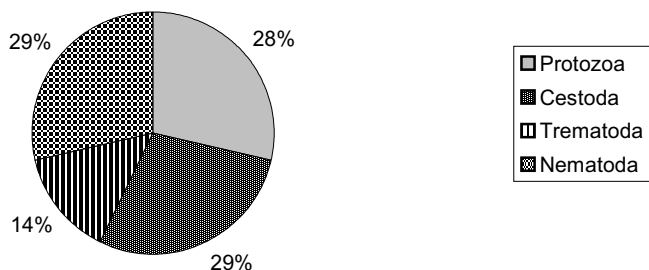


Рис. 114. Состав паразитофауны *Lota lota* из р. Анадыря.

Использованы данные О.Н. Пугачева (1984).

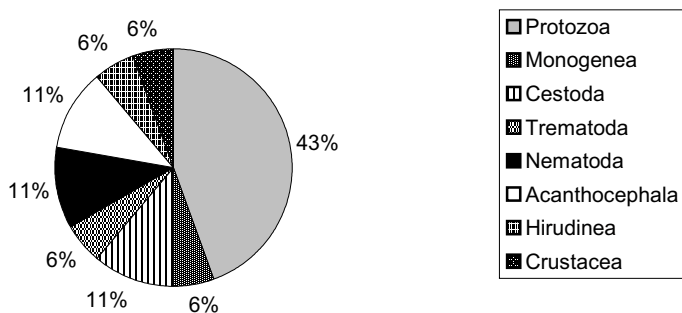


Рис. 115. Состав паразитофауны *Lota lota* из р. Пенжины.

Использованы данные О.Н. Пугачева (1984).

Инфрасообщества паразитов налима

Все обследованные рыбы были заражены многоклеточными паразитами; для инфрасообществ налима характерна очень небольшая доля рыб с одним видом паразитов (0.07). В среднем в инфрасообществе отмечается 3.5 вида и 14 особей паразитов. Автогенных видов и по количеству (2), и по доле особей (0.633) в 2 раза

больше, чем аллогенных (1 и 0.367 соответственно). Специалистов в 10 раз меньше, чем генералистов, и доля их особей в 17 раз меньше. Доминирует автогенный генералист — цестода *Trienophorus nodulosus*. Значения статистических индексов свидетельствуют о том, что инфрасообщества паразитов налима относительно сбалансированны по видам и численности особей (табл. 84; рис. 116, 117).

Таблица 84

Характеристики инфрасообществ паразитов *Lota lota* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	15/15
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.07 (1)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–6) $3.5 \pm 0.435; 1.685$
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–33) $14 \pm 2.783; 10.778$
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–5) $2 \pm 0.485; 1.877$
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.633 \pm 0.106; 0.409$
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–2) $1 \pm 0.165; 0.639$
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.367 \pm 0.106; 0.409$
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.3 \pm 0.126; 0.488$
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–0.39) $0.055 \pm 0.029; 0.114$
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–5) $3 \pm 0.389; 1.506$
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.61–1) $0.945 \pm 0.029; 0.114$
Доминантный вид	<i>Trienophorus nodulosus</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.333–1) $0.625 \pm 0.059; 0.231$
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.664 \pm 0.087; 0.337$
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1.244) $0.662 \pm 0.109; 0.423$

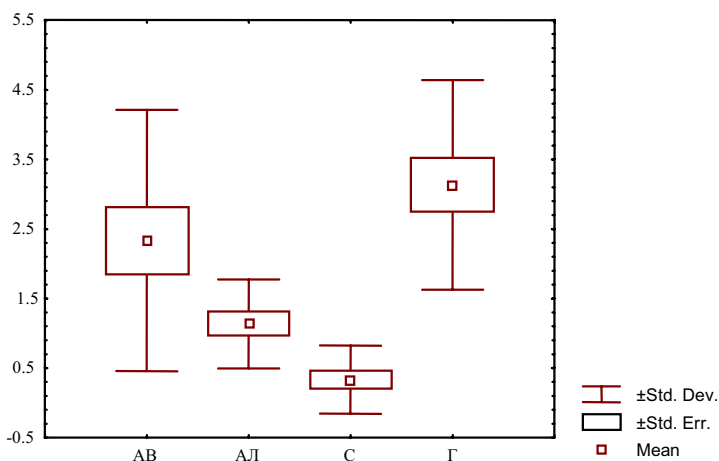


Рис. 116. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Lota lota* из оз. Байкал.

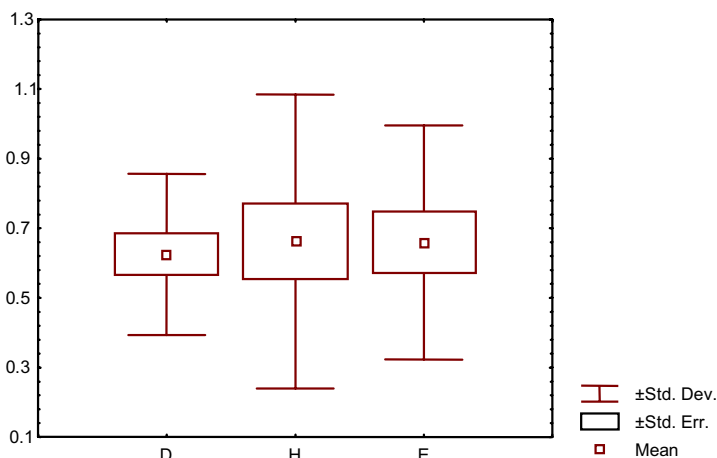


Рис. 117. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Lota lota* из оз. Байкал.

Компонентное сообщество паразитов налима

Компонентное сообщество паразитов налима озера Байкал представлено 13 видами многоклеточных паразитов, 8 из которых — автогенные, 5 — аллогенные (табл. 85). Специалистов — 1 вид, генералистов — 12. Соотношение долей особей у автогенных и аллогенных видов и у специалистов и генералистов составляет 0.6 и 0.4 соответственно. Доминирует автогенный генералист *Triaenophorus nodulosus*.

Сравнение наших результатов с данными из рек Лены и Колымы позволило установить следующее: компонентные сообщества паразитов налима в этих реках представлены меньшим, чем в Байкале, числом видов (9 и 5). Везде доминируют автогенные виды; специалистов меньше, чем генералистов, в 12.8 (р. Лена) и 1.5 раза (р. Колыма). В Байкале и Колыме доминирует автогенный генералист *Triaenophorus nodulosus*, в Лене автогенный специалист *Eubothrium rugosum*. По-видимому, байкальский и колымский налимы в меньшей степени ведут хищный образ жизни — питаются зоопланктоном и бентосом — или получают этих паразитов при ихтиофагии, в отличие от налима из Лены, который более склонен к хищничеству.

Значения статистических индексов показывают, что компонентные сообщества налима в Байкале являются наиболее сбалансированными по сравнению с таковыми из Лены и Колымы. В реке Лене сообщество слабо сбалансировано из-за очень большой численности доминирующего вида. Поэтому можно считать, что компонентные сообщества паразитов налима из Байкала и Колымы более сбалансированны и разнообразны, чем сообщество из реки Лены (табл. 85). Значение индекса Симпсона больше у налима из Байкала по сравнению с таковыми из рек Лены и Колымы, что свидетельствует о большем разнообразии сообщества паразитов налима из Байкала.

Таблица 85

Характеристики компонентных сообществ *Lota lota* из различных водоемов

	Байкал**	Лена*	Колыма*
Исследовано рыб	15	15	13
Общее количество видов паразитов	13	9	5
Общее количество особей паразитов	313	1226	176
Количество АВ видов	8	8	4
Доля особей АВ видов	0.6	0.998	0.778
Количество АЛ видов	5	1	1
Доля особей АЛ видов	0.4	0.002	0.222
Количество видов С	1	1	2
Доля особей видов С	0.4	0.979	0.011
Количество видов Г	12	8	3
Доля особей видов Г	0.6	0.021	0.989
Доминантный вид	<i>Tn</i>	<i>Er</i>	<i>Tn</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ	С/АВ	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.214	0.979	0.636
Выравненность	0.747	0.065	0.587
Индекс Шеннона	1.915	0.144	0.946
Теоретический индекс Шеннона	2.565	2.197	1.609
Индекс Симпсона	11.907	1.269	2.136
Теоретический индекс Симпсона	13	9	5
Состояние сообщества	зрелое	незрелое	незрелое

Примечание. * — использованы данные О.Н. Пугачева (1984); ** — наши данные; *Tn* — *Triaenophorus nodulosus*; *Er* — *Eubothrium rugosum*.

9. Семейство PERCIDAE Cuvier, 1816 — окуневые

1. *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 — речной окунь

Широко распространенный в Европе и в Азии вид. В России встречается повсеместно в реках и озерах бассейна Ледовитого океана от р. Пасвика до Колымы; на юг до Черного моря и Северного Кавказа. Отсутствует в Крыму, в бассейне Амура и Анадыря (Берг, 1949б; Попова и др., 1993).

В Байкале окунь встречается в сорах, заливах, бухтах, а также в предустьевых участках рек, в самих реках и в прибрежных озерах. В Байкале обитают 2 формы окуня: мелкая — соровая и крупная — байкальская. Половой зрелости окунь достигает в 3–4 года, реже к 5 годам. Нерестится с середины мая до 10 июня. В уловах обычно преобладают самки. Соотношение полов 1 : 5 (Асхаев, 1958б).

Нами обследовано 15 экз. окуня из Истоминского сора Байкала: 6 самок и 9 самцов, размером 15–21 см (средний 18 см).

Было отмечено 19 видов паразитов: 3 специфичных паразита — *Dermocystidium percae*, *Proteocephalus percae* и *Achtheres percarum* (табл. 86), остальные виды — паразиты широкого круга рыб. Более всего окунь был заражен *Henneguya psorospermica*, *Triaenophorus nodulosus*, *Proteocephalus percae* и *Raphidascaris acus*.

В результате анализа литературных и наших данных было установлено, что у окуня из озера Байкал паразитирует 27 видов паразитов (табл. 87; рис. 118). 13 видов имеют простой, 14 — сложный жизненный цикл (рис. 119).

Наиболее многочисленна паразитофауна окуня из р. Оби и р. Лены, где отмечено 48 и 36 видов соответственно; в р. Енисее отмечено 26, в Колыме — только 9 видов (рис. 120–122).

Ядро паразитофауны формируют 3 вида — *Trichodina urinaria*, *Ichthyocotylurus variegatus*, *Raphidascaris acus*.

Таблица 86

Зараженность паразитами *Perca fluviatilis* из оз. Байкал (наши данные по 15 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Dermocystidium percae</i> *	33.3	—	—
<i>Myxidium pfeifferi</i>	13.3	—	—
<i>Myxobolus mülleri</i>	13.3	—	—
<i>Henneguya lobosa</i>	26.7	—	—
<i>H. psorospermica</i>	40	—	—
<i>Trichodina nigra</i>	13.3	—	—
<i>T. percarum</i>	26.7	—	—
<i>T. urinaria</i>	26.7	—	—
<i>Apiosoma</i> sp.	13.3	—	—
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	46.7	1–4	1
<i>Proteocephalus percae</i> *	73.3	2–30	7.53
<i>Allocreadium isoporum</i>	26.7	2–15	1.73
<i>Bunodera luciopercae</i>	40	1–7	1.53
<i>Diplostomum spathaceum</i> (mc)	26.7	2–7	0.93
<i>D. volvens</i> (mc)	33.3	1–10	1.07
<i>Tylodelphys clavata</i> (mc)	13.3	1	0.13
<i>Raphidascaris acus</i> (l)	40	2–4	1.13
<i>Echinorhynchus borealis</i>	13.3	3–7	0.67
<i>Achtheres percarum</i> *	33.3	1–5	1

Примечание. * — специфичные паразиты окуня.

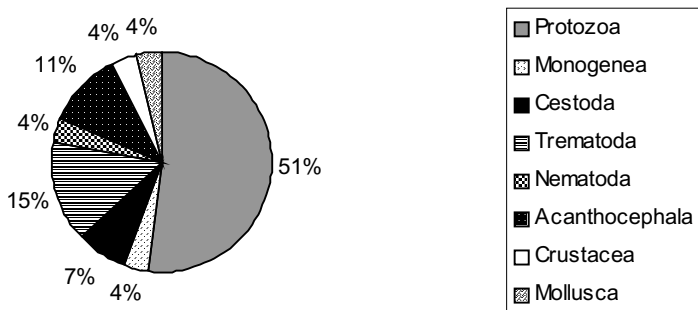
Таблица 87

Паразитофауна *Perca fluviatilis* из различных водоемов
(литературные и наши данные)

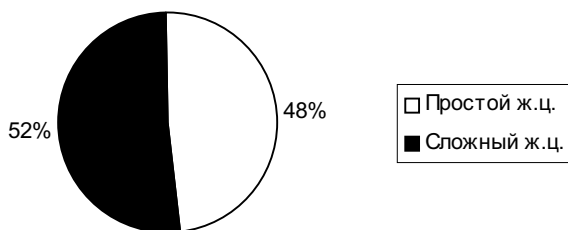
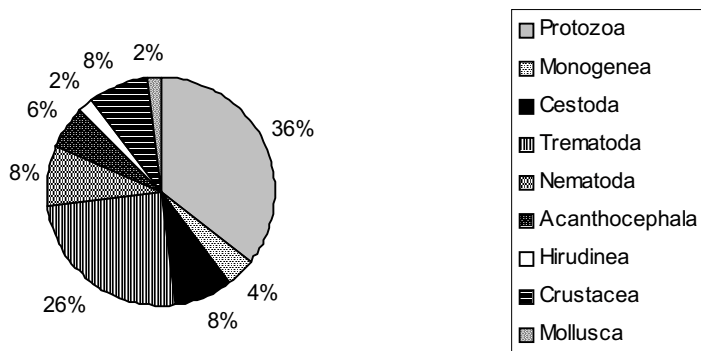
Виды паразитов	Обь	Енисей	Байкал	Лена	Кольма
<i>Trypanosoma percae</i>			+		
<i>T. carassii</i>			+		
<i>Trypanosoma</i> sp.			+		
<i>Cryptobia litoralis perca</i>			+		
<i>Eimeria percae</i>			+		
<i>Myxidium pfeifferi</i>			+		
<i>Sphaerospora pectinacea</i>	+		+		
<i>Myxosoma anurum</i>	+				
<i>Myxobolus ellipsoides</i>	+ ?			+ ?	
<i>M. lobosa</i>			+		
<i>M. mülleri</i>			+		
<i>M. permagnus</i>	+	+			
<i>Henneguya creplini</i>	+				
<i>H. psorospermica</i>	+	+	+	+	
<i>Pleistophora acerina</i>	+ ?				
<i>Hemiophrys macrostoma</i>				+	
<i>Apiosoma amoebae</i>	+				
<i>A. baueri</i>	+			+	
<i>A. campanulata</i>	+			+	+
<i>A. conica</i>					+
<i>Apiosoma</i> sp.			+		
<i>Capriniana piscium</i>				+	+
<i>Capriniana</i> sp.			+		
<i>Epistylis lwoffi</i>	+				
<i>Trichodina acuta</i>	+				
<i>T. domerguei</i>	+	+		+	
<i>T. mutabilis</i>	+				
<i>T. urinaria</i>	+	+	+	+	+
<i>Trichodinella epizootica</i>	+ ?		+	+	
<i>Dermocystidium salmonis</i>		+ ?		+ ?	
<i>D. percae</i>			+		
<i>Ancyrocephalus paradoxus</i>	+ ?			+ ?	
<i>A. percae</i>		+ ?			+
<i>Gyrodactylus cernuae</i>	+	+			
<i>G. lucii</i>			+		
<i>G. longiradix</i>		+			
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	+	+	+	+	
<i>Cyathocephalus truncatus</i>		+		+	
<i>Diphyllobothrium latum</i>	+				

Окончание таблицы 87

Виды паразитов	Обь	Енисей	Байкал	Лена	Колыма
<i>Proteocephalus cernuae</i>	+	+		+	
<i>P. dubius</i>				+	
<i>P. percae</i> *	+	+	+	+	
<i>Bucephalus polymorphus</i>	+				+
<i>Rhipidocotyle illense</i>	+				
<i>Phyllodistomum folium</i>	+				
<i>P. pseudofolium</i>				+	
<i>Azygia lucii</i>	+	+		+ ?	
<i>Bunodera luciopercae</i>	+	+	+	+	
<i>Allocreadium laymani</i>		+ ?			
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i> (mc)	+				
<i>I. platycephalus</i> (mc)				+	
<i>I. variegatus</i> (mc)	+	+	+	+	+
<i>Diplostomum yogoenum</i> (mc)	+				
<i>D. paraspathaceum</i> (mc)	+				
<i>D. spathaceum</i> (mc)	+	+	+	+	
<i>Tylodelphys clavata</i> (mc)	+		+	+	
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> (mc)	+				
<i>Posthodiplostomum brevicaudatum</i> (mc)	+				
<i>Echinostoma revolutum</i>				+	
<i>Raphidascaris acus</i> (l)	+	+	+	+	+
<i>Cystidicoloides tenuissima</i>				+	
<i>Ichthyobronema hamulatum</i>	+				
<i>Camallanus lacustris</i>	+	+		+	
<i>Pseudocapillaria salvelini</i>		+			
<i>Eustrongylides</i> sp.	+			+	
<i>Desmidocercella numidica</i>				+	
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	+	+		+	+
<i>Echinorhynchus borealis</i>	+	+	+	+	
<i>E. salmonis</i>		+		+	
<i>E. salmonis salmonis</i>			+		
<i>E. salmonis baicalensis</i>			+		
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	+				
<i>Piscicola geometra</i>	+				
<i>Anodonta cygnea sedakovi</i>	+		+		
<i>Unionicola crassipes</i>		+			
<i>Achtheres percarum</i>	+	+	+	+	
<i>Ergasilus briani</i>				+	
<i>E. sieboldi</i>	+			+	
<i>Argulus foliaceus</i>	+	+			
Всего	47	26	27	35	9

Рис. 118. Состав паразитофауны *Perca fluviatilis* из оз. Байкал.

Авторы данных указаны в примечании к табл. 87.

Рис. 119. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Perca fluviatilis* из оз. Байкал.Рис. 120. Состав паразитофауны *Perca fluviatilis* из р. Оби.

Авторы данных указаны в примечании к табл. 87.

Примечание к табл. 87. Использованы данные: по Байкалу — В.Е. Заики (1965), С.В. Прониной, Н.М. Пронина (2001), Т.Р. Хамнуевой (2001), Н.М. Пронина, С.Д. Санжиевой (2001), N. Pronin (1998); по рр. Оби, Енисею, Лене, Колыме взяты из монографии О.Н. Пугачева (1984), который использовал материалы О.Н. Бауера (1948а), С.Д. Титовой (1965), Н.М. Пронина (1966), В.А. Ройгмана и А.Н. Наумовой (1967), С.М. Коновалова (1971), Н.М. Губанова и др. (1972а), А.А. Флоринской (1976), Т.А. Бочаровой (1977), В.А. Однокурцева (1979).

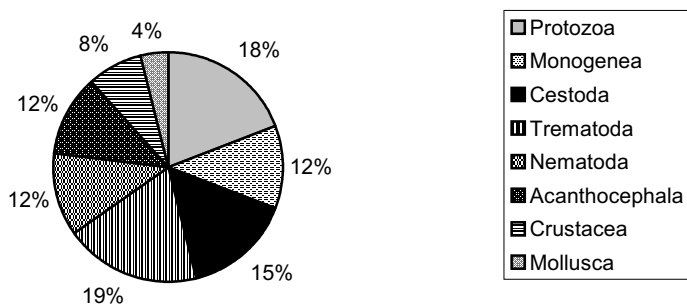


Рис. 121. Состав паразитофауны *Perca fluviatilis* из р. Енисея.

Авторы данных указаны в примечании к табл. 87.

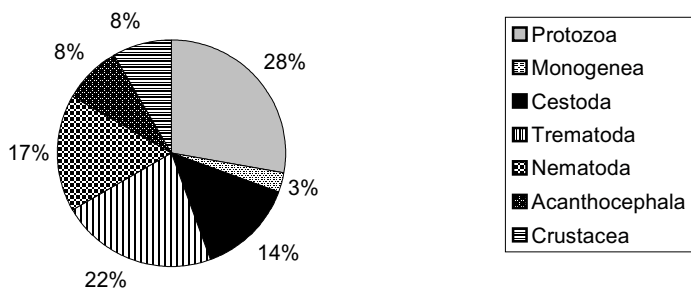


Рис. 122. Состав паразитофауны *Perca fluviatilis* из р. Лены.

Авторы данных указаны в примечании к табл. 87.

Инфрасообщества паразитов окуня

Все 15 обследованных рыб были заражены многоклеточными паразитами, причем только у 2 рыб найдено по одному виду. В среднем в инфрасообществах присутствуют 3.5 вида паразитов и 16.8 особи. Автогенных видов — 2.9; доля аллогенных видов почти в 5 раз меньше таковой автогенных. Специалистов в 2.5 раза меньше, чем генералистов, но доли их особей отличаются незначительно — 0.43 и 0.57 соответственно. Доминирует автогенный специалист — цестода *Proteocephalus exiguus*. По значениям статистических индексов инфрасообщества паразитов налима в Байкале сравнительно сбалансированны и разнообразны (табл. 88; рис. 123, 124).

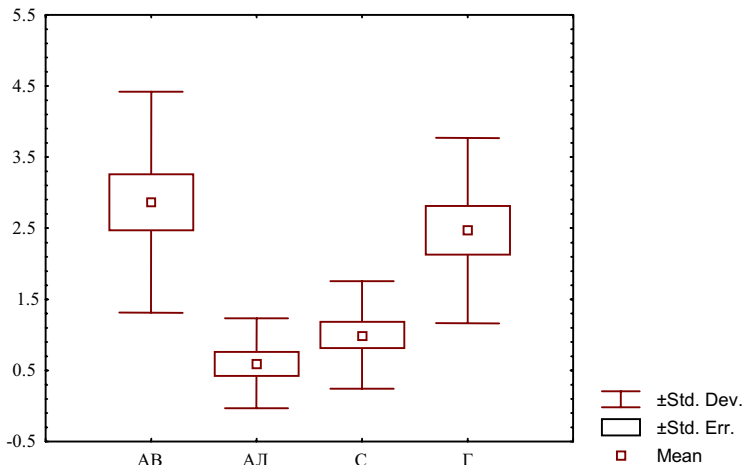
Компонентное сообщество паразитов окуня

Компонентное сообщество паразитов окуня озера Байкал (табл. 89) представлено 10 видами, их общая численность — 251 экз. Автогенных видов — 8, аллогенных — 2. Автогенные виды по доле особей (0.9) значительно превышают ал-

Таблица 88

Характеристики инфрасообществ паразитов *Perca fluviatilis* из оз. Байкал
(наши данные)

Исследовано рыб/заражено	15/15
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.13 (2)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–6) $3.5 \pm 0.4; 1.552$
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–36) $16.8 \pm 3.256; 12.611$
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–5) $2.9 \pm 0.401; 1.552$
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.25–1) $0.86 \pm 0.059; 0.231$
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–2) $0.6 \pm 0.163; 0.633$
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–0.75) $0.14 \pm 0.059; 0.231$
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–2) $1 \pm 0.195; 0.756$
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.43 \pm 0.089; 0.348$
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–4) $2.5 \pm 0.336; 1.302$
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.57 \pm 0.089; 0.348$
Доминантный вид	<i>Proteocephalus percae</i>
Характеристика доминантного вида	АВ/С
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.292–1) $0.593 \pm 0.063; 0.245$
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.669 \pm 0.091; 0.351$
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1.273) $0.728 \pm 0.112; 0.434$

Рис. 123. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Perca fluviatilis* из оз. Байкал.

логенные виды (0.1). Специалистов — 2, генералистов — 8 видов, и они в 1,5 раза превышают специалистов по доле особей. Значения индексов Шеннона и Симпсона свидетельствуют о том, что компонентное сообщество паразитов окуня из озера Байкал является разнообразным и сбалансированным, а значит, зрелым (табл. 89).

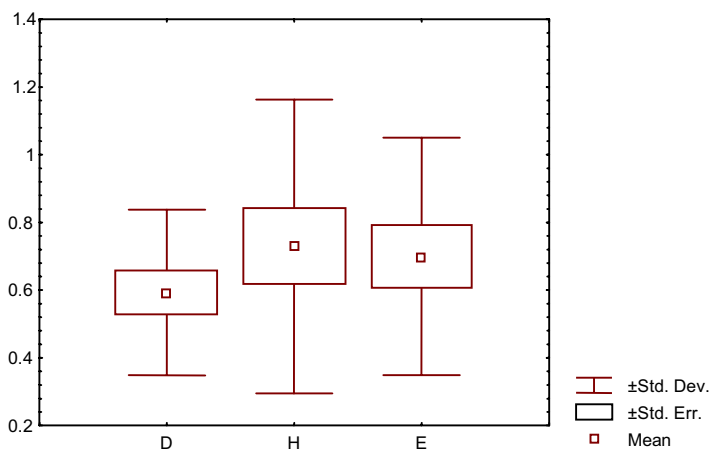


Рис. 124. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Perca fluviatilis* из оз. Байкал.

Таблица 89

Характеристики компонентного сообщества *Perca fluviatilis* из различных водоемов

Водоем	Байкал	Лена	Колыма
Исследовано рыб	15	15	15
Общее количество видов паразитов	10	5	5
Общее количество особей паразитов	251	84	37
Количество АВ видов	8	3	3
Доля особей АВ видов	0.9	0.16	0.93
Количество АЛ видов	2	2	2
Доля особей АЛ видов	0.1	0.84	0.07
Количество видов С	2	0	1
Доля особей видов С	0.4	0	0.01
Количество видов Г	8	5	4
Доля особей видов Г	0.6	1	0.99
Доминантный вид	<i>Pp</i>	<i>Ivar</i>	<i>Cl</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ	Г/АЛ	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.450	0.905	0.757
Выравненность	0.797	0.528	0.267
Индекс Шеннона	1.836	0.85	0.43
Теоретический индекс Шеннона	2.303	1.609	1.609
Индекс Симпсона	4.178	1.22	1.721
Теоретический индекс Симпсона	10	5	5
Состояние сообщества	зрелое	незрелое	незрелое

Примечание. *Pp* — *Proteocephalus percae*, *Ivar* — *Ichthyocotylurus variegatus*, *Cl* — *Camallanus lacustris*.

Таблица 90

Характеристики компонентных сообществ паразитов молоди *Perca fluviatilis* из оз. Гусино
(данные Н.М. Пронина, Г.Д. Тармаханова, О.Т. Русинек, 1985)

	Июнь 1979 г.		Август 1979 г.		Июнь 1980 г.		Август 1980 г.	
	контроль	сброс	контроль	сброс	контроль	сброс	контроль	сброс
Исследовано рыб	15	16	25	24	33	35	10	16
Общее количество видов паразитов	8	6	8	6	8	8	7	7
Общее количество особей паразитов	940	883	1346	1026	2222	1979	782	1142
Количество АВ видов	5	3	5	3	4	3	2	2
Доля особей АВ видов	0.036	0.02	0.126	0.101	0.035	0.023	0.052	0.032
Количество АЛ видов	3	3	3	3	4	5	5	5
Доля особей АЛ видов	0.964	0.98	0.874	0.899	0.965	0.977	0.948	0.968
Количество видов С	3	1	2	1	1	1	0	0
Доля особей видов С	0.021	0.002	0.042	0.007	0.014	0.014	0	0
Количество видов Г	5	5	6	5	7	7	1	7
Доля особей видов Г	0.979	0.998	0.958	0.993	0.986	0.986	1	1
Доминантный вид	<i>Diplostomum volvens</i> (+ <i>D. gasterostei</i>)							
Характеристика доминантного вида	Г/АЛ							
Индекс Бергера – Паркера	0.87	0.854	0.8	0.807	0.936	0.961	0.881	0.88
Выравненность	0.282	0.288	0.407	0.399	0.167	0.11	0.284	0.286
Индекс Шеннона	0.585	0.516	0.847	0.715	0.346	0.229	0.553	0.555

Таблица 91

Характеристики компонентных сообществ паразитов молоди *Perca fluviatilis* из оз. Гусиного
(данные Н.М. Пронина, Г.Д. Тармаханова, О.Т. Русинек, 1985)

	Июль 1981 г.		Июль 1982 г.	
	контроль	сброс	контроль	сброс
Исследовано рыб	39	17	20	23
Общее количество видов паразитов	12	6	6	5
Общее количество особей паразитов	1472	606	520	820
Количество АВ видов	7	1	1	1
Доля особей АВ видов	0.063	0.003	0.002	0.001
Количество АЛ видов	5	5	5	4
Доля особей АЛ видов	0.937	0.997	0.998	0.999
Количество видов С	3	0	0	1
Доля особей видов С	0.012	0	0	0.001
Количество видов Г	9	6	6	4
Доля особей видов Г	0.988	1	1	0.999
Доминантный вид	<i>Diplostomum vohvrens (+ D. gasterostei)</i>			
Характеристика доминантного вида	Г/АЛ			
Индекс Бергера – Паркера	0.925	0.931	0.896	0.901
Выравненность	0.151	0.198	0.231	0.269
Индекс Шеннона	0.376	0.333	0.414	0.434

Сравнение наших данных с материалами О.Н. Пугачева (1984) по компонентным сообществам паразитов окуня из других водоемов (табл. 89) показало, что эти сообщества существенно отличаются друг от друга. Прежде всего, это касается количества и состава видов паразитов в сообществах. В Байкале у окуня отмечено в 2 раза больше многоклеточных паразитов, чем в Колыме и в Лене. Везде доминируют автогенные виды (и по количеству, и по доле особей); в Лене доля особей аллогенных видов значительно больше. В Байкале специалистов у окуня меньше, чем генералистов, а в Лене они вообще не отмечены. Все водоемы отличаются составом доминирующих видов: в Лене это аллогенный генералист — трематода *Ichthyocotylurus variegatus*, в Байкале — автогенный специалист *Proteocephalus percae*, а в Колыме — автогенный генералист *Camallanus lacustris*. В Колыме и Лене сообщества являются слабо сбалансированными и имеют низкие значения индексов разнообразия по сравнению с Байкалом.

Анализ данных по компонентным сообществам паразитов молоди окуня из озера Гусино (1985) за несколько лет исследований показал, что в целом количество видов может изменяться от 6 до 12; количество автогенных видов — от 1 до 7 (в среднем 3); аллогенных — от 3 до 5 (4). Аллогенные виды по доле особей значительно превышают автогенные виды. Количество видов-специалистов изменяется от 0 до 3 (в среднем 1), генералистов — от 1 до 9 (в среднем 6 видов). С 1979 по 1982 г. доминировал аллогенный генералист *Diplostomum volvens* с примесью *D. gasterostei*. Очень высокие значения индекса Бергера — Паркера и низкие — выравниваемости видов по обилию и Шеннона могут свидетельствовать о большой численности доминантного вида, что отражается на всех показателях. Эти данные позволяют предполагать, что в Гусином озере складываются достаточно напряженные условия, в которых существуют паразитарные сообщества окуня, независимо от места отбора проб (сброс — акватория озера в конце канала, куда поступают термальные воды ГРЭС; контроль — акватория озера вне влияния термальных вод ГРЭС) (табл. 90, 91).

10. Семейство COTTIDAE Bonaparte, 1832 — керчаковые, рогатковые

1. *Batrachocottus baicalensis* (Dybowski, 1874) — байкальская большеголовая широколобка

Эндемик озера Байкал. Распространен в прибрежной зоне Байкала до глубины 150 м, в мелководных заливах (сорях) отсутствует (Сиделева, 1998).

По данным Д.Н. Талиева (1955), байкальская большеголовая широколобка наиболее многочисленна в южной и средней частях озера, на севере встречается реже. Обитает в основном на каменисто-илистых и каменисто-песчаных грунтах, от побережья до глубин 100–150 м, чаще от 5 до 70 м. В больших количе-

ствах этот вид встречается в биотопах, представленных скоплениями губок. Нерест проходит в феврале – апреле, еще в подледный период на каменистом грунте, на глубинах, не превышающих 10 м. Пищевой рацион байкальской большеголовой широколобки на 80–90% состоит из гаммарид, остальная часть приходится на молодь рыб рода *Cottocomephorus*, а также моллюсков, личинок ручейников (Талиев, 1955). Как отмечает Д.Н. Талиев (1955), ротовые органы *B. baicalensis* устроены для схватывания и проглатывания пищи, о чем свидетельствуют сильные, конические и загнутые назад зубы. Другие детали строения рта и структура пищеварительной системы также подтверждают, что *B. baicalensis* ведет хищный образ жизни (Талиев, 1955).

Таблица 92

Зараженность *Batrachocottus baicalensis* паразитами (наши данные по 18 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Myxobilatus paragasterostei</i> *	16.7	–	–
<i>M. baicalensis</i> *	5.6	–	–
<i>Myxobolus talievi</i> *	22.2	–	–
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> * !	16.7	2–7	0.61
<i>Diphyllbothrium dendriticum</i> !	5.6	1	0.06
<i>D. ditremum</i> !	1	1	0.06
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	11.1	1–5	0.33
<i>Proteocephalus exiguus</i>	11.1	2–82	4.67
<i>Comphoronema werestschagini</i> **	44.4	1–6	1.33
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	11.1	2–10	1.67
<i>E. borealis</i>	22.2	1–30	2
<i>Baicalobdella torquata</i> *	5.6	1	0.06

Примечание. ! — вид отмечен впервые; * — эндемики Байкала, ** — для уточнения зоогеографического статуса вида из Байкала необходимы дополнительные исследования.

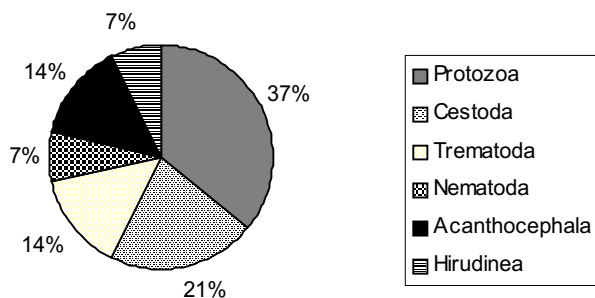


Рис. 125. Состав паразитофауны *Batrachocottus baicalensis* (наши данные).

Нами было обследовано 18 экз. этого вида, отловленных в апреле – мае 1994 г. в Лиственничном заливе Байкала; из них было 9 самцов длиной 9–12 см (средняя 10 см) и 9 самок длиной 7–11 см (средняя 8 см), что соответствует возрасту 2+...3+. Отмечено 12 видов паразитов (табл. 92; рис. 125).

Анализ литературных (табл. 93) и наших данных показал, что паразитофауна *B. baicalensis* представлена 24 видами паразитов, 11 из которых имеют простой, 13 — сложный жизненный цикл (рис. 126, 127). Эндемичные виды (5) развиваются без участия промежуточных хозяев.

Таблица 93

Паразитофауна *Batrachocottus baicalensis*

Вид паразита	Авторы данных
<i>Eimeria carpelli</i>	Заика, 1965
<i>Muxobilatus paragasterostei</i> *	Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001; наши данные
<i>M. baicalensis</i> *	Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001; наши данные
<i>Muxobolus talievi</i> *	Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001; наши данные
<i>Apiosoma</i> sp.	Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965
<i>Trichodina baicalensis</i> *	Догель, Боголепова, 1957; Штейн, 1979, 1984; Пронин, 2001
<i>T. tenuiformis</i> *	Штейн, 1979, 1984; Пронин, 2001
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> * !	Наши данные
<i>Diphyllbothrium dendriticum</i> ! (pl)	Наши данные
<i>D. ditremum</i> ! (pl)	Наши данные
<i>Diphyllbothrium</i> sp. (pl)	Заика, 1965
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	Заика, 1965; Русинек, 1995; Пронин, Санжиева, 2001
<i>Proteocephalus exiguus</i>	Заика, 1965; наши данные
<i>Baicalotrema polymorphum</i>	Заика, 1965
<i>Crepidostomum farionis</i>	Заика, 1965; Некрасов и др., 2001
<i>Allocreadium isoporum</i>	Заика, 1965
<i>Comephoronema werestschagini</i>	Наши данные
<i>Ichthyobronema hamulatum</i>	Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	Заика, 1965; Русинек, 1995
<i>E. salmonis salmonis</i>	Балданова, Пронин, 2001
<i>E. salmonis baicalensis</i> *	Балданова, Пронин, 2001
<i>E. borealis</i>	Догель и др., 1949; Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Балданова, Пронин, 2001; наши данные
<i>Baicalobdella torquata</i> *	Догель, Боголепова, 1957; наши данные
<i>Salmincola cottidarum</i> *	Догель, Боголепова, 1957

Примечание. * — эндемичные виды; ! — вид отмечен у данного хозяина впервые.

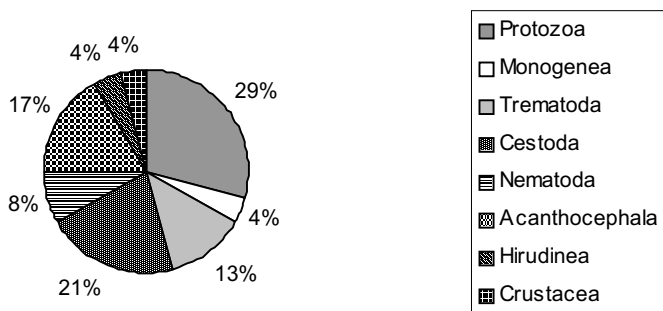


Рис. 126. Состав паразитофауны *Batrachocottus baicalensis* из оз. Байкал (по литературным и нашим данным).

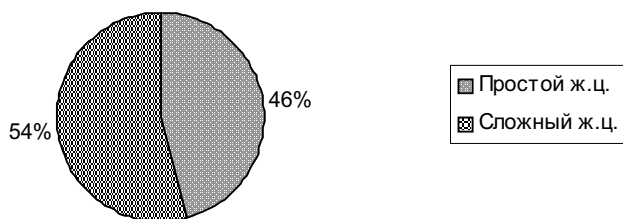


Рис. 127. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Batrachocottus baicalensis* из оз. Байкал.

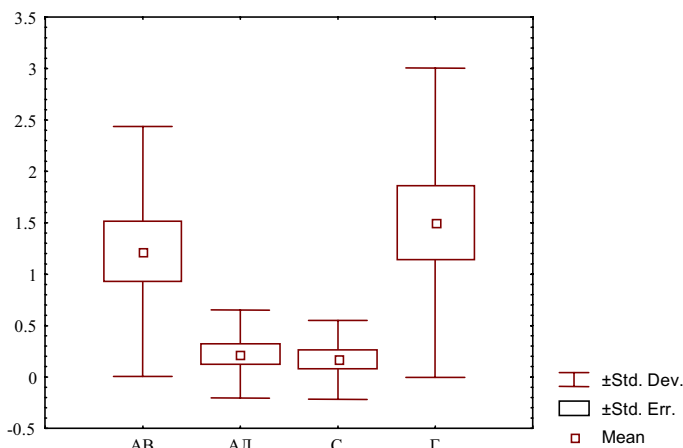
Инфрасообщества паразитов большеголовой широколобки

Из 18 обследованных рыб 13 были заражены многоклеточными паразитами. Большая часть рыб (10) были без паразитов или имели по 1 виду, что свидетельствует об обедненности инфрасообществ. Анализ данных по инфрасообществам паразитов байкальской большеголовой широколобки показал, что 72.2% рыб заражены различными группами паразитов; при этом очень высока доля рыб с одним видом паразитов и без них (0.56), что отражается на соотношении долей особей паразитов среди автогенных, аллогенных видов, а также на доле особей специалистов и генералистов. Их сумма составляет в среднем 0.7, остальная часть (0.3) приходится на рыб без паразитов. Доминирует *Proteocephalus exiguus* — автогенный генералист. Видовой состав автогенных видов достаточно неоднороден и включает виды как с простым (*Gyrodactylus baicalensis*, *Baicalobdella torquata*), так и со сложным жизненным циклом (цестоды, нематоды, скребни). Аллогенные виды — *Diphyllbothrium dendriticum* и *D. ditremum* — паразиты рыбоядных птиц Байкала и его бассейна: серебристой, сизой, озерной чаек, чегравы, большой, красношейной и черношейной поганок (Ошмарин, 1965; Масарновский, Скрябин, 1979; Пронин и др., 1979; 1982; Тимошенко, 1990; Подковыров и др., 1991; Санжиева, Некрасов, 1993; Некрасов, 2000). *B. baicalensis*

Таблица 94

Характеристики инфрасообществ паразитов *Batrachocottus baicalensis*
(наши данные)

Исследовано рыб/заражено	18/13
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.56 (10)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–6) 1.7±0.388; 1.645
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–86) 10.4±4.979; 21.122
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–6) 1.6±0.107; 0.452
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.889±0.107; 0.452
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.1±0.076; 0.323
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–0.5) 0.111±0.03; 0.129
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.1±0.076; 0.323
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–0.17) 0.094±0.01; 0.043
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–5) 1.6±0.335; 0.419
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.906±0.107; 0.454
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.548±0.098; 0.417
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.332±0.102; 0.433
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1.344) 0.262±0.094; 0.399

Рис. 128. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Batrachocottus baicalensis* из оз. Байкал.

получает дифиллоботриид, поедая молодь подкаменщиковых рыб. Значения индексов свидетельствуют о том, что инфрасообщества паразитов являются обедненными и слабо сбалансированными (табл. 94; рис. 128, 129).

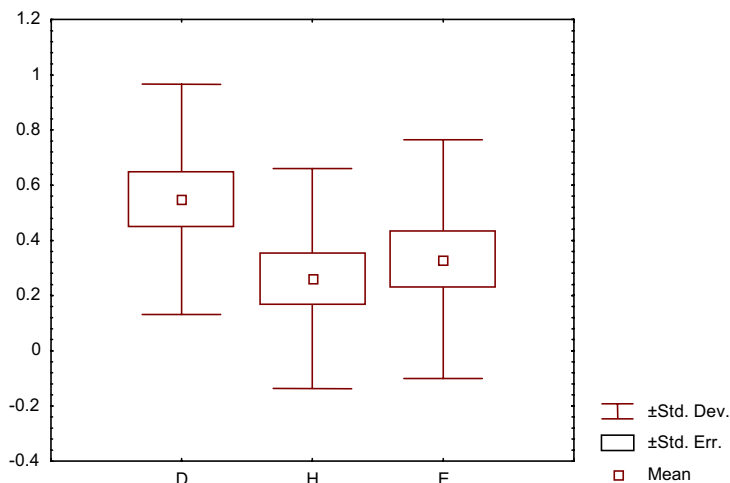


Рис. 129. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Batrachocottus baicalensis* из оз. Байкал.

Таблица 95

Характеристики компонентного сообщества *Batrachocottus baicalensis* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб	18
Общее количество видов паразитов	9
Общее количество особей паразитов	186
Количество АВ видов	7
Доля особей АВ видов	0.99
Количество АЛ видов	2
Доля особей АЛ видов	0.01
Количество видов С	1
Доля особей видов С	0.03
Количество видов Г	8
Доля особей видов Г	0.97
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.452
Выравненность	0.737
Индекс Шеннона	1.619
Теоретический индекс Шеннона	2.197
Индекс Симпсона	4.352
Теоретический индекс Симпсона	9
Состояние сообщества	зрелое

Компонентное сообщество паразитов большеголовой широколобки

Компонентное сообщество паразитов насчитывает 9 видов, общая численность особей — 186. Автогенных видов 7, аллогенных — 2; первые (0.99) по доле особей абсолютно преобладают над вторыми (0.01). Специалистов — 1, генералистов — 8 видов; генералисты (0.97) абсолютно доминируют над специалистами (0.03). Доминирует автогенный генералист *Proteocephalus exiguus*. По значениям индексов компонентное сообщество паразитов большеголовой широколобки является зрелым, поскольку хорошо сбалансировано и разнообразно (табл. 95).

2. *Batrachocottus multiradiatus* Berg, 1907 — пестрокрылая широколобка

Эндемик озера Байкал. Обитает повсеместно на глубинах 50–800 м, наиболее многочислен в Баргузинском заливе, Малом Море, на Селенгинском мелководье (Сиделева, 1998). По данным Д.Н. Талиева (1955), этот вид населяет биотопы с илистым дном и распределен по глубинам от 30 до 940 м, причем в летние месяцы взрослые особи обитают на глубинах 200–400 м, молодые — на 50–200 м; в зимний период и взрослые, и молодые рыбы ловятся на глубинах от 30 м и глубже. Нерест проходит с конца марта по конец мая, на глубинах 70–200 м. Питается в основном бокоплавами, реже — рыбами и циклопами.

Как отмечает Д.Н. Талиев (1955), пестрокрылая широколобка ловит добычу, подобно жирной широколобке, не только на дне, но и в придонных слоях воды. Для пестрокрылой широколобки характерна определенная избирательность в питании, она способна преследовать мелкие формы беспозвоночных.

Нами были обследованы 13 экз., отловленных в марте – апреле 1993 г. в Листвничном заливе, среди них было 7 самок размером 8.5–10.7 см (средний 8.2 см) и 6 самцов размером 7–11 см (средний 9 см), что соответствует возрасту 2+...3+.

Всего нами отмечено 5 видов паразитов. 4 вида являются эндемиками Байкала и развиваются без промежуточных хозяев (табл. 96). *Proteocephalus exiguus* развивается с участием планктонных ракообразных и отмечен у пестрокрылой широколобки на стадии молодого нестробилированного червя.

Таблица 96

Зараженность *Batrachocottus multiradiatus* паразитами (наши данные по 13 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Muxidium perniciosum</i> *	15.4	–	–
<i>Muxobolus talievi</i> *	20	–	–
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> *	20	2–4	0.69
<i>Proteocephalus exiguus</i>	53.3	5–43	10.76
<i>Salmincola cottidarum</i> *	53.3	2–4	1.54

Примечание. * — эндемики Байкала.

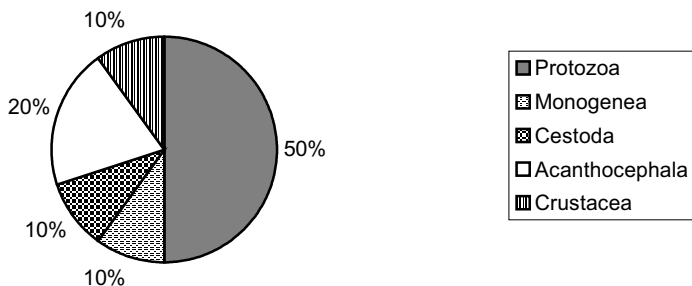
В результате анализа имеющихся литературных данных и наших материалов установлено, что паразитофауна пестрокрылой широколобки насчитывает 10 видов (табл. 97; рис. 130), 5 из которых имеют простой и 5 — сложный жизненный цикл (рис. 131). 6 видов — байкальские эндемики, 4 широко распространены в Палеарктике и Неарктике.

Таблица 97

Паразитофауна *Batrachocottus multiradiatus*

Виды паразитов	Авторы данных
<i>Cryptobia zaikai</i> *	Хамнуева, 2001; Хамнуева, Пронин, 2001
<i>Cryptobia</i> sp.	Заика, 1965
<i>Hexamita</i> sp.	Заика, 1965
<i>Myxidium perniciosum</i> *	Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001; наши данные
<i>Myxobolus talievi</i> *	Наши данные
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> *	Догель и др., 1949; Боголепова, 1950; Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Русинек, 1995, 2001a
<i>Proteocephalus exiguus</i>	Заика, 1965; наши данные
<i>Echinorhynchus salmonis baicalensis</i> *	Балданова, Пронин, 2001a, б
<i>E. borealis</i>	Догель, Боголепова, 1957
<i>Salmincola cottidarum</i> *	Заика, 1965; наши данные

Примечание. * — эндемики Байкала.

Рис. 130. Состав паразитофауны *Batrachocottus multiradiatus*.

Авторы данных приведены в табл. 97.

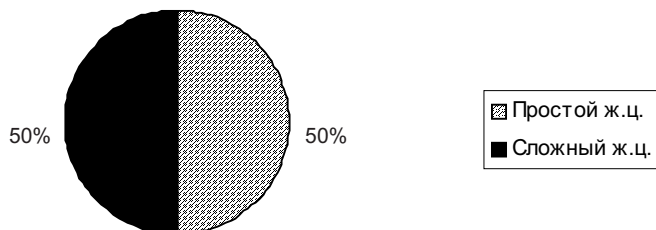
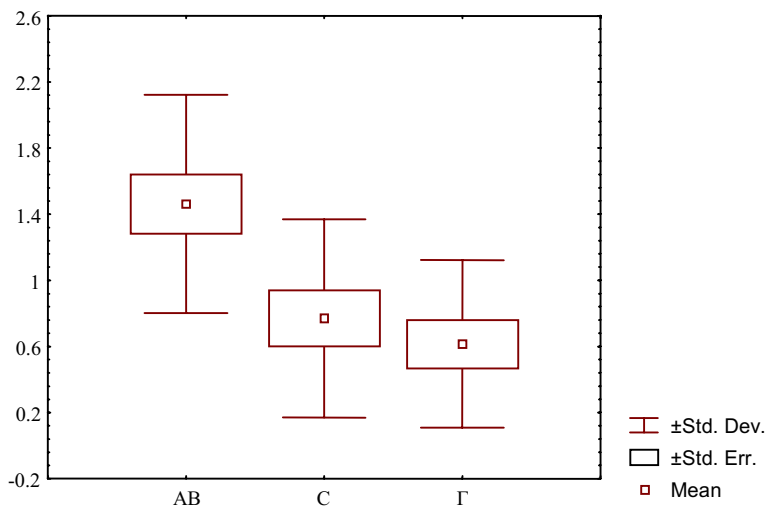
Рис. 131. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Batrachocottus multiradiatus* из оз. Байкал.

Таблица 98

Характеристики инфрасообществ паразитов *Batrachocottus multiradiatus* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	13/13
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.54 (7)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–3) $1.5 \pm 0.183; 0.66$
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–3) $1.5 \pm 0.183; 0.66$
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–3) $1.2 \pm 0.243; 0.941$
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	1
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	0
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	0
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–2) $0.8 \pm 0.166; 0.599$
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.43 \pm 0.131; 0.473$
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.6 \pm 0.14; 0.506$
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.57 \pm 0.131; 0.473$
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.818–1) $0.94 \pm 0.022; 0.08$
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–0.66) $0.216 \pm 0.082; 0.295$
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–647) $0.179 \pm 0.069; 0.249$

Рис. 132. Количество автогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Batrachocottus multiradiatus* из оз. Байкал.

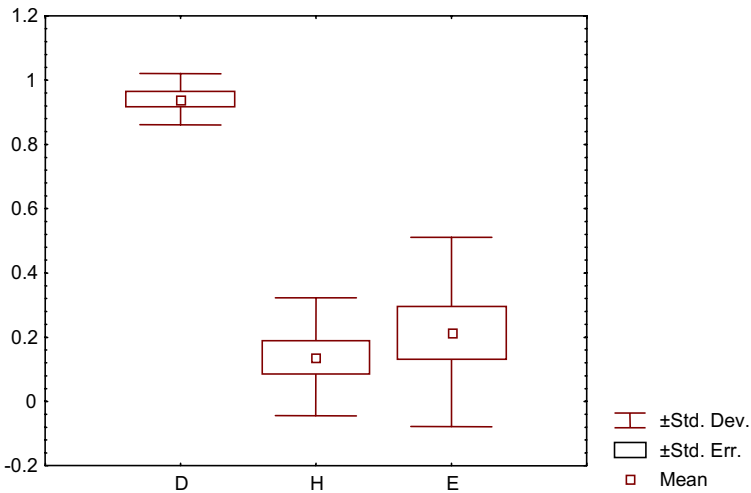


Рис. 133. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Batrachocottus multiradiatus* из оз. Байкал.

Инфрасообщества паразитов пестрокрылой широколобки

Все 13 рыб были заражены многоклеточными паразитами, но среди них велика доля рыб с одним видом паразитов (0.54), что свидетельствует об обедненности паразитарных инфрасообществ. Все инфрасообщества паразитов представлены автогенными видами. Аллогенные виды отсутствуют. Специалистов в среднем 0.8 вида, генералистов — 0.6; доля особей специалистов — 0.43, генералистов — 0.57. Доминирует автогенный генералист *Proteocephalus exiguus*. Большое значение индекса Бергера – Паркера свидетельствует о том, что доминантный вид существенно преобладает над всеми другими видами. Инфрасообщества паразитов являются обедненными, слабо сбалансированными (табл. 98; рис. 132, 133).

Компонентное сообщество паразитов пестрокрылой широколобки

Компонентное сообщество представлено 3 видами паразитов, численность особей которых равна 169. Все паразиты являются автогенными видами. Специалистов 2 вида, генералистов — 1, который и доминирует (его в 4 раза больше, чем всех специалистов). Это автогенный генералист *Proteocephalus exiguus*. Значения индексов свидетельствуют о том, что компонентное сообщество паразитов пестрокрылой широколобки является незрелым, поскольку обеднено и несбалансированно. Оно, вероятно, находится на стадии формирования, поскольку сборы материалов относятся к весеннему периоду (табл. 99). Значение индекса Симпсона указывает на низкий уровень биологического разнообразия в этом паразитарном сообществе.

Таблица 99

Характеристики компонентного сообщества *Batrachocottus multiradiatus*
из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб	13
Общее количество видов паразитов	3
Общее количество особей паразитов	169
Количество АВ видов	3
Доля особей АВ видов	1
Количество АЛ видов	0
Доля особей АЛ видов	0
Количество видов С	2
Доля особей видов С	0.2
Количество видов Г	1
Доля особей видов Г	0.8
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.828
Выравненность	0.514
Индекс Шеннона	0.565
Теоретический индекс Шеннона	1.098
Индекс Симпсона	1.424
Теоретический индекс Симпсона	3

3. *Batrachocottus nikolskii* Berg, 1900 — жирная широколобка

Эндемик озера Байкал. Распространен в зоне глубин от 100 до 1300 м (Сиделева, 1998). Как отмечает Д.Н. Талиев (1955), этот вид предпочитает илисто-каменистые грунты; обычно встречается на глубинах 100–120 м. Точное время нереста неизвестно, но самки этого вида со зрелой икрой отмечаются в апреле – мае. По характеру питания Д.Н. Талиев относит этот вид к батипелагической форме, поскольку в его рационе большую часть составляют голомянки, а из беспозвоночных — гаммариды.

Нами обследовано 15 экз. жирной широколобки, отловленных в феврале – апреле 1990 г. в Лиственичном заливе. Среди них было 8 самцов размером 14–15 см (средний 13 см) и 7 самок размером 11–14 см (средний 12 см). Было отмечено 10 видов паразитов, 6 из них — эндемики Байкала (табл. 100). Наличие микоспоридий с медленно и быстро опускающимися спорами свидетельствует о том, что этот вид довольно много времени проводит как в пелагиали, так и в бентали. Наличие 4 видов цестод, жизненный цикл которых связан с планктонными ракообразными, может свидетельствовать о том, что, поднимаясь в пелагиаль, жирная широколобка может питаться и зоопланктоном. Кроме того, эти виды

паразитов она может получать, поедая также молодь голомянковых рыб, которая является ее обычным пищевым объектом (Талиев, 1955).

Анализ литературных и наших данных показывает, что паразитофауна жирной широколобки представлена 17 видами паразитов, 7 из которых — байкальские эндемики (табл. 101, 102; рис. 134). 7 видов имеют простой, 10 — сложный жизненный цикл (рис. 135).

Таблица 100

Зараженность *Batrachocottus nikolskii* паразитами (наши данные по 15 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Muxobilatus baicalensis</i> *	3	–	–
<i>Muxobolus talievi</i> *	3	–	–
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> *	4	2–11	1.4
<i>G. bychowskianus</i> *	3	2–4	0.6
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i>	5	1–5	1.07
<i>D. ditremum</i>	2	1	0.13
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	4	1–2	0.33
<i>Proteocephalus exiguus</i>	5	4–25	4.33
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> *	5	2–7	1.53
<i>Comphoronema werestschagini</i>	2	3–9	0.8

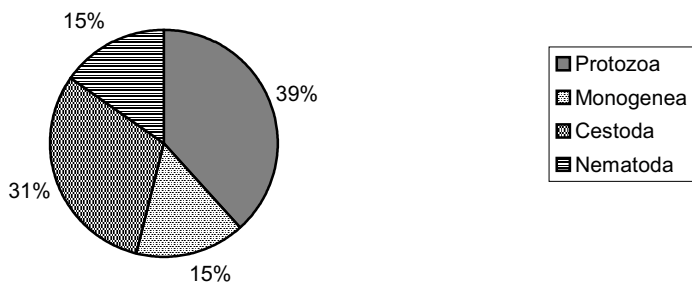
Примечание. * — эндемики Байкала.

Таблица 101

Паразитофауна *Batrachocottus nikolskii*

Виды паразитов	В.Е. Заика (1965)	Наши данные
<i>Hexamita</i> sp.	+	
<i>Apiosoma</i> sp.	+	
<i>Myxidium perniciosum</i> *	+	
<i>Muxobilatus baicalensis</i> *		+
<i>Muxobolus talievi</i> *	+	+
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> *	+	+
<i>G. bychowskianus</i> * !		+
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl) !		+
<i>D. ditremum</i> (pl) !		+
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	+	+
<i>Proteocephalus exiguus</i>	+	+
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> * (l)	+	+
<i>Comphoronema werestschagini</i>	+	+
Всего: 13	8	10

Примечание. * — эндемики Байкала, ! — виды отмечены впервые у данного хозяина.

Рис. 134. Состав паразитофауны *Batrachocottus nikolskii*.

Авторы данных приведены в табл. 102.

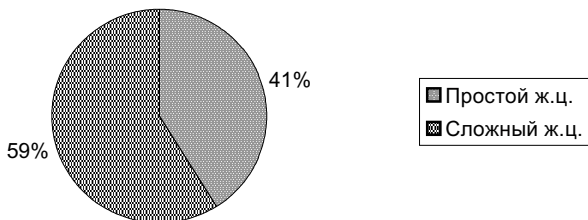
Рис. 135. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Batrachocottus nikolskii* из оз. Байкал.

Таблица 102

Паразитофауна *Batrachocottus nikolskii*

Виды паразитов	Авторы данных
<i>Hexamita</i> sp.	Заика, 1965
<i>Apiosoma</i> sp.	Заика, 1965
<i>Muxidium perniciosum</i> *	Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001
<i>Muxobilatus baicalensis</i> *	Наши данные
<i>Muxobolus talievi</i> *	Заика, 1965; Догель, Боголепова, 1957; Пронина, Пронин, 2001; наши данные
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> *	Заика, 1965; наши данные
<i>G. bychowskianus</i> * !	Наши данные
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> !	Наши данные
<i>D. ditremum</i> !	Наши данные
<i>Diphyllobothrium</i> sp.	Заика, 1965
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	Заика, 1965; Русинек, 1995; Пронин, Санжиева, 2001
<i>Proteocephalus exiguus</i>	Заика, 1965; наши данные
<i>Baicalotrema polymorphum</i>	Заика, 1965
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> *	Заика, 1965; наши данные
<i>Comphoronema werestschagini</i>	Заика, 1965; Русинек, 1995
<i>Ichthyobronema hamulatum</i>	Заика, 1965
<i>Echinorhynchus salmonis baicalensis</i> *	Балданова, Пронин, 2001а, б

Примечание. ! — вид впервые отмечен у данного хозяина.

Инфрасообщества паразитов жирной широколобки

Из 15 обследованных рыб 14 (или 93.3%) были заражены паразитами; 5 рыб имели по одному виду паразитов. В среднем на инфрасообщество приходится 2 вида и 10 особей паразитов. Автогенных видов — 1, аллогенных — 0.8; доли их особей равны 0.7 и 0.3 соответственно. Специалистов в инфрасообществах жирной широколобки — 0.5, генералистов — 1.5 вида; доли их особей равны 0.3 и 0.7 соответственно. Доминировал автогенный генералист *P. exiguus* (табл. 103; рис. 136, 137). Значения статистических индексов свидетельствуют о том, что инфрасообщества паразитов жирной широколобки являются обедненными и слабо сбалансированными.

Компонентное сообщество паразитов жирной широколобки

Компонентное сообщество паразитов жирной широколобки представлено 8 видами, количество особей составляет 162. Автогенных видов — 5, аллогенных — 3; доля особей первых в 2.3 раза больше доли вторых. Специалистов — 2 (*Gyrodactylus baicalensis*, *G. bychowskianus*), генералистов — 6 видов, последние по численности в 4 раза превышают специалистов (табл. 104). Значения индексов свидетельствуют о том, что компонентное сообщество паразитов жирной широколобки — зрелое (сбалансированно и разнообразно).

Таблица 103

Характеристики инфрасообществ паразитов *Batrachocottus nikolskii* в Байкале
(наши данные)

Исследовано рыб/заражено	15/14
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.4 (6)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–4) 2 ± 0.309 ; 1.195
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–42) 10 ± 2.764 ; 10.703
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–3) 1.2 ± 0.223 ; 0.862
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–1) 0.7 ± 0.091 ; 0.351
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–2) 0.8 ± 0.175 ; 0.676
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–1) 0.3 ± 0.082 ; 0.318
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–1) 0.5 ± 0.133 ; 0.516
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–1) 0.254 ± 0.08 ; 0.31
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–4) 1.5 ± 0.291 ; 1.125
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–1) 0.746 ± 0.091 ; 0.351
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–1) 0.649 ± 0.078 ; 0.3
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–1) 0.511 ± 0.122 ; 0.471
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–0.992) 0.397 ± 0.094 ; 0.4

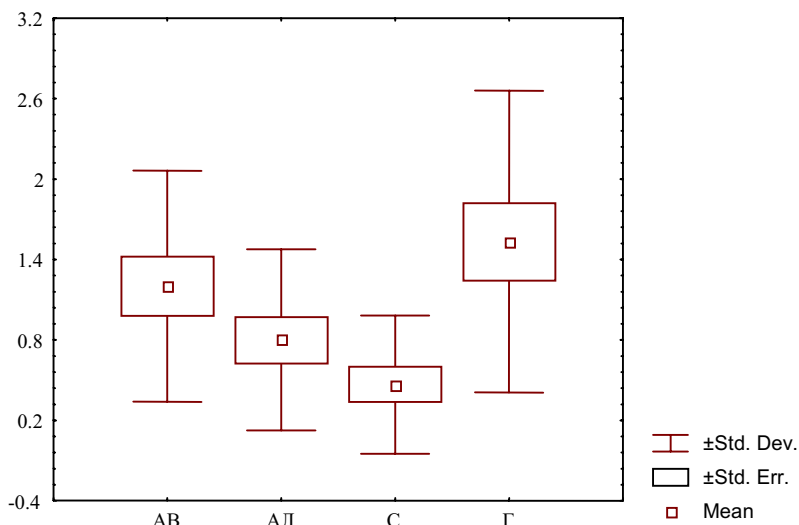


Рис. 136. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Batrachocottus nikolskii* из оз. Байкал.

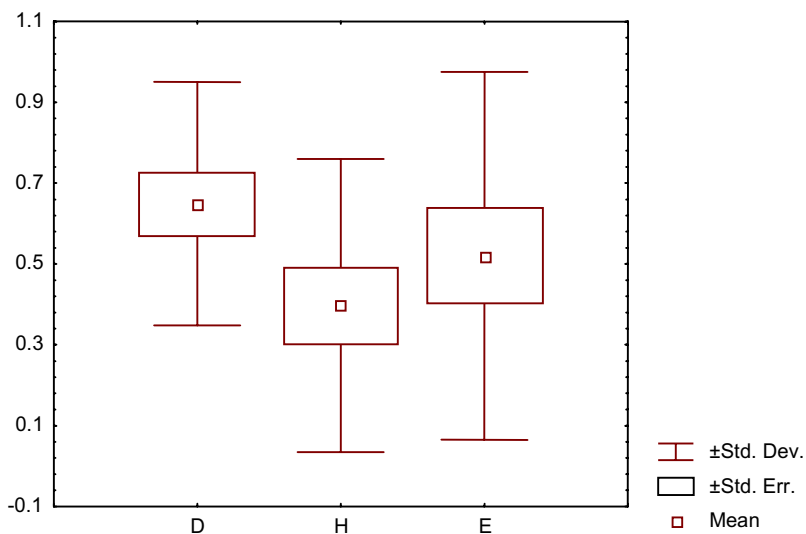


Рис. 137. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Batrachocottus nikolskii* из оз. Байкал.

Таблица 104

Характеристики компонентного сообщества *Batrachocottus nikolskii* из оз. Байкал
(наши данные)

Исследовано рыб	15
Общее количество видов паразитов	8
Общее количество особей паразитов	152
Количество АВ видов	5
Доля особей АВ видов	0.7
Количество АЛ видов	3
Доля особей АЛ видов	0.3
Количество видов С	2
Доля особей видов С	0.2
Количество видов Г	6
Доля особей видов Г	0.8
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.421
Выравненность	0.811
Индекс Шеннона	1.685
Теоретический индекс Шеннона	2.079
Индекс Симпсона	4.232
Теоретический индекс Симпсона	8
Состояние сообщества	зрелое

Общий анализ данных по паразитам рыб рода *Batrachocottus* из озера Байкал

Паразитофауна

В результате анализа собственных и литературных данных было установлено, что паразитофауна 3 видов широколобок рода *Batrachocottus* из озера Байкал представлена 30 видами и подвидами, среди которых 13 (43.3%) — байкальские эндемики, другие 13 имеют довольно широкое распространение в Палеарктике, за исключением *Baicalotrema polymorphum*, которая кроме Байкала отмечена только в оз. Иссык-Куль (у голого османа *Diptychus dybowskii*) (Быховская-Павловская, Кулакова, 1987); *Proteocephalus exiguus* и *Echinorhynchus salmonis* известны также из Северной Америки и являются паразитами сиговых рыб сем. Coregonidae (Margolis, Arthur, 1979; Amin, 1982) (табл. 105; рис. 138); 4 — не определены до вида. Общих для всех 3 видов *Batrachocottus* — 4 вида паразитов, включая 3 эндемичных. 12 видов имеют простой, 17 — сложный жизненный цикл (рис. 139).

Среди паразитов со сложным жизненным циклом 9 заканчивают свое развитие у большеголовых широколобок, другие 8 находятся у них на личиночной фазе развития, а для *Proteocephalus exiguus* эти широколобки являются паратеническими (резервуарными) хозяевами, поскольку у них не отмечено развития этого паразита.

Таблица 105

Паразитофауна рыб рода *Batrachocottus* из оз. Байкал

	<i>B. baicalensis</i>	<i>B. multiradiatus</i>	<i>B. nikolskii</i>
<i>Cryptobia zaikai</i> *		+	
<i>Cryptobia</i> sp.		+	
<i>Eimeria carpelli</i>	+		
<i>Hexamita</i> sp.		+	+
<i>Myxidium perniciosum</i> *		+	+
<i>Myxobilatus paragasterostei</i> *	+		
<i>M. baicalensis</i> *	+		+
<i>Myxobolus talievi</i>*	+	+	+
<i>Apiosoma</i> sp.	+		+
<i>Trichodina baicalensis</i> *	+		
<i>T. tenuiformis</i> *	+		
<i>Gyrodactylus baicalensis</i>*	+	+	+
<i>G. bychowskianus</i> *			+
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)	+		+
<i>D. ditremum</i> (pl)	+		+
<i>Diphyllobothrium</i> sp. (pl)	+		+
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	+		+
<i>Proteocephalus exiguus</i>	+	+	+
<i>Baicalotrema polymorphum</i>	+		+
<i>Crepidostomum farionis</i>	+		
<i>Allocreadium isoporum</i>	+		
<i>Comephoronema werestschagini</i>	+		+
<i>Ichthyobronema hamulatum</i>	+		+
<i>Contracecum osculatum baicalensis</i> (l)*			+
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	+		
<i>E. salmonis salmonis</i>	+		
<i>E. salmonis baicalensis</i>*	+	+	+
<i>E. borealis</i>	+	+	
<i>Baicalobdella torquata</i> *	+		
<i>Salmincola cottidarum</i> *	+	+	
Всего: 30	24	10	17

Примечание. * — эндемики Байкала; жирным шрифтом выделены виды паразитов, общие для всех 3 видов рода *Batrachocottus*.

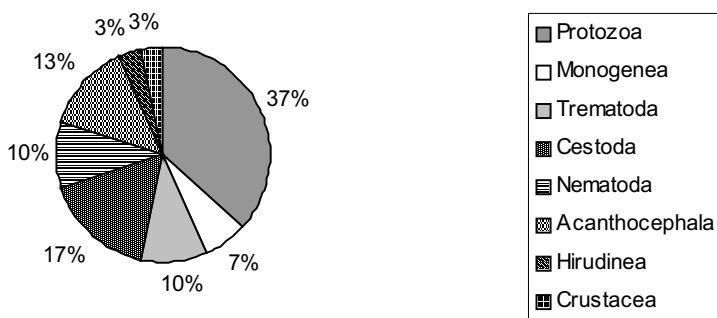


Рис. 138. Состав паразитофауны рыб рода *Batrachocottus* из оз. Байкал (по литературным и нашим данным).

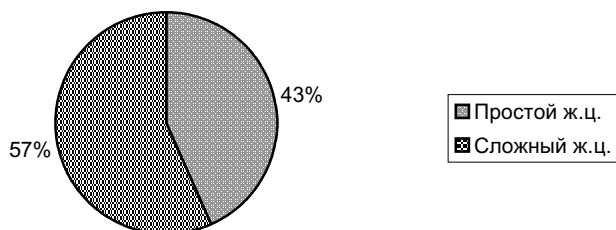


Рис. 139. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у рыб рода *Batrachocottus*.

Инфрасообщества паразитов

Инфрасообщества паразитов рыб рода *Batrachocottus* являются обедненными и слабо сбалансированными. Более всего это отмечается на пестрокрылой широколобке, что является отражением небольших значений численности видов, входящих в инфрасообщества, а также очень большой долей особей доминирующего вида.

Компонентные паразитарные сообщества

В целом паразитарные сообщества широколобок рода *Batrachocottus* представлены 19 видами многоклеточных паразитов, из которых 15 — автогенные и 4 — аллогенные виды. Окончательными хозяевами аллогенных видов являются птицы и млекопитающие, включая человека. Рыбам паразиты попадают по пищевым цепям. Но поскольку экологически промежуточные и окончательные хозяева достаточно разобщены, то заражение окончательных хозяев посредством рогатковидных рыб является довольно случайным событием. Можно говорить о том, что рогатковидные рыбы для аллогенных паразитов являются факультативными промежуточными хозяевами.

У всех 3 видов рода *Batrachocottus* доминирует автогенный генералист *P. exiguus*. Широколобки в его жизненном цикле играют роль резервуарного хозяина, поскольку в них этот паразит не развивается.

Анализ значений статистических индексов, характеризующих компонентные сообщества паразитов широколобок рода *Batrachocottus*, показал, что наименее сбалансированным и устойчивым является компонентное сообщество *B. multiradiatus*, которое особенно обеднено видами паразитов и слабо сбалансировано (рис. 140).

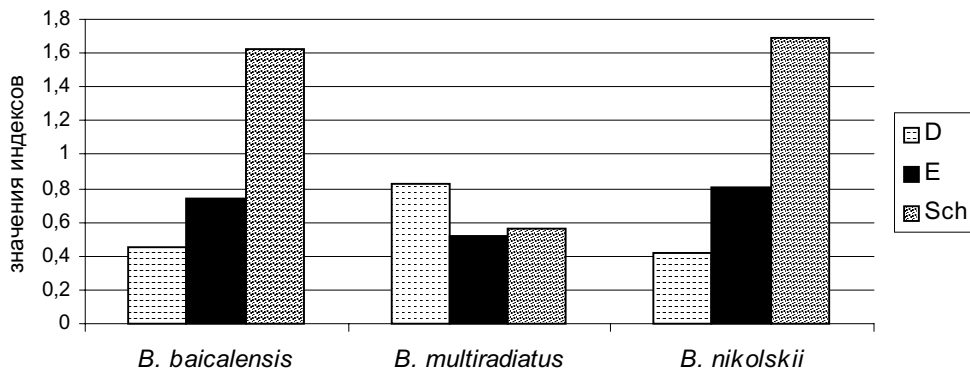


Рис. 140. Изменчивость индексов Бергера – Паркера, выравненности видов по обилию и Шеннона в компонентных сообществах паразитов рыб рода *Batrachocottus*.

4. *Cottocomephorus grewingkii* (Dybowski, 1874) — желтокрылка

Эндемик озера Байкал. Придонно-пелагическая рыба, распространенная по всем берегам Байкала от побережья до глубин 350 м (Сиделева, 1998). По данным Д.Н. Талиева (1955), у желтокрылки не отмечено ярко выраженной приуроченности к грунтам, но этот вид более многочислен на песчаных, песчано-каменистых и илистых грунтах. Предельный возраст 4–5 лет, половой зрелости вид достигает в 2–3 года. Выделяют три нерестовых стада. Самки мартовского стада нерестятся в конце февраля – начале апреля (1–1.5 мес.), майского — в середине апреля – мае (1.5–2 мес.), августовского — с конца июля до начала сентября (2–2.5 мес.) (Зубина, 1995; Сиделева, 1995; Сиделева и др., 1995). Рыбы питаются в основном зоопланктоном (*Epischura baicalensis* и *Cyclops kolensis*). По данным ряда авторов, копеподы составляют 50–75% в рационе этих коттоидных рыб, остальная часть приходится на макрогектопуса, придонных и донных беспозвоночных (Талиев, 1955; Коряков, 1972). Известно, что взрослые *C. grewingkii* питают-

Таблица 106

Зараженность *Cottocomephorus grewingkii* паразитами (наши данные по 26 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Myxidium perniciosum</i> *	34.6	–	–
<i>Myxobilatus baicalensis</i> *	11.5	–	–
<i>Myxobolus talievi</i> *	19.2	–	–
<i>Apiosoma</i> sp.	3.8	–	–
<i>Trichodina baicalensis</i> *	11.5	–	–
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	11.5	1	0.12
<i>Gyrodactylus bychowskianus</i> *	3.8	1	0.04
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	30.8	1–6	0.96
<i>Proteocephalus exiguus</i>	96.2	30–5031	311.19
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> *	38.5	1–16	1.5
<i>Salmincola cottidarum</i> *	3.8	1	0.04

Примечание. * — эндемики Байкала.

ся собственной молодью и молодью длиннокрылки. В августе 1985 г. на юге Байкала количество молоди желтокрылки в желудках взрослых особей рыб составляло от 15 до 27 экз. (Русинек, 1987). Как показали экспериментальные работы, *C. grewingkii* является более специализированным планктофагом, чем омуль, поскольку способен в течение всей жизни поедать рачков при любых, даже незначительных концентрациях их в планктоне (Тугарина, 1968; Волкова, 1979).

Нами было обследовано 26 экз. желтокрылки из Ливневичного залива Байкала, отловленных в феврале – марте 1992 г.: 15 самок размером 9–10.5 см (средний 10 см) и 11 самцов размером 12–13 см (средний 12 см). Было отмечено 11 видов паразитов, включая 6 эндемичных. 7 видов имеют простой жизненный цикл, 4 — сложный (цестоды развиваются через зоопланктон, *Contracaecum osculatum baicalensis* — предположительно через гаммарид) (табл. 106).

В настоящее время паразитофауна желтокрылки, по литературным и собственным данным, насчитывает 36 видов паразитов (табл. 107; рис. 141). 15 видов имеют простой, 21 — сложный жизненный цикл (рис. 142).

Инфрасообщества паразитов желтокрылки

Все 26 обследованных рыб были заражены многоклеточными паразитами, 9 рыб имели по одному виду (0.35), что свидетельствует об обедненности инфрасообществ. Среднее количество видов паразитов в инфрасообществе равно 1.85, среднее количество особей 314. Аллогенные виды отсутствуют, поэтому среднее количество автогенных видов совпадает с общим количеством видов

Паразитофауна *Cottocomephorus grewingkii*

Виды паразитов	Авторы данных
<i>Cryptobia lomakini baicalensis</i> *	Хамнуева, 2001; Хамнуева, Пронин, 2001
<i>C. litoralis</i> *	Хамнуева, 2001; Хамнуева, Пронин, 2001
<i>C. cotti</i> *	Хамнуева, 2001; Хамнуева, Пронин, 2001
<i>Hexamita</i> sp.	Заика, 1965
<i>Myxidium perniciosum</i> *	Догель и др., 1949; Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001; наши данные
<i>Myxobilatus baicalensis</i> *	Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001; наши данные
<i>M. paragasterostei</i> *	Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001; наши данные
<i>Myxobolus talievi</i> *	Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001; наши данные
<i>Scyphidia</i> sp.	Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001
<i>Apiosoma</i> sp.	Догель и др., 1949; Заика, 1965
<i>Trichodina baicalensis</i> *	Догель и др., 1949; Заика, 1965; наши данные
<i>T. cottocomephori</i> *	Штейн, 1979, 1984; Пронин, 2001г
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	Заика, 1965; Русинек, 1995, 2001а
<i>Gyrodactylus bychowskianus</i> *	Догель и др., 1949; Боголепова, 1950; Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Русинек, 1995, 2001а
<i>G. baicalensis</i> *	Русинек, 1995
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i>	Пронина, Пронин, 1991; Русинек, 1995; Пронин, Санжиева, 2001
<i>D. ditremum</i>	Пронин, Санжиева, 2001; наши данные
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	Заика, 1965; Русинек, 1995; Пронин, Санжиева, 2001
<i>Bothriocephalus</i> sp.	Ляйман, 1933; Догель и др., 1949; Заика, 1965
<i>B. opsariichthydis</i>	Русинек, 1995
<i>Proteocephalus</i> sp.	Ляйман, 1933
<i>P. longicollis</i>	Догель и др., 1949; Пронин, Санжиева, 2001
<i>P. exiguus</i>	Заика, 1965; Русинек, 1987, 1995
<i>Crepidostomum farionis</i>	Ляйман, 1933; Заика, 1965; Некрасов и др., 2001; наши данные
<i>Baicalotrema polymorphum</i>	Догель и др., 1949
<i>Ascarophis skrjabini</i>	Ляйман, 1933; Догель, Боголепова, 1957
<i>Ichthyobronema hamulatum</i>	Ляйман, 1933; Догель и др., 1949; Догель, Боголепова, 1957
<i>Cotephoronema werestschagini</i>	Ляйман, 1933; Догель и др., 1949; Догель, Боголепова, 1957; Русинек, 1995, 2001б
<i>Contracecum osculatum baicalensis</i> *	Ляйман, 1933; Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Русинек, 1995, 2001б
<i>Echinorhynchus borealis</i>	Заика, 1965; наши данные
<i>E. salmonis</i>	Русинек, 1995
<i>E. salmonis salmonis</i>	Балданова, Пронин, 2001а, б
<i>E. salmonis baicalensis</i> *	Балданова, Пронин, 2001а, б
<i>Baicalobdella torquata</i> *	Заика, 1965; Русинек, 1995
<i>B. cottidarum</i> *	Догель и др., 1949; Догель, Боголепова, 1957
<i>Salmincola cottidarum</i> *	Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Русинек, 1995

Примечание. * — эндемики Байкала.

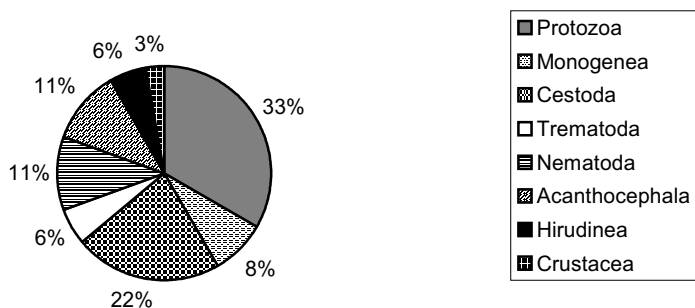


Рис. 141. Состав паразитофауны *Cottocomephorus grewingkii* (по литературным и нашим данным).

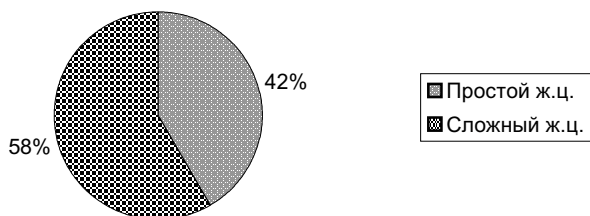


Рис. 142. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Cottocomephorus grewingkii* из оз. Байкал.

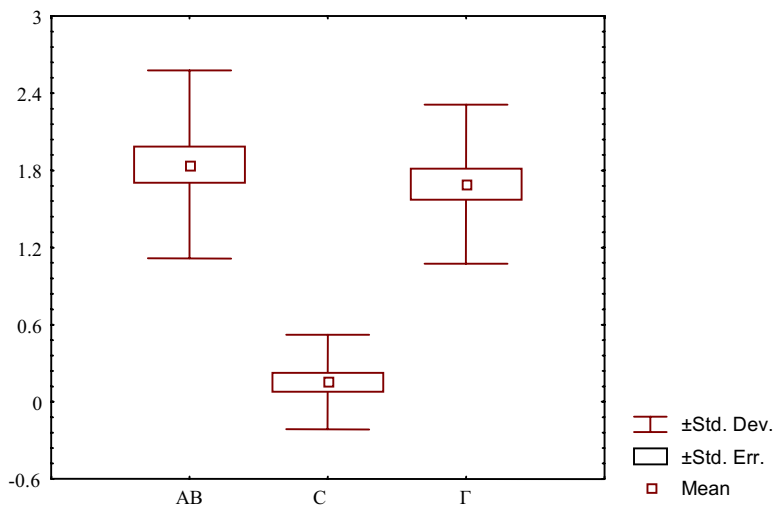


Рис. 143. Количество автогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Cottocomephorus grewingkii* из оз. Байкал.

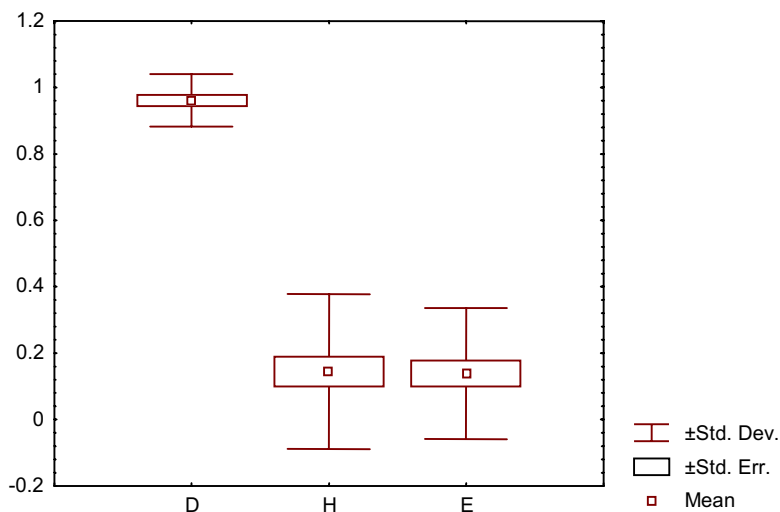


Рис. 144. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Cottocomephorus grewinkii* из оз. Байкал.

Таблица 108

Характеристики инфрасообществ паразитов *Cottocomephorus grewinkii* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	26/26
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.35 (9)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(1–3) $1.85 \pm 0.143; 0.732$
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(8–5034) $314 \pm 189.879; 968.201$
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(1–3) $1.85 \pm 0.143; 0.732$
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	1
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	0
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	0
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) $0.15 \pm 0.072; 0.368$
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–0.125) $0.006 \pm 0.005; 0.0245$
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(1–3) $1.7 \pm 0.121; 0.61$
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0.875–1) $0.994 \pm 0.005; 0.0245$
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0.625–1) $0.961 \pm 0.015; 0.079$
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–0.81) $0.137 \pm 0.039; 0.198$
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–0.641) $0.106 \pm 0.031; 0.156$

в инфрасообществах, доля особей автогенных видов равна 1. Специалистов — 0.15, генералистов 1.7 вида, и они абсолютно доминируют (0.994). Доминантным видом является автогенный генералист *Proteocephalus exiguus*. Очень высокое значение индекса доминирования и низкие значения индексов выравненности видов по обилию и Бриллюэна свидетельствует о том, что инфрасообщества являются обедненными и несбалансированными (рис. 143, 144; табл. 108).

Компонентное сообщество паразитов желтокрылки

Компонентное сообщество паразитов желтокрылки представлено 6 видами многоклеточных паразитов, общая численность особей которых равна 8160. Все виды — автогенные. Специалистов и генералистов по 3 вида; абсолютно доминируют генералисты за счет огромной численности *P. exiguus*. Значения статистических индексов свидетельствуют о том, что компонентное сообщество желтокрылки в нерестовый период является несбалансированным и обедненным, а значит, незрелым (табл. 109).

Таблица 109

Характеристики компонентного сообщества паразитов *Cottocomephorus grewingkii* из оз. Байкал в период нереста (наши данные)

Водоемы	Байкал
Исследовано рыб	26/26
Общее количество видов паразитов	6
Общее количество особей паразитов	8160
Количество АВ видов	6
Доля особей АВ видов	1
Количество АЛ видов	0
Доля особей АЛ видов	0
Количество видов С	3
Доля особей видов С	0.001
Количество видов Г	3
Доля особей видов Г	0.999
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.992
Выравненность	0.03
Индекс Шеннона	0.054
Теоретический индекс Шеннона	1.792
Индекс Симпсона	1.017
Теоретический индекс Симпсона	6
Состояние сообщества	незрелое

5. *Cottocomephorus inermis* (Jakowlew, 1890) — длиннокрылая широколобка

Эндемик озера Байкал. Придонно-пелагическая рыба, обитает на глубинах от 50 до 500 м (Сиделева, 1998). По данным Д.Н. Талиева (1955), длиннокрылая широколобка встречается по вертикали от 10–15 до 1000 м. В течение года ее распределение подвержено некоторым перемещениям; летом этот вид держится разрозненно, преимущественно на глубинах 300–1000 м, лишь молодые особи изредка попадают на глубинах 150 м. Нерест начинается с середины февраля.

Нами было обследовано 15 экз. самцов длиннокрылой широколобки из Лиственичного залива Байкала. Длина рыб составляла 17–20 см (средняя 18 см). Отмечено 13 видов паразитов (табл. 110; рис. 145).

Таблица 110

Зараженность *Cottocomephorus inermis* паразитами (наши данные по 15 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Myxidium perniciosum</i>	26.7	–	–
<i>Myxobilatus baicalensis</i>	6.7	–	–
<i>Myxobolus talievi</i>	20	–	–
<i>Apiosoma</i> sp.	13.3	–	–
<i>Trichodina baicalensis</i>	20	–	–
<i>Gyrodactylus baicalensis</i>	26.6	2–22	2.2
<i>G. bychowskianus</i>	40	2–12	2.4
<i>Diphyllbothrium dendriticum</i> (pl)	6.7	1	0.07
<i>D. ditremum</i> (pl)	13.3	1	0.17
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	13.3	1	0.17
<i>Proteocephalus exiguus</i>	100	43–225	111.67
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> (l)	53.3	1–7	1.07
<i>Salmincola cottidarum</i>	13.3	1–2	0.2

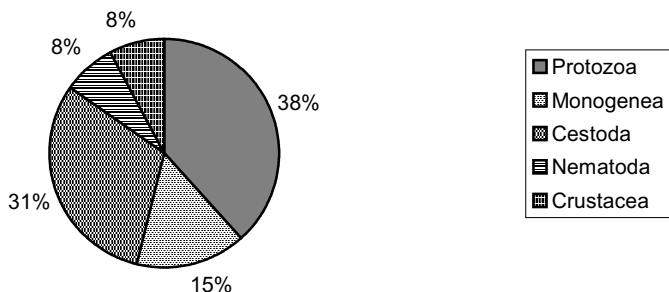


Рис. 145. Состав паразитофауны *Cottocomephorus inermis* (наши данные).

Таблица 111

Паразитофауна *Cottocomephorus inermis* озера Байкал

Вид паразита	Авторы данных
<i>Cryptobia cotti</i> *	Хамнуева, 2001
<i>Myxidium perniciosum</i> *	Догель и др., 1949; Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001; наши данные
<i>Mухobilatus baicalensis</i> *	Заика, 1965; наши данные
<i>Mухobolus talievi</i> *	Заика, 1965; наши данные
<i>Apiosoma</i> sp.	Заика, 1965
<i>Trichodina baicalensis</i> *	Догель и др., 1949; Заика, 1965; наши данные
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> *	Заика, 1965; наши данные
<i>G. bychowskianus</i> *	Догель и др., 1949; Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; наши данные
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i>	Пронина, Пронин, 1991; Русинек, 1995; Пронин, Санжиева, 2001; наши данные
<i>D. ditremum</i>	Пронин, Санжиева, 2001; наши данные
<i>Diphyllobothrium</i> sp.	Заика, 1965
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	Заика, 1965; наши данные
<i>Bothriocephalus opsariichthydis</i>	Русинек, 1995
<i>Bothriocephalus</i> sp.	Ляйман, 1933; Догель и др., 1949; Заика, 1965
<i>Proteocephalus longicollis</i>	Догель и др., 1949
<i>P. exiguus</i>	Заика, 1965; Rusinek, 1986; Русинек, 1987, 1995
<i>Crepidostomum farionis</i>	Ляйман, 1933; Заика, 1965; наши данные
<i>Baicalotrema polymorphum</i>	Догель и др., 1949
<i>Ichthyobronema hamulatum</i>	Заика, 1965
<i>Comephoronema werestschagini</i> *	Заика, 1965; Русинек, 1995
<i>Contraeaecum osculatum baicalensis</i> *	Ляйман, 1933; Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Русинек, 1995; наши данные
<i>Echinorhynchus salmonis salmonis</i>	Балданова, Пронин, 2001а, б
<i>E. salmonis baicalensis</i> *	Балданова, Пронин, 2001а, б
<i>Salmincola cottidarum</i> *	Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; наши данные

Примечание. * — эндемики Байкала.

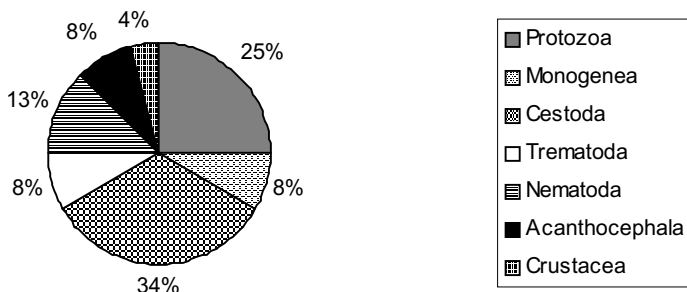


Рис. 146. Состав паразитофауны *Cottocomephorus inermis*.

Авторы данных указаны в табл. 111.

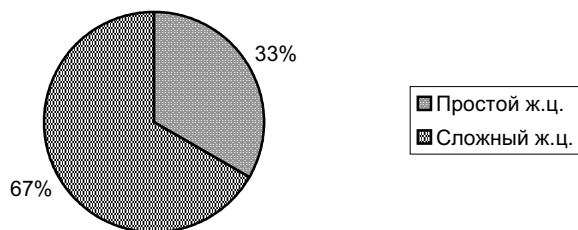


Рис. 147. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Cottocomephorus inermis* из оз. Байкал.

Анализ литературных и собственных данных показал, что паразитофауна *C. inermis* представлена 24 видами, из них 10 видов являются эндемичными для Байкала (табл. 111; рис. 146). 8 паразитов имеют простой, 16 — сложный жизненный цикл (рис. 147).

Инфрасообщества паразитов длиннокрылой широколобки

Все 15 обследованных рыб были заражены многоклеточными паразитами, доля рыб с одним видом паразитов была незначительна — 0.13. Среднее количество видов паразитов составило 3. Минимальное количество видов в инфрасообществе — 1, максимальное — 5. Среднее количество особей в инфрасообществе составляет

Таблица 112

Характеристики инфрасообществ паразитов *Cottocomephorus inermis* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	15/15
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.13 (2)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(1–5) $3 \pm 0.27; 1.047$
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(43–234) $119 \pm 16.053; 62.174$
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(1–4) $2.47 \pm 0.215; 0.83$
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0.84–1) $0.982 \pm 0.01; 0.04$
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) $0.2 \pm 0.107; 0.414$
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–0.02) $0.018 \pm 0.001; 0.0039$
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–2) $1 \pm 0.2; 0.775$
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–0.299) $0.041 \pm 0.02; 0.078$
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(1–3) $2 \pm 0.192; 0.743$
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0.701–1) $0.959 \pm 0.001; 0.0039$
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0.678–1) $0.939 \pm 0.021; 0.083$
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–0.616) $0.191 \pm 0.045; 0.176$
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–0.787) $0.193 \pm 0.052; 0.199$

119 экз. (43–234). Среднее количество автогенных видов — 2, аллогенных — 1; доля особей автогенных видов в 499 раз больше, чем доля аллогенных. Среднее количество видов-специалистов — 1, генералистов — 2, доля особей генералистов в 23 раза больше, чем доля специалистов. Значения статистических индексов свидетельствуют о том, что инфрасообщества паразитов являются обедненными, несбалансированными (табл. 112; рис. 148, 149).

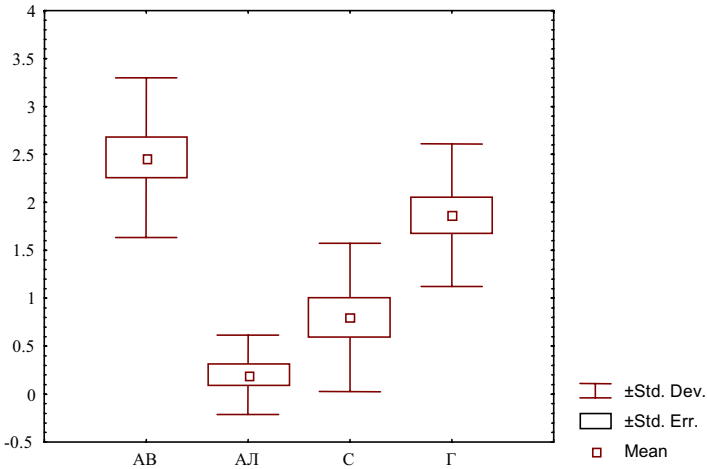


Рис. 148. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Cottocomephorus inermis* из оз. Байкал.

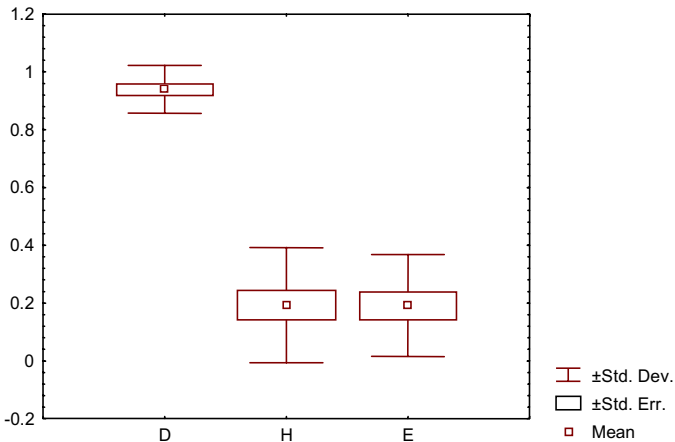


Рис. 149. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравниваемости видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Cottocomephorus inermis* из оз. Байкал.

Компонентное сообщество паразитов длиннокрылой широколобки

Компонентное сообщество паразитов длиннокрылой широколобки представлено 8 видами, общее число особей которых равно 1788. Количество автогенных видов — 6, аллогенных — 2 (*Diphyllobothrium dendriticum* и *D. ditremum*). Специалистов — 3 вида. Это эндемичные моногенети *Dactylogyrus colonus*, *Gyrodactylus baicalensis* и паразитический рачок *Salmincola cottidarum*. Доминирует автогенный генералист *Proteocephalus exiguus*. Значения статистических индексов свидетельствуют о том, что компонентное сообщество длиннокрылой широколобки является незрелым, поскольку несбалансированно и обеднено, что, вероятно, определяется большой численностью доминирующего вида (табл. 113).

Таблица 113

Характеристики компонентного сообщества паразитов *Cottocomephorus inermis* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб	15
Общее количество видов паразитов	8
Общее количество особей паразитов	1788
Количество АВ видов	6
Доля особей АВ видов	0.98
Количество АЛ видов	2
Доля особей АЛ видов	0.02
Количество видов С	3
Доля особей видов С	0.04
Количество видов Г	5
Доля особей видов Г	0.96
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.953
Выравненность	0.132
Индекс Шеннона	0.275
Теоретический индекс Шеннона	2.079
Индекс Симпсона	1.112
Теоретический индекс Симпсона	8
Состояние сообщества	незрелое

Общий анализ данных по паразитам рыб рода *Cottocomephorus* из озера Байкал

Паразитофауна

Паразитофауна двух видов коттоидных рыб рода *Cottocomephorus* представлена 37 видами паразитов, 15 из которых имеют простой и 22 — сложный жизненный цикл (табл. 114; рис. 150, 151). 18 видов — байкальские эндемики, среди которых отмечены все группы паразитов, кроме ленточных червей и трематод. Среди эндемиков доминируют виды с простым жизненным циклом (12).

У *Cottocomephorus grewingkii* и *C. inermis* паразитируют 23 общих вида и подвида паразитов (табл. 114).

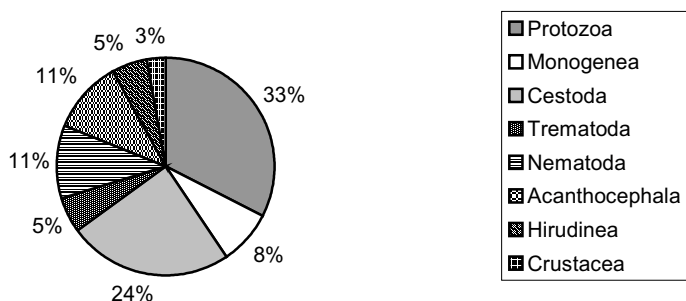


Рис. 150. Состав паразитофауны рыб рода *Cottocomephorus* из оз. Байкал. Авторы данных указаны в табл. 107, 110.

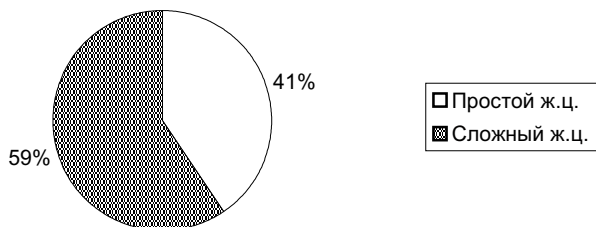


Рис. 151. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у рыб рода *Cottocomephorus* из оз. Байкал.

Инфрасообщества паразитов

Инфрасообщества паразитов 2 видов рыб рода *Cottocomephorus* являются обедненными, несбалансированными.

Таблица 114

Паразитофауна рыб рода *Cottocomephorus* из озера Байкал

Виды паразитов	<i>C. grewingkii</i>	<i>C. inermis</i>
<i>Cryptobia lomakini baicalensis</i> *	+	
<i>C. litoralis</i> *	+	
<i>C. cotti</i>*	+	+
<i>Hexamita</i> sp.	+	
<i>Myxidium perniciosum</i>*	+	+
<i>Myxobilatus baicalensis</i> *	+	
<i>M. paragasterostei</i> *	+	
<i>Myxobolus talievi</i>*	+	+
<i>Scyphidia</i> sp.	+	
<i>Apiosoma</i> sp.	+	+
<i>Trichodina baicalensis</i>*	+	+
<i>T. cottocomephori</i> *	+	
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	+	
<i>Gyrodactylus baicalensis</i>*	+	+
<i>G. bychowskianus</i>*	+	+
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)	+	+
<i>D. ditremum</i> (pl)	+	+
<i>Diphyllobothrium</i> sp. (pl)		+
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	+	+
<i>Bothriocephalus opsariichthydis</i>	+	+
<i>Bothriocephalus</i> sp.	+	+
<i>Proteocephalus exiguus</i>	+	+
<i>P. longicollis</i>	+	+
<i>Proteocephalus</i> sp.	+	
<i>Crepidostomum farionis</i>	+	+
<i>Baicalotrema polymorphum</i>	+	+
<i>Ascarophis skrjabini</i>	+	
<i>Ichthyobronema hamulatum</i>	+	+
<i>Comephoronema werestschagini</i>	+	+
<i>Contracecum osculatum baicalensis</i>* (l)	+	+
<i>Echinorhynchus borealis</i>	+	
<i>E. salmonis</i>	+	+
<i>E. salmonis salmonis</i>	+	+
<i>E. salmonis baicalensis</i>*	+	+
<i>Baicalobdella torquata</i> *	+	
<i>B. cottidarum</i> *	+	
<i>Salmincola cottidarum</i>*	+	+
Всего: 37	36	24

Примечание. * — эндемики Байкала; жирным шрифтом выделены общие виды паразитов для 2 видов рода *Cottocomephorus*.

Компонентные паразитарные сообщества

Анализ значений статистических индексов, характеризующих компонентные сообщества паразитов широколобок рода *Cottocomephorus*, показал, что они являются обедненными и слабо сбалансированными, а значит, незрелыми, что, вероятно, определяется сроками отбора проб, приходящимися на нерестовый период в жизни этих рыб.

6. *Leocottus kesslerii* Dybowski, 1874 — песчаная широколобка

Эндемик озера Байкал. Обитает по всему побережью Байкала, включая мелководные заливы, откуда входит в реки Ангару, Селенгу; этот вид отмечен в озерах Гусиное, Арахлей, Цайдамских, а также в реке Байнгол (Сиделева, 1998; Sideleva, 2001). Известно 2 подвида: *L. kesslerii arachlensis* — арахлейская песчаная широколобка — и *L. kesslerii gussinensis* — гусиноозерская песчаная широколобка (Тархова, 1962; Карасев, 1987). По данным Д.Н. Талиева (1955), в Байкале песчаная

Таблица 115

Зараженность *Leocottus kesslerii* паразитами
(наши данные по 15 экз. из Лиственичного залива)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Myxobilatus paragasterostei</i> *	6.7	–	–
<i>M. baicalensis</i> *	6.7	–	–
<i>Myxidium perniciosum</i> *	20	–	–
<i>Myxobolus talievi</i> *	13.3	–	–
<i>Trichodina baicalensis</i> *	13.3	–	–
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> *	46.7	2–7	1.47
<i>Diphyllbothrium dendriticum</i> (pl)	26.7	2–7	1.07
<i>D. ditremum</i> (pl)	13.3	2–5	0.33
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	46.7	1	0.47
<i>Schistocephalus solidus</i> (pl)	6.7	1	0.07
<i>Proteocephalus exiguus</i>	73.3	3–28	6.6
<i>Crepidostomum farionis</i>	40	2–9	1.73
<i>Diplostomum spathaceum</i> (mc)	20	1–3	0.33
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i> (mc)	26.7	1–2	0.4
<i>Comphoronema werestschagini</i>	53.3	3–11	3.6
<i>Raphidascaris acus</i> (l)	26.7	1–5	0.73
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> * (l)	33.3	2–11	1.53
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	6.7	2	0.13
<i>E. borealis</i>	40	1–11	2.13
<i>Salmincola cottidarum</i> *	46.7	2–5	1.33

Примечание. * — эндемики Байкала.

широколобка обитает на песчаных, каменисто-песчаных и илесто-песчаных грунтах. Выметанная икра имеет вид лепешек и откладывается на нижнюю поверхность камней, бревен, палок, лежащих на песчаном грунте. Икра развивается 30–35 дней. Нерест занимает около 3 месяцев, с мая по июнь (Зубина, 1995).

Нами обследовано 15 экз. этого вида из Лиственичного залива Байкала, отловленных в марте – апреле 1997 г. Среди них было 5 самцов размером 6.7–10 см (средний 7.4 см) и 10 самок размером 8–11 см (средний 8.5 см). Всего у них отмечено 20 видов паразитов, включая 9 байкальских эндемиков (табл. 115; рис. 152).

Анализ литературных и наших данных позволил установить, что паразитофауна песчаной широколобки включает 39 видов паразитов, из которых 16 видов имеют простой и 23 — сложный жизненный цикл (табл. 116; рис. 153, 154). 9 видов являются байкальскими эндемиками.

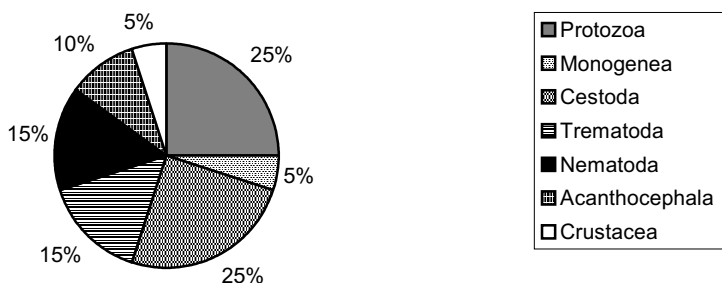


Рис. 152. Состав паразитофауны *Leocottus kesslerii* (наши данные).

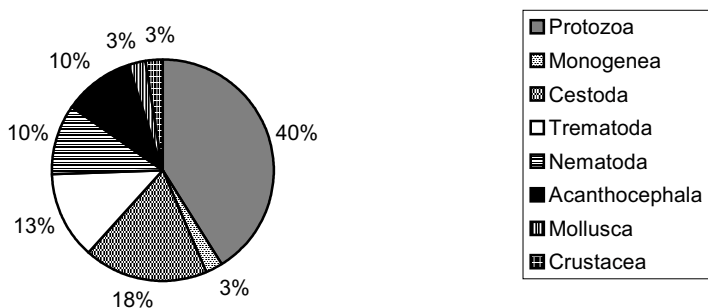


Рис. 153. Состав паразитофауны *Leocottus kesslerii* (по литературным и нашим данным).

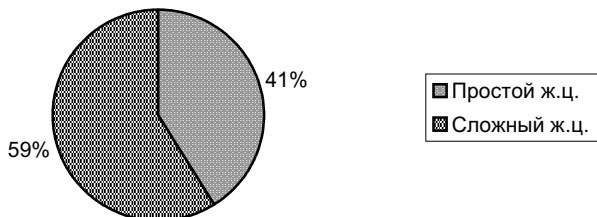


Рис. 154. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Leocottus kesslerii* из оз. Байкал.

Таблица 116

Паразитофауна *Leocottus kesslerii*

Виды паразитов	Авторы данных
<i>Trypanosoma carassii</i>	Хамнуева, 2001; Хамнуева, Пронин, 2001
<i>T. amurensis</i>	Хамнуева, 2001; Хамнуева, Пронин, 2001
<i>Cryptobia</i> sp.	Заика, 1965
<i>Eimeria carpelli</i>	Заика, 1965
<i>Apiosoma kesslerii</i>	Заика, 1965; Пронин, 2001г
<i>A. mucusani</i>	Заика, 1965; Пронин, 2001г
<i>Apiosoma</i> sp.	Заика, 1965
<i>Epistylis nympharum</i>	Заика, 1965
<i>Myxobilatus paragasterostei</i> *	Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001; наши данные
<i>M. baicalensis</i> *	Заика, 1965; наши данные
<i>Myxidium perniciosum</i> *	Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001; наши данные
<i>Muxobolus talievi</i> *	Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001; наши данные
<i>Trichodina urinaria</i>	Наши данные
<i>T. domerguei domerguei</i>	Догель и др., 1949; Штейн, 1979, 1984
<i>T. baicalensis</i> *	Заика, 1965; наши данные
<i>T. tenuiformis</i>	Штейн, 1979, 1984
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> *	Заика, 1965; наши данные
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i>	Наши данные
<i>D. ditremum</i>	Наши данные
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	Заика, 1965; Русинек, 1995; Пронин, Санжиева, 2001; наши данные
<i>Ligula intestinalis</i>	Пронин, Санжиева, 2001
<i>Schistocephalus solidus</i>	Заика, 1965; Пронин, Санжиева, 2001; наши данные
<i>S. nemachili</i>	Пронин, Санжиева, 2001
<i>Proteocephalus exiguus</i>	Заика, 1965; наши данные
<i>Phyllostomum folium</i>	Дугаров, 1996
<i>Crepidostomum farionis</i>	Заика, 1965; Некрасов и др., 2001
<i>Diplostomum spathaceum</i> (mc)	Заика, 1965; наши данные
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i> (mc)	Заика, 1965; наши данные
Trematoda gen. sp. (l)	Заика, 1965
<i>Comphoronema werestschagini</i>	Заика, 1965; Русинек, 1995
<i>Ichthyobronema hamulatum</i>	Догель, Боголепова, 1957; наши данные
<i>Raphidascaris acus</i>	Заика, 1965; наши данные
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> *	Заика, 1965; наши данные
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	Заика, 1965; Русинек, 1995
<i>E. salmonis salmonis</i>	Балданова, Пронин, 2001а, б
<i>E. salmonis baicalensis</i> *	Догель и др., 1949; Догель, Боголепова, 1957; Балданова, Пронин, 2001а, б
<i>E. borealis</i>	Догель и др., 1949; Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Балданова, Пронин, 2001а, б; наши данные
<i>Salmincola cottidarum</i> *	Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; наши данные
Unionidae gen. sp.	Заика, 1965

Примечание. * — эндемики Байкала.

Инфрасообщества паразитов песчаной широколобки

Все 15 рыб были заражены многоклеточными паразитами; отсутствовали рыбы с одним видом паразитов. В среднем на инфрасообщество приходится 5 видов паразитов, минимум — 3, максимум — 7. В среднем в каждом инфрасооб-

Таблица 117

Характеристики инфрасообществ паразитов *Leocottus kesslerii* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	15/15
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита	0
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(3–7) $5 \pm 0.396; 1.534$
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(6–57) $22 \pm 3.574; 13.841$
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(3–7) $4.53 \pm 0.376; 1.457$
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0.64–1) $0.918 \pm 0.029; 0.113$
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–2) $0.53 \pm 0.192; 0.743$
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–0.36) $0.082 \pm 0.029; 0.113$
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–2) $0.9 \pm 0.182; 0.704$
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–0.86) $0.193 \pm 0.064; 0.27$
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(1–6) $4 \pm 0.467; 1.807$
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0.15–1) $0.808 \pm 0.063; 0.245$
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0.273–0.611) $0.427 \pm 0.025; 0.098$
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0.775–0.985) $0.88 \pm 0.014; 0.055$
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0.166–1.504) $1.045 \pm 0.095; 0.369$

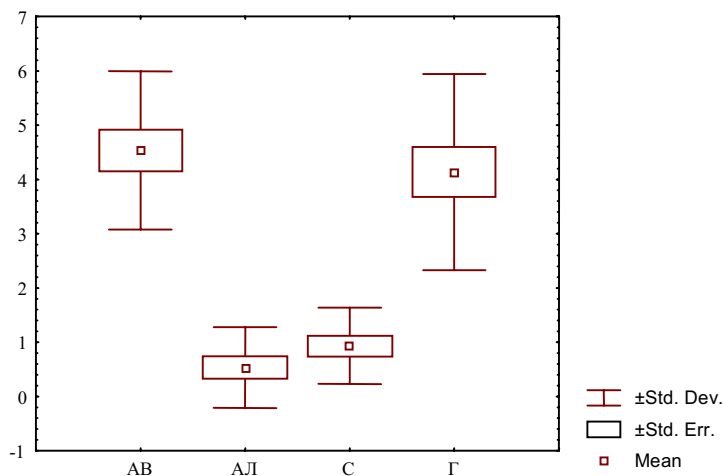


Рис. 155. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Leocottus kesslerii* из оз. Байкал.

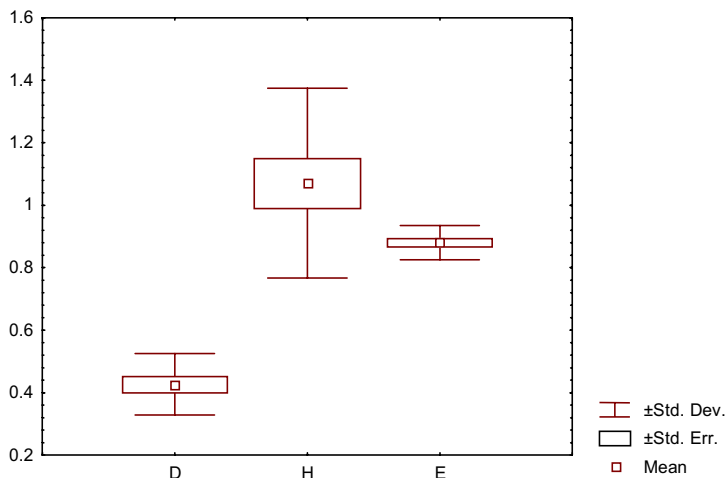


Рис. 156. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Leocottus kesslerii* из оз. Байкал.

Таблица 118

Характеристики компонентного сообщества паразитов *Leocottus kesslerii* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб	15
Общее количество видов паразитов	15
Общее количество особей паразитов	329
Количество АВ видов	11
Доля особей АВ видов	0.92
Количество АЛ видов	4
Доля особей АЛ видов	0.08
Количество видов С	2
Доля особей видов С	0.2
Количество видов Г	13
Доля особей видов Г	0.8
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.301
Выравненность	0.871
Индекс Шеннона	2.359
Теоретический индекс Шеннона	2.708
Индекс Симпсона	6.928
Теоретический индекс Симпсона	15
Состояние сообщества	зрелое

шествие насчитывается 22 экз. паразитов (6–57). Автогенных видов в среднем 4.53; аллогенных — 0.53. Доля особей автогенных видов в 11 раз больше, чем доля аллогенных. Специалистов 0.9 вида, генералистов 4 вида в среднем на сообщество. Доля особей генералистов в 4 раза больше, чем доля специалистов. Доминантным видом является автогенный генералист *Proteocephalus exiguus*. Значения статистических индексов свидетельствуют о том, что инфрасообщества песчаной широколобки являются сравнительно разнообразными в видовом отношении и сбалансированными по обилию особей (рис. 155, 156; табл. 117).

Компонентное сообщество паразитов песчаной широколобки

Компонентное сообщество паразитов песчаной широколобки насчитывает 15 видов, общее число их особей — 329 экз. Автогенных видов 11, аллогенных — 4. Специалистов — 2, генералистов — 13. Доминирует автогенный генералист *Proteocephalus exiguus*. Значения индексов свидетельствуют о зрелости компонентного сообщества с очень высокими показателями сбалансированности и разнообразия (табл. 118).

7. *Paracottus knerii Dybowskii*, 1874 — каменная широколобка

Встречается в реке Енисее, озере Верхняя Агата и его бассейне, озерах Тувы, в озере Байкал и его бассейне (Гундризер, 1975; Смирнов, 1980; Сиделева, 1998; Sideleva, 2001). Известен один подвид — *P. knerii putorania*, описанный из оз. Агата (Коряков, Сиделев, 1976).

В озере Байкал обитает до глубины 200 м, отмечен во всех впадающих в него реках (Сиделева, 1998; Матвеев, 2000; Матвеев, Матвеева, 2001). 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. В литорали северного Байкала созревание рыб происходит в массе к 4 годам, но в целом нерестовое стадо составляют особи в возрасте 3–5 лет (Талиев, 1955; Богданов и др., 2001). В Байкале нерестилища каменной широколобки расположены на протяжении всей каменистой литорали, на глубинах до 1.5 м. Репродуктивно этот вид является реофилом, поскольку его кладки расположены в зоне максимального волнового перемешивания (Богданов и др., 2001). Успешность размножения достигается за счет доминирующей роли самцов в процессе нереста: их репродуктивное усилие направлено на захват и защиту гнезда, привлечение к нересту наибольшего числа самок и охрану кладок икры на протяжении всего периода инкубации. Инкубация икры, по данным Д.Н. Талиева (1955), продолжается от 28 до 32 дней. Продолжительность жизни каменной широколобки в среднем составляет пять (4+) – шесть (5+) лет; значительно реже встречаются особи семилетнего возраста (Богданов, 2000). Каменная широколобка — ти-

Таблица 119

Зараженность *Paracottus knerii* паразитами
(наши данные по 15 экз. из Лиственичного залива)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Myxobilatus baicalensis</i> *	20	–	–
<i>Myxobolus talievi</i> *	13.3	–	–
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> *	40	2–4	1.4
<i>Diphyllbothrium dendriticum</i>	20	1–4	0.47
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	6.7	1	0.07
<i>Ligula intestinalis</i>	6.7	1	0.07
<i>Crepidostomum farionis</i>	40	1–4	1
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> *	26.7	1–5	0.67
<i>Comphoronema werestschagini</i>	20	2–7	0.87
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	26.7	1–6	0.87
<i>E. borealis</i>	33.3	4–11	2.67
<i>Baicalobdella cottidarum</i> *	20	1–3	0.4
<i>Salmincola cottidarum</i> *	20	1–5	0.6

пичный бентофаг. У взрослых рыб в пищевом рационе в разные сезоны года гаммариды составляют от 37 до 100% массы пищевого комка. В основном это мелкие виды гаммарид, обитающие на каменисто-песчаных грунтах: *Crypturopus inflatus*, *Gmelinoides fasciatus*, *Macroperiopus* sp., *Micruropus minutus*, *M. wahl*i, *M. litoralis*. Особи старшего возраста, кроме того, потребляют и более крупные виды — *Eulimnogammarus verrucosus*, *Brandtia lata*, *Pallasea cancelloides*, *P. baikali* (Богданов, 2000).

Нами обследовано 15 экз. рыб из Лиственичного залива Байкала: 10 самок и 5 самцов, отловленных в феврале – апреле 1995 г.; у них отмечено 13 видов паразитов (табл. 119).

Анализ литературных и наших данных позволил установить, что паразитофауна *Paracottus knerii* представлена 34 видами и подвидами паразитов (табл. 120; рис. 157). 15 видов имеют простой, 19 — сложный жизненный цикл (рис. 158). 15 видов и подвидов являются байкальскими эндемиками.

Инфрасообщества паразитов каменной широколобки

Из 15 экз. рыб заражены 14. Рыб с одним видом паразитов — 3. Среднее количество видов паразитов в инфрасообществе равно 3; минимальное — 0, максимальное — 7. Среднее количество особей паразитов в инфрасообществе равно 10. Среднее количество автогенных видов — 2, аллогенных — 0.5; специалистов — 1, генералистов — 2; доля особей генералистов в 3 раза больше, чем доля специали-

Паразитофауна *Paracottus knerii*

Виды паразитов	Авторы данных
<i>Trypanosoma magna</i> *	Хамнуева, 2001
<i>Cryptobia lomakini baicalensis</i> *	Хамнуева, Пронин, 2001
<i>Cryptobia</i> sp. 2	Хамнуева, 2001
<i>Epistylis</i> sp.	Заика, 1965
<i>Apiosoma baicalensis</i> *	Заика, 1965; Пронин, 2001г
<i>A. paracotti</i> *	Заика, 1965; Пронин, 2001г
<i>A. incertum</i>	Заика, 1965; Пронин, 2001г
<i>Apiosoma</i> sp.	Заика, 1965
<i>Trichodina domerguei domerguei</i>	Штейн, 1979, 1984
<i>T. baicalensis</i> *	Заика, 1965; наши данные
<i>T. tenuiformis</i> *	Штейн, 1979, 1984
<i>Мухобилатус баикаленсис</i> *	Заика, 1965; наши данные
<i>Мухоболус spatulatus</i> *	Догель и др. 1949; Догель, Боголепова, 1957
<i>M. talievi</i> *	Заика, 1965; наши данные
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> *	Заика, 1965; наши данные
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i>	Наши данные
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	Догель, Боголепова, 1957
<i>Ligula intestinalis</i>	Догель и др., 1949; Догель, Боголепова, 1957
<i>Schistocephalus solidus</i>	Пронин, Санжиева, 2001
<i>S. nemachili</i>	Пронин, Санжиева, 2001
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	Ляйман, 1933
<i>Baicalotrema polymorphum</i>	Ляйман, 1933; Догель и др., 1949; Догель, Боголепова, 1957
<i>Allocreadium isoporum</i>	Заика, 1965
<i>Crepidostomum farionis</i>	Ляйман, 1933; Догель и др., 1949; Некрасов и др., 2001
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> *	Заика, 1965; наши данные
<i>Ascarophis skrjabini</i>	Ляйман, 1933; Догель и др., 1949; Заика, 1965
<i>Comephoronema werestschagini</i>	Догель и др., 1949; Заика, 1965; Русинек, 1995
<i>Ichthyobronema hamulatum</i>	Догель и др., 1949; Заика, 1965; Русинек, 1995, 2001а, б
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	Заика, 1965; Русинек, 1995
<i>E. salmonis baicalensis</i> *	Догель и др., 1949
<i>E. borealis</i>	Догель и др., 1949; Заика, 1965; наши данные
<i>Baicalobdella cottidarum</i> *	Наши данные
<i>B. torquata</i> *	Заика, 1965; наши данные
<i>Salmincola cottidarum</i> *	Заика, 1965; наши данные

Примечание. * — эндемики Байкала.

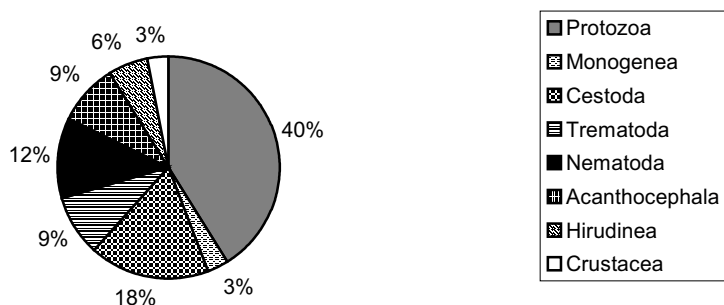
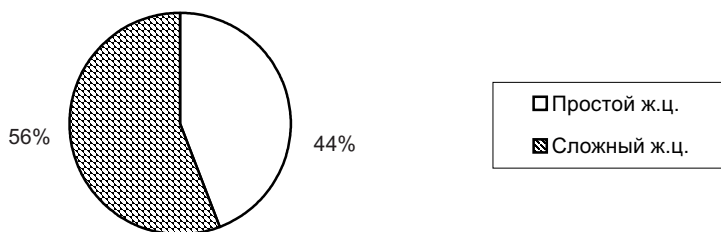
Рис. 157. Состав паразитофауны *Paracottus knerii* (литературные и наши данные).Рис. 158. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Paracottus knerii* из оз. Байкал.

Таблица 121

Характеристики инфрасообществ паразитов *Paracottus knerii* из оз. Байкал
(наши данные)

Исследовано рыб/заражено	15/14
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.27 (4)
Количество видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0-7) $3 \pm 0.441; 1.709$
Количество особей (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0-20) $10 \pm 1.636; 6.334$
Количество АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0-5) $2 \pm 0.321; 1.242$
Доля особей АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0-1) $0.818 \pm 0.071; 0.275$
Количество АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0-2) $0.5 \pm 0.165; 0.639$
Доля особей АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0-0.5) $0.115 \pm 0.041; 0.158$
Количество видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0-3) $1 \pm 0.267; 1.033$
Доля особей видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0-0.86) $0.234 \pm 0.074; 0.287$
Количество видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0-5) $2 \pm 0.368; 1.424$
Доля особей видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0-1) $0.699 \pm 0.088; 0.34$
Доминантный вид	<i>Echinorhynchus borealis</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0-1) $0.583 \pm 0.072; 0.281$
Выравненность (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0-0.964) $0.625 \pm 0.103; 0.401$
Индекс Бриллюэна (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0-1.064) $0.552 \pm 0.102; 0.395$

стов. Доминирует автогенный генералист *Echinorhynchus borealis* (табл. 121). Средние значения статистических индексов свидетельствуют о том, что инфрасообщества каменной широколобки характеризуются средними показателями видового разнообразия и выравненности по обилию (рис. 159, 160).

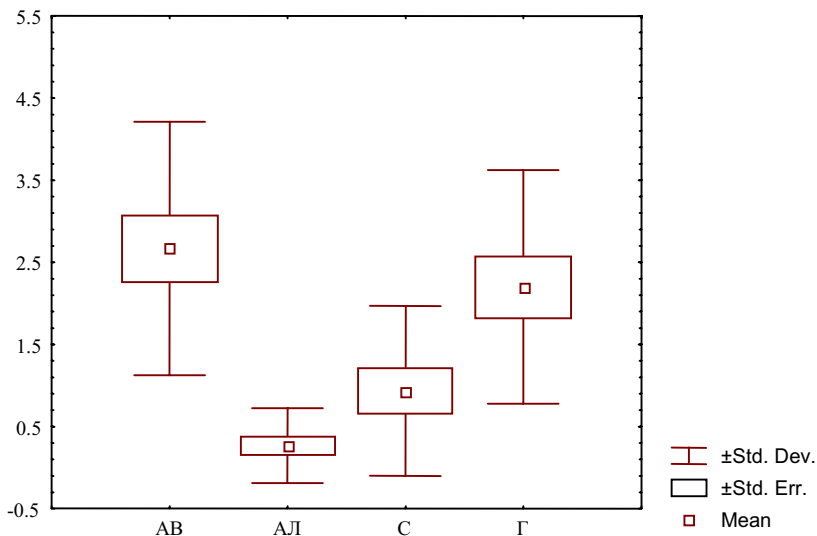


Рис. 159. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Paracottus knerii* из оз. Байкал.

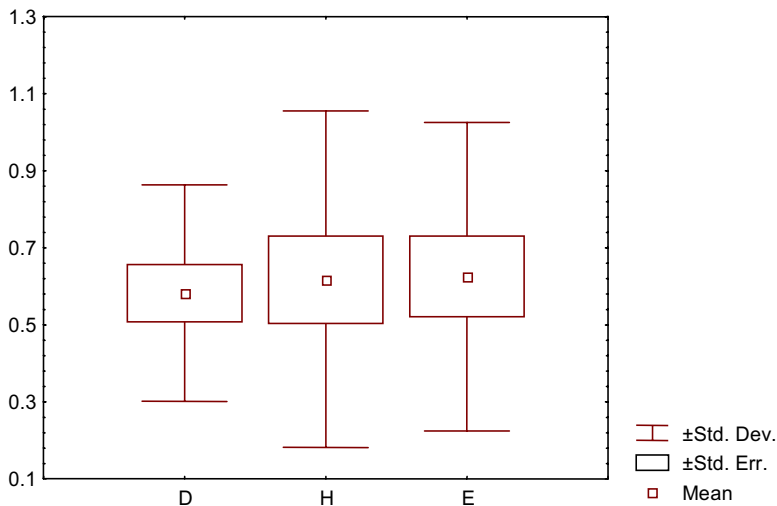


Рис. 160. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Paracottus knerii* из оз. Байкал.

Компонентное сообщество паразитов каменной широколобки

Компонентное сообщество паразитов каменной широколобки насчитывает 12 видов, общее количество особей — 143. Автогенных видов — 9, аллогенных — 3. По доле особей автогенных видов в 6.6 раза больше. Специалистов — 3, генералистов — 9 видов; последних в 3 раза больше. По значениям статистических индексов компонентное сообщество каменной широколобки является зрелым, хорошо сбалансированным и разнообразным (табл. 122).

Таблица 122

Характеристики компонентного сообщества паразитов *Paracottus knerii* из озера Байкал (наши данные)

Исследовано рыб	15
Общее количество видов паразитов	12
Общее количество особей паразитов	143
Количество АВ видов	10
Доля особей АВ видов	0.94
Количество АЛ видов	2
Доля особей АЛ видов	0.06
Количество видов С	3
Доля особей видов С	0.24
Количество видов Г	9
Доля особей видов Г	0.76
Доминантный вид	<i>Echinorhynchus borealis</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.279
Выравненность	0.872
Индекс Шеннона	2.168
Теоретический индекс Шеннона	2.485
Индекс Симпсона	7.273
Теоретический индекс Симпсона	12
Состояние сообщества	зрелое

11. Семейство COMEPHORIDAE Bleeker, 1801 — ГОЛОМЯНКОВЫЕ

Comephorus baicalensis и *C. dybowski* — голомянки большая и малая — являются эндемиками озера Байкал. Это самые многочисленные виды среди всех других рыб озера, при этом численность малой голомянки выше, чем большой (Стариков, 1977). Они распространены по всей водной толще до глубин 1600 м (Галиев, 1955; Коряков, 1972; Сиделева, 1995).

Для голомянок характерен ряд весьма интересных биологических особенностей, которые были установлены ранее различными исследователями, изучавшими этих рыб.

Голомянкам свойственны пищевые вертикальные миграции. Наиболее отчетливо они выражены у малой голомянки; скопления приурочены к ночному времени суток в поверхностных слоях воды. В вертикальных миграциях принимают участие особи разных возрастов; замечено, что старшие возрастные группы рыб держатся глубже молоди (Стариков, 1977).

Важной особенностью рыб рода *Comephorus* является внутреннее оплодотворение (Дыбовский, 1876; Коряков, 1959, 1964; и др.). Спаривание у малой голомянки начинается в августе – сентябре (Черняев, 1971). Развитие эмбрионов (от спаривания до выхода личинок) длится 90–100 дней (Стариков, 1977). Малая голомянка в течение жизни рождает личинок неоднократно; абсолютная плодовитость ее увеличивается с возрастом. Вымет личинок у этого вида происходит в феврале – марте подо льдом. У большой голомянки нерест растянут, о чем свидетельствуют факты нахождения самок с развитыми эмбрионами в течение всего года (Коряков, 1964). Гонады самцов с наступлением половой зрелости в течение года не претерпевают существенных изменений, что позволило предположить, что самцы могут спариваться также в течение всего года (Стариков, 1977). Массовое появление личинок у большой голомянки приходится на июль – август.

Основу кормовой базы этих пелагических видов составляют три компонента: мезозoopланктон (*Epischura baicalensis*), макрозоопланктон (*Macrohectopus branickii*) и ихтиопланктон (собственная молодь). Соотношение основных компонентов пищи голомянковых рыб по сезонам года изменяется незначительно (Потакуев, 1954; Талиев, 1955; Быкова, 1957; Коряков, 1964, 1972; Гурова, Пастухов, 1974; Стариков, 1977; Волерман, Конторин, 1983; Сиделева, 1995; Аношко и др., 1998). Питание голомянок, выловленных в пелагиали открытого озера, менее разнообразно, чем у рыб, пойманных в мелководных участках озера в северном Байкале и на Селенгинском мелководье (Коряков, 1964; Устюжанина-Гурова, 1971). Компонентами пищи голомянок также являются низшие ракообразные — *Cyclops kolensis*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia longispina* — и донные гаммариды — *Micruropus wahl*i, *Poekilogammarus araneolus*, *P. rostratus*, *P. surkaczewi*, *Eulimnogammarus gerstaeckeri*, *Plesiogammarus rhodophthalmus*, *Carinogammarus rhodophthalmus*, *C. seidlitzi*, *C. pulchellus*, *Acanthogammarus victorii*, *Echiuropus macronichus*.

Паразитофауна байкальских голомянок была исследована впервые Э.М. Ляйманом (1933). У большой голомянки *Comephorus baicalensis* он указал только один вид паразитов — нематоду *Comephoronema werestschagini*, а у малой голомянки *C. dybowski* — 3 вида: *C. werestschagini*, *Proteocephalus* sp., *Acanthocephala* gen. sp. Все эти виды — паразиты кишечника. Последние два вида находились на личиночной фазе развития. Наиболее полные исследования паразитофауны голомянок провел В.Е. Заика (1965). Следует отметить, что по его данным более разнообраз-

ной в систематическом отношении считалась паразитофауна малой голомянки, для которой было отмечено 7 видов: по 1 виду микоспоридий, моногеней и акантоцефал и по 2 вида цестод и нематод. У большой голомянки было отмечено пять видов, среди которых 1 вид микоспоридий, 3 вида цестод и 1 нематода. Позднее С.В. Пронина с соавторами (1992) провели специальное исследование 20 экз. большой и 138 экз. малой голомянки на зараженность дифиллоботридами, но они не были ими обнаружены, несмотря на достаточно высокий уровень зараженности других видов рогатковидных рыб Байкала этими гельминтами.

1. *Comephorus baicalensis* Pallas, 1776 — большая голомянка

Вид обитает в толще открытого Байкала и встречается до глубин 1600 м. Живородящий вид (Сиделева, 1998).

Нами было обследовано 14 экз. рыб, отловленных в Ливневичном заливе Байкала в апреле 1998 г.: 8 самок и 6 самцов. Отмечено 8 видов паразитов (табл. 123). В наших пробах отсутствовали 2 вида нематод — *Comephoronema werestschagini* и *Ichthyobronema hamulatum* — и скребень *Echinorhynchus salmonis*, отмеченные ранее Э.М. Ляйманом (1933), В.А. Догелем с соавторами (1949), В.А. Догелем и И.И. Боголеповой (1957) и В.Е. Зайкой (1965).

Согласно современным данным, паразитофауна большой голомянки насчитывает 14 видов паразитов, включая 5 эндемиков Байкала (табл. 124; рис. 161). 8 видов широко распространены у других рыб. 4 вида имеют простой, 10 — сложный жизненный цикл (рис. 162).

Таблица 123

Зараженность *Comephorus baicalensis* паразитами (наши данные по 14 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Muxidium perniciosum</i> *	14.3	–	–
<i>Gyrodactylus comephori</i> * !	14.3	2–24	1.86
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)	28.6	1–4	0.57
<i>D. ditremum</i> (pl)	7.2	1	0.07
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	14.3	1	0.14
<i>Proteocephalus exiguus</i>	42.8	1–12	1.57
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> * (l)	21.4	1	0.21
<i>Philonema sibirica</i>	7.2	1	0.07

Примечание. ! — вид отмечен впервые; * — эндемики Байкала.

Паразитофауна *Comephorus baicalensis*

Виды паразитов	Авторы данных
<i>Myxidium perniciosum</i> *	Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001
<i>Heneguya bayerii</i> *	Пронина, Пронин, 2002
<i>Mухоболus korjakovi</i> *	Пронина, Пронин, 2002
<i>Gyrodactylus comephori</i> *	Наши данные
<i>Diphyllbothrium dendriticum</i>	Русинек, Дзюба, 2002
<i>D. ditremum</i>	Русинек, Дзюба, 2002
<i>Diphyllbothrium</i> sp.	Заика, 1965
<i>Triacnophorus nodulosus</i>	Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Русинек, 1995; Пронин, Санжиева, 2001
<i>Proteocephalus exiguus</i>	Заика, 1965; Русинек, Дзюба, 2002
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> *	Русинек, Дзюба, 2002
<i>Ichthyobronema hamulatum</i>	Ляйман, 1933; Догель и др., 1949; Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965
<i>Comephoronema werestschagini</i>	Ляйман, 1933; Догель и др., 1949; Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Русинек, 1995, 2001
<i>Philonema sibirica</i>	Русинек, Дзюба, 2002
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	Ляйман, 1933; Заика, 1965

Примечание. * — эндемики Байкала.

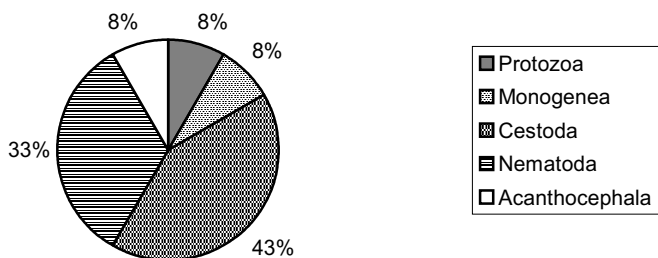


Рис. 161. Состав паразитофауны *Comephorus baicalensis* (по литературным и нашим данным).

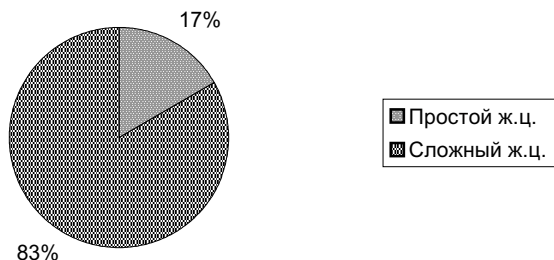


Рис. 162. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Comephorus baicalensis*.

Инфрасообщества паразитов большой голомянки

Были заражены все 14 обследованных рыб, 79% рыб имели по 1 виду паразитов. В среднем на инфрасообщество приходится 1 вид паразитов и 4.5 особи. Автогенных видов — 1, аллогенных — 0.4; доли их особей 0.754 и 0.246 соответственно. Специалистов — 0.14, генералистов — 1.2; доли их особей 0.175 и 0.825. Доминирует автогенный специалист *Gyrodactylus comephori*. Значения статистических индексов свидетельствуют о том, что инфрасообщества паразитов

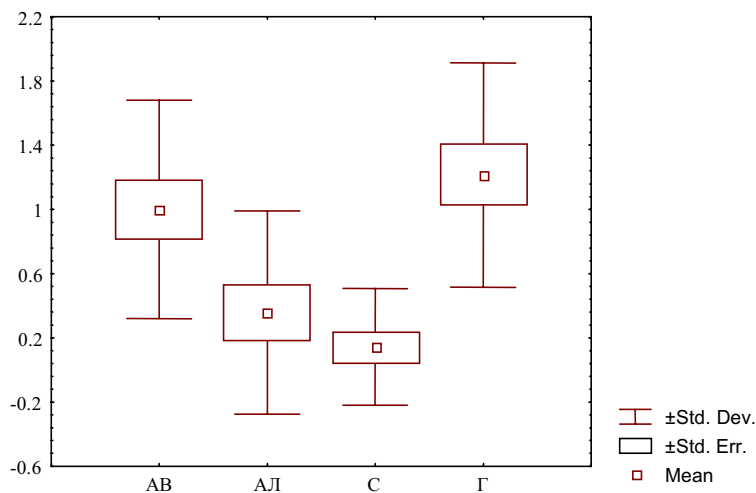


Рис. 163. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Comephorus baicalensis* из оз. Байкал.

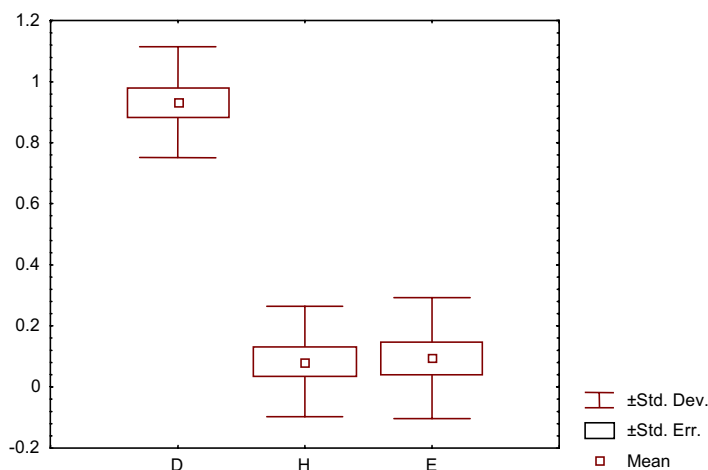


Рис. 164. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Comephorus baicalensis* из оз. Байкал.

Таблица 125

Характеристики инфрасообществ паразитов *Comephorus baicalensis* (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	14/14
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.79 (11)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(1–3) $1 \pm 0.199; 0.745$
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(1–26) $4.5 \pm 1.827; 6.836$
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–3) $1 \pm 0.182; 0.679$
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) $0.754 \pm 0.111; 0.414$
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–2) $0.4 \pm 0.169; 0.633$
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) $0.246 \pm 0.111; 0.414$
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) $0.14 \pm 0.097; 0.363$
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) $0.175 \pm 0.093; 0.349$
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–3) $1.2 \pm 0.187; 0.699$
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) $0.825 \pm 0.123; 0.459$
Доминантный вид	<i>Gyrodactylus comephori</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0.333–1) $0.933 \pm 0.053; 0.198$
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) $0.139 \pm 0.084; 0.314$
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–0.597) $0.093 \pm 0.053; 0.128$

большой голомянки являются обедненными и не сбалансированными по обилию (рис. 163, 164; табл. 125).

Компонентное сообщество паразитов большой голомянки

Компонентное сообщество паразитов большой голомянки представлено 7 видами, общая численность особей которых равна 63. Автогенных видов — 5, аллогенных — 2 (*Diphyllobothrium dendriticum*, *D. ditremum*); доля особей автогенных видов в 6 раз превышает таковую аллогенных видов. Специалистов — 1 (*Gyrodactylus comephori*), генералистов — 6 видов; доля особей генералистов в 1.4 раза больше доли специалистов. Все индексы имеют высокие значения (табл. 126). Значения статистических индексов свидетельствуют о том, что компонентное сообщество большой голомянки является зрелым, разнообразным в видовом отношении и сбалансированным по численности особей.

2. *Comephorus dybowski* Korotneff, 1905 — малая голомянка

Эндемик озера Байкал. Этот вид обитает в толще воды открытого Байкала и встречается до максимальных глубин озера. Как и большая голомянка, малая является живородящим видом (Сиделева, 1998).

Таблица 126

Характеристики компонентного сообщества *Comephorus baicalensis* (наши данные)

Исследовано рыб	14
Общее количество видов паразитов	7
Общее количество особей паразитов	63
Количество АВ видов	5
Доля особей АВ видов	0.86
Количество АЛ видов	2
Доля особей АЛ видов	0.14
Количество видов С	1
Доля особей видов С	0.4
Количество видов Г	6
Доля особей видов Г	0.6
Доминантный вид	<i>Gyrodactylus comephori</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.413
Выравненность	0.709
Индекс Шеннона	1.381
Теоретический индекс Шеннона	1.946
Индекс Симпсона	3.321
Теоретический индекс Симпсона	7
Состояние сообщества	зрелое

Нами обследовано 15 экз. этого вида, отловленных в Лиственничном заливе Байкала в мае 1992 г. Отмечено 7 видов паразитов, включая 4 байкальских эндемика (табл. 127).

Согласно анализу литературных и собственных данных, у малой голомянки паразитирует 16 видов, 4 из них — эндемики Байкала (табл. 128; рис. 165). 2 вида

Таблица 127

Зараженность *Comephorus dybowski* паразитами (наши данные по 15 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Myxidium perniciosum</i> *	3	–	–
<i>Gyrodactylus comephori</i> *	5	3–12	2.07
<i>Diphyllbothrium dendriticum</i> (pl)	3	1	0.2
<i>Triacnophorus nodulosus</i> (pl)	3	1–2	0.27
<i>Proteocephalus exiguus</i>	6	1–3	1.07
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> (l)*	3	1–2	0.2
<i>Comephoronema werestschagini</i>	4	1–2	0.47

Примечание. * — эндемики Байкала.

Таблица 128

Паразитофауна *Comephorus dybowski* (по литературным и нашим данным)

Виды паразитов	Авторы данных
<i>Myxidium perniciosum</i> *	Догель и др., 1949; Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001; Русинек, Дзюба, 2002
<i>Gyrodactylus comephori</i> *	Догель и др., 1949; Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Русинек, 1995, 2001а; Русинек, Дзюба, 2002
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)	Русинек, Дзюба, 2002
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Русинек, 1995; Пронин, Санжиева, 2001; Русинек, Дзюба, 2002
<i>Proteocephalus exiguus</i>	Заика, 1965; Русинек, Дзюба, 2002
<i>Proteocephalus</i> sp.	Ляйман, 1933
<i>Crepidostomum farionis</i>	Заика, 1965; наши данные
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> * (l)	Русинек, Дзюба, 2002; наши данные
<i>Comephoronema werestschagini</i>	Ляйман, 1933; Догель и др., 1949; Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Русинек, 1995; Русинек, Дзюба, 2002
<i>Ichthyobronema hamulatum</i>	Ляйман, 1933; Догель и др., 1949; Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Русинек, 1995, 2001б
<i>Acanthocephala</i> gen. sp.	Ляйман, 1933
<i>Echinorhynchus borealis</i>	Заика, 1965; Балданова, Пронин, 2001а, б
<i>E. salmonis</i>	Русинек, Дзюба, 2002
<i>E. salmonis salmonis</i>	Балданова, Пронин, 2001а, б
<i>E. salmonis baicalensis</i> *	Балданова, Пронин, 2001а, б

Примечание. * — эндемики Байкала.

имеют простой, 14 — сложный жизненный цикл (рис. 166). 9 видов завершают свое развитие в организме малой голомянки, 7 находятся на личиночных фазах развития, поскольку этот вид является для них вторым промежуточным и резервуарным хозяином (Русинек, Дзюба, 2002).

Инфрасообщества паразитов малой голомянки

Из 15 обследованных рыб были заражены 14; 5 рыб имели по одному виду паразитов, что свидетельствует об обедненности инфрасообществ. В среднем на инфрасообщество приходится по 2 вида и 10.13 экз. паразитов. Автогенных видов 1.4, аллогенных — 0.2. Доля автогенных видов в 8 раз больше, чем доля аллогенных. Специалистов — 0.467, генералистов — 1.533; доля особей генералистов в 2.4 раза больше, чем доля специалистов. Доминирует автогенный специалист *Gyrodactylus comephori* (табл. 129). Средние значения индексов свидетельствуют о том, что инфрасообщества паразитов малой голомянки являются обедненными и слабо сбалансированными (рис. 167, 168).

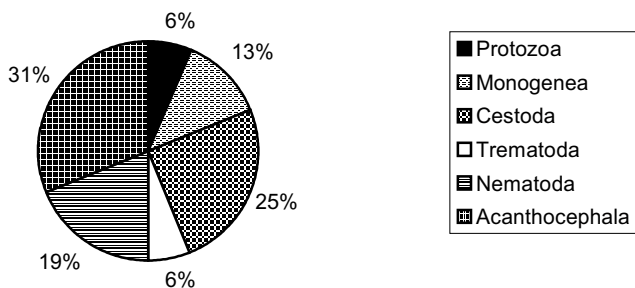


Рис. 165. Состав паразитофауны *Comephorus dybowski* (по литературным и нашим данным).

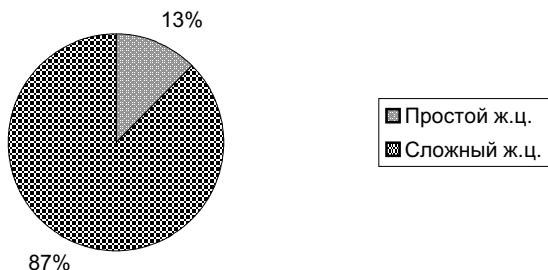


Рис. 166. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Comephorus dybowski*.

Таблица 129

Характеристики инфрасообществ паразитов *Comephorus dybowski* (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	15/14
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.4 (6)
Количество видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0-4) 2 ± 0.309 ; 1.195
Количество особей (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0-42) 10.13 ± 2.764 ; 10.703
Количество АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0-4) 1 ± 0.254 ; 0.986
Доля особей АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0-1) 0.893 ± 0.072 ; 0.279
Количество АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0-1) 0.2 ± 0.107 ; 0.414
Доля особей АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0-1) 0.107 ± 0.072 ; 0.279
Количество видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0-1) 0.467 ± 0.133 ; 0.516
Доля особей видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0-1) 0.292 ± 0.08 ; 0.31
Количество видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0-4) 1.533 ± 0.291 ; 1.125
Доля особей видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0-1) 0.708 ± 0.091 ; 0.351
Доминантный вид	<i>Gyrodactylus comephorii</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0-1) 0.649 ± 0.078 ; 0.301
Выравненность (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0-1) 0.511 ± 0.122 ; 0.471
Индекс Бриллюэна (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0-0.992) 0.397 ± 0.094 ; 0.363

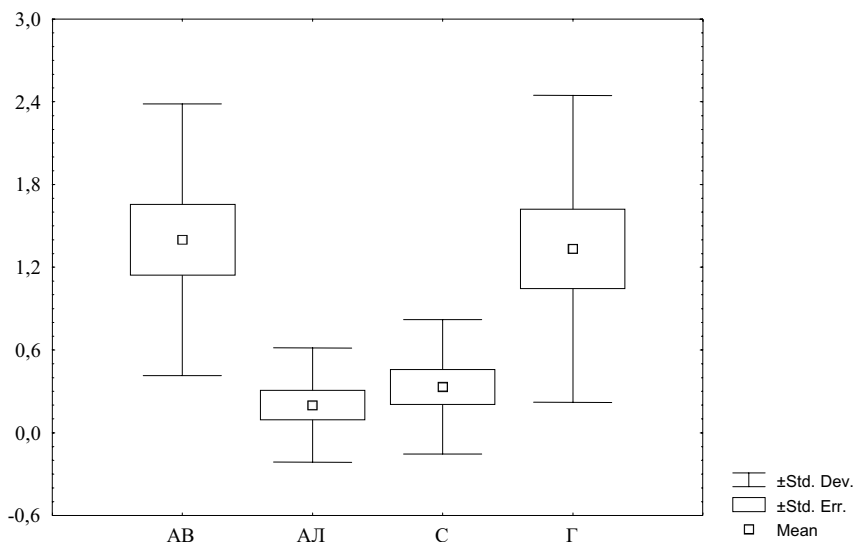


Рис. 167. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Comephorus dybowskii* из оз. Байкал.

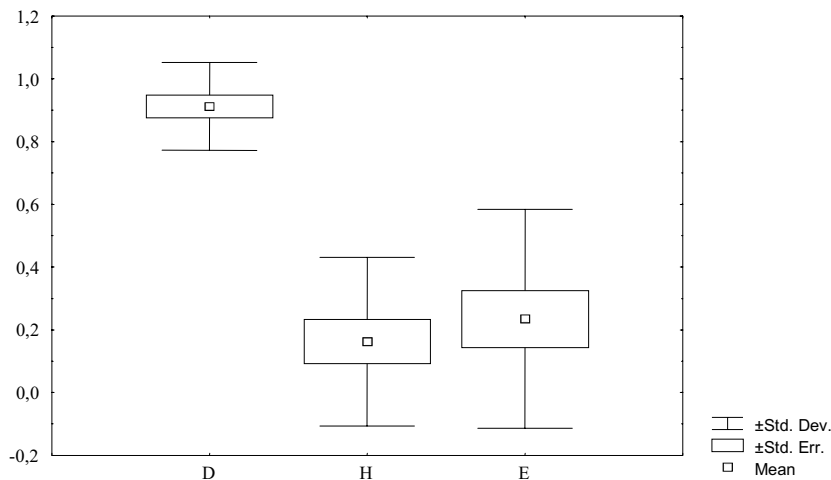


Рис. 168. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравниваемости видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Comephorus dybowskii* из оз. Байкал.

Компонентное сообщество паразитов малой голомянки

Компонентное сообщество паразитов малой голомянки представлено 6 видами паразитов, общая численность их особей — 65. Автогенных видов — 5, аллогенных — 1; доля особей автогенных видов в 19 раз превышает долю аллоген-

ных. Специалистов — 1 вид, генералистов — 5. Доли особей их приблизительно равны. Значения индексов свидетельствуют о том, что компонентное сообщество паразитов малой голомянки является зрелым, сбалансированным и устойчивым (табл. 130).

Таблица 130

Характеристики компонентного сообщества паразитов *Comephorus dybowski* (наши данные)

Исследовано рыб	15
Общее количество видов паразитов	6
Общее количество особей паразитов	65
Количество АВ видов	5
Доля особей АВ видов	0.95
Количество АЛ видов	1
Доля особей АЛ видов	0.05
Количество видов С	1
Доля особей видов С	0.48
Количество видов Г	5
Доля особей видов Г	0.52
Доминантный вид	<i>Gyrodactylus comephori</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.477
Выравненность	0.794
Индекс Шеннона	1.423
Теоретический индекс Шеннона	1.792
Индекс Симпсона	3.191
Теоретический индекс Симпсона	6
Состояние сообщества	зрелое

Общий анализ данных по паразитам и паразитарным сообществам рыб рода *Comephorus*

Паразитофауна

Анализ литературных и собственных данных по паразитофауне байкальских голомянок с учетом их биологических особенностей позволяет расширить наши знания об этих рыбах.

Прежде всего, обращает на себя внимание факт наличия у этих рыб только одного узкоспецифичного паразита — моногенеи *Gyrodactylus comephori*.

Миксоспоридия *Muxidium perniciosum* специфична для 3 семейств хозяев: Cottidae, Comephoridae, Abyssocottidae. Все хозяева *M. perniciosum* являются эн-

демидками Байкала и относятся к байкальскому фаунистическому комплексу, в котором они существуют в течение длительного времени.

С.С. Шульман с соавторами (1997) поясняет: «Специфичность, как и всякая адаптация организма к определенному образу жизни, складывается не сразу, а в течение длительного времени, за которое происходят накопление и стабилизация ряда приспособлений, вырабатываемых паразитом. Специфичность можно понять только как наследственно закрепленное свойство, отражающее определенный этап специализации и эволюции паразитов» (Шульман и др., 1997: 254).

Относительно других 9 видов паразитов, отмеченных у голомянок, можно отметить следующее. 4 вида — *Diphyllobothrium dendriticum*, *D. ditremum*, *Triaenophorus nodulosus*, *Proteocephalus exiguus* — паразиты со сложным жизненным циклом, первыми промежуточными хозяевами которых являются планктонные ракообразные, входящие в состав пищи голомянок. Но, по нашему мнению, достаточно невысокий уровень зараженности голомянок первыми тремя видами представителей отряда Pseudophyllidea свидетельствует о том, что голомянки не являются обязательными промежуточными хозяевами этих паразитов; это подтверждается и экологической разобщенностью голомянок, например, со щукой — окончательным хозяином *Triaenophorus nodulosus*. Дифиллоботрииды вполне могут «осваивать» голомянок в качестве дополнительных промежуточных хозяев-рыб, молодью и взрослыми особями которых питается омуль — один из основных промежуточных хозяев этих паразитов. *Proteocephalus exiguus* отмечен у голомянок на стадии молодого нестробилированного червя, который не развивается у этих видов рыб. Следовательно, голомянки, как и желтокрылая и длиннокрылая широколобки, являются резервуарными хозяевами *P. exiguus*.

Два вида паразитов кишечника — *Crepidostomum farionis* и *Echinorhynchus salmonis*, — зараженность которыми составила 7 и 13%, также в целом не являются характерными представителями паразитофауны этих видов рыб, потому что организмы, в которых они развиваются (моллюски и гаммариды), являются, вероятно, весьма редкими пищевыми компонентами голомянок.

Comephoronema werestschagini — нематода, которая, кроме голомянок, паразитирует у 6 видов подкаменщиков, а также у ленка, хариуса и налима. Все эти виды рыб существенно отличаются своими экологическими особенностями от голомянок. Жизненный цикл этого паразита неизвестен, но, предположительно, он осуществляется через донных ракообразных.

Philonema sibirica — паразит лососевидных рыб (омуля, хариуса) — и *Contra-caecum osculatum baicalensis* — паразит байкальской нерпы — отмечены у голомянок на личиночных фазах развития. Жизненный цикл *P. sibirica*, по экспериментальным данным Е.А. Коренченко (1993), проходит в планктонных ракообразных.

Состав паразитофауны большой и малой голомянок подтверждает, что два эти вида действительно имеют различия в экологии.

Наличие *Gyrodactylus comephori* — паразита с простым жизненным циклом — у двух видов голомянок подтверждает, что малая голомянка образует ста-

бильные скопления, во время которых возможен переход моногеней на рыб разных возрастных групп (гиродактилиды являются живородящими паразитами, заражение которыми возможно только при непосредственном контакте хозяев) (Быховский, 1957).

В рационе малой голомянки могут присутствовать моллюски (об этом говорит зараженность ее трематодой *Crepidostomum farionis*), а также донные гаммариды: *Micruropus possolskii*, *M. ciliodorsalis*, *Gmelinoides fasciatus*, *Eulimnogammarus verrucosus*, — в которых развиваются личинки скребней (Балданова, 1998). Эти виды обитают в литорали Байкала, в основном на глубинах от 0 до 15 м (Базикалова, 1945, 1962; Lake Baikal..., 1998). Данный факт свидетельствует о том, что малая голомянка в какой-то степени связана с дном прибрежной зоны Байкала.

Анализируя полученные данные, а также литературные материалы, можно прийти к заключению, что байкальские голомянки представляют собой отдельную ветвь в эволюции экосистемы озера Байкал с точки зрения формирования у них узкоспецифичных паразитарных систем (Контримавичус, Атрашкевич, 1982).

Инфрасообщества

Согласно значениям индексов, инфрасообщества паразитов большой и малой голомянок являются обедненными и слабо сбалансированными. Для них характерно наличие большой доли рыб без паразитов или с одним видом.

Компонентные сообщества

Компонентные сообщества байкальских голомянок являются зрелыми, поскольку характеризуются невысокими значениями индекса Бергера – Паркера и большими значениями индексов выравненности видов по обилию, Шеннона и Симпсона.

12. Семейство ABYSSOCOTTIDAE Taliev in Berg, 1949 — глубинные широколобки

Семейство представлено 7 родами и 23 эндемичными видами рыб.

1. *Abyssocottus gibbosus* Berg, 1906 — белая широколобка

Вид распространен во всех частях Байкала. Встречается на глубинах 400–1600 м (Сиделева, 1998). По данным Д.Н. Талиева (1955), обитает на илистых или илисто-каменистых грунтах. Нерест предположительно происходит в январе – феврале на больших глубинах (600–1000 м). Пища целиком состоит из гаммарид.

Нами обследовано 7 экз. этого вида: 3 самки размером 7.3–8 см и 4 самца (8–9.5 см), отловленных в средней котловине Байкала в октябре 1998 г.

Паразитофауна представлена 6 видами паразитов. Более всего рыбы были заражены специфичным паразитом — *Dactylogyrus colonus* (табл. 131).

По литературным и нашим данным, паразитофауна белой широколобки представлена 8 видами, 2 из которых имеют простой, 6 — сложный жизненный цикл. 3 вида паразитов — байкальские эндемики (табл. 132; рис. 169, 170).

Инфрасообщества паразитов белой широколобки

Все 7 обследованных рыб были заражены многоклеточными паразитами; 2 экз. имели по 1 виду паразитов. Среднее количество видов паразитов в инфрасообществах белой широколобки — 2; среднее количество особей — 7.4. Среднее количество автогенных видов равно 1.71, аллогенных — 0.29. Доля особей автогенных видов в 11.5 раза выше доли аллогенных. Специалистов 0.86 вида,

Таблица 131

Зараженность *Abyssocottus gibbosus* паразитами (наши данные по 7 экз.)

Виды паразитов	Кол-во зараженных рыб	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	4	2–15	5.71
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i>	2	1	0.29
<i>Trienophorus nodulosus</i>	1	1	0.14
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> *	3	1	0.43
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	2	1–2	0.43
<i>Codonobdella truncata</i> *	2	1–2	0.43

Примечание. * — эндемики Байкала.

Таблица 132

Паразитофауна *Abyssocottus gibbosus*

Виды паразитов	Авторы данных
<i>Dactylogyrus colonus</i>	Наши данные
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i>	Наши данные
<i>Trienophorus nodulosus</i>	Наши данные
<i>Baicalotrema polymorphum</i>	Некрасов и др., 2001
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i>	Наши данные
<i>Echinorhynchus borealis</i>	Балданова, Пронин, 2001 а, б
<i>E. salmonis</i>	Наши данные
<i>Codonobdella truncata</i>	Наши данные

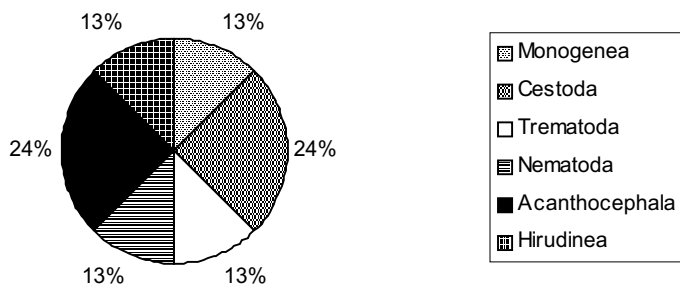


Рис. 169. Состав паразитофауны *Abyssocottus gibbosus* (по литературным и нашим данным).

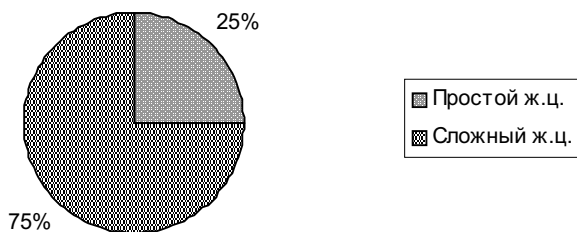


Рис. 170. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Abyssocottus gibbosus*.

Таблица 133

Характеристики инфрасообществ паразитов *Abyssocottus gibbosus* (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	7/7
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.3 (2)
Количество видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(1-4) 2 ± 0.378 ; 1.00
Количество особей (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(1-18) 7.4 ± 2.68 ; 7.091
Количество АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(1-3) 1.71 ± 0.286 ; 0.756
Доля особей АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0.5-1) 0.92 ± 0.071 ; 0.186
Количество АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0-1) 0.286 ± 0.184 ; 0.488
Доля особей АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0-0.5) 0.08 ± 0.071 ; 0.186
Количество видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0-2) 0.9 ± 0.34 ; 0.899
Доля особей видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0-1) 0.529 ± 0.189 ; 0.499
Количество видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0-3) 1.1 ± 0.404 ; 1.069
Доля особей видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0-1) 0.471 ± 0.189 ; 0.499
Доминантный вид	<i>Dactylogyrus colonus</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0.5-1) 0.822 ± 0.069 ; 0.184
Выравненность (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0-1) 0.487 ± 0.159 ; 0.421
Индекс Бриллюэна (min-max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0-0.472) 0.247 ± 0.072 ; 0.189

генералистов — 1.14; доли их особей имеют приблизительно равные значения. Доминантный вид — автогенный специалист *Dactylogyrus colonus*. Достаточно высок индекс доминирования; индексы выравненности видов по обилию и Бриллюэна имеют низкие значения, что свидетельствует об обедненности и несбалансированности инфрасообществ паразитов (табл. 133; рис. 171, 172).

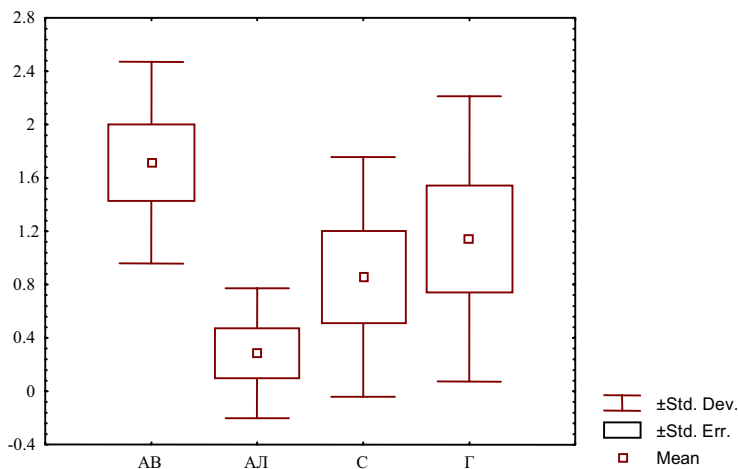


Рис. 171. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Abysocottus gibbosus* из оз. Байкал.

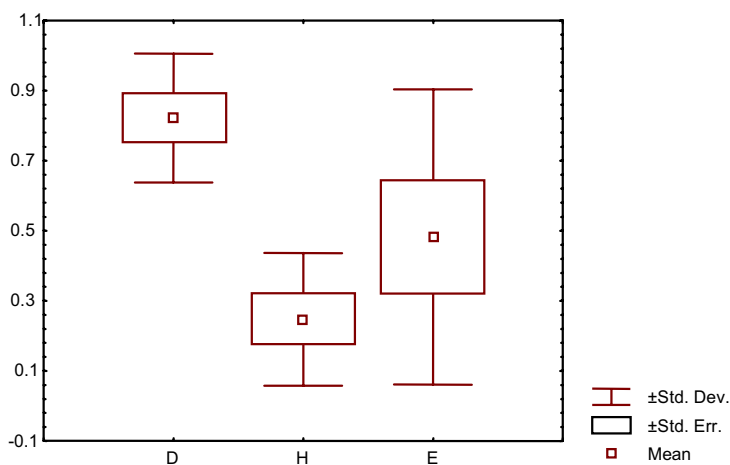


Рис. 172. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Abysocottus gibbosus* из оз. Байкал.

Компонентное сообщество паразитов белой широколобки

Компонентное сообщество паразитов белой широколобки представлено 6 видами, общая численность особей — 52. Автогенных видов — 5, аллогенных — 1 (*Diphyllbothrium dendriticum*). Доля особей автогенных видов в 24 раза больше таковой аллогенных. Специалистов — 2, генералистов — 4 вида. Доля особей видов-специалистов в 4 раза больше, чем доля генералистов (табл. 134). Значения статистических индексов свидетельствуют о том, что компонентное сообщество паразитов белой широколобки является незрелым, поскольку слабо сбалансировано и неустойчиво.

Таблица 134

Характеристики компонентного сообщества *Abyssocottus gibbosus* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб	7/7
Общее количество видов паразитов	6
Общее количество особей паразитов	52
Количество АВ видов	5
Доля особей АВ видов	0.96
Количество АЛ видов	1
Доля особей АЛ видов	0.04
Количество видов С	2
Доля особей видов С	0.8
Количество видов Г	4
Доля особей видов Г	0.2
Доминантный вид	<i>Dactylogyrus colonus</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.769
Выравненность	0.492
Индекс Шеннона	0.882
Теоретический индекс Шеннона	1.792
Индекс Симпсона	1.678
Теоретический индекс Симпсона	6
Состояние сообщества	незрелое

2. *Abyssocottus korotneffi* Berg, 1906 — малоглазая широколобка

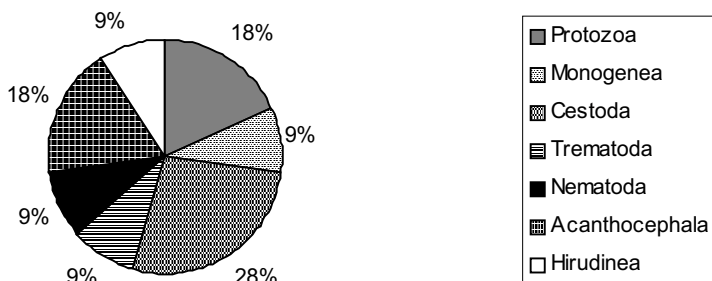
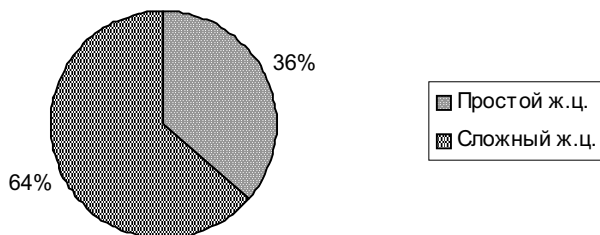
Вид встречается на глубинах от 400 до 1600 м (Сиделева, 1998). По данным Д.Н. Талиева (1955), обитает исключительно на илистых грунтах. Самки со зрелой икрой встречаются в ноябре и начале декабря. Вид имеет карликовую форму (Сиделева, 1985).

Таблица 135

Зараженность *Abyssocottus korotneffi* паразитами (наши данные по 8 экз.)

Виды паразитов	Кол-во зараженных рыб	Интенсивность заражения, min-max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Myxobilatus baicalensis</i> *	1	—	—
<i>Myxobolus talievi</i> *	1	—	—
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	3	2-11	2
<i>Diphyllbothrium dendriticum</i> (pl)	1	1	0.13
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	2	1	0.25
<i>Proteocephalus exiguus</i>	3	3-16	3.25
<i>Crepidostomum farionis</i>	1	3	0.38
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> * (l)	2	1-2	0.38
<i>Echinorhynchus borealis</i>	3	1-2	0.5
<i>E. salmonis</i>	2	2-4	0.75
<i>Codonobdella truncata</i> *	2	1	0.25

Примечание. * — эндемики Байкала.

Рис. 173. Состав паразитофауны *Abyssocottus korotneffi* (наши данные).Рис. 174. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Abyssocottus korotneffi*.

До настоящего времени в литературе отсутствовали сведения о паразитах этого вида рыб.

Нами обследовано 8 экз. этого вида, отловленных в южной котловине Байкала в октябре 1997 г. на глубине 400 м. Отмечено 11 видов паразитов, из них 5 видов — эндемики Байкала (табл. 135; рис. 173). 4 вида паразитов имеют простой, 7 — сложный жизненный цикл (рис. 174). Рыбы более всего были заражены специфичным паразитом *Dactylogyrus colonus*.

Инфрасообщества паразитов малоглазой широколобки

Все 8 обследованных рыб заражены, 3 из них имеют по одному виду паразитов. Среднее количество видов паразитов в инфрасообществах малоглазой широколобки равно 2.5; среднее количество особей паразитов составляет 8 экз. Среднее количество автогенных видов — 2.375; аллогенных — 0.125; доля особей автогенных видов в 7 раз больше таковой аллогенных. Среднее количество видов-специалистов 0.6; генералистов — 2; доля особей специалистов в 4 раза меньше таковой генералистов. Доминирует автогенный генералист *Proteocephalus exiguus* (табл. 136). Средние значения статистических индексов свидетельствуют о том, что инфрасообщества паразитов малоглазой широколобки являются обедненными и слабо сбалансированными (рис. 175, 176).

Таблица 136

Характеристики инфрасообществ паразитов *Abyssocottus korotneffi* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	8/8
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.38 (3)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(1–4) 2.5±0.5; 1.414
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(1–16) 8±1.885; 5.33
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–4) 2.375±0.564; 1.598
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–1) 0.875±0.125; 0.353
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–1) 0.125±0.125; 0.353
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–1) 0.125±0.125; 0.353
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–2) 0.6±0.263; 0.744
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–0.73) 0.204±0.094; 0.267
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(1–3) 2±0.295; 0.834
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0.27–1) 0.796±0.094; 0.267
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0.333–1) 0.715±0.098; 0.277
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–1) 0.525±0.159; 0.452
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.$; y	(0–0.944) 0.438±0.142; 0.401

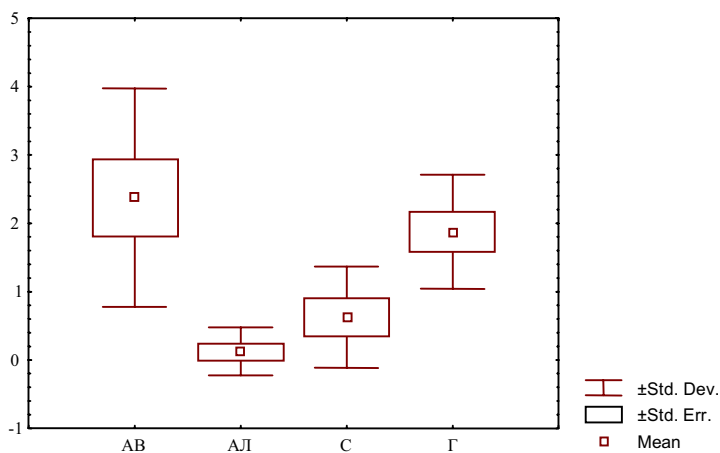


Рис. 175. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Abyssocottus korotneffi* из оз. Байкал.

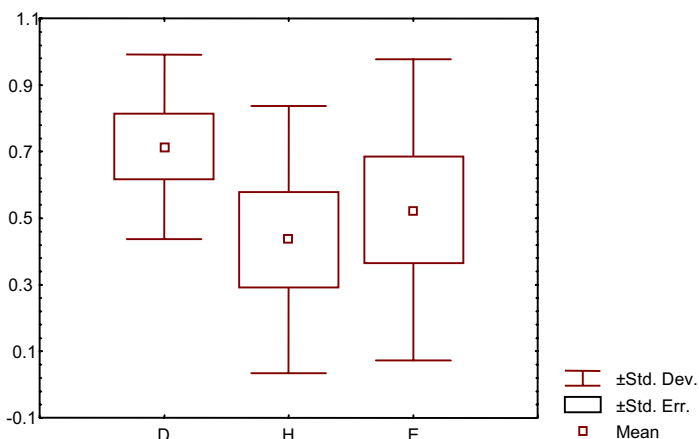


Рис. 176. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Abyssocottus korotneffi* из оз. Байкал.

Компонентное сообщество паразитов малоглазой широколобки

Компонентное сообщество паразитов малоглазой широколобки состоит из 9 видов паразитов, общее число особей — 63. Автогенных видов 8, аллогенных — 1 (*Diphyllbothrium dendriticum*). Доля особей автогенных видов в 49 раз превышает долю аллогенных видов. Специалистов — 2, генералистов — 7 видов. По значениям статистических индексов компонентное сообщество паразитов ма-

логлазой широколобки является зрелым: разнообразным в видовом отношении, сбалансированным и устойчивым (табл. 137).

Таблица 137

Характеристики компонентного сообщества *Abyssocottus korotneffi* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб	8
Общее количество видов паразитов	9
Общее количество особей паразитов	63
Количество АВ видов	8
Доля особей АВ видов	0.98
Количество АЛ видов	1
Доля особей АЛ видов	0.02
Количество видов С	2
Доля особей видов С	0.3
Количество видов Г	7
Доля особей видов Г	0.7
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.413
Выравненность	0.768
Индекс Шеннона	1.687
Теоретический индекс Шеннона	2.197
Индекс Симпсона	4.12
Теоретический индекс Симпсона	9
Состояние сообщества	зрелое

Общий анализ данных по паразитам и паразитарным сообществам рыб рода *Abyssocottus*

В наших исследованиях отсутствуют данные по паразитам *Abyssocottus elochini* Taliev, 1955, который является редким видом, обитающим на глубине 250–300 м среди скал и нагромождений больших камней. Вид не отмечался в уловах после 1955 г. (Sideleva, 2001).

Паразитофауна

В результате анализа литературных данных и собственных материалов было установлено, что паразитофауна 2 видов рыб рода *Abyssocottus* включает 12 видов, из которых 5 — эндемики Байкала (табл. 138). 30% видов развиваются без участия промежуточных хозяев, остальные 70% имеют сложный жизненный цикл — в со-

Таблица 138

Видовой состав паразитов рыб рода *Abyssocottus* из оз. Байкал

Виды паразитов	<i>A. gibbosus</i>	<i>A. korotneffi</i>
<i>Myxobilatus baicalensis</i> *	—	+
<i>Myxobolus talievi</i> *	—	+
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	+	+
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)	+	+
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	+	+
<i>Proteocephalus exiguus</i>	—	+
<i>Crepidostomum farionis</i>	—	+
<i>Baicalotrema polymorphum</i>	+	—
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> * (1)	+	+
<i>Echinorhynchus borealis</i>	+	+
<i>E. salmonis</i>	+	+
<i>Codonobdella truncata</i> *	+	+
Всего: 12	8	11

Примечание. * — эндемики Байкала.

став их промежуточных хозяев входят планктонные ракообразные (отр. Calanoida и Cyclopoidea), а также амфиподы и моллюски. Разница в видовом составе паразитов незначительна, но у *A. gibbosus* отмечено на 3 вида меньше, чем у *A. korotneffi*.

Большая часть видов (8) заканчивают свое развитие у глубинных широколобок; *Diphyllobothrium dendriticum*, *Triaenophorus nodulosus*, *Proteocephalus exiguus* и *Contracaecum osculatum baicalensis* находятся у этих рыб на личиночных фазах развития. Их попадание окончательным хозяевам — щуке, лососевидным рыбам, птицам и байкальскому тюленю — является маловероятным в связи с их экологической разобщенностью.

Инфрасообщества паразитов

По средним значениям индексов инфрасообщества паразитов глубинных широколобок являются обедненными и слабо сбалансированными. Для них характерно наличие большой доли рыб без паразитов или с одним видом.

Компонентные сообщества паразитов

Компонентное сообщество паразитов белой широколобки относится к незрелым (с высоким значением индекса Бергера – Паркера и низкими значениями выравниваемости по обилию и индексов биологического разнообразия); сообщество паразитов малоглазой широколобки — зрелое, поскольку характеризуется невысоким значением индекса Бергера – Паркера и большими значениями индексов выравниваемости видов по обилию, Шеннона и Симпсона.

3. *Asprocottus abyssalis* Taliev et Korjakov, 1947 — глубоководная широколобка

Эндемик озера Байкал. Встречается в зоне глубин 150–1400 м (Сиделева, 1998). По данным Д.Н. Талиева (1955), обитает на илистых грунтах. Самки созревают в октябре – ноябре. Питается мелкими донными гаммаридами.

До настоящего времени в литературе отсутствовали сведения о паразитах этого вида рыб, за исключением находки в жаберной полости глубоководной широколобки *Salmincola cottidarum* (Догель, Боголепова, 1957).

Нами было обследовано 5 экз. рыб, отловленных в южной котловине Байкала с глубины 400 м: 2 самки размером 4.7 и 5.5 см и 3 самца длиной 5.2, 5.4, 5.9 см. Было отмечено 7 видов паразитов, среди которых 4 — байкальские эндемики. Более всего рыбы были заражены цестодой *Proteocephalus exiguus*, особи которой находились на молодой нестробилированной стадии (табл. 139).

Таблица 139

Паразитофауна *Asprocottus abyssalis* из южной котловины оз. Байкал
(наши данные по 5 экз.)

Виды паразитов	Кол-во зараженных рыб	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Myxidium perniciosum</i> *	2	–	–
<i>Myxobolus talievi</i> *	1	–	–
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	1	3	0.6
<i>Diphyllbothrium dendriticum</i> (pl)	2	1	0.4
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	1	1	0.2
<i>Proteocephalus exiguus</i> (pl)	4	2–9	3.8
<i>Codonobdella truncata</i> *	1	1	0.2

Примечание. * — эндемики Байкала.

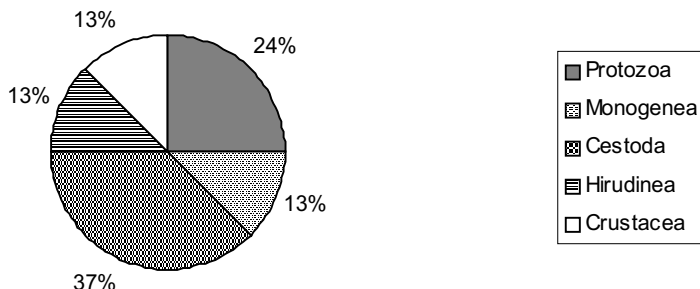


Рис. 177. Состав паразитофауны *Asprocottus abyssalis* (по литературным и нашим данным).

Суммируя данные В.А. Догеля и И.И. Боголеповой (1957) и наши материалы, можно констатировать, что паразитофауна глубоководной широколобки состоит из 8 видов паразитов, 5 из которых — эндемики Байкала (рис. 177). 3 вида цестод — *Diphyllbothrium dendriticum*, *Triaenophorus nodulosus* и *Proteocephalus exiguus* — находятся на личиночных фазах и молодых стадиях развития. Все они развиваются через планктонных ракообразных.

Следует отметить, что 5 видов эндемиков имеют простой, остальные паразиты, широко распространенные у других видов рыб, — сложный жизненный цикл (рис. 178).

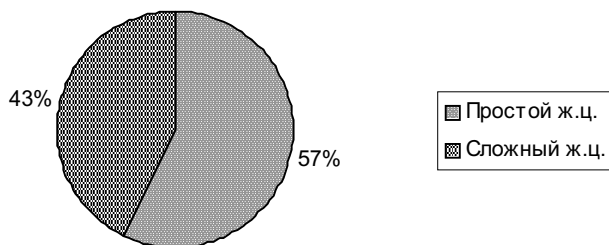


Рис. 178. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Asprocottus abyssalis*.

Инфрасообщества паразитов глубоководной широколобки

Все 5 рыб были заражены паразитами, только у 1 экз. был отмечен один паразит. В каждом инфрасообществе в среднем отмечается 1.8 вида паразитов и 5 особей. Количество автогенных видов — 1.4, аллогенных — 0.4. Доля особей автогенных видов в 5 раз больше, чем доля аллогенных. Среднее количество видов-специалистов — 0.4, генералистов — 1.4. Доля особей видов-генералистов в 4 раза больше доли особей специалистов. Доминирует автогенный генералист *Proteocephalus exiguus*. Средние значения индексов свидетельствуют об обедненности и слабой сбалансированности инфрасообществ паразитов глубоководной широколобки (табл. 140; рис. 179, 180).

Компонентное сообщество паразитов глубоководной широколобки

У 5 обследованных экземпляров глубоководной широколобки отмечено 5 видов паразитов, общее количество особей — 26. Автогенных видов — 4, аллогенных — 1 (*Diphyllbothrium dendriticum*). Доля особей автогенных видов в 9 раз больше, чем доля аллогенных. Специалистов 2 вида, генералистов — 3. Доминирует автогенный генералист *Proteocephalus exiguus*. Значения статистических индексов свидетельствуют о том, что компонентное сообщество паразитов глубо-

ководной широколобки является слабо сбалансированным и имеет низкий уровень биологического разнообразия, что позволяет отнести его к незрелым сообществам (табл. 141).

Таблица 140

Характеристики инфрасообществ паразитов *Asprocottus abyssalis* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	5/5
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.2 (1)
Количество видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1-2) $1.8 \pm 0.2; 0.447$
Количество особей (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(2-10) $5 \pm 1.393; 3.115$
Количество АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1-2) $1.4 \pm 0.245; 0.548$
Доля особей АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.5-1) $0.834 \pm 0.105; 0.235$
Количество АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.4 \pm 0.245; 0.548$
Доля особей АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-0.5) $0.166 \pm 0.105; 0.235$
Количество видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.4 \pm 0.245; 0.548$
Доля особей видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-0.5) $0.2 \pm 0.122; 0.274$
Количество видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1-2) $1.4 \pm 0.245; 0.548$
Доля особей видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.5-1) $0.8 \pm 0.122; 0.274$
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.5-1) $0.713 \pm 0.103; 0.229$
Выравненность (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.483 \pm 0.224; 0.501$
Индекс Бриллюэна (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-0.499) $0.288 \pm 0.084; 0.187$

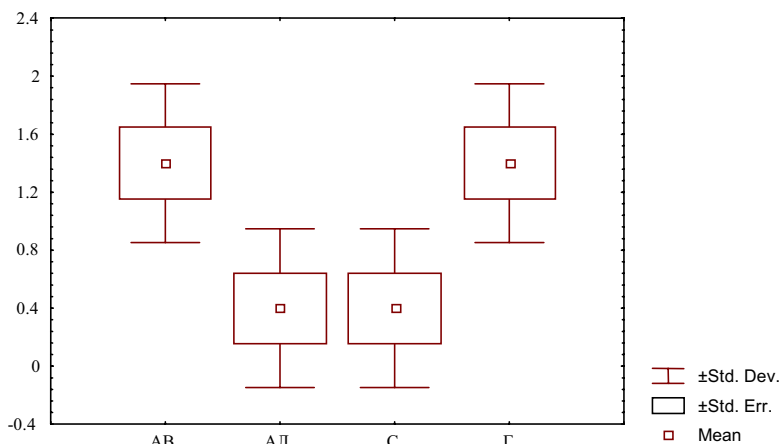


Рис. 179. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Asprocottus abyssalis* из оз. Байкал.

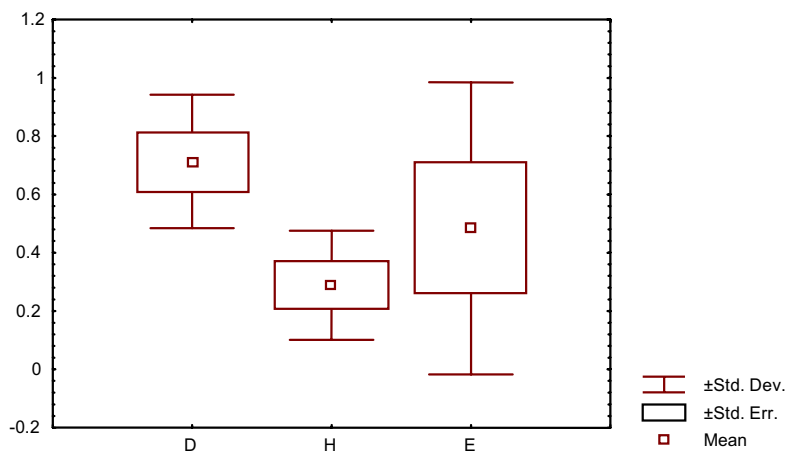


Рис. 180. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Asprocottus abyssalis* из оз. Байкал.

Таблица 141

Характеристики компонентного сообщества *Asprocottus abyssalis* из оз. Байкал
(наши данные)

Исследовано рыб	5
Общее количество видов паразитов	5
Общее количество особей паразитов	26
Количество АВ видов	4
Доля особей АВ видов	0.9
Количество АЛ видов	1
Доля особей АЛ видов	0.1
Количество видов С	2
Доля особей видов С	0.15
Количество видов Г	3
Доля особей видов Г	0.85
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.731
Выравненность	0.575
Индекс Шеннона	0.926
Теоретический индекс Шеннона	1.609
Индекс Симпсона	1.857
Теоретический индекс Симпсона	5
Состояние сообщества	незрелое

4. *Asprocottus herzensteini* Berg, 1906 — шершавая широколобка

Эндемик озера Байкал. Обитает на глубинах 25–400 м (Сиделева, 1998). Нами обследовано 6 самцов этого вида длиной 4.9–5.7 см (средняя 5.1 см). Отмечено 5 видов паразитов, 2 из них — эндемики Байкала, 3 вида широко распространены у других рыб (табл. 142). Более всего рыбы были заражены специфичным паразитом *Dactylogyrus colonus*.

Анализ литературных и наших данных показал, что паразитами *A. herzensteini* являются 12 видов (табл. 143; рис. 181). Из них 5 видов имеют простой, 7 — сложный жизненный цикл (рис. 182).

Таблица 142

Зараженность *Asprocottus herzensteini* паразитами
(наши данные по 6 экз.)

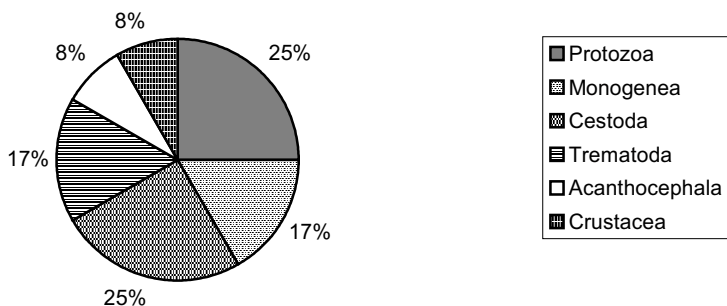
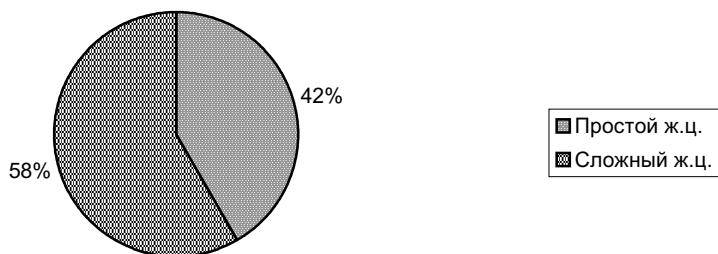
Виды паразитов	Кол-во зараженных рыб	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Myxidium perniciosum</i>	1	–	–
<i>Dactylogyrus colonus</i>	4	3–12	4.33
<i>Diphyllbothrium dendriticum</i> (pl)	2	1	0.33
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	2	1	0.33
<i>Crepidostomum farionis</i>	2	2–3	0.83

Таблица 143

Паразитофауна *Asprocottus herzensteini*

Виды паразитов	Авторы данных
<i>Trypanosoma</i> sp.	Заика, 1965
<i>Muxobilatus baicalensis</i> *	Догель и др., 1949; Заика, 1965
<i>Myxidium perniciosum</i> *	Заика, 1965; наши данные
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	Наши данные
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> *	Заика, 1965
<i>Diphyllbothrium dendriticum</i> (pl)	Наши данные
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	Наши данные
<i>Proteocephalus exiguus</i>	Заика, 1965
<i>Crepidostomum farionis</i>	Наши данные
<i>Baicalotrema polymorphum</i>	Заика, 1965
<i>Echinorhynchus borealis</i>	Заика, 1965; Балданова, Пронин, 2001а, б
<i>Salmincola cottidarum</i> *	Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965

Примечание. * — эндемики Байкала.

Рис. 181. Состав паразитофауны *Asprocottus herzensteini*.Рис. 182. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Asprocottus herzensteini*.

Инфрасообщества паразитов шершавой широколобки

Из 6 обследованных рыб были заражены 5. Половина рыб входит в группу без паразитов (1 экз.) и с 1 видом (2 экз.). В среднем в инфрасообществах отмечено 1.7 вида паразитов, средняя численность которых равна 5.8 экз. Среднее количество автогенных видов составляет 1.3, аллогенных — 0.3. Доля особей автогенных видов в 23 раза больше, чем доля аллогенных. Специалистов — 0.7 вида, генералистов — 1 вид в среднем на инфрасообщество. Доля особей специалистов (0.586) в 1.4 раза больше доли генералистов (0.414). Доминирует автогенный специалист *Dactylogyrus colonus*. Средние значения индексов показывают, что инфрасообщества паразитов являются обедненными и слабо сбалансированными (табл. 144; рис. 183, 184).

Компонентное сообщество паразитов шершавой широколобки

Компонентное сообщество паразитов шершавой широколобки представлено 4 видами, общее количество особей которых равно 35. Автогенных видов 3, аллогенных — 1. Доля особей автогенных видов в 9 раз больше доли аллогенных. Специалистов — 1 вид, генералистов — 3. Доля особей генералистов в 3 раза

меньше таковой специалистов. Доминирует автогенный специалист *Dactylogyrus colonus*. Значения индексов свидетельствуют о том, что сообщество паразитов является незрелым, поскольку обеднено и слабо сбалансировано (табл. 145).

Таблица 144

Характеристики инфрасообществ паразитов *Asprocottus herzensteini* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	6/5
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.5 (3)
Количество видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-3) $1.7 \pm 0.494; 1.211$
Количество особей (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-14) $5.8 \pm 2.056; 5.037$
Количество АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-2) $1.3 \pm 0.333; 0.816$
Доля особей АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.958 \pm 0.161; 0.395$
Количество АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.3 \pm 0.21; 0.516$
Доля особей АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-0.14) $0.042 \pm 0.024; 0.059$
Количество видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.7 \pm 0.211; 0.516$
Доля особей видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.586 \pm 0.171; 0.42$
Количество видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-2) $1 \pm 0.365; 0.894$
Доля особей видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.414 \pm 0.157; 0.385$
Доминантный вид	<i>Dactylogyrus colonus</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.655 \pm 0.157; 0.384$
Выравненность (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.382 \pm 0.188; 0.46$
Индекс Бриллюэна (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-0.665) $0.256 \pm 0.121; 0.295$

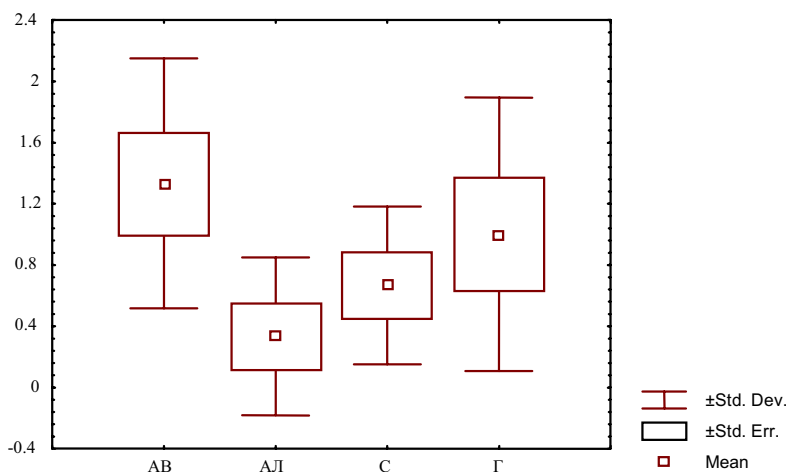


Рис. 183. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Asprocottus herzensteini* из оз. Байкал.

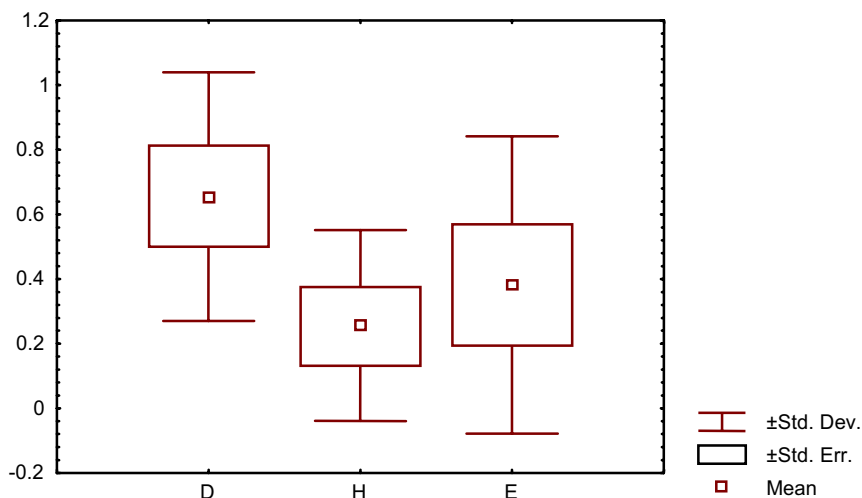


Рис. 184. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Asprocottus herzensteini* из оз. Байкал.

Таблица 145

Характеристики компонентного сообщества *Asprocottus herzensteini* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб	6
Общее количество видов паразитов	4
Общее количество особей паразитов	35
Количество АВ видов	3
Доля особей АВ видов	0.9
Количество АЛ видов	1
Доля особей АЛ видов	0.1
Количество видов С	1
Доля особей видов С	0.74
Количество видов Г	3
Доля особей видов Г	0.26
Доминантный вид	<i>Dactylogyrus colonus</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.743
Выравненность	0.596
Индекс Шеннона	0.826
Теоретический индекс Шеннона	1.386
Индекс Симпсона	1.766
Теоретический индекс Симпсона	4
Состояние сообщества	незрелое

5. *Asprocottus intermedius* Taliev, 1948 — полуголая широколобка

Эндемик озера Байкал. Встречается в основном в северной части озера Байкал на глубинах от 200 до 800 м (Сиделева, 1998). По данным Д.Н. Талиева (1955), обитает на илисто-песчаных грунтах. Наиболее зрелая икра у самок отмечена в октябре, что предполагает осенне-зимнее время нереста. Плодовитость составляет 55–62 икринки.

Нами обследовано 6 экз. этого вида, отловленных в северной котловине озера в сентябре 1996 г.: 4 самки размером 5.2–5.9 см (средний 5.5 см) и 2 самца размером 5.8 и 6.0 см. Отмечено 6 видов паразитов, 4 из которых являются байкальскими эндемиками. Более всего рыбы заражены скребнем *Echinorhynchus borealis* и моногенетическим сосальщиком *Dactylogyrus colonus* (табл. 146).

Всего, по собственным и литературным данным, у полуголой широколобки найдено 7 видов и 1 подвид паразитов (табл. 147; рис. 185). 4 вида имеют простой, 4 — сложный жизненный цикл (рис. 186). 6 видов — байкальские эндеми-

Таблица 146

Зараженность *Asprocottus intermedius* паразитами (наши данные по 6 экз.)

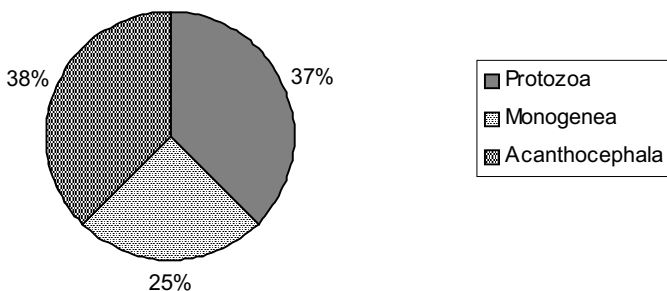
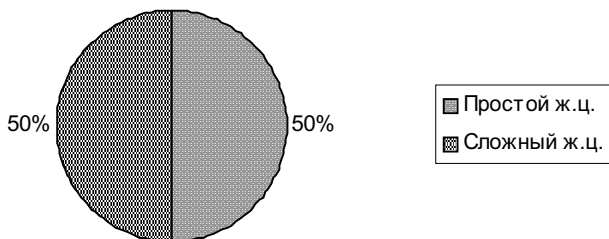
Виды паразитов	Кол-во зараженных рыб	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Myxobilatus baicalensis</i>	1	–	–
<i>Myxidium perniciosum</i>	1	–	–
<i>Dactylogyrus colonus</i>	1	9	1.5
<i>Gyrodactylus baicalensis</i>	2	1	0.33
<i>Echinorhynchus borealis</i>	3	2–4	1.5
<i>E. salmonis</i>	2	2–3	0.83

Таблица 147

Паразитофауна *Asprocottus intermedius*

Виды паразитов	Авторы данных
<i>Cryptobia cotti</i>	Хамнуева, 2001
<i>Myxobilatus baicalensis</i> *	Наши данные
<i>Myxidium perniciosum</i> *	Наши данные
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	Наши данные
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> *	Наши данные
<i>Echinorhynchus borealis</i>	Наши данные
<i>E. salmonis</i>	Наши данные
<i>E. salmonis baicalensis</i> *	Балданова, Пронин, 2001а, б

Примечание. * — эндемики Байкала.

Рис. 185. Состав паразитофауны *Asprocottus intermedius*.Рис. 186. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Asprocottus intermedius*.

ки. Зараженность *A. intermedius* 3 видами скребней свидетельствует о том, что в питании этого вида существенная роль принадлежит гаммаридам.

Инфрасообщества паразитов полуголой широколобки

Все 6 обследованных рыб заражены многоклеточными паразитами, 4 рыбы имеют по одному виду паразитов. В среднем в инфрасообществах 1.3 вида паразитов, количество особей которых — 4.2. Аллогенные виды отсутствуют. Видов-специалистов в среднем 0.5, генералистов — 0.8. Специалистов в 2 раза больше, чем генералистов. Доминируют 2 вида: автогенный специалист *Dactylogyrus colonus* и автогенный генералист *Echinorhynchus borealis*. Индексы выравненности видов по обилию и Бриллюэна имеют низкие значения, а индекс Бергера – Паркера очень большой, что свидетельствует об обедненности и несбалансированности инфрасообществ (табл. 148; рис. 187, 188).

Компонентное сообщество паразитов полуголой широколобки

Компонентное сообщество паразитов полуголой широколобки представлено 4 видами паразитов, общее количество особей которых равно 25. Аллогенные виды отсутствуют. Специалистов и генералистов по 3 вида, доли их особей приблизительно равны. Следует отметить очень низкие значения выравненности ви-

дов по обилию и индекса Бергера – Паркера, что свидетельствует о невысоких показателях численности доминирующего вида. По значениям статистических индексов компонентное сообщество полуголой широколобки является зрелым с высокими показателями сбалансированности и разнообразия (табл. 149).

Таблица 148

Характеристики инфрасообществ паразитов *Asprocottus intermedius* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	6/6	
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.7 (4)	
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–2) $1.3 \pm 0.211; 0.516$	
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–12) $4.2 \pm 0.662; 4.07$	
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–2) $1.3 \pm 0.211; 0.516$	
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	1	
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	0	
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	0	
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.5 \pm 0.224; 0.548$	
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.325 \pm 0.179; 0.44$	
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.8 \pm 0.167; 0.408$	
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.675 \pm 0.179; 0.44$	
Доминантные виды	<i>Dcol</i>	<i>Ebor</i>
Характеристика доминантных видов	С/АВ	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.75–1) $0.925 \pm 0.048; 0.117$	
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–0.791) $0.249 \pm 0.157; 0.386$	
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–0.45) $0.129 \pm 0.083; 0.203$	

Примечание. *Dcol* — *Dactylogyrus colonus*, *Ebor* — *Echinorhynchus borealis*.

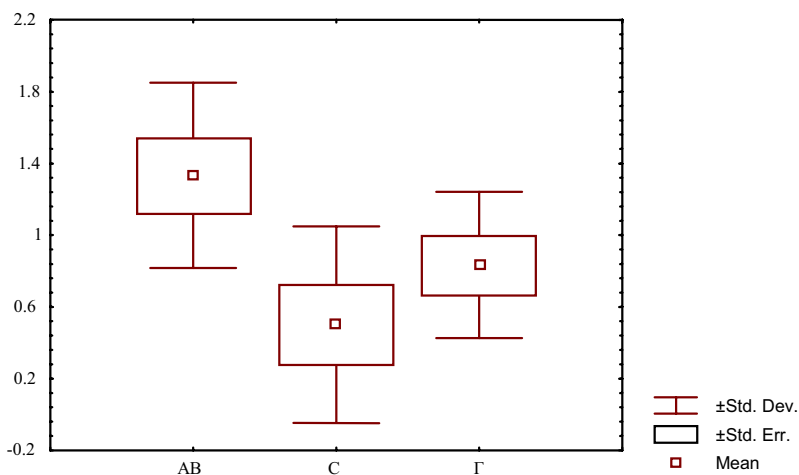


Рис. 187. Количество автогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Asprocottus intermedius* из оз. Байкал.

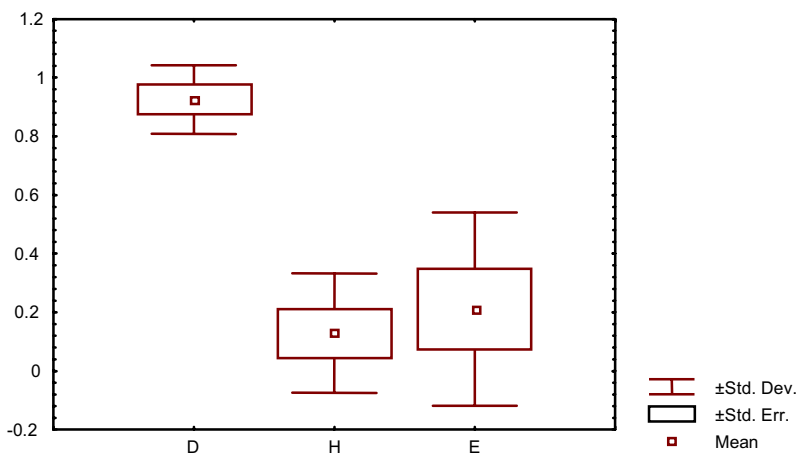


Рис. 188. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Asprocottus intermedius* из оз. Байкал.

Таблица 149

Характеристики компонентного сообщества *Asprocottus intermedius* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб	6
Общее количество видов паразитов	4
Общее количество особей паразитов	25
Количество АВ видов	4
Доля особей АВ видов	1
Количество АЛ видов	0
Доля особей АЛ видов	0
Количество видов С	2
Доля особей видов С	0.44
Количество видов Г	2
Доля особей видов Г	0.56
Доминантные виды	<i>Dcol</i> <i>Ebor</i>
Характеристика доминантных видов	С/АВ Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.360
Выравненность	0.802
Индекс Шеннона	1.259
Теоретический индекс Шеннона	1.386
Индекс Симпсона	3.614
Теоретический индекс Симпсона	4
Состояние сообщества	зрелое

Примечание. *Dcol* — *Dactylogyrus colonus*, *Ebor* — *Echinorhynchus borealis*.

6. *Asprocottus parmiferus* Taliev, 1955 — панцирная широколобка

Эндемик озера Байкал. Встречается на глубинах от 50 до 500 м (Сиделева, 1998). По данным Д.Н. Талиева (1955), вид обитает на каменистых грунтах. Размножение приходится на позднюю осень или на начало зимы.

До настоящего времени сведения о паразитах панцирной широколобки отсутствовали.

Нами обследовано 5 экз. этого вида: 2 самки размером 4.9 и 4.5 см и 3 самца длиной 4.8, 5.3 и 5.4 см. Все рыбы были отловлены в районе Ушканьих островов в сентябре – октябре 1996 г. Отмечено 7 видов паразитов, 4 из которых с простым жизненным циклом развития, эндемики, а 3 — широко распространенные в Голарктике, развивающиеся с участием планктонных и бентосных ракообразных (табл. 150; рис. 189, 190).

Таблица 150

Зараженность *Asprocottus parmiferus* паразитами (наши данные по 5 экз.)

Виды паразитов	Кол-во зараженных рыб	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Myxidium perniciosum</i> *	1	–	–
<i>Mухobilatus baicalensis</i> *	1	–	–
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	3	2–11	3.6
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> *	1	4	0.8
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	2	1	0.4
<i>Proteocephalus exiguus</i>	2	3	1.2
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	1	1	0.2

Примечание. * — эндемики Байкала.

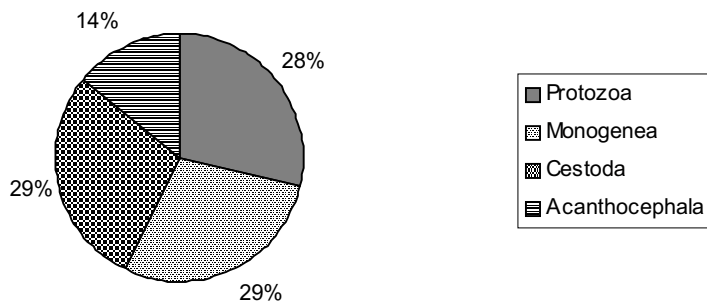


Рис. 189. Состав паразитофауны *Asprocottus parmiferus*.

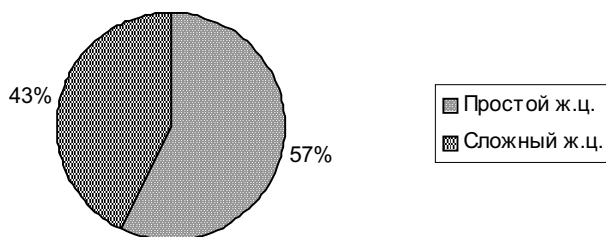


Рис. 190. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Asprocottus parmiferus*.

Инфрасообщества паразитов панцирной широколобки

Все 5 рыб были заражены многоклеточными паразитами, 2 рыбы имели по одному виду паразитов. В среднем в инфрасообществах отмечается 1.8 вида паразитов и 6.2 особи различных видов. Аллогенных видов нет. Видов-специалистов — 0.8, генералистов — 1. Доля особей генералистов в 1.7 раза меньше, чем доля специалистов (табл. 151). Доминирует автогенный специалист *Dactylogyrus colonus*. Средние значения индексов свидетельствуют о том, что инфрасообщества паразитов являются обедненными и несбалансированными (рис. 191, 192).

Таблица 151

Характеристики инфрасообществ паразитов *Asprocottus parmiferus* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	5/5
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.4 (2)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–3) 1.8±0.374; 0.837
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–14) 6.2± 2.396; 5.357
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–3) 1.8±0.374; 0.837
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	1
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	0
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	0
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.8±0.2; 0.447
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.63±0.172; 0.385
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–2) 1.0±0.316; 0.707
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.37±0.172; 0.385
Доминантный вид	<i>Dactylogyrus colonus</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.556–1) 0.828±0.082; 0.184
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–0.838) 0.452±0.186; 0.416
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–0.691) 0.286±0.132; 0.295

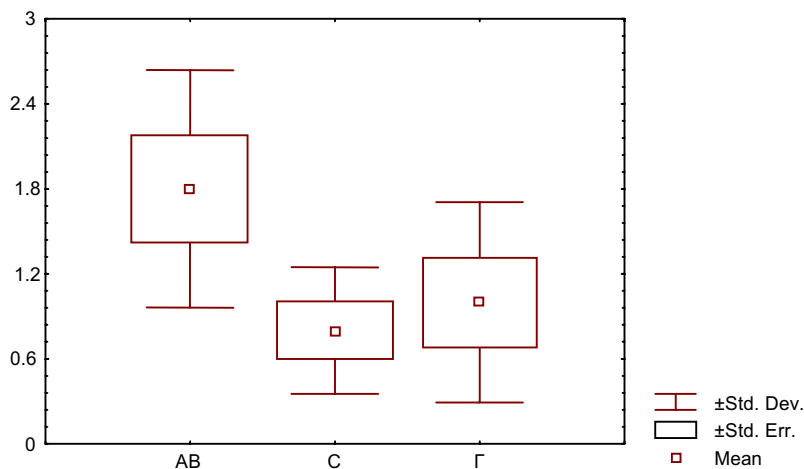


Рис. 191. Количество автогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Asprocottus parmiferus* из оз. Байкал.

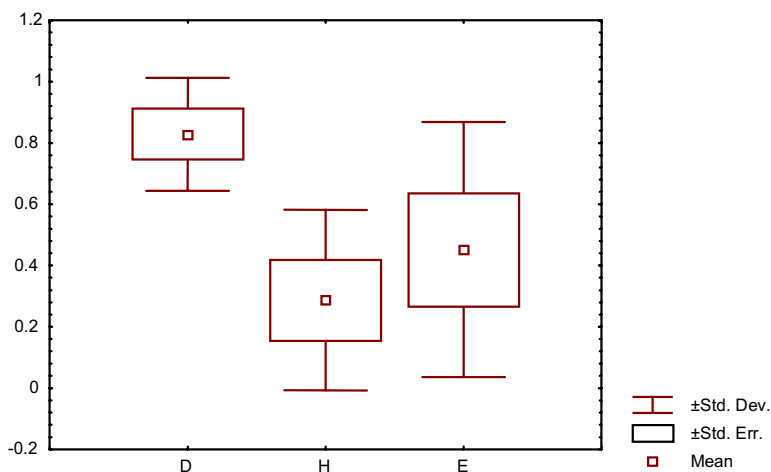


Рис. 192. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Asprocottus parmiferus* из оз. Байкал.

Компонентное сообщество паразитов панцирной широколобки

Компонентное сообщество паразитов панцирной широколобки представлено 5 видами, общее количество особей которых равно 31. Аллогенные виды отсутствуют. Специалистов — 2 вида, генералистов — 3. Доля особей специалистов в 2.3 раза превышает долю особей генералистов. Значения индексов показывают, что компонентное сообщество паразитов является зрелым, поскольку хорошо сбалансировано и разнообразно (табл. 152).

Таблица 152

Характеристики компонентного сообщества паразитов *Asprocottus parmiferus* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб	5
Общее количество видов паразитов	5
Общее количество особей паразитов	31
Количество АВ видов	5
Доля особей АВ видов	1
Количество АЛ видов	0
Доля особей АЛ видов	0
Количество видов С	2
Доля особей видов С	0.7
Количество видов Г	3
Доля особей видов Г	0.3
Доминантный вид	<i>Dactylogyrus colonus</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.581
Выравненность	0.736
Индекс Шеннона	1.185
Теоретический индекс Шеннона	1.609
Индекс Симпсона	2.657
Теоретический индекс Симпсона	5
Состояние сообщества	зрелое

7. *Asprocottus platycephalus* Taliev, 1948 — плоскоголовая широколобка

Эндемик озера Байкал. Встречается на глубинах 50–800 м (Сиделева, 1998). Вид обитает чаще на илисто-песчаных грунтах (Талиев, 1955).

До настоящего времени сведения о паразитах *A. platycephalus* отсутствовали.

Нами было обследовано 7 экз. этого вида: 3 самки и 4 самца. Отмечено 7 видов паразитов, 4 имеют простой, 3 — сложный жизненный цикл. 5 видов — байкальские эндемики, 2 вида широко распространены в Палеарктике (табл. 153; рис. 193, 194).

Инфрасообщества паразитов плоскоголовой широколобки

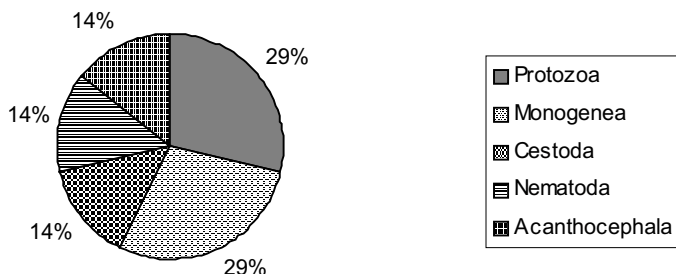
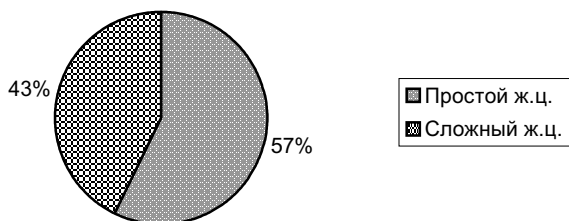
Все 7 обследованных рыб были заражены многоклеточными паразитами, 40% их имели по одному виду паразитов, что может свидетельствовать об их обедненности. В среднем на инфрасообщество приходится 1.7 вида и 4 особи паразитов.

Таблица 153

Зараженность *Asprocottus platycephalus* паразитами (наши данные по 7 экз.)

Виды паразитов	Кол-во зараженных рыб	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Myxobilatus baicalensis</i> *	1	–	–
<i>Myxidium perniciosum</i> *	2	–	–
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	3	1–3	0.85
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> *	3	1	0.43
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	2	1	0.29
<i>Comphoronema werestschagini</i> *	3	2–11	2.29
<i>Echinorhynchus borealis</i>	1	2	0.29

Примечание. * — эндемики Байкала.

Рис. 193. Состав паразитофауны *Asprocottus platycephalus*.Рис. 194. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Asprocottus platycephalus*.

Аллогенные виды отсутствуют. Специалистов и генералистов по 0.9 вида, но доля особей специалистов (0.443) несколько меньше таковой генералистов (0.557). Доминирует автогенный генералист *C. werestschagini*. Инфрасообщества плоскоголовой широколобкой характеризуются большим значением индекса Бергера – Перкера и низкими значениями выравненности видов по обилию и Бриллюэна, что свидетельствует об их обедненности и несбалансированности (табл. 154; рис. 195, 196).

Таблица 154

Характеристики инфрасообществ паразитов *Asprocottus platycephalus* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	7/7
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.4 (3)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–3) $1.7 \pm 0.286; 0.756$
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–11) $4 \pm 1.262; 3.338$
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–3) $1.7 \pm 0.286; 0.756$
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	1
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	0
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	0
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–2) $0.9 \pm 0.261; 0.69$
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.443 \pm 0.143; 0.379$
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.9 \pm 0.143; 0.378$
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.557 \pm 0.143; 0.379$
Доминантный вид	<i>Comephoronema werestschagini</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.5–1) $0.764 \pm 0.089; 0.236$
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.485 \pm 0.178; 0.472$
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–0.621) $0.254 \pm 0.096; 0.254$

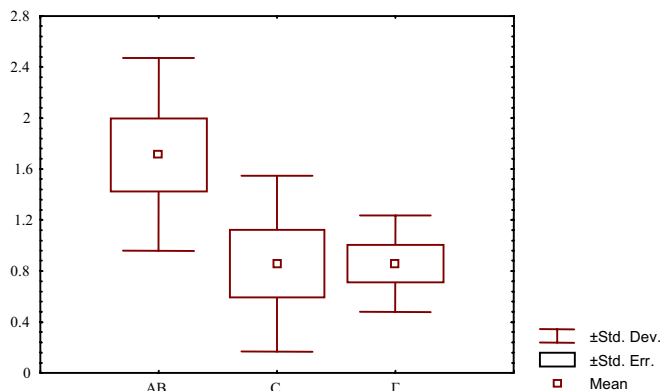


Рис. 195. Количество автогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Asprocottus platycephalus* из оз. Байкал.

Компонентное сообщество паразитов плоскоголовой широколобки

Компонентное сообщество паразитов плоскоголовой широколобки состоит из 5 автогенных видов паразитов, общая численность особей — 9. Аллогенные виды отсутствуют. Специалистов — 2, генералистов — 3 вида. Доля особей генералистов более чем в 2 раза больше таковой специалистов. Доминирует автогенный генералист — нематода *Comephoronema werestschagini*. Значения стати-

стических индексов свидетельствуют о том, что компонентное сообщество является зрелым, поскольку хорошо сбалансировано и разнообразно (табл. 155).

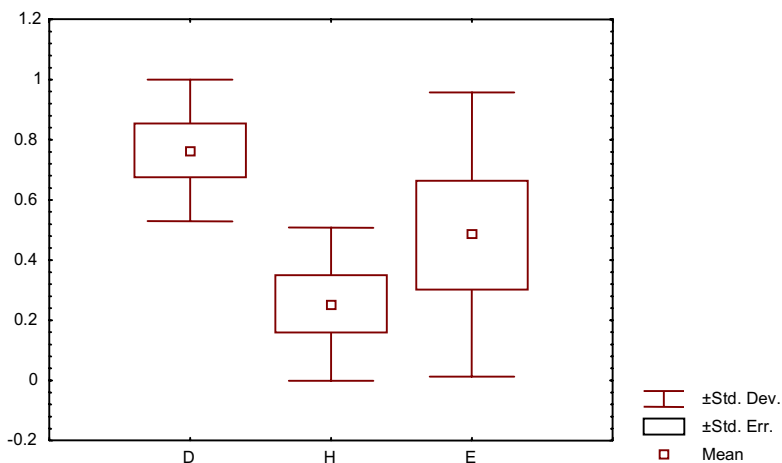


Рис. 196. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Asprocottus platycephalus* из оз. Байкал.

Таблица 155

Характеристики компонентного сообщества паразитов *Asprocottus platycephalus* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб	7
Общее количество видов паразитов	5
Общее количество особей паразитов	9
Количество АВ видов	5
Доля особей АВ видов	1
Количество АЛ видов	0
Доля особей АЛ видов	0
Количество видов С	2
Доля особей видов С	0.3
Количество видов Г	3
Доля особей видов Г	0.7
Доминантный вид	<i>Comephoronema werestschagini</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.552
Выравненность	0.781
Индекс Шеннона	1.258
Теоретический индекс Шеннона	1.609
Индекс Симпсона	2.9
Теоретический индекс Симпсона	5
Состояние сообщества	зрелое

8. *Asprocottus pulcher* (Taliev, 1948) — острорылая широколобка

Эндемик озера Байкал. Глубина обитания от 50 до 250 м (Сиделева, 1998). Вид населяет заиленные грунты (Талиев, 1955). Нерестится не позднее октября — ноября. Плодовитость составляет 115–128 икринок.

Ранее у острорылой широколобки была отмечена *Trypanosoma magna* — эндемик Байкала (Хамнуева, 2001; Хамнуева, Пронин, 2001).

Нами обследовано 5 экз. этого вида: 2 самки размером 4.8 и 5.2 см и 3 самца размером 5.0–5.8 см (средний 5.4 см), отловленных с глубины 450 м в районе бухты Фролиха (северный Байкал) в октябре 1998 г. Было отмечено 6 видов паразитов, 4 из которых — эндемики с простым жизненным циклом (табл. 156).

С учетом наших и литературных данных (Хамнуева, 2001; Хамнуева, Пронин, 2001) паразитофауна острорылой широколобки представлена 7 видами, среди которых 4 вида — эндемики Байкала. 4 вида имеют простой, 3 — сложный жизненный цикл (рис. 197, 198).

Таблица 156

Зараженность *Asprocottus pulcher* паразитами (наши данные по 5 экз.)

Виды паразитов	Кол-во зараженных рыб	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Myxidium perniciosum</i> *	2	–	–
<i>Myxobolus talievi</i> *	2	–	–
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	2	2–4	1.2
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> *	3	1–3	1.2
<i>Comphoronema werestschagini</i>	2	1–3	0.8
<i>Echinorhynchus borealis</i>	2	1	0.4

Примечание. * — эндемики Байкала.

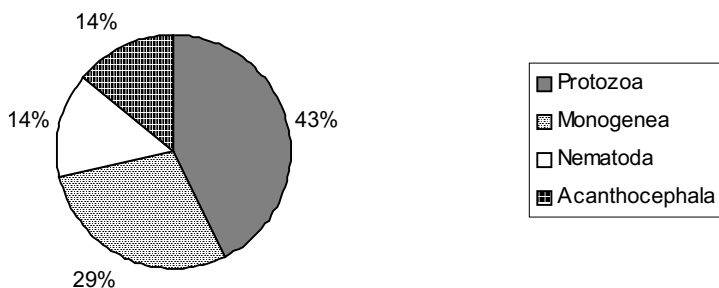


Рис. 197. Состав паразитофауны *Asprocottus pulcher*.

Использованы данные Т.Р. Хамнуевой (2001), Т.Р. Хамнуевой и Н.М. Пронина (2001), наши материалы.

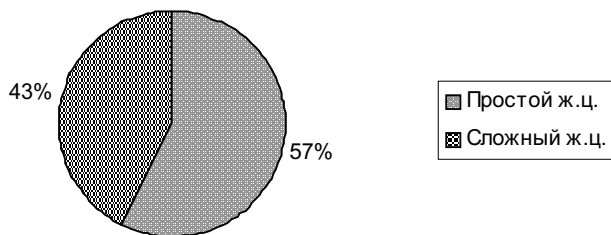


Рис. 198. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Asprocottus pulcher*.

Инфрасообщества паразитов острорылой широколобки

Все 5 обследованных рыб были заражены многоклеточными автогенными паразитами. 3 рыбы имели по одному виду паразитов. В среднем на инфрасообщество приходится 1.8 вида и 3.6 особи паразитов. Аллогенные виды отсутствуют. Видов-специалистов и генералистов приблизительно поровну, но доля особей специалистов в 1.6 раза больше, чем доля генералистов. Доминируют автогенные специалисты: моногенетические сосальщики *Dactylogyrus colonus* и *Gyrodactylus baicalensis*. По средним значениям индексов инфрасообщества паразитов являются обедненными и несбалансированными (табл. 157; рис. 199, 200).

Таблица 157

Характеристики инфрасообществ паразитов *Asprocottus pulcher* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	5/5
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.6 (3)
Количество видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1-4) $1.8 \pm 0.583; 1.304$
Количество особей (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1-7) $3.6 \pm 1.077; 2.408$
Количество АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1-4) $1.8 \pm 0.583; 1.304$
Доля особей АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	1
Количество АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	0
Доля особей АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	0
Количество видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-2) $1 \pm 0.316; 0.707$
Доля особей видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.62 \pm 0.191; 0.427$
Количество видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-2) $0.8 \pm 0.374; 0.837$
Доля особей видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.38 \pm 0.191; 0.427$
Доминантные виды	<i>Dcol; Gb</i>
Характеристика доминантных видов	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.571-1) $0.834 \pm 0.102; 0.227$
Выравненность (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.366 \pm 0.226; 0.505$
Индекс Бриллюэна (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-0.764) $0.245 \pm 0.157; 0.352$

Примечание. *Dcol* — *Dactylogyrus colonus*; *Gb* — *Gyrodactylus baicalensis*.

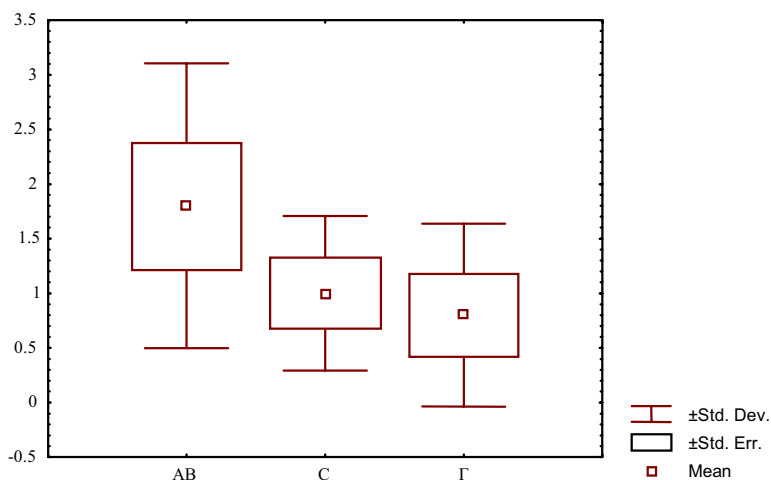


Рис. 199. Количество автогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Asprocottus pulcher* из оз. Байкал.

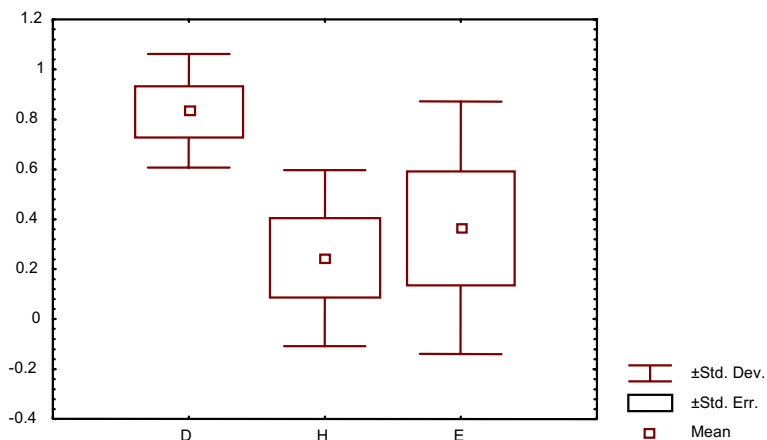


Рис. 200. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Asprocottus pulcher* из оз. Байкал.

Компонентное сообщество паразитов острорылой широколобки

Компонентное сообщество паразитов острорылой широколобки представлено 4 видами автогенных паразитов, общее количество особей — 18. Аллогенные виды отсутствуют. Специалистов и генералистов по 2 вида. Доля особей специалистов в 1.5 раза больше доли особей генералистов. Доминируют автогенные специалисты — *Dactylogyrus colonus* и *Gyrodactylus baicalensis*. По значениям индексов компонентное сообщество является зрелым, поскольку хорошо сбалансировано и разнообразно (табл. 158).

Таблица 158

Характеристики компонентного сообщества *Asprocottus pulcher* из оз. Байкал
(наши данные)

Исследовано рыб	5
Общее количество видов паразитов	4
Общее количество особей паразитов	18
Количество АВ видов	4
Доля особей АВ видов	1
Количество АЛ видов	0
Доля особей АЛ видов	0
Количество видов С	2
Доля особей видов С	0.6
Количество видов Г	2
Доля особей видов Г	0.4
Доминантные виды	<i>Dcol; Gb</i>
Характеристика доминантных видов	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.333
Выравненность	0.945
Индекс Шеннона	1.311
Теоретический индекс Шеннона	1.386
Индекс Симпсона	4.135
Теоретический индекс Симпсона	4
Состояние сообщества	зрелое

Примечание. *Dcol* — *Dactylogyrus colonus*, *Gb* — *Gyrodactylus baicalensis*.

Общий анализ данных по паразитам и паразитарным сообществам рыб рода *Asprocottus*

Паразитофауна

Паразитофауна 6 видов рода *Asprocottus* в целом представлена 19 видами паразитов (табл. 159), включая 9 эндемиков. Большая часть паразитов развивается при участии промежуточных хозяев — пиявок, планктонных ракообразных, гаммарид и моллюсков. Только 3 вида паразитов находятся у рыб этого рода на личиночных фазах развития, другие 16 видов заканчивают свое развитие в этих рыбах.

Инфрасообщества паразитов

По средним значениям индексов инфрасообщества паразитов шершавых широклобок являются обедненными и слабо сбалансированными.

Таблица 159

Видовой состав паразитов рыб рода *Asprocottus* из оз. Байкал

Виды паразитов	<i>A. abyssalis</i>	<i>A. herzensteini</i>	<i>A. intermedius</i>	<i>A. parmi-ferus</i>	<i>A. platycephalus</i>	<i>A. pulcher</i>
<i>Trypanosoma magna</i> *						+
<i>Trypanosoma</i> sp.		+				
<i>Cryptobia cotti</i> *			+			
<i>Myxobilatus baicalensis</i> *		+	+	+	+	
<i>Myxidium perniciosum</i> *	+	+	+	+	+	+
<i>Myxobolus talievi</i> *	+					+
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	+	+	+	+	+	+
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> *		+	+	+	+	+
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)	+	+				
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	+	+		+	+	
<i>Proteocephalus exiguus</i> (l)	+	+		+		
<i>Crepidostomum farionis</i>		+				
<i>Baicalotrema polymorphum</i>		+				
<i>Comephoronema werestschagini</i>					+	+
<i>Echinorhynchus borealis</i>		+	+		+	+
<i>E. salmonis</i>			+	+		
<i>E. salmonis baicalensis</i> *			+			
<i>Salmincola cottidarum</i>	+	+				
<i>Codonobdella truncata</i> *	+					
Всего: 19	8	12	8	7	7	7

Примечание. * — эндемики Байкала.

Компонентные сообщества паразитов

У всех исследованных рыб этого рода в сообществах паразитов доминируют автогенные виды и, в большинстве сообществ, — виды-генералисты. В 4 компонентных сообществах доминирующими видами были байкальские эндемики: *Dactylogyrus colonus*, *Gyrodactylus baicalensis*, — и только в сообществе глубоководной широколобки доминировал *Proteocephalus exiguus*, который у шершавых широколобок был отмечен только на молодой нестробилированной стадии развития, что позволяет считать этих рыб резервуарными хозяевами цестоды.

Компонентные сообщества паразитов рыб рода *Asprocottus* в большинстве случаев являются зрелыми, поскольку характеризуются невысокими значениями индекса Бергера – Паркера и большими значениями индексов выравненности видов по обилию, Шеннона и Симпсона. Только в двух случаях — у *A. abyssalis* и *A. herzensteini* — сообщества паразитов незрелые.

9. *Limnocottus bergianus* Taliev, 1935 — плоская широколобка

Эндемик озера Байкал. Встречается на глубинах 100–1000 м (Сиделева, 1998). Вид распространен во всех открытых районах южного и среднего Байкала (Талиев, 1955). Обитает на илистых грунтах. Предполагается, что этот вид нерестится в весеннее время.

Нами обследовано 15 экз., отловленных в районе Академического хребта в октябре 1998 г. Отмечено 14 видов паразитов, 7 из которых — эндемики Байкала (табл. 160). В основном рыбы были заражены специфичными паразитами *Dactylogyrus colonus*, *Gyrodactylus baicalensis* и *G. bychowskianus*.

По литературным и собственным данным, паразитофауна плоской широколобки представлена 25 видами паразитов, 12 из которых — эндемики Байкала (табл. 161; рис. 201). 10 видов имеют простой, 15 — сложный жизненный цикл (рис. 202).

Инфрасообщества паразитов плоской широколобки

Из 15 обследованных рыб 14 были заражены многоклеточными паразитами, у 3 рыб обнаружено по одному виду паразитов. Среднее количество видов паразитов в инфрасообществе — 2; среднее количество особей паразитов — 15.7. Среднее количество автогенных видов — 1.8, аллогенных — 0.267. Доля особей

Таблица 160

Зараженность *Limnocottus bergianus* паразитами (наши данные по 15 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Muxobilatus baicalensis</i> *	13.3	–	–
<i>Muxobolus talievi</i> *	6.7	–	–
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	33.3	1–10	1.13
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> *	26.7	4–89	8.73
<i>G. bychowskianus</i> *	20	3–15	1.47
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)	20	1	0.2
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	6.7	2	0.13
<i>Proteocephalus exiguus</i>	20	3–4	0.73
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i> (mc)	20	2–8	0.87
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> * (l)	6.7	21	1.4
<i>Comphoronema werestschagini</i>	13.3	3	0.2
<i>Echinorhynchus borealis</i>	6.7	1	0.07
<i>E. salmonis</i>	20	2–4	0.6
<i>Coregonicola baicalensis</i> *	13.3	1	0.13

Примечание. * — эндемики Байкала.

Паразитофауна *Limnocottus bergianus*

Виды паразитов	Авторы данных
<i>Cryptobia cotti</i> *	Хамнуева, 2001; Хамнуева, Пронин, 2001
<i>C. zaikai</i> *	Хамнуева, 2001; Хамнуева, Пронин, 2001
<i>Hexamita</i> sp.	Заика, 1965
<i>Myxidium perniciosum</i> *	Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001
<i>Myxobilatus baicalensis</i> *	Наши данные
<i>Myxobolus talievi</i> *	Заика, 1965
<i>Apiosoma</i> sp.	Догель, Боголепова, 1957
<i>Trichodina baicalensis</i> *	Догель, Боголепова, 1957
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	Догель и др., 1949; Боголепова, 1950; Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Русинек, 1995, 2001а
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> *	Наши данные
<i>G. bychowskianus</i> *	Наши данные
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)	Наши данные
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	Наши данные
<i>Proteocephalus exiguus</i>	Заика, 1965; наши данные
<i>Baicalotrema polymorphum</i>	Заика, 1965
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i> (mc)	Наши данные
<i>Ichthyobronema hamulatum</i>	Заика, 1965
<i>Raphidascaris acus</i> (l)	Заика, 1965
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> * (l)	Заика, 1965; наши данные
<i>Comphoronema werestschagini</i>	Заика, 1965; Русинек, 1995
<i>Echinorhynchus borealis</i>	Догель и др., 1949; Догель, Боголепова, 1957; Балданова, Пронин, 2001а, б; наши данные
<i>E. salmonis</i>	Заика, 1965; наши данные
<i>E. salmonis salmonis</i>	Балданова, Пронин, 2001
<i>E. salmonis baicalensis</i> *	Догель, Боголепова, 1957; Балданова, Пронин, 2001а, б
<i>Coregonicola baicalensis</i> *	Коряков, 1951; Догель, Боголепова, 1957; наши данные

Примечание. * — эндемики Байкала.

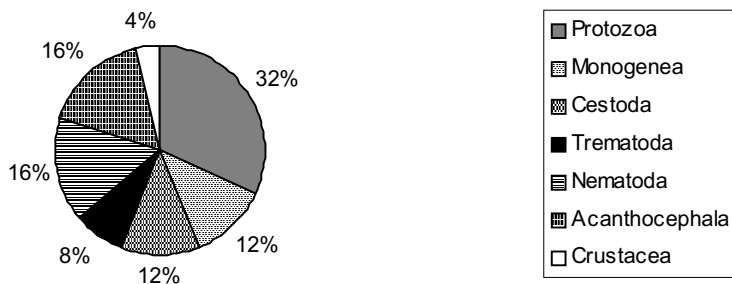


Рис. 201. Состав паразитофауны *Limnocottus bergianus*.

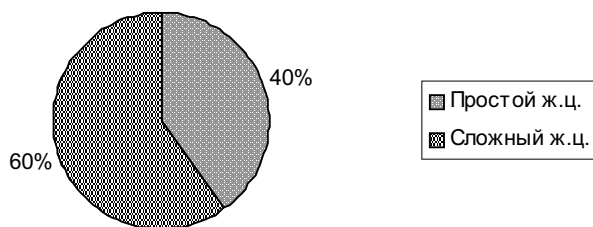


Рис. 202. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Limnocottus bergianus*.

Таблица 162

Характеристики инфрасообществ паразитов *Limnocottus bergianus* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	15 / 14
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.27 (4)
Количество видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-4) $2 \pm 0.267; 1.033$
Количество особей (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-99) $15.7 \pm 6.63; 25.66$
Количество АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-3) $1.8 \pm 0.279; 1.082$
Доля особей АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.8 \pm 0.097; 0.377$
Количество АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.267 \pm 0.118; 0.457$
Доля особей АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.2 \pm 0.081; 0.312$
Количество видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-3) $0.9 \pm 0.228; 0.884$
Доля особей видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.51 \pm 0.107; 0.413$
Количество видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-2) $1.13 \pm 0.215; 0.834$
Доля особей видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.49 \pm 0.108; 0.417$
Доминантный вид	<i>Gyrodactylus baicalensis</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.65 \pm 0.072; 0.279$
Выравненность (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.61 \pm 0.108; 0.422$
Индекс Бриллюэна (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-0.815) $0.384 \pm 0.075; 0.29$

автогенных видов в 4 раза превышает долю особей аллогенных видов. Среднее количество видов-специалистов и генералистов в инфрасообществах — 0.9 и 1.13, и доли их особей также имеют близкие значения (0.51 и 0.49). Доминирует автогенный специалист *Gyrodactylus baicalensis* (табл. 162). По средним значениям индексов инфрасообщества паразитов являются обедненными и слабо сбалансированными (рис. 203, 204).

Компонентное сообщество паразитов плоской широколобки

Компонентное сообщество паразитов плоской широколобки представлено 12 видами, общее количество особей в нем — 235. Автогенных видов — 10, ал-

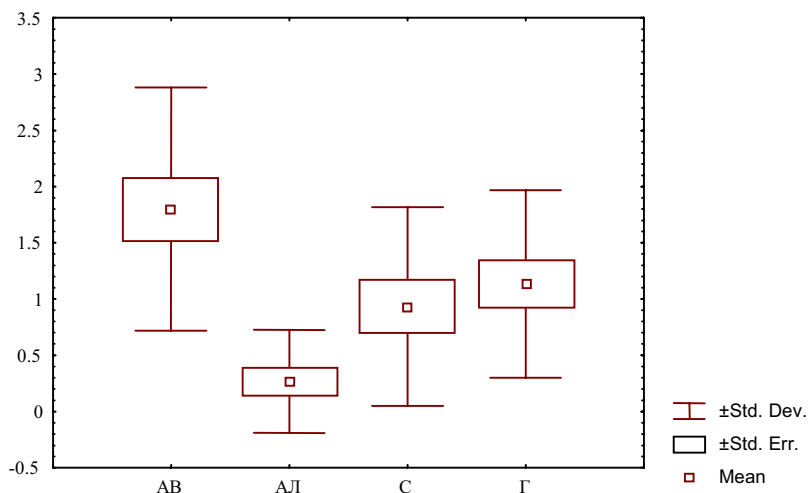


Рис. 203. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Limnocottus bergianus*.

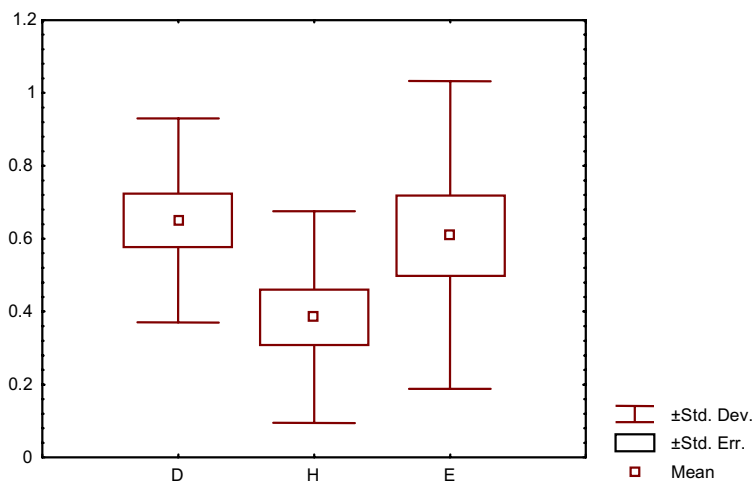


Рис. 204. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравниваемости видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Limnocottus bergianus*.

алогенных — 2. Доля особей автогенных видов в 15.6 раза больше, чем доля аллогенных видов. Специалистов — 4 вида, генералистов — 8. Доля особей видов-генералистов в 4 раза больше, чем доля специалистов. Доминирует автогенный специалист *Gyrodactylus baicalensis* (табл. 163). По значениям статистических индексов компонентное сообщество паразитов нельзя в полной мере отнести к зрелым, поскольку оно имеет среднюю сбалансированность и не очень высокий уровень разнообразия.

Таблица 163

Характеристики компонентного сообщества *Limnocottus bergianus* из оз. Байкал
(наши данные)

Исследовано рыб	15
Общее количество видов паразитов	12
Общее количество особей паразитов	235
Количество АВ видов	10
Доля особей АВ видов	0.94
Количество АЛ видов	2
Доля особей АЛ видов	0.06
Количество видов С	4
Доля особей видов С	0.2
Количество видов Г	8
Доля особей видов Г	0.8
Доминантный вид	<i>Gyrodactylus baicalensis</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.557
Выравненность	0.674
Индекс Шеннона	1.676
Теоретический индекс Шеннона	2.485
Индекс Симпсона	2.966
Теоретический индекс Симпсона	12
Состояние сообщества	зрелое

10. *Limnocottus godlewskii* (Dybowski, 1874) — крапчатая широколобка

Эндемик озера Байкал. Встречается на глубинах 25–600 м (Сиделева, 1998). Вид наиболее многочислен в южном Байкале. Обитает на илисто-каменистых грунтах. Созревание икры происходит в октябре – ноябре, поэтому нерест предположительно проходит поздней осенью или в начале зимы (Талиев, 1955).

Нами было обследовано 15 экз., отловленных в Лиственичном заливе Байкала в июне – июле 1996 г. Обнаружено 18 видов паразитов, включая 9 эндемиков Байкала, остальные широко распространены в Голарктике (табл. 164). Рыбы более всего были заражены специфичным паразитом *Dactylogyrus colonus*.

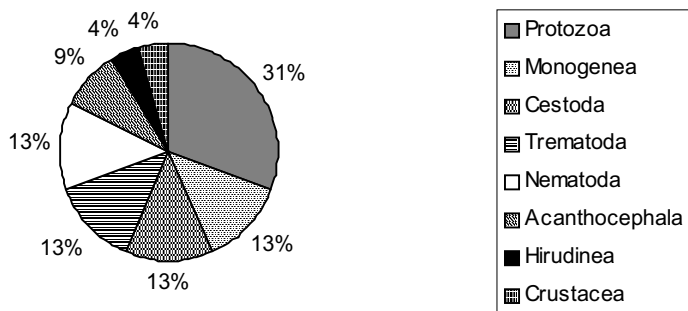
В целом, по литературным и нашим данным, паразитофауна крапчатой широколобки представлена 23 видами паразитов, 11 из которых — эндемики Байкала (табл. 165; рис. 205). 10 видов имеют простой, 13 — сложный жизненный цикл (рис. 206).

Таблица 164

Зараженность *Limnocottus godlewskii* паразитами (наши данные по 15 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Mухobilatus baicalensis</i> *	13.3	–	–
<i>Mухobolus talievi</i> *	6.7	–	–
<i>Myxidium perniciosum</i> *	20	–	–
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	20	2–22	2.6
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> *	13.3	1–3	0.27
<i>G. bychowskianus</i> *	20	1–5	0.53
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)	20	1–7	0.8
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	6.7	1	0.2
<i>Crepidostomum farionis</i>	13.3	3–4	0.47
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i> (mc)	6.7	2	0.13
<i>Proteocephalus exiguus</i>	26.7	1–16	1.6
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> * (l)	13.3	1–3	0.27
<i>Ichthyobronema hamulatum</i>	20	1–4	0.47
<i>Comphoronema werestschagini</i> (l)	13.3	1–2	0.2
<i>Echinorhynchus borealis</i>	13.3	1–2	0.2
<i>E. salmonis</i>	13.3	3–12	1
<i>Salmincola cottidarum</i> *	20	1–2	0.27
<i>Codonobdella truncata</i> *	6.7	3	0.2

Примечание. * — эндемики Байкала.

Рис. 205. Состав паразитофауны *Limnocottus godlewskii*.

Инфрасообщества паразитов крапчатой широколобки

Все 15 рыб были заражены многоклеточными паразитами, 6 рыб (40%) имели по 1 виду паразитов. В среднем в инфрасообществах отмечается по 2.4 вида паразитов и по 9.2 особи. Автогенных видов — 2, аллогенных 0.47. Специалистов — 0.87, генералистов — 1.53 вида. Доля особей автогенных видов в 2.3 раза

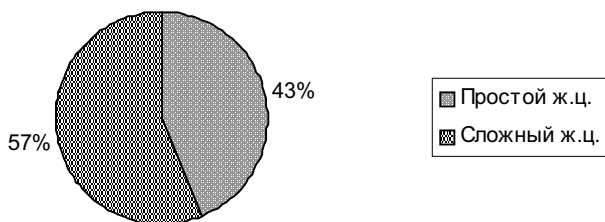


Рис. 206. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Limnocottus godlewskii*.

Таблица 165

Паразитофауна *Limnocottus godlewskii*

Виды паразитов	Авторы данных
<i>Trypanosoma</i> sp.	Заика, 1965
<i>Cryptobia cotti</i> *	Хамнуева, 2001; Хамнуева, Пронин, 2001
<i>Мухобилатус байкальский</i> *	Наши данные
<i>Мухоболус талиеви</i> *	Наши данные
<i>Мухидиум пернициозум</i> *	Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001; наши данные
<i>Апиосома</i> sp.	Заика, 1965
<i>Триходина байкальская</i> *	Догель, Боголепова, 1957
<i>Дактилогирус колонус</i> *	Догель и др., 1949; Боголепова, 1950; Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Русинек, 1995, 2001а
<i>Гиродактилулус байкальский</i> *	Догель и др., 1949; Боголепова, 1950; Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Русинек, 1995, 2001а
<i>G. bychowskianus</i> *	Наши данные
<i>Дифиллоботриум дендритический</i>	Наши данные
<i>Триаенофорус нодулозус</i>	Наши данные
<i>Протеоцефалус эхикус</i>	Наши данные
<i>Байкалотрема полиморфум</i>	Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Некрасов и др., 2001
<i>Крепидостомум фарионис</i>	Наши данные
<i>Ихтиоцитилурус пилеатус</i>	Наши данные
<i>Контракаецум оскулатум байкальский</i> *	Наши данные
<i>Ихтиобронема хамулатум</i>	Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965
<i>Комефоронема верестсхагини</i>	Наши данные
<i>Эхиноринхнус бореалис</i>	Балданова, Пронин, 2001а, б; наши данные
<i>E. salmonis</i>	Заика, 1965
<i>Кодонобделла трумката</i> *	Заика, 1965; наши данные
<i>Салминкола коттидарум</i> *	Наши данные

Примечание. * — эндемики Байкала.

больше доли аллогенных; доля особей специалистов в 2 раза меньше, чем доля генералистов. Доминирует автогенный специалист *Dactylogyrus colonus*. Средние значения индексов показывают, что инфрасообщества паразитов являются обедненными и слабо сбалансированными (табл. 166; рис. 207, 208).

Таблица 166

Характеристики инфрасообществ паразитов *Limnocottus godlewskii* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	15/15
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.4 (6)
Количество видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1-7) 2.4±0.431; 1.682
Количество особей (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(2-26) 9.2±1.972; 7.636
Количество АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-6) 2±0.447; 1.732
Доля особей АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.737±0.104; 0.404
Количество АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-2) 0.47±0.165; 0.639
Доля особей АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.263±0.104; 0.404
Количество видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-3) 0.9±0.274; 1.06
Доля особей видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.342±0.1; 0.389
Количество видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-4) 1.53±0.256; 0.99
Доля особей видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.658±0.1; 0.389
Доминантный вид	<i>Dactylogyrus colonus</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.333-1) 0.753±0.065; 0.255
Выравненность (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.476±0.115; 0.447
Индекс Бриллюэна (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1.028) 0.376±0.101; 0.391

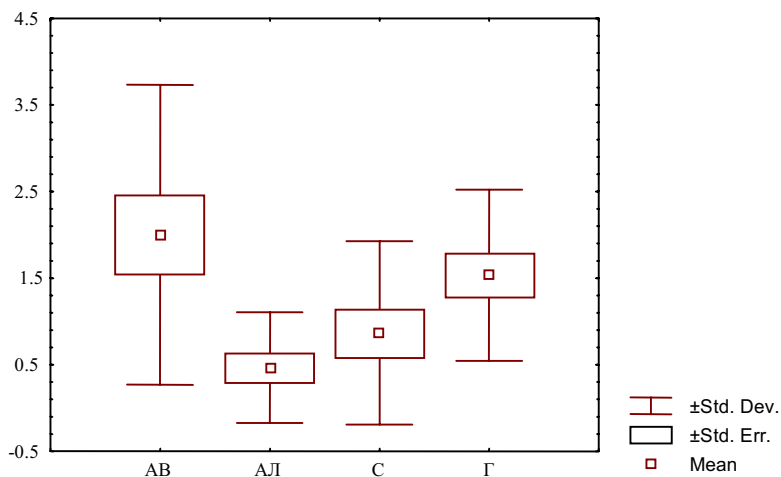


Рис. 207. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Limnocottus godlewskii*.

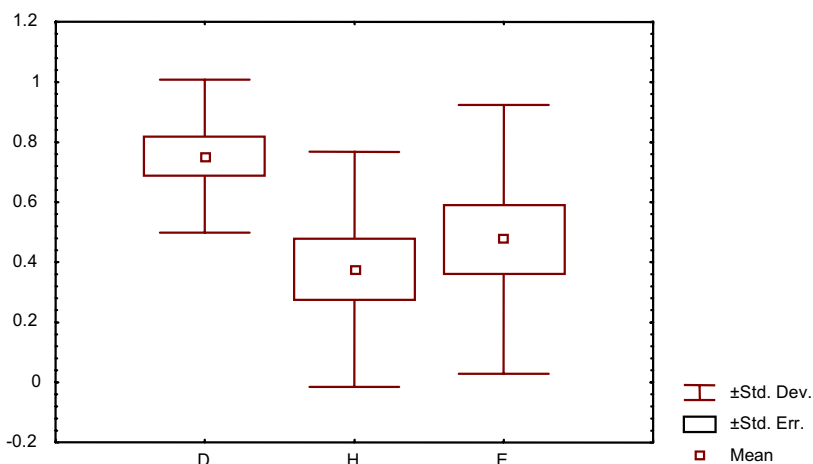


Рис. 208. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравнивания видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Limnocottus godlewskii*.

Таблица 167

Характеристики компонентного сообщества *Limnocottus godlewskii* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб	15
Общее количество видов паразитов	15
Общее количество особей паразитов	138
Количество АВ видов	13
Доля особей АВ видов	0.9
Количество АЛ видов	2
Доля особей АЛ видов	0.1
Количество видов С	5
Доля особей видов С	0.42
Количество видов Г	10
Доля особей видов Г	0.58
Доминантный вид	<i>Dactylogyrus colonus</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.283
Выравниженность	0.844
Индекс Шеннона	2.285
Теоретический индекс Шеннона	2.708
Индекс Симпсона	7.334
Теоретический индекс Симпсона	15
Состояние сообщества	зрелое

Компонентное сообщество паразитов крапчатой широколобки

У 15 обследованных рыб отмечено 15 видов паразитов, общее число особей — 138. Автогенных видов 13, аллогенных — 2. Доля особей автогенных видов в 9 раз превышает долю аллогенных видов. Специалистов — 5, генералистов — 10 видов. Доля особей видов-генералистов (0.58) несколько больше таковой специалистов. Доминирует автогенный специалист *Dactylogyrus colonus*. Все индексы имеют высокие значения, что характеризует сообщество как зрелое, хорошо сбалансированное, разнообразное и устойчивое (табл. 167).

11. *Limnocottus griseus* Taliev, 1948 — темная широколобка

Эндемик озера Байкал. По данным Д.Н. Талиева (1955), распространена в основном в южном Байкале, но встречается также в среднем и северном, на глубинах от 160–180 до 700 м. Обитает на илисто-каменистых грунтах. По данным В.Г. Сиделевой (1998), живет на глубинах 250–1300 м.

Нами обследовано 15 экз. этого вида, отловленных в районе Академического хребта в 1997 г. У них найдено 7 видов паразитов, 4 из которых — эндемики Байкала (табл. 168). Кроме того, в октябре 1997 г. паразитологическими методами обследованы 3 популяции темной широколобки.

Анализ данных о паразитофауне различных популяций *L. griseus* показал наличие определенного своеобразия (табл. 169). Наиболее разнообразной в видовом отношении оказалась паразитофауна рыб, отловленных в районе Академического хребта. Она представлена 7 видами (простейшие — 3 вида, моногенетические сосальщики, дигенетические сосальщики, скребни и пиявки — по одному виду). Общими для исследованных популяций *L. griseus* являются *Dactylogyrus colonus* и *Crepidostomum farionis*, имеющие достаточно высокие показатели зараженности

Таблица 168

Зараженность *Limnocottus griseus* паразитами
(наши данные по 15 экз., май 1997 г., Академический хребет)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Trichodina baicalensis</i> *	20	–	–
<i>Myxidium perniciosum</i> *	13.3	–	–
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	20	2–12	1.27
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	6.7	1	0.07
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> * (l)	20	1–2	0.33
<i>Comphoronema werestschagini</i>	20	1	0.2
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	6.7	1	0.07

Примечание. * — эндемики Байкала.

рыб (от 4.76 до 19.04%). *D. colonus* является наиболее многочисленным паразитом среди всех отмеченных у этих видов рыб, что может свидетельствовать о большей численности популяций хозяев-рыб. Наличие в составе паразитофауны трематод и скребней позволяет считать, что в составе пищи широколобок рода *Limnocottus* значительная роль принадлежит моллюскам и гаммаридам — промежуточным хозяевам этих паразитов.

По имеющимся данным, паразитофауна темной широколобки в целом насчитывает 11 видов паразитов, 8 — эндемики Байкала (табл. 170; рис. 209). 5 видов имеют простой, 6 — сложный жизненный цикл (рис. 210).

Таблица 169

Показатели зараженности различных популяций *Limnocottus griseus* из оз. Байкал (октябрь 1997 г., наши данные)

Виды паразитов	Академический хребет, глубина 400 м	Фролиха, глубина 430 м	Бугульдейка, глубина 360 м
<i>Trichodina baicalensis</i>	3.84%	4.34%	0
<i>Myxobolus mülleri</i>	3.84%	0	0
<i>Myxidium perniciosum</i>	7.69%	0	0
<i>Dactylogyrus colonus</i>	11.53% (2.19; 2–24)	17.39% (1.74; 2–32)	19.04% (0.33; 1–3)
<i>Crepidostomum farionis</i>	11.53% (0.88; 3–11)	13.04% (1–3)	4.76% (0.047; 1)
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	3.84% (0.384; 1)	0	4.76% (0.047; 1)
<i>Codonobdella truncata</i>	3.84% (0.384; 1)	0	0
Кол-во исследованных рыб, экз.	26	23	21

Примечание. % — процент заражения рыб; в круглых скобках приводятся индекс обилия паразитов, минимальное и максимальное их количество в зараженных рыбах.

Таблица 170

Паразитофауна *Limnocottus griseus*

Виды паразитов	Авторы данных
<i>Cryptobia zaikai</i> *	Хамнуева, 2001; Хамнуева, Пронин, 2001
<i>Myxidium perniciosum</i> *	Русинек, 1999
<i>Myxobolus talievi</i> *	Русинек, 1999
<i>Trichodina baicalensis</i> *	Русинек, 1999
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	Русинек, 1999
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	Русинек, 1999
<i>Crepidostomum farionis</i>	Русинек, 1999
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> * (l)	Наши данные
<i>Comphoronema werestschagini</i>	Наши данные
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	Русинек, 1999
<i>Codonobdella truncata</i> *	Русинек, 1999

Примечание. * — эндемики Байкала.

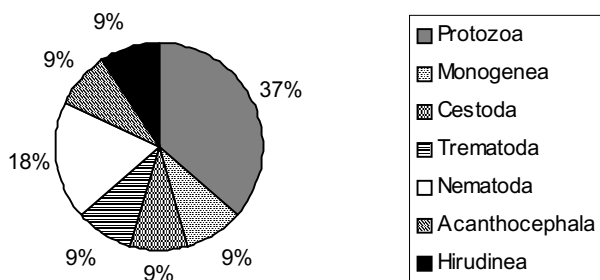


Рис. 209. Состав паразитофауны *Limnocottus griseus*.

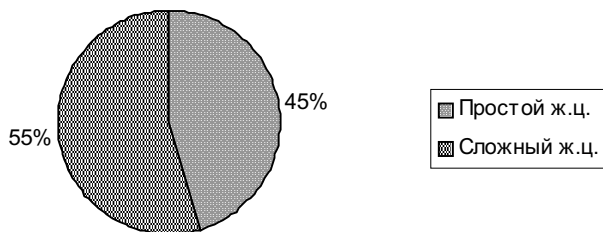


Рис. 210. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Limnocottus griseus*.

Инфрасообщества паразитов темной широколобки

Из 15 экз. вида зараженными оказались 8 рыб. Очень высока доля рыб без паразитов и с одним видом — 13 рыб (или 86%). Среднее количество видов па-

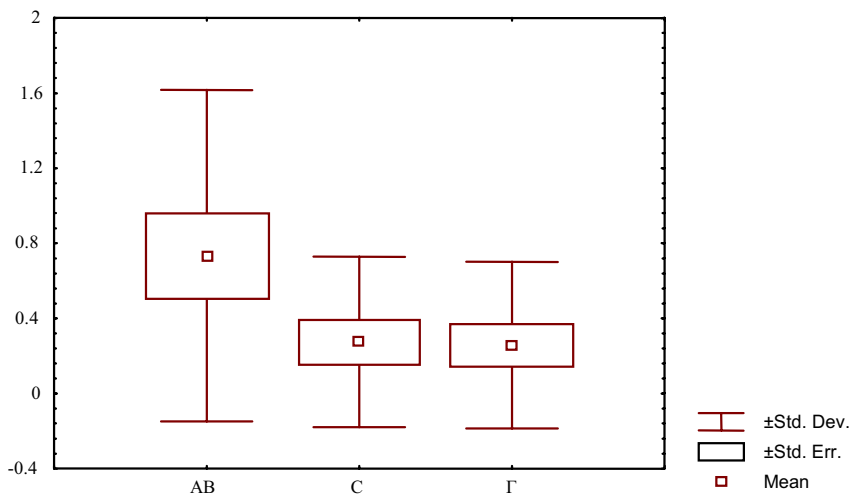


Рис. 211. Количество автогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Limnocottus griseus*.

разитов в инфрасообществе — 0.7; особей — 2. Аллогенные виды отсутствуют. Доминирует автогенный генералист *Dactylogyrus colonus*. Специалистов — 0.2, генералистов — 0.5 вида. По средним значениям статистических индексов инфрасообщества паразитов являются обедненными и слабо сбалансированными (рис. 211, 212; табл. 171).

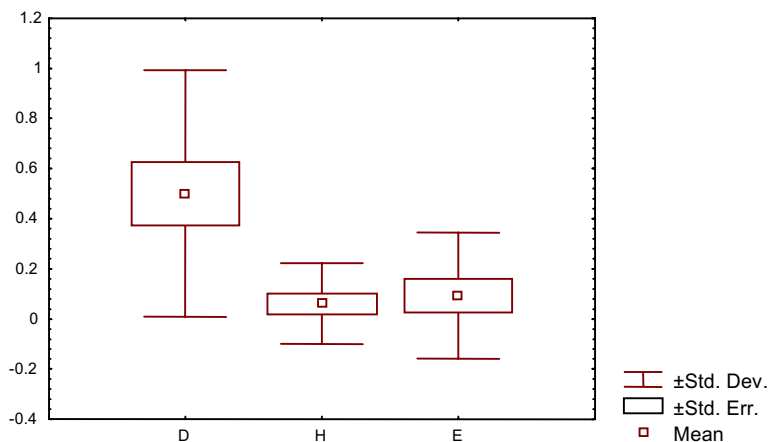


Рис. 212. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Limnocottus griseus*.

Таблица 171

Характеристики инфрасообществ паразитов *Limnocottus griseus* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	15/8
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.86 (13)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–3) $0.7 \pm 0.228; 0.884$
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–15) $2 \pm 1.037; 4.018$
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–3) $0.7 \pm 0.228; 0.884$
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	1
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	0
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	0
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) $0.2 \pm 0.107; 0.414$
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) $0.315 \pm 0.09; 0.349$
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–2) $0.5 \pm 0.165; 0.639$
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) $0.685 \pm 0.122; 0.471$
Доминантный вид	<i>Dactylogyrus colonus</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) $0.5 \pm 0.127; 0.492$
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–0.856) $0.092 \pm 0.065; 0.252$
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–0.481) $0.061 \pm 0.042; 0.481$

Компонентное сообщество паразитов темной широколобки

У 15 обследованных экземпляров темной широколобки отмечено 5 видов многоклеточных паразитов, общее число особей которых составило 29 экз. Автогенных видов — 5, аллогенные отсутствуют. Специалистов — 1, генералистов — 4 вида, но доля особей последних в 2 раза меньше, чем таковая специалистов. Доминирует автогенный специалист *Dactylogyrus colonus*. Значения статистических индексов свидетельствуют о том, что численность доминирующего вида составляет несколько больше половины всех особей в сообществе, выравненность видов невысока, а индекс Шеннона составляет чуть больше 1. Поэтому можно заключить, что компонентное сообщество является сбалансированным и сравнительно разнообразным (табл. 172).

Таблица 172

Характеристики компонентного сообщества *Limnocottus griseus* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб	15
Общее количество видов паразитов	5
Общее количество особей паразитов	29
Количество АВ видов	5
Доля особей АВ видов	1
Количество АЛ видов	0
Доля особей АЛ видов	0
Количество видов С	1
Доля особей видов С	0.66
Количество видов Г	4
Доля особей видов Г	0.34
Доминантный вид	<i>Dactylogyrus colonus</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.655
Выравненность	0.651
Индекс Шеннона	1.047
Теоретический индекс Шеннона	1.609
Индекс Симпсона	2.206
Теоретический индекс Симпсона	5
Состояние сообщества	зрелое

12. *Limnocottus pallidus* Taliev, 1948 — узкая широколобка

Эндемик озера Байкал. Вид распространен от 150 до 1000 м (Сиделева, 1998). По данным Д.Н. Талиева (1955), этот вид распространен по всему Байкалу; обитает на илистых и илисто-песчаных грунтах. Нерест происходит в феврале – марте.

Значительных концентраций этого вида не отмечено. Половозрелые особи встречаются на илистых грунтах и распределены на глубинах 10–100 м. Для узкой широколобки отмечен очень высокий темп роста. Половое созревание наступает к четырем годам (3+). Питание на 91% состоит из гаммарид и на 5.3% из молоди Cottidae.

Нами обследовано 15 экз. этого вида, отловленных в среднем Байкале в сентябре – октябре 1996 г. Отмечено 14 видов паразитов, 8 из которых — эндемики Байкала, 6 широко распространены в Голарктике (табл. 173).

Анализ литературных и наших данных позволил установить, что в целом паразитофауна узкой широколобки насчитывает 19 видов паразитов, 10 из которых — эндемики Байкала (табл. 174; рис. 213). 9 видов имеют простой, 10 — сложный жизненный цикл (рис. 214).

Таблица 173

Зараженность *Limnocottus pallidus* паразитами (наши данные по 15 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Myxobilatus baicalensis</i> *	6.7	–	–
<i>Myxobolus talievi</i> *	6.7	–	–
<i>Myxidium perniciosum</i> *	13.3	–	–
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	26.7	3–12	1.8
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> *	13.3	2–4	0.4
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)	13.3	1–2	0.2
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	6.7	1	0.07
<i>Proteocephalus exiguus</i>	20	2–10	1
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> * (l)	13.3	1–3	0.27
<i>Ichthyobronema hamulatum</i>	13.3	1–2	0.2
<i>Comephoronema werestschagini</i>	13.3	2–4	0.4
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	13.3	1–3	0.2
<i>Codonobdella truncata</i> *	13.3	1–3	0.27
<i>Salmincola cottidarum</i> *	13.3	1	0.13

Примечание. * — эндемики Байкала.

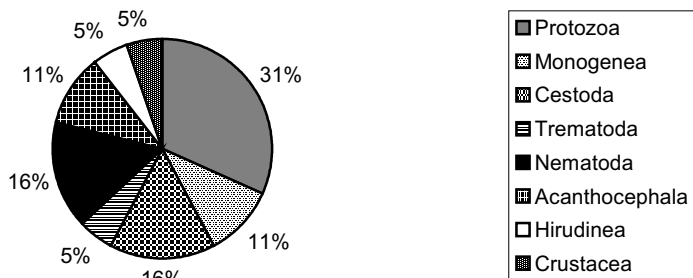


Рис. 213. Состав паразитофауны *Limnocottus pallidus*.

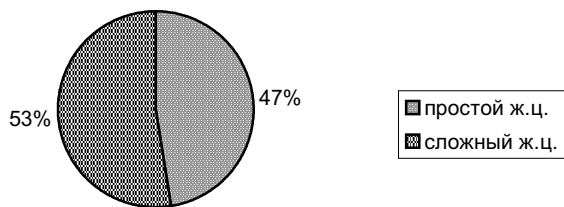


Рис. 214. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Limnocottus pallidus*.

Таблица 174

Паразитофауна *Limnocottus pallidus*

Виды паразитов	Авторы данных
<i>Trypanosoma magna</i> *	Хамнуева, 2001; Хамнуева, Пронин, 2001
<i>Myxobilatus baicalensis</i> *	Наши данные
<i>Myxobolus talievi</i> *	Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001; наши данные
<i>Myxidium perniciosum</i> *	Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965
<i>Apiosoma</i> sp.	Догель, Боголепова, 1957
<i>Trichodina baicalensis</i> *	Догель, Боголепова, 1957
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	Заика, 1965; Русинек, 1995, 2001а
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> *	Наши данные
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i>	Наши данные
<i>Trienophorus nodulosus</i>	Наши данные
<i>Proteocephalus exiguus</i>	Заика, 1965; наши данные
<i>Baicalotrema polymorphum</i>	Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Некрасов и др., 2001
<i>Contraecum osculatum baicalensis</i> *	Наши данные
<i>Ichthyobronema hamulatum</i>	Заика, 1965
<i>Comphoronema werestschagini</i>	Наши данные
<i>Echinorhynchus borealis</i>	Балданова, Пронин, 2001
<i>E. salmonis</i>	Заика, 1965; наши данные
<i>Codonobdella truncata</i> *	Наши данные
<i>Salmincola cottidarum</i> *	Наши данные

Примечание. * — эндемики Байкала.

Инфрасообщества паразитов узкой широколобки

Все 15 рыб были заражены многоклеточными паразитами, 8 (53%) из них имели по 1 виду паразитов, что свидетельствует об обедненности инфрасообществ. В среднем в инфрасообществе отмечено 1.6 вида паразитов и 5 особей паразитов. Автогенных видов — 1.4, аллогенных — 0.2; доля особей автогенных видов в 8 раз больше таковой аллогенных видов. Специалистов — 0.7, генералистов — 0.9 вида. Доли особей специалистов и генералистов приблизительно

равны 0.5. Доминирует автогенный специалист *Dactylogyrus colonus* (табл. 175). Средние значения индексов показывают, что инфрасообщества паразитов являются обедненными и слабо сбалансированными (рис. 215, 216).

Таблица 175

Характеристики инфрасообществ паразитов *Limnocottus pallidus* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	15/15
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.53 (8)
Количество видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1-3) 1.6±0.19; 0.737
Количество особей (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1-14) 5±0.944; 3.654
Количество АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-3) 1.4±0.19; 0.736
Доля особей АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.892±0.107; 0.413
Количество АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.2±0.106; 0.414
Доля особей АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.108±0.07; 0.271
Количество видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-2) 0.7±0.187; 0.724
Доля особей видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.451±0.124; 0.479
Количество видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-2) 0.9±0.206; 0.799
Доля особей видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.549±0.124; 0.479
Доминантный вид	<i>Dactylogyrus colonus</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.4-1) 0.85±0.052; 0.2
Выравненность (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.37±0.111; 0.43
Индекс Бриллюэна (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-0.68) 0.195±0.061; 0.238

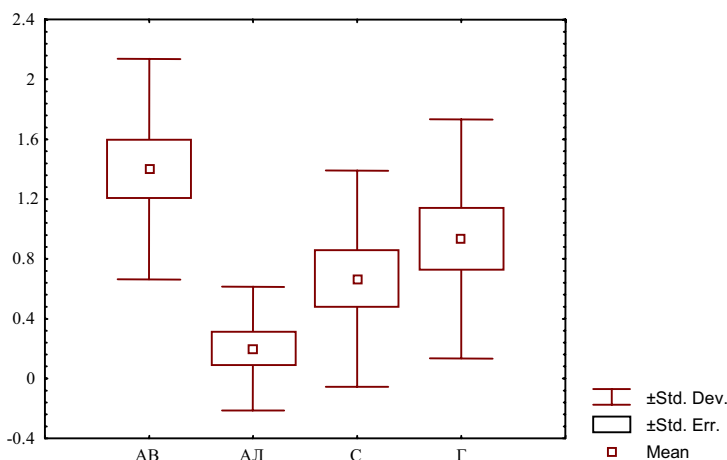


Рис. 215. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Limnocottus pallidus*.

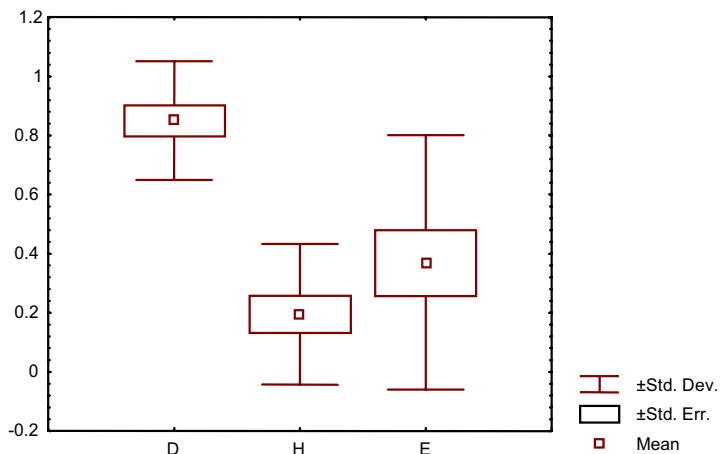


Рис. 216. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Limnocottus pallidus*.

Таблица 176

Характеристики компонентного сообщества *Limnocottus pallidus* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб	15
Общее количество видов паразитов	11
Общее количество особей паразитов	74
Количество АВ видов	10
Доля особей АВ видов	0.96
Количество АЛ видов	1
Доля особей АЛ видов	0.04
Количество видов С	4
Доля особей видов С	0.53
Количество видов Г	7
Доля особей видов Г	0.47
Доминантный вид	<i>Dactylogyrus colonus</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.365
Выравненность	0.817
Индекс Шеннона	1.958
Теоретический индекс Шеннона	2.398
Индекс Симпсона	5.317
Теоретический индекс Симпсона	11
Состояние сообщества	зрелое

Компонентное сообщество паразитов узкой широколобки

Компонентное сообщество паразитов узкой широколобки представлено 11 видами паразитов, общее количество особей — 74. Автогенных видов 10, аллогенный вид 1. Доля особей автогенных видов в 24 раза больше таковой аллогенных видов. Специалистов — 4, генералистов — 7 видов. Доли особей генералистов и специалистов имеют почти равные значения. Значения индексов свидетельствуют о том, что компонентное сообщество паразитов является зрелым, поскольку хорошо сбалансировано и разнообразно, а значит, устойчиво (табл. 176).

Общий анализ данных по паразитам и паразитарным сообществам рыб рода *Limnocottus*

Паразитофауна

Установлено, что в состав паразитофауны 4 изученных видов рыб рода *Limnocottus* входит 27 видов и 3 подвида паразитов (табл. 177), включая 15 эндемичных. 12 видов развиваются без участия промежуточных хозяев, 18 — развиваются в пиявках, планктонных ракообразных, моллюсках, гаммаридах. Наибольшим разнообразием представлены паразиты плоской (25 видов) и крапчатой (23) широколобок.

Инфрасообщества паразитов

По средним значениям индексов инфрасообщества паразитов озерных широколобок являются обедненными и слабо сбалансированными.

Компонентные сообщества паразитов

У всех исследованных видов рыб рода в сообществах паразитов доминируют автогенные виды и виды-специалисты. Доминирующими видами являются байкальские эндемики: *Dactylogyrus colonus*, *Gyrodactylus baicalensis*. Компонентные сообщества паразитов рыб рода *Limnocottus* — зрелые, поскольку характеризуются невысокими значениями индекса Бергера – Паркера и большими значениями индексов выравненности видов по обилию, Шеннона и Симпсона.

13. *Cyphocottus megalops* (Gratzianow, 1902) — горбатая широколобка

Эндемик озера Байкал. По данным Д.Н. Талиева (1955), районом обитания вида является северный Байкал; вид предпочитает илистые грунты и наиболее многочислен перед устьями рек Верхней Ангары и Кичеры. Распространен на

Таблица 177

Видовой состав паразитов рыб рода *Limnocottus* из оз. Байкал

Виды паразитов	<i>L. bergianus</i>	<i>L. godlewskii</i>	<i>L. griseus</i>	<i>L. pallidus</i>
<i>Trypanosoma magna</i> *				+
<i>Trypanosoma</i> sp.		+		
<i>Cryptobia cotti</i> *	+	+		
<i>C. zaikai</i> *	+		+	
<i>Hexamita</i> sp.	+			
<i>Myxidium perniciosum</i> *	+	+	+	+
<i>Myxobilatus baicalensis</i> *	+	+		+
<i>Myxobolus talievi</i> *	+	+	+	+
<i>Apiosoma</i> sp.	+	+		+
<i>Trichodina baicalensis</i> *	+	+	+	+
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	+	+	+	+
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> *	+	+		+
<i>G. bychowskianus</i> *	+	+		
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)	+	+		+
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	+	+	+	+
<i>Proteocephalus exiguus</i>	+	+		+
<i>Crepidostomum farionis</i>		+	+	
<i>Baicalotrema polymorphum</i>	+	+		+
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i> (mc)	+	+		
<i>Ichthyobronema hamulatum</i>	+	+		+
<i>Raphidascaris acus</i> (l)	+			
<i>Contraeaecum osculatum baicalensis</i> * (l)	+	+	+	+
<i>Comephoronema werestschagini</i>	+	+	+	+
<i>Echinorhynchus borealis</i>	+	+		+
<i>E. salmonis</i>	+	+	+	+
<i>E. salmonis salmonis</i>	+			
<i>E. salmonis baicalensis</i> *	+			
<i>Codonobdella truncata</i> *		+	+	+
<i>Coregonicola baicalensis</i> *	+			
<i>Salmincola cottidarum</i> *		+		+
Всего:	25	23	11	19

Примечание. * — эндемики Байкала.

глубинах от 30 до 380 м, чаще — на 150–180 м. По данным В.Г. Сиделевой (1998), глубины распространения вида — от 25 до 600 м.

Нами обследовано 13 экз. этого вида из района Академического хребта, отловленных в октябре 1997 г. Отмечено 10 видов паразитов, 7 из них — байкальские эндемики, имеющие простой жизненный цикл; другие 3 вида — цестоды,

паразиты со сложным жизненным циклом, широко распространенные в Голарктике (табл. 178).

Всего, по имеющимся материалам, у горбатой широколобки зарегистрировано 20 видов паразитов, 11 из них — эндемики Байкала (табл. 179; рис. 217). 13 видов имеют простой, 7 — сложный жизненный цикл (рис. 218).

Таблица 178

Паразитофауна *Cyphocottus megalops* (наши данные по 13 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Myxidium perniciosum</i> *	15.4	—	—
<i>Myxobilatus baicalensis</i> *	23.1	—	—
<i>Myxobolus talievi</i> *	15.4	—	—
<i>Trichodina baicalensis</i> *	30.1	—	—
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	7.7	3	0.23
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> *	7.7	3	0.23
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)	7.7	1	0.08
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	7.7	1	0.08
<i>Proteocephalus exiguus</i>	30.1	1–5	1.08
<i>Salmincola cottidarum</i> *	7.7	4	0.31

Примечание. * — эндемики Байкала.

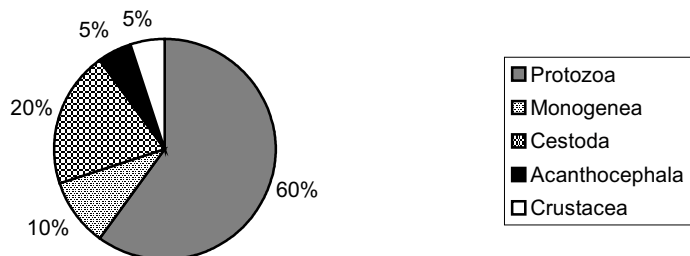


Рис. 217. Состав паразитофауны *Cyphocottus megalops*.

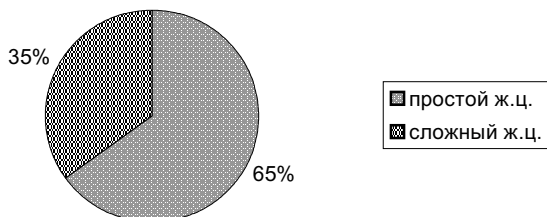


Рис. 218. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Cyphocottus megalops*.

Паразитофауна *Cyphocottus megalops*

Виды паразитов	Авторы данных
<i>Cryptobia cotti</i> *	Хамнуева, 2001
<i>C. zaikai</i>	Хамнуева, 2001
<i>Eimeria carpelli</i>	Заика, 1965
<i>Glugea anomala</i>	Заика, 1965; Пронин, 2001
<i>Myxidium perniciosum</i> *	Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001; наши данные
<i>Myxobilatus baicalensis</i> *	Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001; наши данные
<i>M. paragasterostei</i> *	Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001
<i>Myxobolus talievi</i> *	Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001; наши данные
<i>Apiosoma</i> sp.	Заика, 1965
<i>Epistylis</i> sp.	Заика, 1965
<i>Capriniana</i> sp.	Заика, 1965
<i>Trichodina baicalensis</i> *	Заика, 1965; наши данные
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	Заика, 1965; наши данные
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> *	Заика, 1965; наши данные
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)	Пронина, Пронин, 1991; наши данные
<i>D. ditremum</i> (pl)	Пронин, Санжиева, 2001
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	Наши данные
<i>Proteocephalus exiguus</i>	Заика, 1965; наши данные
<i>Echinorhynchus salmonis baicalensis</i> *	Балданова, Пронин, 2001а, б
<i>Salmincola cottidarum</i> *	Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; наши данные

Примечание. * — эндемики Байкала.

Инфрасообщества паразитов горбатой широколобки

Из 13 экз. обследованных рыб незараженными оказались 6, причем еще 5 рыб имели по одному виду паразитов. Эти данные свидетельствуют о том, что инфрасообщества паразитов горбатой широколобки являются обедненными. В среднем на инфрасообщество приходится 0.7 вида паразитов и 2 особи. Автогенных видов — 0.6, аллогенных — 0.1. Доля особей автогенных видов в 6 раз больше доли аллогенных. Специалистов — 0.2, генералистов — 0.5 вида; доля особей специалистов в 2 раза меньше, чем доля генералистов. Доминирует автогенный генералист *Proteocephalus exiguus* (табл. 180). Все индексы имеют низкие значения и отражают небольшую численность доминантного вида и слабую сбалансированность по обилию (рис. 219, 220).

Компонентное сообщество паразитов горбатой широколобки

У 13 экз. обследованных рыб отмечено 6 видов паразитов, количество особей которых составило 26. Автогенных видов 5, аллогенных — 1. Доля особей

автогенных видов в 24 раза превышает долю особей аллогенных. Специалистов и генералистов по 3 вида; генералисты в 2 раза превышают специалистов по доле особей. По значениям индексов компонентное сообщество является зрелым, поскольку хорошо сбалансировано, разнообразно (табл. 181).

Таблица 180

Характеристики инфрасообществ паразитов *Cyphocottus megalops* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	13/7
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.85 (11)
Количество видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-2) $0.7 \pm 0.208; 0.751$
Количество особей (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-8) $2 \pm 0.698; 2.517$
Количество АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-2) $0.6 \pm 0.213; 0.768$
Доля особей АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.857 \pm 0.144; 0.519$
Количество АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.1 \pm 0.077; 0.277$
Доля особей АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.143 \pm 0.077; 0.277$
Количество видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.2 \pm 0.122; 0.439$
Доля особей видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.357 \pm 0.106; 0.384$
Количество видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-2) $0.5 \pm 0.183; 0.66$
Доля особей видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.643 \pm 0.131; 0.474$
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.471 \pm 0.133; 0.479$
Выравненность (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.022 \pm 0.009; 0.121$
Индекс Бриллюэна (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-0.503) $0.065 \pm 0.045; 0.163$

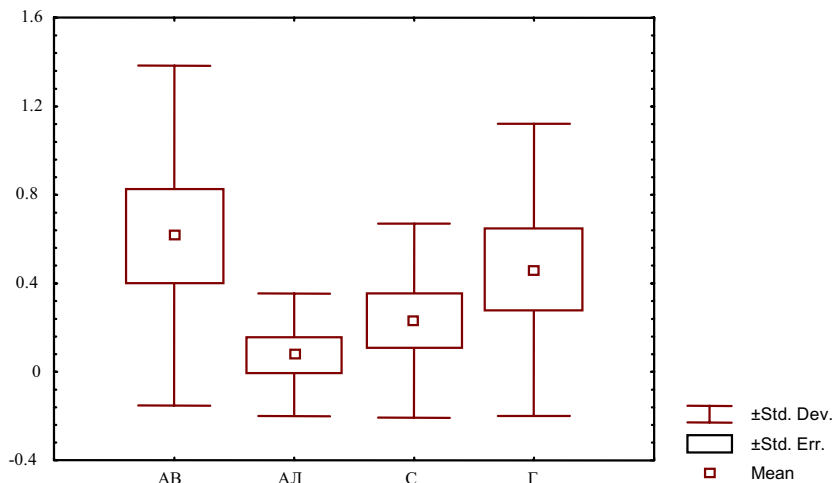


Рис. 219. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Cyphocottus megalops*.

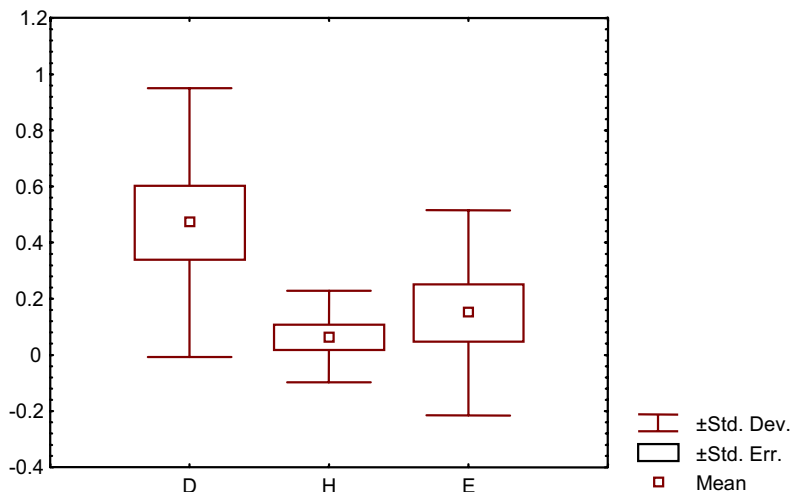


Рис. 220. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Cyphocottus megalops*.

Таблица 181

Характеристики компонентного сообщества *Cyphocottus megalops* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб	13
Общее количество видов паразитов	6
Общее количество особей паразитов	26
Количество АВ видов	5
Доля особей АВ видов	0.96
Количество АЛ видов	1
Доля особей АЛ видов	0.04
Количество видов С	3
Доля особей видов С	0.3
Количество видов Г	3
Доля особей видов Г	0.7
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.538
Выравненность	0.768
Индекс Шеннона	1.37
Теоретический индекс Шеннона	1.792
Индекс Симпсона	2.338
Теоретический индекс Симпсона	6
Состояние сообщества	зрелое

14. *Neocottus termalis* Sideleva, 2001 — тепловодная широколобка

Данные по биологии этого вида отсутствуют. В.Г. Сиделева считает его локальным эндемиком Байкала, который обитает в местах выхода термальных вод в бухте Фролиха на глубине 430–465 м (Sideleva, 2001).

До настоящего времени сведения о паразитах этого вида рыб отсутствовали.

Нами обследовано 8 экз. этого вида: 5 из коллекционных сборов В.Г. Сиделевой 1990 г. из района бухты Фролиха (глубина 450–460 м) и 3 — из наших сборов 1997 г. в этом же месте. Среди обследованных рыб были 5 самок размером 9–10.5 см (средний 9.8 см) и 3 самца размером 8–11.2 см (средний 9.3 см). Отмечено 6 видов паразитов, 3 из которых — эндемики Байкала, а 2 широко распространены в Палеарктике (табл. 182; рис. 221). 3 вида имеют простой жизненный цикл и 3 — сложный жизненный цикл развития (рис. 222).

Инфрасообщества паразитов тепловодной широколобки

Из 8 обследованных рыб 6 были заражены многоклеточными паразитами. Доля рыб без паразитов и с 1 видом достаточно высока и составляет 0.4 (3 экз.).

Таблица 182

Паразитофауна *Neocottus termalis* (наши данные по 8 экз.)

Виды паразитов	Кол-во зараженных рыб	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Myxidium perniciosum</i> *	2		
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	5	2–8	2.75
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)	1	1	0.05
<i>Ichthyobronema hamulatum</i>	3	1–6	0.45
<i>Comphoronema werestschagini</i> *	2	1–2	0.38
<i>Salmincola cottidarum</i> *	2	2	0.18

Примечание. * — эндемики Байкала.

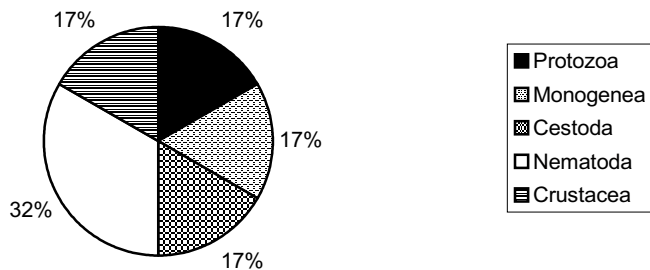


Рис. 221. Состав паразитофауны *Neocottus termalis* (наши данные).

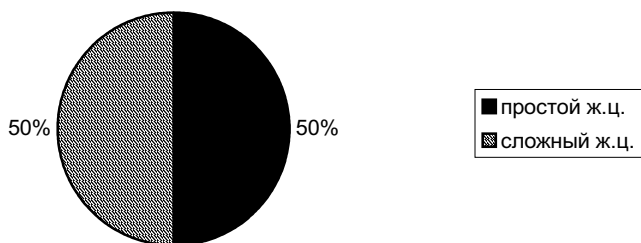


Рис. 222. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Neocottus termalis*.

Среднее количество видов в инфрасообществе равно 1.6; среднее количество особей равно 5. Автогенных видов в среднем 1.5, аллогенных — 0.13; доля особей автогенных видов почти в 53 раза больше доли аллогенных видов. Видов-специалистов — 0.87, генералистов — 0.75. Доля особей специалистов в 1.7 раза больше доли генералистов. Доминирует автогенный специалист *Dactylogyrus colonus* (табл. 183). По средним значениям индексов инфрасообщества паразитов являются обедненными, но обилие их сбалансировано несколько выше среднего уровня (рис. 223, 224).

Таблица 183

Характеристики инфрасообществ паразитов *Neocottus termalis* из оз. Байкал
(наши данные)

Исследовано рыб/заражено	8/6
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.4 (3)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–3) $1.6 \pm 0.419; 1.188$
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–10) $5 \pm 1.296; 3.665$
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–3) $1.5 \pm 0.423; 1.195$
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.981 \pm 0.161; 0.456$
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.13 \pm 0.125; 0.354$
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–0.11) $0.019 \pm 0.014; 0.039$
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–2) $0.9 \pm 0.295; 0.835$
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.633 \pm 0.159; 0.449$
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–2) $0.7 \pm 0.313; 0.846$
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.367 \pm 0.134; 0.381$
Доминантный вид	<i>Dactylogyrus colonus</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.532 \pm 0.129; 0.367$
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.526 \pm 0.165; 0.468$
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–0.714) $0.311 \pm 0.103; 0.292$

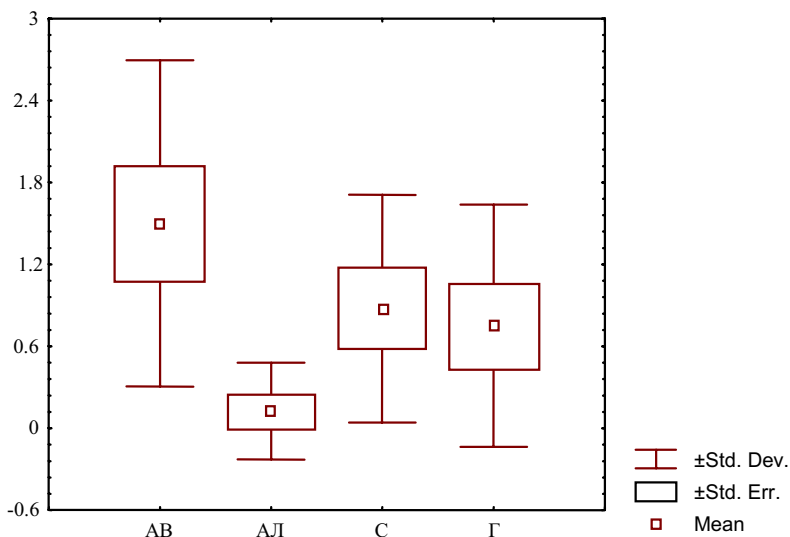


Рис. 223. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Neocottus termalis*.

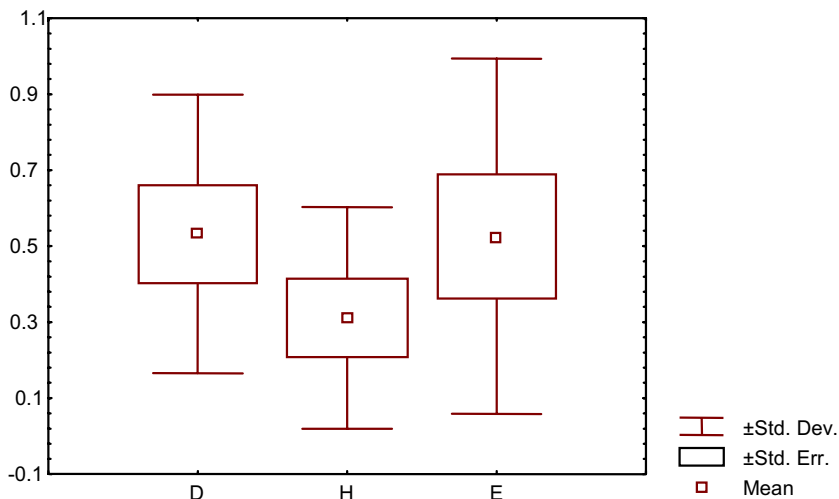


Рис. 224. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравнимости видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Neocottus termalis*.

Компонентное сообщество паразитов тепловодной широколобки

Компонентное сообщество паразитов тепловодной широколобки представлено 5 видами, общее число особей которых составляет 40. Автогенных видов — 4; аллогенных — 1. Доля особей автогенных видов в 39 раз больше доли аллоген-

ных. Видов-специалистов — 2; генералистов — 3. Доля особей специалистов почти в 2 раза больше доли генералистов. Доминирует автогенный специалист *Dactylogyrus colonus*. Значения индексов свидетельствуют о том, что компонентное сообщество паразитов является сбалансированным и разнообразным (табл. 184).

Таблица 184

Характеристики компонентного сообщества *Neocottus termalis* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб	8
Общее количество видов паразитов	5
Общее количество особей паразитов	40
Количество АВ видов	4
Доля особей АВ видов	0.975
Количество АЛ видов	1
Доля особей АЛ видов	0.025
Количество видов С	2
Доля особей видов С	0.65
Количество видов Г	3
Доля особей видов Г	0.35
Доминантный вид	<i>Dactylogyrus colonus</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.550
Выравненность	0.741
Индекс Шеннона	1.192
Теоретический индекс Шеннона	1.609
Индекс Симпсона	2.737
Теоретический индекс Симпсона	5
Состояние сообщества	зрелое

15. *Procottus jeittelesii* (Dybowski, 1874) — красная широколобка

Эндемик озера Байкал. Встречается в прибрежной зоне озера (Сиделева, 1998). По данным Д.Н. Талиева (1955), обитает на илистых, илесто-каменистых и каменистых грунтах. Распределена от побережья до глубин 900 м. Плодовитость составляет 150–286 икринок. Нерест начинается в январе и продолжается до середины марта.

Нами обследовано 15 экз. рыб, отловленных марте – апреле 1990 г. в Лиственом заливе Байкала. Выявлено 8 видов паразитов, среди них — 5 эндемиков, 3 вида широко распространены в Голарктике (табл. 185). Наибольшие показатели зараженности рыб отмечены для специфичного паразита — моногенеи *Dactylogyrus colonus* и широко распространенного вида — скребня *Echinorhynchus borealis*.

По литературным и нашим данным, паразитофауна красной широколобки состоит из 17 видов паразитов, 6 (35%) из них — байкальские эндемики (рис. 225; табл. 186). 9 видов имеют простой, 8 — сложный жизненный цикл (рис. 226).

Таблица 185

Зараженность *Procottus jeittelesii* (наши данные по 15 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Myxidium perniciosum</i> *	26.7		
<i>Myxobilatus baicalensis</i> *	13.3		
<i>Myxobolus talievi</i> *	20		
<i>Dactylogyrus colonus</i> * !	40	1–7	1.2
<i>Diphylobothrium dendriticum</i> (pl) !	26.7	1–5	0.73
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	26.7	1–2	0.33
<i>Echinorhynchus borealis</i>	40	2–7	1.6
<i>Salmincola cottidarum</i> *	20	2–4	0.53

Примечание. * — эндемики Байкала; ! — вид указывается впервые у данного хозяина.

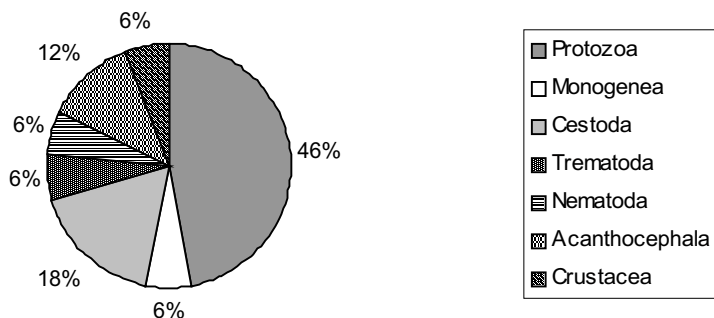
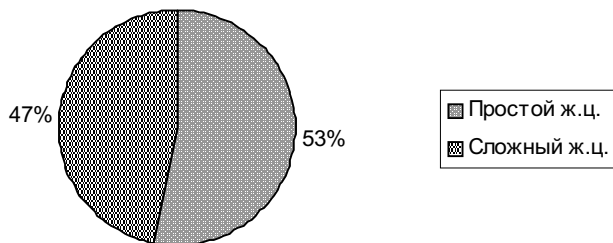
Рис. 225. Состав паразитофауны *Procottus jeittelesii* из оз. Байкал.Рис. 226. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Procottus jeittelesii*.

Таблица 186

Паразитофауна *Procottus jettelesii*

Виды паразитов	Авторы данных
<i>Trypanosoma</i> sp.	Заика, 1965
<i>Myxidium perniciosum</i> *	Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001; наши данные
<i>Muxobilatus baicalensis</i> *	Наши данные
<i>Muxobolus talievi</i> *	Догель и др., 1949; Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Пронина, Пронин, 2001; наши данные
<i>Apiosoma</i> sp.	Заика, 1965
<i>Scyphidia</i> sp.	Заика, 1965
<i>Trichodina baicalensis</i> *	Штейн, 1979, 1984; Пронин, 2001
<i>T. domerguei domerguei</i>	Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	Наши данные
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i>	Наши данные
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	Заика, 1965; наши данные
<i>Proteocephalus exiguus</i>	Заика, 1965
<i>Baicalotrema polymorphum</i>	Заика, 1965
<i>Comephoronema werestschagini</i>	Заика, 1965
<i>Echinorhynchus borealis</i>	Заика, 1965; Балданова, Пронин, 2001а, б
<i>Acanthocephala</i> gen. sp.	Догель, Боголепова, 1957
<i>Salmincola cottidarum</i> *	Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; наши данные

Инфрасообщества паразитов красной широколобки

Все 15 исследованных экземпляров данного вида заражены паразитами, но среди них велика доля рыб, имеющих по 1 виду паразитов: 0.6, или 9 рыб. В среднем в инфрасообществе отмечено 1.5 вида и 3 особи паразитов. Автогенных видов 1.3, аллогенных — 0.3; доля особей автогенных видов в 5.6 раза больше доли аллогенных. Видов-специалистов — 0.4, генералистов — 1. Доля особей генералистов в 1.8 раза больше, чем доля специалистов. Доминирует автогенный генералист *Echinorhynchus borealis* (табл. 187). Средние значения индексов свидетельствуют о том, что инфрасообщества паразитов являются обедненными и слабо сбалансированными (рис. 227, 228).

Компонентное сообщество паразитов красной широколобки

Компонентное сообщество паразитов красной широколобки представлено 5 видами, общее количество их особей — 66. Автогенных видов — 4, аллогенных — 1. Доля особей автогенных видов в 4 раза превышает долю аллогенных видов. Специалистов — 2, генералистов — 3 вида. Доля особей генералистов в 1.5 раза больше таковой специалистов. По значениям индексов это компонентное сообщество паразитов является зрелым — разнообразным, сбалансированным и устойчивым (табл. 188).

Таблица 187

Характеристики инфрасообществ паразитов *Procottus jeittelesii* из оз. Байкал
(наши данные)

Исследовано рыб/заражено	15/15
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.6 (9)
Количество видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1-3) $1.5 \pm 0.192; 0.743$
Количество особей (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1-7) $3 \pm 0.523; 2.024$
Количество АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-2) $1.3 \pm 0.153; 0.594$
Доля особей АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.85 \pm 0.078; 0.301$
Количество АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.3 \pm 0.118; 0.458$
Доля особей АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.15 \pm 0.078; 0.301$
Количество видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.5 \pm 0.133; 0.516$
Доля особей видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.352 \pm 0.106; 0.412$
Количество видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-2) $1 \pm 0.169; 0.654$
Доля особей видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.648 \pm 0.106; 0.412$
Доминантный вид	<i>Echinorhynchus borealis</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.455-1) $0.853 \pm 0.05; 0.195$
Выравненность (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.361 \pm 0.119; 0.463$
Индекс Бриллюэна (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-0.804) $0.21 \pm 0.073; 0.282$

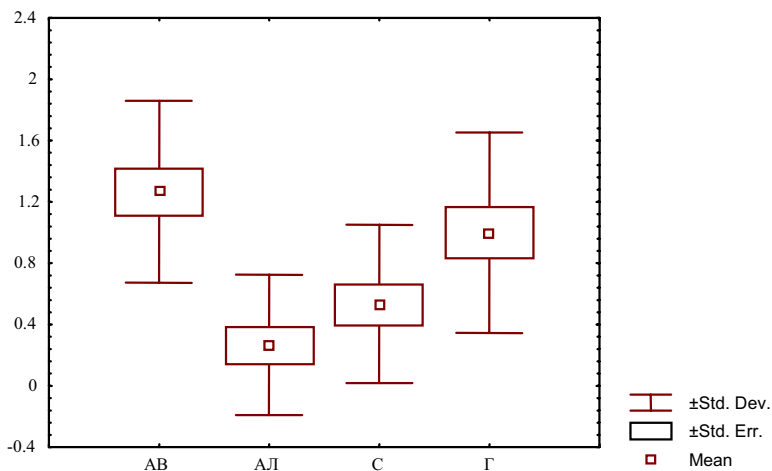


Рис. 227. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Procottus jeittelesii*.

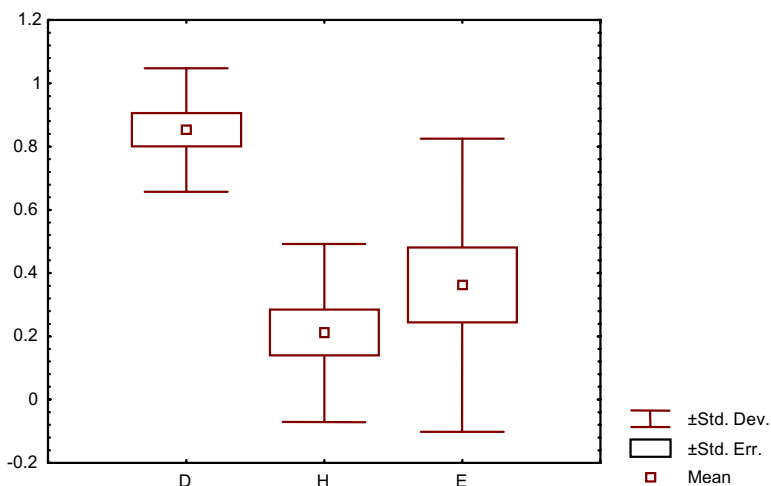


Рис. 228. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Procottus jeittelesii*.

Таблица 188

Характеристики компонентного сообщества *Procottus jeittelesii* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб	15
Общее количество видов паразитов	5
Общее количество особей паразитов	66
Количество АВ видов	4
Доля особей АВ видов	0.8
Количество АЛ видов	1
Доля особей АЛ видов	0.2
Количество видов С	2
Доля особей видов С	0.4
Количество видов Г	3
Доля особей видов Г	0.6
Доминантный вид	<i>Echinorhynchus borealis</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.364
Выравненность	0.915
Индекс Шеннона	1.472
Теоретический индекс Шеннона	1.609
Индекс Симпсона	4.109
Теоретический индекс Симпсона	5

16. *Procottus gurwicii* Taliev, 1946 — карликовая широколобка

Эндемик озера Байкал. Обитает в прибрежной зоне озера, обычно держится в ветвистых колониях губок (Сиделева, 1998). Отмечена исключительно по западному берегу Байкала. Предпочитает илистые грунты с большой примесью детрита (Талиев, 1955). О питании известно, что в некоторых желудках встречались фрагменты тела невооруженных гаммарид; кроме того, Д.Н. Талиев высказывает предположение, что карликовая широколобка — не хищник, так как имеет небольшой рот.

До настоящего времени в литературе фактически отсутствовали сведения о паразитофауне этого вида рыб. Ранее у карликовой широколобки был отмечен только *Salmincola cottidarum* (Догель, Боголепова, 1957).

Нами обследовано 10 экз. этого вида, выловленных в Лиственичном заливе Байкала. Было отмечено 10 видов паразитов, 5 из них — эндемики и 5 широко

Таблица 189

Зараженность *Procottus gurwicii* паразитами (наши данные по 10 экз.)

Виды паразитов	Кол-во зараженных рыб	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Myxidium perniciosum</i> *	5	–	–
<i>Myxobilatus baicalensis</i> *	2	–	–
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	6	2–9	3
<i>Diphyllbothrium dendriticum</i>	2	1–3	0.4
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	4	1	0.4
<i>Proteocephalus exiguus</i>	5	6–31	9.7
<i>Contraeaecum osculatum baicalensis</i> *	4	1–10	1.6
<i>Echinorhynchus borealis</i>	5	2–12	3.1
<i>E. salmonis</i>	4	1–2	0.5
<i>Salmincola cottidarum</i> *	4	2–4	1.1

Примечание. * — эндемики Байкала.

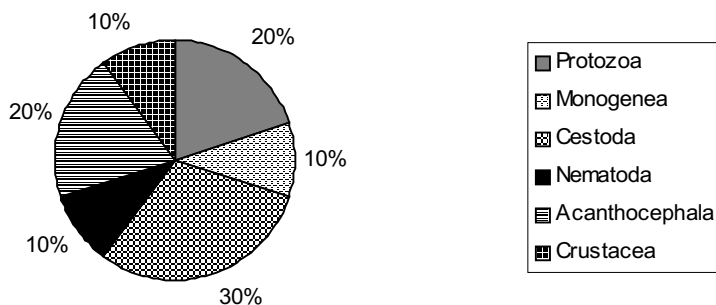


Рис. 229. Состав паразитофауны *Procottus gurwicii*.

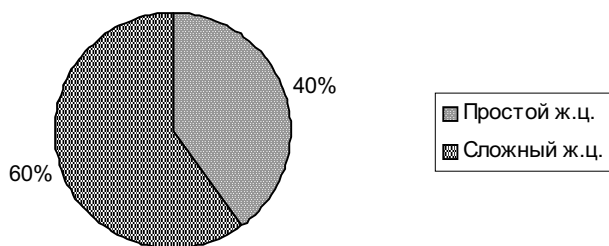


Рис. 230. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Procottus gurwicii*.

распространены в Голарктике (табл. 189; рис. 229). 4 вида имеют простой, 6 — сложный жизненный цикл (рис. 230).

Инфрасообщества паразитов карликовой широколобки

Все 10 рыб были заражены многоклеточными паразитами, и только у одной рыбы был отмечен 1 вид паразитов. В среднем в инфрасообществах отмечено 3.4 вида паразитов и 19.9 особи. Автогенных видов — 3.2, аллогенных — 0.2; доля особей автогенных видов в 13 раз больше доли аллогенных. Доминирует автогенный генералист *Proteocephalus exiguus* (табл. 190). Значение индекса Бергера – Паркера свидетельствует о том, что численность доминирующего вида со-

Таблица 190

Характеристики инфрасообществ паразитов *Procottus gurwicii* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб/заражено	10/10
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.1 (1)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–5) $3.4 \pm 0.451; 1.429$
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–45) $19.9 \pm 5.357; 16.941$
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–5) $3.2 \pm 0.489; 1.549$
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.4–1) $0.929 \pm 0.059; 0.189$
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.2 \pm 0.133; 0.421$
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–0.6) $0.071 \pm 0.059; 0.189$
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–2) $1 \pm 0.258; 0.816$
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–0.44) $0.173 \pm 0.048; 0.154$
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1–3) $2.4 \pm 0.221; 0.699$
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.56–1) $0.827 \pm 0.048; 0.154$
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.444–1) $0.624 \pm 0.053; 0.168$
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) $0.713 \pm 0.09; 0.285$
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1.136) $0.691 \pm 0.107; 0.338$

ставляет немного больше половины общей численности паразитов; инфрасообщества паразитов хорошо сбалансированы по обилию (0.713), но являются обедненными (рис. 231, 232).

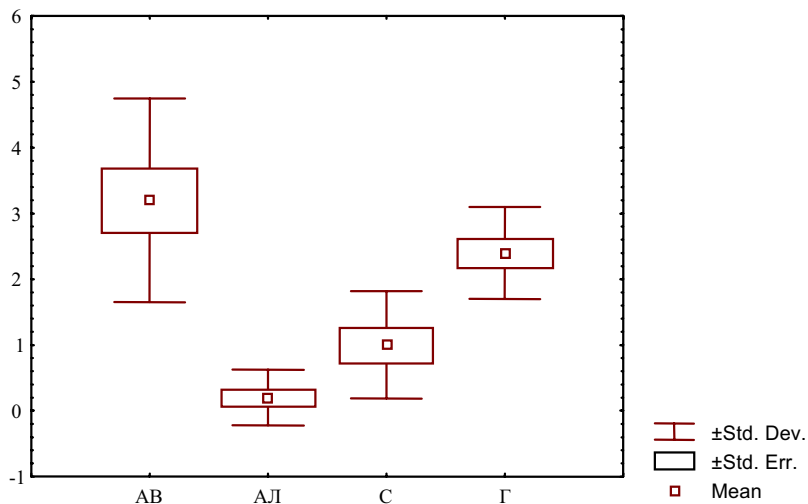


Рис. 231. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Procottus gurwicii*.

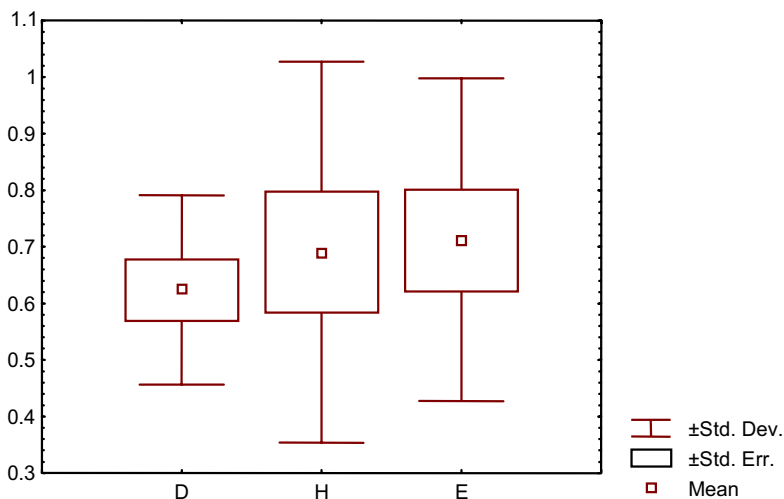


Рис. 232. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Procottus gurwicii*.

Компонентное сообщество паразитов карликовой широколобки

Компонентное сообщество паразитов карликовой широколобки представлено 8 видами, общая численность особей — 198. Автогенных видов — 6; аллогенных — 2. Доля особей автогенных видов в 9 раз больше доли аллогенных. Специалистов — 2, генералистов — 6 видов. Доля особей генералистов в 4 раза больше, чем доля специалистов. Значения индексов показывают, что компонентное сообщество паразитов является зрелым, поскольку хорошо сбалансировано, разнообразно, а значит, и устойчиво (табл. 191).

Таблица 191

Характеристики компонентного сообщества паразитов *Procottus gurwicii* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб	10
Общее количество видов паразитов	8
Общее количество особей паразитов	198
Количество АВ видов	6
Доля особей АВ видов	0.9
Количество АЛ видов	2
Доля особей АЛ видов	0.1
Количество видов С	2
Доля особей видов С	0.2
Количество видов Г	6
Доля особей видов Г	0.8
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.489
Выравненность	0.741
Индекс Шеннона	1.540
Теоретический индекс Шеннона	2.079
Индекс Симпсона	3.390
Теоретический индекс Симпсона	8
Состояние сообщества	зрелое

17. *Procottus major* Taliev, 1948 — большая широколобка

Эндемик озера Байкал. Распространен по всему Байкалу, но особенно многочислен в средней его части (Талиев, 1965), обитает на глубинах от 50 до 900 м (Сиделева, 1998). Данные об объектах питания этого вида весьма незначительны. Известно, что основу его питания составляют гаммариды (Талиев, 1965).

Нами обследовано 11 экз. рыб этого вида, отловленных в Лиственничном заливе Байкала. Выявлено 7 видов паразитов, 4 из них — эндемики Байкала, а 3 широко распространены в Голарктике (табл. 192).

По литературным и собственным данным, паразитофауна большой широколобки представлена 10 видами паразитов, 7 из которых — эндемики Байкала (табл. 193; рис. 233). 4 вида имеют простой, 6 — сложный жизненный цикл (рис. 234).

Таблица 192

Зараженность *Procottus major* паразитами (наши данные по 11 экз.)

Виды паразитов	Кол-во зараженных рыб	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Mухobilatus baicalensis</i> *	1	–	–
<i>Mухobolus talievi</i> *	1	–	–
<i>Trichodina baicalensis</i> *	2	–	–
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i>	2	1	0.18
<i>D. ditremum</i>	1	1	0.09
<i>Contraecum osculatum baicalensis</i> *	6	1–7	1.45
<i>Echinorhynchus borealis</i>	5	1–4	0.73

Примечание. * — эндемики Байкала.

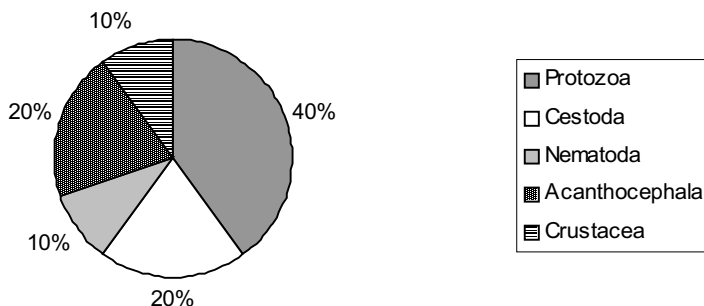


Рис. 233. Состав паразитофауны *Procottus major*.

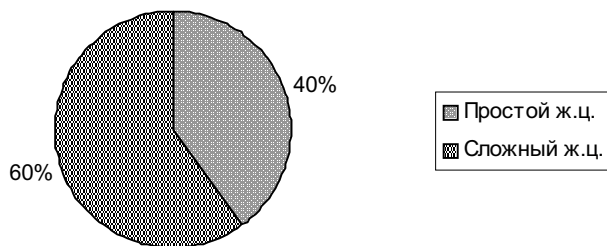


Рис. 234. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Procottus major*.

Таблица 193

Паразитофауна *Procottus major*

Виды паразитов	Авторы данных
<i>Cryptobia zaikai</i> *	Хамнуева, 2001
<i>Myxobilatus baicalensis</i> *	Наши данные
<i>Myxobolus talievi</i> *	Наши данные
<i>Trichodina baicalensis</i> *	Наши данные
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)	Наши данные
<i>D. ditremum</i> (pl)	Наши данные
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> * (l)	Наши данные
<i>Echinorhynchus salmonis baicalensis</i> *	Балданова, Пронин, 2001а, б
<i>E. borealis</i>	Наши данные
<i>Salmincola cottidarum</i> *	Догель, Боголепова, 1957

Примечание. * — эндемики Байкала.

Инфрасообщества паразитов большой широколобки

Из 11 обследованных рыб были заражены 10; 6 рыб имели по одному виду паразитов. В среднем в инфрасообществах отмечено 1.3 вида паразитов и 3 особи. Среднее количество автогенных видов — 1, аллогенных — 0.273. Доля осо-

Таблица 194

Характеристики инфрасообществ паразитов *Procottus major* из оз. Байкал
(наши данные)

Исследовано рыб/заражено	11/10
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.6 (7)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–2) 1.3±0.195; 0.647
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–9) 2.91±0.791; 2.625
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–2) 1±0.191; 0.632
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) 0.845±0.097; 0.32
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) 0.273±0.141; 0.467
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) 0.155±0.097; 0.032
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	0
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	0
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–2) 1.27±0.195; 0.647
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	1
Доминантный вид	<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) 0.779±0.098; 0.325
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) 0.313±0.134; 0.443
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–0.448) 0.138±0.058; 0.193

бей автогенных видов в 5.5 раза больше, чем доля аллогенных. Виды-специалисты отсутствуют. Доминирует аллогенный генералист — нематода *Contracaecum osculatum baicalensis* (табл. 194). По средним значениям индексов инфрасообщества паразитов являются незрелыми, поскольку обеднены и несбалансированны (рис. 235, 236).

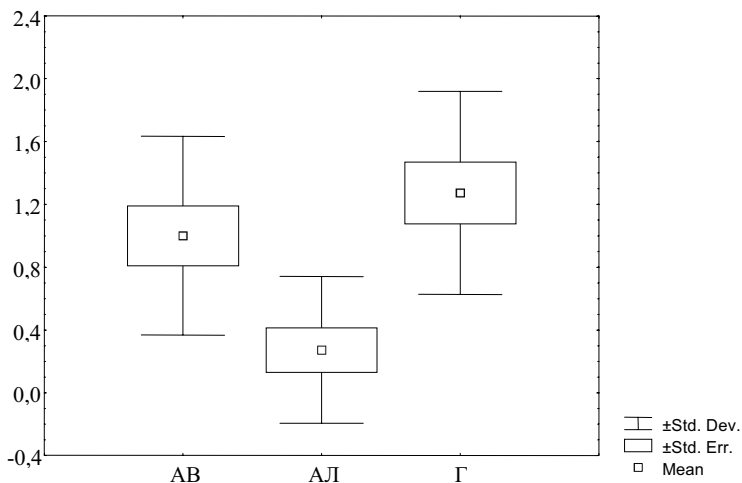


Рис. 235. Количество автогенных, аллогенных видов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Procottus major*.

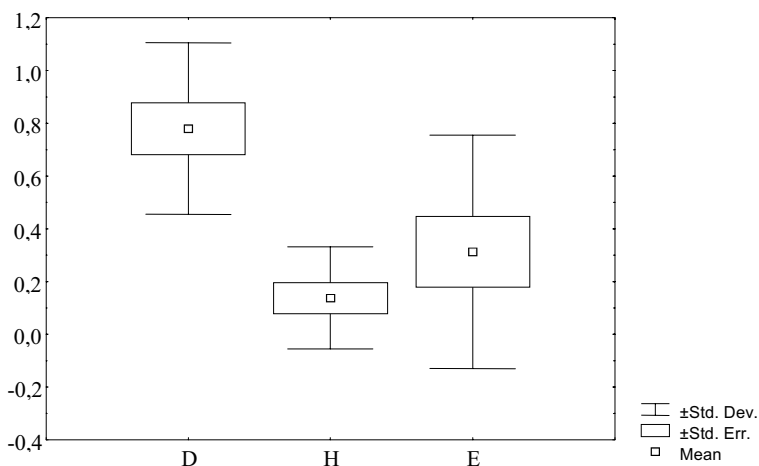


Рис. 236. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Procottus major*.

Компонентное сообщество паразитов большой широколобки

Компонентное сообщество представлено 4 видами паразитов, общая численность их особей — 27. Автогенных видов — 1, аллогенных — 3. Доля особей аллогенных видов в 2 раза больше доли автогенных. Виды-специалисты отсутствуют. Генералистов — 4 вида. Доминирует автогенный генералист *Contracaecum osculatum baicalensis* — паразит байкальской нерпы. По значениям индексов компонентное сообщество паразитов является зрелым, поскольку сбалансированно и разнообразно (табл. 195).

Таблица 195

Характеристики компонентного сообщества паразитов *Procottus major* из оз. Байкал (наши данные)

Исследовано рыб	11
Общее количество видов паразитов	4
Общее количество особей паразитов	27
Количество АВ видов	1
Доля особей АВ видов	0,3
Количество АЛ видов	3
Доля особей АЛ видов	0.7
Количество видов С	0
Доля особей видов С	0
Количество видов Г	4
Доля особей видов Г	1
Доминантный вид	<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.593
Выравненность	0.711
Индекс Шеннона	0.985
Теоретический индекс Шеннона	1.386
Индекс Симпсона	2.356
Теоретический индекс Симпсона	4
Состояние сообщества	зрелое

Общий анализ данных по паразитам и паразитарным сообществам рыб рода *Procottus*

Паразитофауна

Изучена паразитофауна 3 видов рыб, относящихся к роду *Procottus*, за исключением *P. gotoi* Sideleva, 2001 — широколобки Гото, которая встречается в зоне глубин 3–150 м и является бентосным видом (Sideleva, 2001).

Таблица 196

Видовой состав паразитов рыб рода *Procottus* из оз. Байкал

Виды паразитов	<i>P. jeittelesii</i>	<i>P. gurwici</i>	<i>P. major</i>
<i>Trypanosoma</i> sp.	+	—	—
<i>Cryptobia zaikai</i> *	—	—	+
<i>Myxidium perniciosum</i> *	+	+	—
<i>Myxobilatus baicalensis</i> *	+	+	+
<i>Myxobolus talievi</i> *	+	—	+
<i>Apiosoma</i> sp.	+	—	—
<i>Scyphidia</i> sp.	+	—	—
<i>Trichodina baicalensis</i> *	+	—	+
<i>T. domerguei domerguei</i>	+	—	—
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	+	+	—
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)	+	+	+
<i>D. ditremum</i> (pl)	—	—	+
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	+	+	—
<i>Proteocephalus exiguus</i>	+	+	—
<i>Baicalotrema polymorphum</i>	+	—	—
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> * (l)	—	+	+
<i>Comphoronema werestschagini</i>	+	—	—
<i>Echinorhynchus borealis</i>	+	+	+
<i>E. salmonis</i>	—	+	—
<i>E. salmonis baicalensis</i> *	—	—	+
<i>Acanthocephala</i> gen. sp.	+	—	—
<i>Salmincola cottidarum</i> *	+	+	+
Всего: 22	17	10	10

Примечание. * — эндемики Байкала.

Установлено, что в состав паразитофауны входит 22 вида паразитов (табл. 196), включая 9 эндемичных. 9 видов развиваются без участия промежуточных хозяев, а 13 — проходят свой жизненный цикл в пиявках, планктонных ракообразных, моллюсках, гаммаридах. Наибольшим разнообразием отличаются паразиты красной широколобки (17 видов).

Инфрасообщества паразитов

По средним значениям индексов инфрасообщества паразитов красных широколобок являются обедненными и слабо сбалансированными.

Компонентные сообщества паразитов

У всех исследованных видов рода *Procottus* в сообществах паразитов доминируют автогенные виды-генералисты. Доминирующими видами являются: *Echinorhynchus borealis*, *Proteocephalus exiguus* и *Contracaecum osculatum baicalensis*. Компонентные сообщества паразитов рыб рода *Procottus* зрелые, поскольку характеризуются невысокими значениями индекса Бергера – Паркера и большими значениями индексов выравниваемости видов по обилию, Шеннона и Симпсона.

К семейству Abyssocottidae относится род *Cottinella* с эндемичным видом *C. boulengeri* (Berg, 1906), обитающим в зоне глубин 400–1600 м. Согласно литературным данным, у него отмечены *Muxobolus talievi*, *Trichodina domerguei*, *Apiosoma* sp., *Codonobdella truncata* (Догель и др., 1949; Догель, Боголепова, 1957).

Общая оценка состава паразитов и паразитарных сообществ аборигенных рыб Байкала

Паразитофауна аборигенных рыб озера Байкал представлена 240 видами и подвидами, относящимися к 13 типам: Kinetoplastida, Polymastigota, Sporozoa, Microspora, Cnidosporidia, Ciliophora, Cnidaria, Plathelminthes, Nematelminthes, Acanthocephales, Annelida, Mollusca, Arthropoda — и 17 классам беспозвоночных: Kinetoplastidea — 16, Diplomonadea — 2, Coccidea — 5, Microsporea — 3, Muxosporidia — 45, Phyllopharyngea — 2, Oligohymenophorea — 28, Protozoa incertae sedis — 1, Hydrozoa — 1, Monogenea — 42, Amphilinida — 1, Cestoda — 23, Trematoda — 29, Nematoda — 13, Acanthocephala — 7, Hirudinea — 4, Bivalvia — 2, Crustacea — 15; кроме того, отмечены грибы — 1 (табл. 197). Большая часть паразитов — 214 видов и подвигов (89%) — заканчивает свое развитие в организме байкальских рыб, и только 26 (11%), к которым относятся трематоды, цестоды и нематоды, достигают половой зрелости у рыбоядных рыб и байкальского тюленя — их окончательных хозяев. Эндемичные таксоны среди этих систематических групп отсутствуют, за исключением специфичного паразита байкальского тюленя — эндемичного подвида *Contracaecum osculatum baicalensis*.

Наиболее многочисленной является паразитофауна карповых рыб — Cyprinidae. У них отмечено 88 видов паразитов, среди которых только 3 — эндемичные. Меньше всего паразитов отмечено в семействе вьюновых — Cobitidae — 15, с одним эндемиком. В результате проведенного анализа установлено, что для экосистемы Байкала характерны паразиты, развивающиеся без промежуточных хозяев — 151 вид и подвида (или 63%), с одним хозяином — 52 (22%) и двумя — 37 (15%) (табл. 198). Паразитофауна рогатковидных рыб представлена 77 видами и подвидами, среди которых 31 — эндемичный (табл. 199). Среди предста-

Паразитофауна семейств абортинных рыб оз. Байкал

Виды паразитов	Асипен-сериде	Салмо-нидае	Соре-гониде	Тималиде	Есоци-де	Супри-нидае	Кобити-де	Лотиде	Перси-де	Коти-де	Абиссо-коттиде	Коме-фориде
<i>Saprolegnia</i> sp.			+									
<i>Trypanosoma amurensis</i>										+		
<i>T. carassii</i>				+			+		+	+		
<i>T. dogieli</i>						+				+		
<i>T. magna</i> *										+	+	
<i>T. percae</i>									+			
<i>T. schulmani</i>					+							
<i>Trypanosoma</i> sp.									+		+	
<i>Trypanosoma</i> sp. 1					+							
<i>Trypanosoma</i> sp. 2							+					
<i>Cryptobia cotti</i> *										+	+	
<i>C. litoralis</i> *										+		
<i>C. litoralis percae</i> *									+			
<i>C. lomakini baicalensis</i> *										+		
<i>C. zaikai</i> *										+	+	
<i>Cryptobia</i> sp.										+		
<i>Cryptobia</i> sp. 2										+		
<i>Eimeria carpelli</i>										+	+	
<i>E. esoci</i>					+							
<i>E. leucisci</i> *									+			
<i>E. percae</i>									+			
<i>Eimeria</i> sp.	+											
<i>Glugea anomala</i>												
<i>G. fennica</i>								+			+	

Продолжение таблицы 197

Виды паразитов	Асипен-сериде	Салмо-ниде	Коре-гониде	Тималиде	Есоци-де	Супри-ниде	Кобити-де	Лотидае	Перси-де	Коти-дае	Абиссо-коттидае	Коме-фортидае
<i>Glugea</i> sp.	+											
<i>Hexamita truttae</i>			+	+		+		+				
<i>Hexamita</i> sp.			+							+	+	
<i>Myxidium lieberkuhni</i>					+							
<i>M. macrocapsulare</i>						+						
<i>M. omuli*</i>			+							+	+	+
<i>M. perniciosum*</i>										+	+	
<i>M. Pfeifferi</i>						+		+	+			
<i>M. rhodei</i>						+						
<i>Myxobilatus baicalensis*</i>										+	+	
<i>M. paragasterostei*</i>						+				+	+	
<i>Zschokkella nova</i>						+						
<i>Myxosoma anurum</i>					+							
<i>M. dujardini</i>						+				+		
<i>Leptotheca subspbaerica*?</i>			+	+								
<i>Sphaerospora cristata</i>								+				
<i>S. pectinacea</i>									+			
<i>S. rota*?</i>		+				+	+					
<i>Sphaerospora</i> sp.						+						
<i>Chloromyxum cyprini</i>						+						
<i>C. dubium</i>								+				
<i>C. esocinum</i>					+							
<i>C. fluviatile</i>						+						
<i>C. mucronatum</i>								+				
<i>C. thymali</i>				+								
<i>Caudomyxum nanum</i>								+				

Виды паразитов	Acipenseridae	Salmonidae	Coregonidae	Thymalidae	Esocidae	Cyprinidae	Cobitidae	Lotidae	Percidae	Cottidae	Abyssocottidae	Comphoridae
<i>Myxobolus bramae</i>						+						
<i>M. carassii</i>						+						
<i>M. cycloides</i>								+				
<i>M. cyprini</i>						+						
<i>M. dispar</i>						+						
<i>M. intimus</i>						+						
<i>M. korjakovi*</i>												+
<i>M. lomi</i>						+	+					
<i>M. macrocapsularis</i>						+	+					
<i>M. milleri</i>		+		+		+	+		+			
<i>M. spatulatus*</i>										+		
<i>M. talievi*</i>										+		
<i>Myxobolus</i> sp.			+	+								
<i>Hoferellus cyprini</i>						+						
<i>Thelohanellus fuhrmanni</i>						+						
<i>T. pyriformis</i>						+	+					
<i>Henneguya bayeri*</i>												+
<i>H. cerebralis</i>				+								
<i>H. cutanea</i>						+						
<i>H. lobosa</i>					+				+			
<i>H. psorospermica</i>									+			
<i>H. zschokkei</i>			+									
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>			+			+						
<i>Scyphidia</i> sp.										+		
<i>Capriniana piscium</i>					+							
<i>Capriniana</i> sp.			+	+		+			+		+	

Виды паразитов	Acipenseridae	Salmonidae	Coregonidae	Thymalidae	Esocidae	Cyprinidae	Cobitidae	Lotidae	Percidae	Cottidae	Abyssocottidae	Comphoridae
<i>Apiosoma baicalensis</i> *										+		
<i>A. campanulatum</i>									+			
<i>A. incertum</i>										+		
<i>A. kesslerii</i> *										+		
<i>A. megamicronucleatum</i>								+				
<i>A. mucusani</i> *										+		
<i>A. paracottii</i> *										+		
<i>A. piscicolum</i>						+						
<i>A. thymalli</i>				+								
<i>A. uschikani</i> *										+		
<i>Apiosoma</i> sp.			+	+	+	+	+		+	+	+	
<i>Epistylis nympharum</i>										+		
<i>Epistylis</i> sp.										+	+	
<i>Trichodina baicalensis</i> *										+	+	
<i>T. carassii</i>						+						
<i>T. cottocomephori</i> *										+		
<i>T. domergeui domergeui</i>		+		+		+	+			+	+	
<i>T. esocis</i>					+							
<i>T. intermedia</i>						+						
<i>T. nigra</i>					+							
<i>T. tenuiformis</i> *												
<i>T. urinaria</i>								+		+		
<i>Trichodina</i> sp.		+		+								
<i>Tripartiella</i> sp.												
<i>Paratrichodina incisa</i>			+			+						
<i>Trichodinella epizootica</i>					+	+			+			

Виды паразитов	Acipenseridae	Salmonidae	Coregonidae	Thymalidae	Esocidae	Cyprinidae	Cobitidae	Lotidae	Percidae	Cottidae	Abyssocottidae	Comphoridae
<i>Salmonchus spasskyi</i>		+										
<i>Gyrodactylus anudarini</i> !							+					
<i>G. aphyae</i>						+						
<i>G. baicalensis</i> *										+	+	+
<i>G. bychowskianus</i> *										+	+	+
<i>G. comephorii</i> *												
<i>G. lenoki</i>		+										
<i>G. lotae</i> !								+				
<i>G. lucii</i>					+							
<i>G. macracanthus</i> !												
<i>G. magnificus</i>												
<i>G. pannonicus</i>						+						
<i>G. phoxini</i>						+						
<i>G. sibiricus</i> !												
<i>G. taimeni</i>		+										
<i>Gyrodactylus</i> sp.		+				+						
<i>Diplozoon paradoxum</i>						+						
<i>Dichyothrium armatum</i>	+											
<i>Amphiina foliacea</i>	+											
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>						+						
<i>Caryophyllaeides fennica</i>						+						
<i>Khawia rossitensis</i>						+						
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)		+	+	+				+		+	+	+
<i>D. ditremum</i> (pl)		+	+	+						+	+	+
<i>Diphyllobothrium</i> sp. (pl)			+							+		

Продолжение таблицы 197

Виды паразитов	Acipenseridae	Salmonidae	Coregonidae	Thymalidae	Esocidae	Cyprinidae	Cobitidae	Lotidae	Percidae	Cottidae	Abyssocottidae	Comphoridae
<i>Triaenophorus crassus</i> (pl)			+	+	+							
<i>T. nodulosus</i>					+							
<i>T. nodulosus</i> (pl)			+	+		+		+	+	+	+	
<i>Eubothrium crassum</i>		+	+					+				
<i>Bothriocephalus opsarichthydis</i>										+		
<i>Bothriocephalus</i> sp.										+		
<i>Ligula columbi</i> (pl)							+					
<i>L. intestinalis</i> (pl)						+				+		
<i>Digramma interrupta</i> (pl)						+						
<i>Schistocephalus nemachilii</i> (pl)										+		
<i>S. solidus</i> (pl)		+								+		
<i>Cyathocephalus truncatus</i>		+	+	+						+		+
<i>Proteocephalus exiguis</i>		+	+							+		
<i>P. longicollis</i>			+							+		
<i>P. percae</i>									+			
<i>P. thymalli</i>				+								
<i>P. torulosus</i>						+						
<i>Proteocephalus</i> sp.		+			+	+		+		+		
<i>Bucephalus polymorphus</i>					+	+						
<i>Rhipidocotyle campanula</i>					+	+						
<i>Baicalotrema polymorphum</i>										+		
<i>Phyllodistomum folium</i>					+	+				+		
<i>P. umbrae</i>			+	+								
<i>Acroichanys auriculatum</i>	+											
<i>Bunodera luciopercae</i>					+	+			+			

Виды паразитов	Acipenseridae	Salmonidae	Coregonidae	Thymalidae	Esocidae	Cyprinidae	Cobitidae	Lotidae	Percidae	Cottidae	Abyssocottidae	Comphoridae
<i>Crepidostomum farionis</i>	+	+	+	+						+	+	+
<i>Allocreadium isoporum</i>						+				+		
<i>Azygia lucii</i>					+	+						
<i>A. robusta</i>		+						+				
<i>Tetracotyle intermedia</i> (mc)			+									
<i>Diplostomum chromatorum</i> (mc)				+		+		+				
<i>D. commutatum</i> (mc)				+		+						
<i>D. helveticum</i> (mc)			+	+		+						
<i>D. mergi</i> (mc)				+		+						
<i>D. paracaudium</i> (mc)						+						
<i>D. paraspithaceum</i> (mc)			+	+		+		+				
<i>D. rutili</i> (mc)				+		+		+				
<i>D. spathaceum</i> (mc)	+				+	+			+			
<i>D. volvens</i> (mc)						+		+				
<i>Diplostomum</i> sp. (mc)			+	+								
Strigeidae gen. sp. (mc)			+									
<i>Tylodelphys clavata</i> (mc)					+	+			+			
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i> (mc)			+									
<i>I. pileatus</i> (mc)					+	+				+		
<i>I. variegatus</i> (mc)									+			
<i>Ichthyocotylurus</i> sp. (mc)					+							
Trematoda gen. sp. (l)										+		
<i>Comphoronema werestschagini</i>		+		+				+		+		+

Продолжение таблицы 197

Виды паразитов	Асипен-сериде	Салмо-ниде	Соре-гониде	Тимал-лиде	Есоци-де	Супри-ниде	Кобити-де	Лотиде	Перци-де	Котти-де	Абиссо-коттиде	Коме-фориде
<i>Philometra rischta</i>						+						
<i>Philometra</i> sp.						+						
<i>Raphidascaris acus</i> (I)			+			+		+	+		+	
<i>R. acus</i>					+							
<i>Cystidicola farionis</i>		+	+	+								
<i>Ascarophis skrjabini</i>	+	+	+							+		
<i>Cucullanus lebedevi</i>	+											
<i>C. sphaerocephalus</i>	+											
<i>C. truttae</i>			+									
<i>Ichthyobronema hamulatum</i>								+		+	+	+
<i>Contracaecum osculatum</i>		+	+	+				+		+	+	+
<i>baicalensis</i> (I)*												
<i>Philonema sibirica</i>		+	+	+								+
<i>Pseudocapillaria sabvelini</i>		+				+						
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	+				+	+						
<i>Echinorhynchus borealis</i>	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+
<i>E. salmonis</i>	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+
<i>E. salmonis salmonis</i>			+	+	+				+	+	+	+
<i>E. salmonis baicalensis</i> *				+	+				+	+	+	+
<i>E. truttae</i>			+									
<i>Acanthocephala</i> gen. sp.											+	+
<i>Piscicola geometra</i>	+		+									
<i>Baicalobdella cottidarum</i> *										+		
<i>B. torquata</i> *	+				+					+		
<i>Codonobdella truncata</i> *											+	
<i>Ergasilus briani</i>				+		+						
<i>E. sieboldi</i>			+		+	+		+				

Виды паразитов	Acipenseridae	Salmonidae	Coregonidae	Thymalidae	Esocidae	Cypripidae	Cobitidae	Lotidae	Percidae	Cottidae	Abyssocottidae	Comphoridae
<i>Parargasilus rylowi</i>	+											
<i>Achtheres persarum</i>									+			
<i>Salmincola coregonorum</i>			+									
<i>S. cottidarum*</i>												
<i>S. extensus</i>			+							+		
<i>S. extumescens</i>			+								+	
<i>S. strigatus</i>			+							+		
<i>S. thymalli</i>				+								
<i>S. thymalli baicalensis*</i>				+								
<i>Coregonicola baicalensis*</i>												
<i>Basanistes briani</i>		+										
<i>B. woskoboimikovi</i>		+										
<i>Tracheliastes polycolpus</i>						+						
<i>Colletopterum ponderosum sedakovi</i>				+					+			
Unionidae gen. sp.										+		
Всего: 240	17	34	44	43	35	88	15	28	27	66	38	20
Эндемиков: 37	1	1	3	4	2	2	1	1	2	26	16	7

Примечание. * — эндемичные виды и подвиды паразитов; ? — зоогеографический статус вида требует уточнения; ! — вид отмечен в Байкале впервые.

Таблица 198

Распределение паразитов аборигенных видов рыб по систематическим группам и оценка их жизненных циклов

Группа паразитов	Кол-во видов, развивающихся без промежуточных хозяев	Кол-во видов, развивающихся при участии одного промежуточного хозяина	Кол-во видов, развивающихся при участии двух промежуточных хозяев	Всего
Грибы	1	0	0	1
Простейшие	86	16	0	102
Кишечнополостные	1	0	0	1
Моногенеи	42	0	0	42
Амфилиниды	0	1	0	1
Цестоды	0	15	8	23
Трематоды	0	0	29	29
Нематоды	0	13	0	13
Скребни	0	7	0	7
Пиявки	4	0	0	4
Ракообразные	15	0	0	15
Моллюски	2	0	0	2
Всего видов	151	52	37	240
%	63	22	15	100

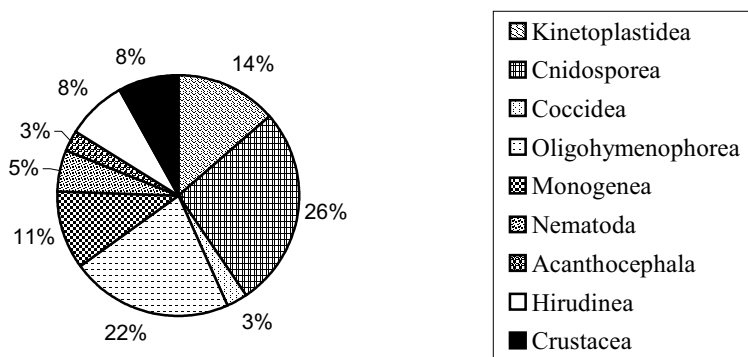


Рис. 237. Соотношение различных систематических групп среди эндемичных паразитов оз. Байкал.

вителей семейств подотряда Cottoidei наибольшее количество паразитов (66) и эндемиков (26) отмечено у рыб семейства Cottidae, наименьшее — у рыб семейства Comphoridae (20 и 7), Abyssocottidae занимают промежуточное положение (38 и 16 соответственно). Среди эндемиков преобладают паразиты с простым жизненным циклом (табл. 200), всего среди них отмечено 6 систематических групп, большая часть из которых — простейшие (рис. 237).

Таблица 199

Паразитофауна рыб подотряда Cottoidei из оз. Байкал

Виды паразитов	Сем. Cottidae	Сем. Abyssocottidae	Сем. Comephoridae
<i>Trypanosoma amurensis</i>	+		
<i>T. carassii</i>	+		
<i>T. magna</i> *	+	+	
<i>Trypanosoma</i> sp.		+	
<i>Cryptobia cotti</i> *	+	+	
<i>C. litoralis</i> *	+		
<i>C. lomakini baicalensis</i> *	+		
<i>C. zaikai</i> *	+	+	
<i>Cryptobia</i> sp.	+		
<i>Cryptobia</i> sp. 2	+		
<i>Eimeria carpelli</i>	+	+	
<i>Glugea anomala</i>		+	
<i>Hexamita</i> sp.	+	+	
<i>Myxidium perniciosum</i> *	+	+	+
<i>Myxobilatus baicalensis</i> *	+	+	
<i>M. paragasterostei</i> *	+	+	
<i>Myxobolus korjakovi</i> *			+
<i>M. spatulatus</i> *	+		
<i>M. talievi</i> *	+	+	
<i>Henneguya bayerii</i> *			+
<i>Scyphidia</i> sp.	+		
<i>Apiosoma baicalensis</i> *	+		
<i>A. paracotti</i> *	+		
<i>A. mucusani</i> *	+		
<i>A. kesslerii</i> *	+		
<i>A. incertum</i>	+		
<i>A. uschkani</i> *	+		
<i>Apiosoma</i> sp.	+	+	
<i>Epistylis nympharum</i>	+		
<i>Epistylis</i> sp.	+	+	
<i>Trichophria</i> sp.		+	
<i>Trichodina cottocomephori</i> *	+		
<i>T. baicalensis</i> *	+	+	
<i>T. domerguei domerguei</i>	+	+	
<i>T. tenuiformis</i> *	+		
<i>T. urinaria</i>	+		
<i>Dactylogyrus colonus</i> *	+	+	
<i>Gyrodactylus baicalensis</i> *	+	+	+
<i>G. bychowskianus</i> *	+	+	

Окончание таблицы 199

Виды паразитов	Сем. Cottidae	Сем. Abyssocottidae	Сем. Comephoridae
<i>Gyrodactylus comephori</i> *			+
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl)	+	+	+
<i>D. ditremum</i> (pl)	+	+	+
<i>Diphyllobothrium</i> sp. (pl)	+		+
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	+	+	+
<i>Bothriocephalus opsariichthydis</i>	+		
<i>Bothriocephalus</i> sp.	+		
<i>Ligula intestinalis</i> (l)	+		
<i>Schistocephalus nemachili</i> (l)	+		
<i>S. solidus</i> (l)	+		
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	+		
<i>Proteocephalus exiguus</i>	+	+	+
<i>P. longicollis</i>	+		
<i>Proteocephalus</i> sp.	+		
<i>Baicalotrema polymorphum</i>	+	+	
<i>Phyllodistomum folium</i>	+		
<i>Crepidostomum farionis</i>	+	+	+
<i>Allocreadium isoporum</i>	+		
<i>Diplostomum spathaceum</i>	+		
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	+	+	
Trematoda gen. sp. (l)	+		
<i>Comephoronema werestschagini</i>	+	+	+
<i>Raphidascaris acus</i> (l)		+	
<i>Ascarophis skrjabini</i>	+		
<i>Ichthyobronema hamulatum</i>	+	+	+
<i>Contraeacium osculatum baicalensis</i> (l)*	+	+	+
<i>Philonema sibirica</i>			+
<i>Echinorhynchus borealis</i>	+	+	+
<i>E. salmonis</i>	+	+	+
<i>E. salmonis salmonis</i>	+	+	+
<i>E. salmonis baicalensis</i> *	+	+	+
<i>Acanthocephala</i> gen. sp.		+	+
<i>Baicalobdella cottidarum</i> *	+		
<i>B. torquata</i> *	+		
<i>Codonobdella truncata</i> *		+	
<i>Salmincola cottidarum</i> *	+	+	
<i>Coregonicola baicalensis</i> *		+	
Unionidae gen. sp.	+		
Итого: 77	66	38	20
Эндемиков: 31	26	16	7

Таблица 200

Видовой состав эндемичных паразитов рыб оз. Байкал

Виды паразитов	Хозяева
<i>Trypanosoma magna</i>	Cottidae, Abyssocottidae
<i>Cryptobia cotti</i>	Cottidae, Abyssocottidae
<i>C. litoralis</i>	Cottidae
<i>C. litoralis percae</i>	<i>Perca fluviatilis</i>
<i>C. lomakini baicalensis</i>	Cottidae
<i>C. zaikai</i>	Cottidae, Abyssocottidae
<i>Eimeria leucisci</i>	<i>Leuciscus leuciscus baicalensis</i>
<i>Myxidium omuli</i>	<i>Coregonus autumnalis migratoris</i>
<i>M. perniciosum</i>	Cottidae, Abyssocottidae, Comephoridae
<i>Myxobilatus baicalensis</i>	Cottidae, Abyssocottidae
<i>M. paragasterostei</i>	Cottidae, Abyssocottidae
<i>Myxobolus korjakovi</i>	Comephoridae
<i>M. spatulatus</i>	Cottidae
<i>M. talievi</i>	Cottidae, Abyssocottidae
<i>Henneguya bayerii</i>	Comephoridae
<i>Leptotheca subsphaerica</i>	<i>Coregonus autumnalis migratoris</i> , <i>Thymallus arcticus baicalensis</i> , <i>T. a. brevipinnis</i>
<i>Sphaerospora rota</i>	<i>Brachymystax lenok</i> , <i>Cobitis melanoleuca</i> , <i>Leuciscus leuciscus baicalensis</i>
<i>Apiosoma baicalensis</i>	Cottidae
<i>A. kesslerii</i>	Cottidae
<i>A. mucusani</i>	<i>Leocottus kesslerii</i>
<i>A. paracotti</i>	Cottidae
<i>A. uschkani</i>	<i>Paracottus knerii</i>
<i>Trichodina baicalensis</i>	Cottidae, Abyssocottidae
<i>T. cottocomephori</i>	<i>Cottocomephorus grewingkii</i>
<i>T. tenuiformis</i>	Cottidae
<i>Dactylogyrus colonus</i>	Cottidae, Abyssocottidae
<i>Gyrodactylus baicalensis</i>	Cottidae, Abyssocottidae
<i>G. bychowskianus</i>	Cottidae, Abyssocottidae
<i>G. comephori</i>	Comephoridae
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i>	Cottidae, Abyssocottidae, Comephoridae, Salmonidae, Coregonidae, Thymallidae
<i>Echinorhynchus salmonis baicalensis</i>	Cottidae, Abyssocottidae, Comephoridae, Salmonidae, Coregonidae, Thymallidae
<i>Baicalobdella cottidarum</i>	Cottidae
<i>B. torquata</i>	Cottidae, <i>Acipenser baerii</i>
<i>Codonobdella truncata</i>	Abyssocottidae
<i>Salmincola cottidarum</i>	Cottidae, Abyssocottidae

Окончание таблицы 200

Виды паразитов	Хозяева
<i>Salmincola thymalli baicalensis</i>	<i>Thymallus arcticus baicalensis</i> , <i>T. a. brevipinnis</i>
<i>Coregonicola baicalensis</i>	<i>Limnocottus bergianus</i>

Примечание. Использованы данные Э.М. Ляймана (1933), В.А. Догеля и др. (1949), И.И. Боголеповой (1950), В.А. Догеля и И.И. Боголеповой (1957), В.Е. Заики (1965), Г.А. Штейн (1979), Т.Р. Хамнуевой и Н.М. Пронина (2001), Д.Р. Балдановой и Н.М. Пронина (2001а), С.В. Прониной и Н.М. Пронина (2002) и др.; наши материалы.

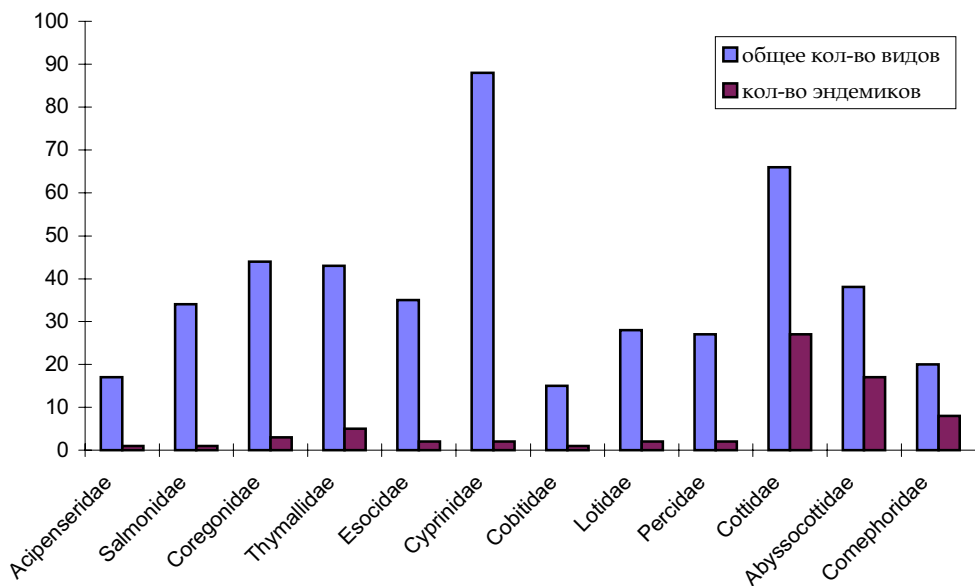


Рис. 238. Общее количество видов паразитов и количество эндемиков для семейств аборигенных рыб-хозяев в оз. Байкал.

В фауне паразитов рыб отмечено 37 видов и подвидов эндемиков (табл. 200). Эндемичные паразиты отмечены во всех семействах рыб: по одному виду они представлены в 4 семействах: Acipenseridae, Salmonidae, Lotidae и Cobitidae; по 2 эндемика — у Esocidae, Cyprinidae и Percidae; 3 — у Coregonidae; 4 — у Thymallidae. Максимальное количество эндемичных таксонов характерно для группы рогатковидных рыб: Cottidae — 26, Abyssocottidae — 16 и Comephoridae — 7 (рис. 238). Эндемичная паразитофауна включает виды, жизненные циклы которых осуществляются в основном без участия промежуточных хозяев.

В целом следует отметить, что фауна паразитов рыб Байкала является несколько обедненной по сравнению с водоемами Европы и Западной Сибири

вследствие отсутствия в Байкале специфичных видов паразитов. Исключение составляют осетр, ленок, таймень и сибирский хариус, у которых в Байкале наиболее полно представлены специфичные паразиты.

Обобщение полученных данных по инфрасообществам паразитов рыб озера Байкал показало, что наиболее обеднены видами инфрасообщества горбатой и темной широколобок (в среднем 0.7 вида на инфрасообщество), большой голомянки и щиповки (по 1 виду на сообщество). Минимальное количество особей паразитов отмечено у сибирской щиповки — 1.7 экз. Максимальное количество видов паразитов отмечено в инфрасообществах ленка (7.6), а особей паразитов — у ленка (191) и омуля прибрежной морфо-экологической группы (417). В инфрасообществах паразитов байкальских рыб доминируют автогенные виды; у 10 видов рыб они доминировали абсолютно, поскольку у них не было аллогенных видов. По количеству видов в инфрасообществах у 10 видов рыб доминируют специалисты, в 1 случае (у сибирского хариуса) количество видов-специалистов и генералистов одинаково, а у остальных рыб (31 вид) доминируют генералисты. У 15 видов рыб по доле особей доминируют виды-специалисты, в 3 случаях доли особей специалистов и генералистов равны; у 24 видов рыб доминируют виды-генералисты. Инфрасообщества паразитов байкальских рыб в целом являются обедненными, несбалансированными и стохастичными, поскольку индексы имеют следующие значения: индекс Бергера – Паркера $D > 0.5$; выравненность видов по обилию $E < 0.5$; индекс Бриллюэна $H < 1$.

Анализ компонентных сообществ паразитов байкальских рыб показал, что максимальное количество видов отмечено в компонентном сообществе паразитов ленка — 19, минимальное у сибирской щиповки — 3; наибольшее количество особей паразитов в сообществе желтокрылки — 8160; наименьшее у щиповки — 17. Компонентные сообщества паразитов 33 видов рыб являются разнообразными, сбалансированными (зрелыми), поскольку имеют следующие значения индексов: $D < 0.5$; $E > 0.5$; индекс Шеннона $Sch > 1$; компонентные сообщества 9 видов рыб (омуля, сига, хариуса, пестрокрылой, белой, глубоководной и шершавой широколобки; желтокрылки и длиннокрылки в период нереста) — обедненные, несбалансированные (незрелые), поскольку их $D > 0.5$; $E < 0.5$; $H < 1$.

Глава 3. ПАРАЗИТОФАУНА И ПАРАЗИТАРНЫЕ СООБЩЕСТВА РЫБ, ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В ОЗЕРО БАЙКАЛ

Опыт акклиматизационно-интродукционных работ, проводимых в водоемах нашей страны, достаточно богат, и его результаты (положительные и отрицательные) детально проанализированы паразитологами. Многие сведения уже вошли в учебники и стали яркими примерами для иллюстрации этого опыта. В.А. Догелем и его школой выявлены общие закономерности изменения паразитофауны животных в условиях акклиматизации (Догель, 1938, 1939, 1954, 1962; Петрушевский, 1954, 1958; Петрушевский, Бауер, 1958). Было установлено, что у паразитофауны акклиматизируемых животных имеется ряд особенностей:

- общее обеднение паразитофауны; это прежде всего относится к паразитам со сложным жизненным циклом, для осуществления которого в новых условиях обитания могут отсутствовать подходящие виды промежуточных хозяев;
- приобретение новых, не свойственных им паразитов;
- сохранение паразитов с простым жизненным циклом, в частности, моногеней;
- при акклиматизации рыб возможен переход паразитов на местные виды рыб, что может отрицательно сказаться на численности последних.

История акклиматизационных мероприятий в бассейне озера Байкал насчитывает уже более 70 лет; о них подробно написано в ряде работ (Асхаев, 1958в, 1961; Егоров и др., 1965; Карасев, 1972, 1973, 1974а, б; Асхаев, Ельцова, 1972; Пронин, 1977, 1982; Тютрина, 1988; Литвинов, 1993; Пронин, Литвинов, 1994; Болонев и др., 2001; и др.) Акклиматизационные работы в бассейне Байкала проводились как специализированными учреждениями (Байкалрыбвод, ВостСибрыбНИИпроект, ВостСибПАЗ и др.), так и непрофессиональными организациями (колхозы, коопсоюзы и т.п.). Основной целью этих работ было увеличение рыбопродуктивности водоемов путем вселения новых ценных видов рыб. К сожалению, не всегда акклиматизация рыб проводилась в соответствии с научными рекомендациями, что привело к завозу в этот уникальный регион нежелательных видов животных, в частности, сорного вида рыб — ротана-головешки (*Percottus glenii*), а также паразитов акклиматизированных рыб, ранее отсутствовавших в бассейне Байкала. Представленные факты свидетельствуют о том, что в результате заселения Байкала новыми организмами произошла антропогенная трансформация его экосистемы. Пока мы не знаем, к каким результатам может привести такое изменение экосистемы Байкала и как поведут себя в будущем рыбы и их паразиты, как аборигенной фауны, так и фауны вселенцев.

В настоящее время в Байкале обитает 5 новых видов рыб-вселенцев, относящихся к 4 семействам: сем. Coregonidae — пелядь, сем. Siluridae — амурский сом, сем. Cyprinidae — сазан и восточный лещ, сем. Eleotrididae — ротан.

Вместе с этими рыбами в Байкале появились и новые виды паразитов. По литературным данным, их насчитывается 10 видов (Черепанов, 1962; Заика, 1965; Пронин, 1982, 1984; Русинек, 1989б; Пронин и др., 1998). Среди них имеются паразиты с простым и со сложным жизненным циклом, что подтверждает факт завоза рыб в некоторых случаях не только в виде икры, но и взрослыми особями — носителями паразитов.

1. *Coregonus peled* (Gmelin, 1789) — пелядь, сырок

Вид распространен в озерах и реках от Мезени до Колымы. Имеются озерные, речные и озерно-речные формы. До проведения акклиматизационных работ этот вид отсутствовал в бассейне Байкала.

Интродукция пеляди в Забайкалье ведется с 1968 г. В 1968–1970 гг. в оз. Щучье бассейна реки Селенги без обоснования было завезено 11.64 млн личинок и 208.5 тыс. подрощенных сеголеток пеляди; 400 тыс. личинок выпущено в 1970 г. для подращивания в Тельманские озера (бассейн Селенги). В 1971 и 1973 гг. при наводнениях часть пеляди из озер Щучье и Тельманских через Селенгу попала в Байкал. С 1971 г. работы по интродукции пеляди в бассейне Селенги и в других водоемах бассейна Байкала были прекращены в связи с тем, что пелядь является пищевым конкурентом байкальского омуля (Карасев, 1973, 1974а, б, 1987).

Как отмечает Г.Л. Карасев (1987), важной экологической особенностью пеляди в водоемах Забайкалья, в отличие от пеляди Западной Сибири, является ее активное питание в подледный период. Спектр питания этой рыбы включает 30–35 видов зоопланктона. Состав пищевых организмов определяется, прежде всего, особенностями кормовой базы водоема (Карасев, Шкатулова, 1976). Летом пелядь питается хирономидами, гаммаридами, остракодами, коловратками. В питании пеляди отмечены сезонные и межгодовые изменения: в летне-осеннее время — смешанное планктонно-бентосное питание с преобладанием планктона, в подледный период — планктонное. Для пеляди характерна высокая интенсивность питания во все сезоны года и весьма высокий темп роста. В озерах Забайкалья, например, установлено, что в зимние месяцы рост этих рыб не только не прекращается, но даже превышает летний. Половой зрелости пелядь достигает в возрасте 1+, чаще — 2+, что на 1–3+ лет меньше, чем в материнских водоемах Западной Сибири. Все эти данные подтверждают, что пелядь — конкурент байкальских сиговых рыб, особенно омуля.

До настоящего времени в литературе отсутствовали сведения о паразитофауне *Coregonus peled* из озера Байкал и его бассейна. Нами обследовано 15 экз. пеляди, отловленной в южном Байкале в августе 1985 г.: 7 самок размером 15–24 см (средний 18 см) и 8 самцов размером 17–27 см (средний 20 см). Было отмечено 6 видов паразитов, из которых 5 видов — цестоды из двух отрядов Pseudophyllidea и Proteocephalidea и 1 трематода (табл. 201; рис. 239). В Байкале пелядь заражена главным образом цестодами *Diphyllobothrium dendriticum* и

Таблица 201

Зараженность *Coregonus peled* из оз. Байкал различными видами паразитов (наши данные по 15 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность инвазии, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Diphyllbothrium dendriticum</i> (pl)	46.7	1–9	2.07
<i>D. ditremum</i> (pl)	13.3	1–2	0.2
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	33.3	1–2	0.47
<i>Eubothrium crassum</i> *	13.3	1–2	0.47
<i>Proteocephalus exiguus</i> *	53.3	3–63	11.33
<i>Diplostomum paraspathaceum</i> (mc)	6.7	1	0.07

Примечание. * — специфичные паразиты сиговых рыб.

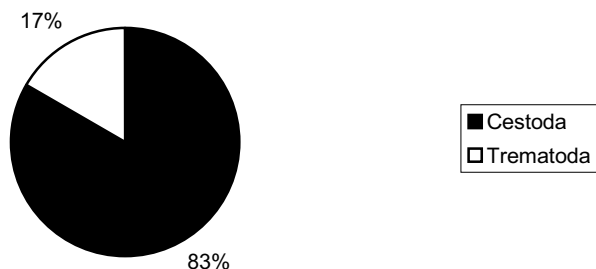


Рис. 239. Состав паразитофауны *Coregonus peled* из оз. Байкал (наши данные).

Proteocephalus exiguus, жизненный цикл которых осуществляется через планктонных ракообразных — *Epischura baicalensis* и *Cyclops kolensis* (Русинек и др., 1997; Тимошенко, Русинек, 2000; Rusinek et al., 1996). Только 2 вида (33.3%): *Eubothrium crassum* и *Proteocephalus exiguus* — завершают свой жизненный цикл в пеляди, все остальные находятся на личиночных фазах развития.

Видовой состав паразитов, 5 из которых — цестоды, развивающиеся через планктонных ракообразных, а также показатели зараженности свидетельствуют о том, что пелядь живет в пелагиали озера Байкал и в качестве основных пищевых объектов использует массовые виды зоопланктона, в которых развиваются личинки ленточных червей.

Инфрасообщества паразитов пеляди

Из 15 обследованных рыб 14 были заражены паразитами. Инфрасообщества паразитов пеляди в озере Байкал характеризуются очень большой долей рыб с одним видом паразитов (0.53), что характеризует их как обедненные. Только 20% рыб имели по 2 вида паразитов. В среднем на инфрасообщество приходится 1.67 вида паразитов, что свидетельствует об обедненности паразитарных сообществ;

численность особей в среднем составляет 14.33. Автогенные и аллогенные виды представлены одинаково (по 3 вида), но количество автогенных видов в инфрасообществах пеляди немного (в 0.7 раза) больше. Доля особей автогенных видов (0.62) в 1.6 раза превышает долю особей аллогенных. Доминирует автогенный

Таблица 202

Характеристики инфрасообществ паразитов *Coregonus peled*
(южный Байкал, наши данные)

Исследовано рыб/заражено	15/14
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.53 (8)
Количество видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1-3) 1.67±0.252; 0.976
Количество особей (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-69) 14.33±4.82; 18.661
Количество АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-2) 1.0±0.218; 0.845
Доля особей АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.62±0.115; 0.448
Количество АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.667±0.126; 0.488
Доля особей АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.38±0.11; 0.425
Количество видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.53±0.133; 0.516
Доля особей видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.438±0.108; 0.419
Количество видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-2) 1.13±0.165; 0.64
Доля особей видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.562±0.111; 0.42
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.807±0.075; 0.289
Выравненность (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.296±0.097; 0.337
Индекс Бриллюэна (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-0.959) 0.275±0.089; 0.343

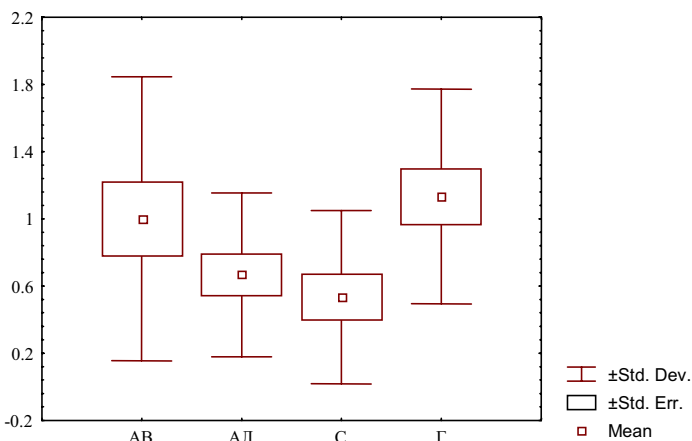


Рис. 240. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Coregonus peled* из оз. Байкал.

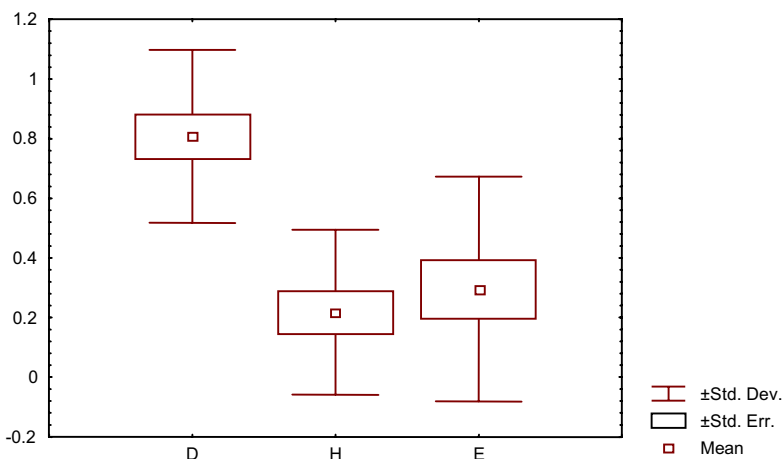


Рис. 241. Значения индексов Бриллюэна, выравненности видов по обилию и Бергера – Паркера для инфрасообществ паразитов *Coregonus peled* из оз. Байкал.

Таблица 203

Характеристики компонентного сообщества *Coregonus peled* из оз. Байкал
(наши данные)

Исследовано рыб	15
Общее количество видов паразитов	6
Общее количество особей паразитов	215
Количество АВ видов	3
Доля особей АВ видов	0.6
Количество АЛ видов	3
Доля особей АЛ видов	0.4
Количество видов С	2
Доля особей видов С	0.8
Количество видов Г	4
Доля особей видов Г	0.2
Доминантный вид	<i>Proteocephalus exiguus</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.791
Выравненность	0.402
Индекс Шеннона	0.721
Теоретический индекс Шеннона	1.792
Индекс Симпсона	1.548
Теоретический индекс Симпсона	6
Состояние сообщества	зрелое

специалист *Proteocephalus exiguus*. Среднее количество видов-генералистов — 1.13, специалистов — 0.53. Доля особей специалистов в 3 раза больше доли особей генералистов. Индекс доминирования очень высок, но низки значения индексов выравненности по обилию и Бриллюэна, что свидетельствует о значительной численности доминирующего вида, говорит о несбалансированности паразитарных сообществ и может отражать влияние новых условий обитания на хозяев и через них — на паразитов (рис. 240, 241; табл. 202).

Компонентное сообщество паразитов пеляди

У 15 экз. рыб отмечено 6 видов многоклеточных паразитов, общее количество их особей — 215. Аллогенные и автогенные виды представлены одинаково (по 3 вида), но доля автогенных видов больше и составила 0.6. Специалистов 2 вида — *Proteocephalus exiguus* и *Eubothrium crassum*. *P. exiguus* — доминирующий вид. Генералистов — 4 вида. Доля их особей в 4 раза меньше, чем доля специалистов. Следует отметить, что достаточно высокое значение индекса Бергера – Паркера и незначительные величины индексов выравненности по обилию и Шеннона свидетельствуют о незрелости компонентного сообщества паразитов пеляди, его несбалансированности и обедненности (табл. 203).

2. *Parasilurus asotus* (Linnaeus, 1758) — амурский сом

Населяет бассейны рек от Амура до южного Китая, отмечен в южной и средней Японии (нет на Хоккайдо и на о-вах Рюкю), в Корее (Берг, 1949).

Амурский сом впервые был завезен в озеро Шакша (бассейн р. Селенги) из реки Онона (бассейн Амура) в 1932 г. Посадочным материалом послужили 22 экз. разновозрастных половозрелых рыб (Карасев, 1974а). В 1938 г. в это озеро снова выпущено 400 экз. сома из реки Борзя (приток реки Онона). Размножившись в озерах Шакша, Ундугун, Иргень, сом проник по рекам Хилоку и Селенге в озера Гусиное, Байкал и в реку Ангару. По данным М.Г. Асхаева (1969), сом ловился в реке Джиде (левый приток Селенги) и распространился далее вверх по течению Селенги и вдоль восточного побережья Байкала. В настоящее время он довольно широко расселился по системе реки Селенги и по Байкалу, размножился в озере Гусином (в Байкале и озере Гусином сом был отмечен уже в 1947 г.) и в ряде озер Ивано-Арахлейской системы. Как отмечает Н.М. Пронин (1982), «натурализация» сома прошла успешно. В настоящее время амурский сом в этих водоемах не имеет значительных промысловых концентраций, но его нельзя отнести и к редким видам (Норенко, 1984). В забайкальских озерах Иргень, Шакша, Гусиное, Цайдамских озерах, в реках Селенге и Хилоке сом стал обычным промысловым видом (Карасев, 1987).

В настоящее время сведения о биологических особенностях амурского сома в озере Байкал отсутствуют. В водоемах Забайкалья сом питается молодью оку-

ня, плотвы, карася, а иногда и лягушек; реже в рационе отмечаются моллюски, личинки насекомых, раки и даже полевки; но в целом, так же как у щуки, в его питании доминирует окунь. Установлено, что линейный рост сома в водоемах Забайкалья выше, чем в нижнем Амуре, что свидетельствует о благоприятных условиях его обитания и достаточной обеспеченности пищей. Во всех возрастных группах самки растут быстрее самцов. Нерест сома приурочен к июню – июлю и происходит в тихих протоках, заливах и пойменных озерах (Карасев, 1987).

Нами было обследовано 11 экз. рыб, отловленных в июле – августе 1992 г. в Истоминском соре Байкала: 6 самцов (280–340 мм) и 5 самок (250–320 мм). Всего обнаружено 18 видов паразитов (табл. 204): 10 — паразиты с простым и 8 — со сложным жизненным циклом. 5 видов находились на личиночных фазах развития; 3 вида (*Phyllodistomum folium*, *Echinorhynchus salmonis*, *E. borealis*) достигают в соме половой зрелости. 6 видов (или 33.3%) — моногенеи рода *Silurodiscoides* — являются специфичными паразитами амурского сома и сома Солдатова, завезенными в Байкал в результате интродукционных мероприятий.

Паразитофауна амурского сома в Байкале впервые была изучена В.В. Черпановым (1962), позднее В.Е. Заикой (1965). В настоящее время она представлена

Таблица 204

Зараженность паразитами *Parasilurus asotus* из оз. Байкал (наши данные по 11 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность инвазии, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Myxobolus mülleri</i>	9.1		
<i>Trichodina domerguei</i>	18.2		
<i>Silurodiscoides infundibulovagina</i> *	36.4	12–23	4.64
<i>S. mediacanthus</i> *	45.5	1–30	
<i>S. magnicirrus</i> *	45.5	1–14	2.73
<i>S. varicus</i> *	45.5	2–18	3.18
<i>S. curvilamellis</i> *	45.5	2–83	9.73
<i>S. obscurus</i> *	18.2	1–2	0.27
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	18.2	1	0.18
<i>Phyllodistomum folium</i>	27.3	2	0.55
<i>Diplostomum spathaceum</i> (mc)	9.1	3	0.27
<i>D. volvens</i> (mc)	18.2	3–10	0.91
<i>Contracaecum osculatatum baicalensis</i> (l)	18.2	1	0.18
<i>Raphidascaris acus</i> (l)	9.1	16	1.45
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	9.1	4	0.36
<i>E. borealis</i>	27.3	2–6	0.91
<i>Ergasilus sieboldi</i>	18.2	2–5	0.82
<i>Colletopterum sedakovi</i> (gloch)	9.1	2	0.18

Примечание. * — специфичные паразиты амурского сома, завезенные в оз. Байкал.

Таблица 205

Паразитофауна *Parasilurus asotus* из оз. Байкал (по литературным и нашим данным)

Виды паразитов	Черепанов, 1962	Заика, 1965	Наши данные
<i>Muxobolus</i> sp.		+	
<i>M. mülleri</i>			+
<i>Apiosoma</i> sp.		+	
<i>Capriniana</i> sp.		+	
<i>Trichodina domerguei</i>		+	+
<i>Trichodina</i> sp.	+		
<i>Silurodiscoides infundibulovagina</i> *		+	+
<i>S. mediacanthus</i> *	+		+
<i>S. magnicirrus</i> *	+		+
<i>S. varicus</i> *	+		+
<i>S. curvilamellis</i> *	+	+	+
<i>S. obscurus</i> *		+	+
<i>Gyrodactylus gussevi</i> *		+	
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	+		+
<i>Proteocephalus</i> sp.	+		
<i>Allocreadium isoporum</i>	+		
<i>Phyllostomum folium</i>			+
<i>Diplostomum spathaceum</i> (mc)	+	+	+
<i>D. volvens</i> (mc)			+
<i>Contraecum osculatum</i> (l)	+		+
<i>Raphidascaris acus</i> (l)	+	+	+
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	+	+	+
<i>E. borealis</i>	+		+
<i>Ergasilus sieboldi</i>	+		+
<i>Colletopterum sedakovi</i> (gloch)			+
Всего: 25	14	11	18

Примечание. * — специфичные паразиты амурского сома, завезенные в оз. Байкал.

25 видами (табл. 205; рис. 242, 243). 28% (7 видов) являются специфичными паразитами, представленными исключительно моногенетическими сосальщиками, завезенными из Амура. 72% (18 видов) фауны — широко распространенные в Палеарктике виды. Среди них 15 видов имеют простой, 10 — сложный жизненный цикл (рис. 244). В Байкале не отмечен специфичный паразит цестода *Gangesia parasiluri*¹, а также пиявка *Piscicola geometra*, обнаруженные у сома из оз. Гусино (Черепанов, 1962). Следует отметить, что, по данным Е.И. Лукина (1976), *P. geometra* не обитает в Байкале.

¹ Н.М. Пронин и С.Д. Санжиева (2001) указывают этот вид у сома в Посольском соре Байкала.

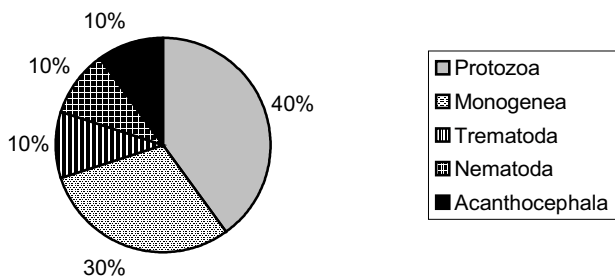


Рис. 242. Состав паразитофауны *Parasilurus asotus* из оз. Байкал (Заика, 1965).

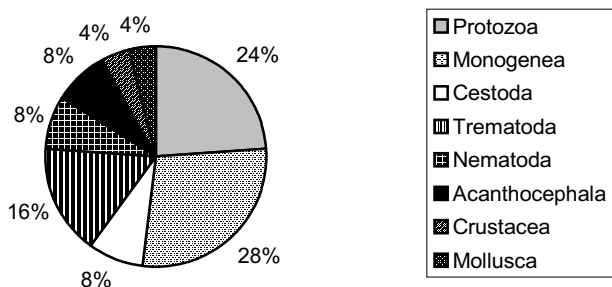


Рис. 243. Состав паразитофауны *Parasilurus asotus* из оз. Байкал.

Использованы данные В.В. Черепанова (1962), В.Е. Заики (1965), наши материалы.

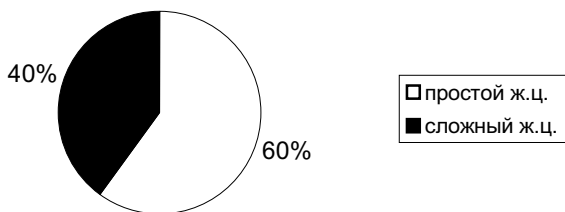


Рис. 244. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Parasilurus asotus* из оз. Байкал.

Инфрасообщества паразитов сома

Все 11 обследованных рыб были заражены многоклеточными паразитами. Для сома характерна весьма незначительная доля рыб с одним видом паразитов или без них (0.09). В среднем на инфрасообщество приходится 4 вида паразитов, численность их составляет 30.73 экз. Автогенных видов 3.64; аллогенных — 0.36; доля особей первых в 13.3 раза больше. Специалистов 2.36 вида, генералистов — 1.64. Доля особей специалистов в 3 раза больше доли генералистов. Доминирует автогенный специалист *Silurodiscooides curvilamellis*. Инфрасообщества

Таблица 206

Характеристики инфрасообществ паразитов *Parasilurus asotus*
(Истоминский сор, южный Байкал; наши данные)

Исследовано рыб/заражено	11/11
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.09 (1)
Количество видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1-7) $4.0 \pm 0.556; 1.844$
Количество особей (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(2-100) $30.73 \pm 8.83; 29.28$
Количество АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-7) $3.64 \pm 0.544; 1.804$
Доля особей АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.63-1) $0.951 \pm 0.038; 0.126$
Количество АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.36 \pm 0.152; 0.505$
Доля особей АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-0.36) $0.049 \pm 0.037; 0.124$
Количество видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(1-4) $2.36 \pm 0.338; 1.12$
Доля особей видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.4-1) $0.744 \pm 0.059; 0.197$
Количество видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-3) $1.64 \pm 0.309; 1.027$
Доля особей видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-0.6) $0.256 \pm 0.059; 0.194$
Доминантный вид	<i>Silurodiscoides curvilamellis</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0.333-1) $0.596 \pm 0.061; 0.203$
Выравненность (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) $0.683 \pm 0.079; 0.265$
Индекс Бриллюэна (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1.432) $0.778 \pm 0.117; 0.389$

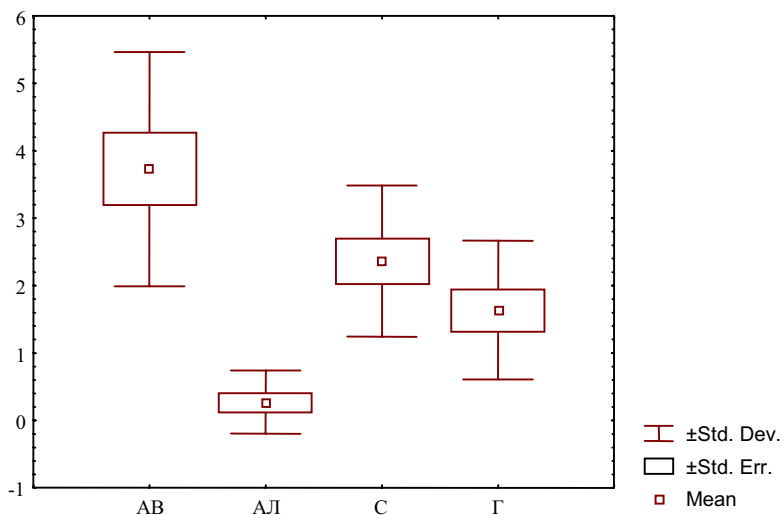


Рис. 245. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Parasilurus asotus* из оз. Байкал.

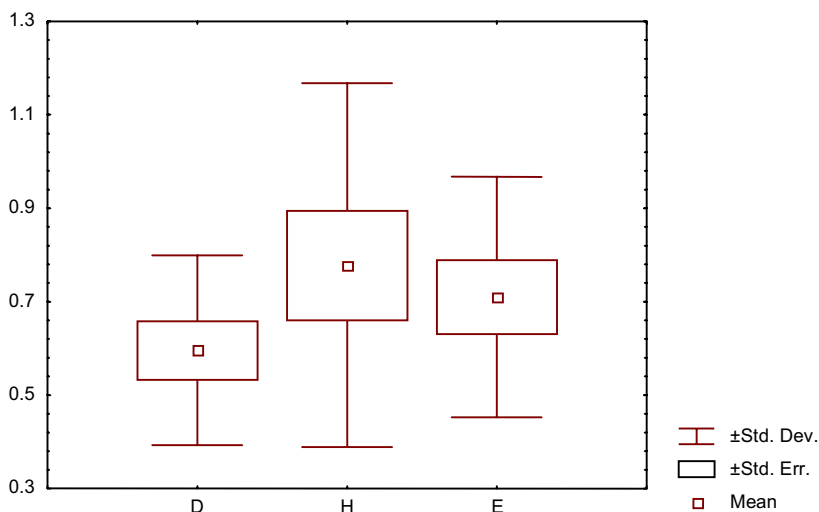


Рис. 246. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Parasilurus asotus* из оз. Байкал.

паразитов амурского сома характеризуются средними значениями индексов, что демонстрирует их разнообразие и сравнительную сбалансированность (табл. 206; рис. 245, 246).

Компонентное сообщество паразитов сома

Компонентное сообщество паразитов сома в Байкале представлено 16 видами, общая численность их особей — 337. Автогенных видов — 13, аллогенных — 3; доля особей автогенных видов в 9 раз больше, чем доля аллогенных. Специалистов — 6, генералистов — 10 видов; доля особей генералистов в 4 раза меньше, чем доля специалистов. У амурского сома как в новых условиях обитания, так и в р. Раздольной (Приморский край) (Ермоленко, 1992) доминируют автогенные виды паразитов; количество видов-специалистов в Байкале составило 40% фауны, а на юге Приморья — 67%. Однако их численность в Байкале в 4 раза превышает долю особей генералистов, что также свидетельствует о благоприятных условиях для существования специфичных паразитов сома в сорах Байкала. Аллогенные виды в Байкале представлены метацеркариями рода *Diplostomum*. Поскольку амурский сом ведет хищный образ жизни, то, вероятнее всего, эти виды паразитов появились у него благодаря питанию рыбами. На юге Приморья в кишечнике сома отмечено 2 вида трематод рода *Metagonimus*, что, по мнению А.В. Ермоленко (1992), свидетельствует о его питании также и мелкими млекопитающими. В Байкале доминирует автогенный специалист, паразит

с простым жизненным циклом — моногенея *Silurodiscooides curvilamellis*, а в р. Раздольной — автогенный генералист, паразит со сложным жизненным циклом — трематода *Exorchis oviformis*, развивающаяся через различных рыб. Последняя могла попасть в сома в результате хищничества (А.В. Ермоленко, 1992). Но при этом следует отметить, что по численности за доминантом *E. oviformis* следуют автогенные специалисты — моногенеи *Ancylodiscooides parasiluri* и *Silurodiscooides mediacanthus*.

Все значения индексов, характеризующих компонентные сообщества паразитов сома, свидетельствуют о сбалансированности сообществ в Байкале и в р. Раздольной (табл. 207). Все это может свидетельствовать о значительной пластичности амурского сома, а также о хороших условиях для его паразитофауны в новых местах обитания, а значит, о том, что условия в прибрежно-соровой зоне озера Байкал на данном этапе вполне пригодны для его обитания и способствуют его успешной интродукции.

Таблица 207

Характеристики компонентных сообществ паразитов *Parasilurus asotus* из оз. Байкал и р. Раздольной (Приморье)

Водоем	Байкал*	Раздольная**
Исследовано рыб	11	15
Общее количество видов паразитов	16	21
Общее количество особей паразитов	337	1599
Количество АВ видов	13	19
Доля особей АВ видов	0.9	0.996
Количество АЛ видов	3	2
Доля особей АЛ видов	0.1	0.004
Количество видов С	6	14
Доля особей видов С	0.8	0.485
Количество видов Г	10	7
Доля особей видов Г	0.2	0.515
Доминантный вид	<i>Silurodiscooides curvilamellis</i>	<i>Exorchis oviformis</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.318	0.342
Выравненность	0.767	0.621
Индекс Шеннона	2.125	1.892
Теоретический индекс Шеннона	2.773	3.044
Индекс Симпсона	6.066	5.057
Теоретический индекс Симпсона	16	21
Состояние сообщества	зрелое	зрелое

Примечание. * — наши данные; ** — данные А.В. Ермоленко (1992).

3. *Percottus glenii* Dybowski, 1877 — ротан-головешка

Встречается на Дальнем Востоке — в бассейнах рек Тугура и Амура, в водоемах южного Приморья, в северо-восточной Корее и в северном Китае (Берг, 1949б).

Ротан предпочитает стоячие воды и болота. Нерест проходит в июне и июле. Откладывает икру на нижнюю поверхность плавающих предметов. Вид весьма неприхотлив к чистоте и прозрачности воды и к кислородному режиму (зимует в промерзающих до дна водоемах), не проявляя признаков угнетения жизнедеятельности. Питается животной пищей, включая молодь рыб (Берг, 1949б: 1055–1059).

Первые сведения о ротане в бассейне Байкала появились в 1981 г. (Пронин, 1981), хотя уже в 1978 г. стало известно из устных сообщений людей, что в озере Гусином появился новый вид рыбы. К настоящему времени ротан, по разным данным, значительно расселился вдоль восточного берега Байкала (до поселков Турка и Максимиха) и достиг весьма высокой численности в слабопроточных водоемах дельты р. Селенги (Пронин и др., 1998; Болонев и др., 2001). Появились сведения о поимках ротана вдоль западного побережья Байкала от р. Бугульдейки до истока р. Ангары и Иркутского водохранилища (Демин, 2001), а также на северном Байкале (Болонев и др., 2001; Bolonev et al., 2002) (рис. 247).

В состав пищи ротана входит 93 вида животных, с преобладанием представителей отряда Diptera (семейство Chironomidae) и отряда Trichoptera. Во всех обследованных водоемах ротан — эврифаг. Молодь питается зоопланктоном, рыбы в возрасте 1+...3+ — бентосом и частично хищничают, взрослые рыбы (4+...5+) в значительном количестве питаются молодь рыб, особенно карповых (Литвинов, 1993; Пронин и др., 1998).

Нами было обследовано 15 экз. ротана из бассейна реки Селенги: 10 самок и 5 самцов размером от 7 до 15 см (средний 10 см); и 14 экз. из дельты р. Селенги:

Таблица 208

Паразитофауна *Percottus glenii* из бассейна оз. Байкал (наши данные)

Виды паразитов	Дельта р. Селенги	Селенга
<i>Apiosoma campanulatum</i> !	+	+
<i>Trichodina intermedia</i> !	+	
<i>Muxobolus lomi</i> !	+	
<i>Gyrodactylus perccotti</i> *	+	
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	+	
<i>Nippotaenia mogurndae</i> *	+	+
<i>Diplostomum spathaceum</i> (mc)	+	+

Примечание. * — специфичные паразиты ротана, появившиеся в Байкале в результате интродукции; ! — виды впервые указываются у данного вида хозяина в Байкале.

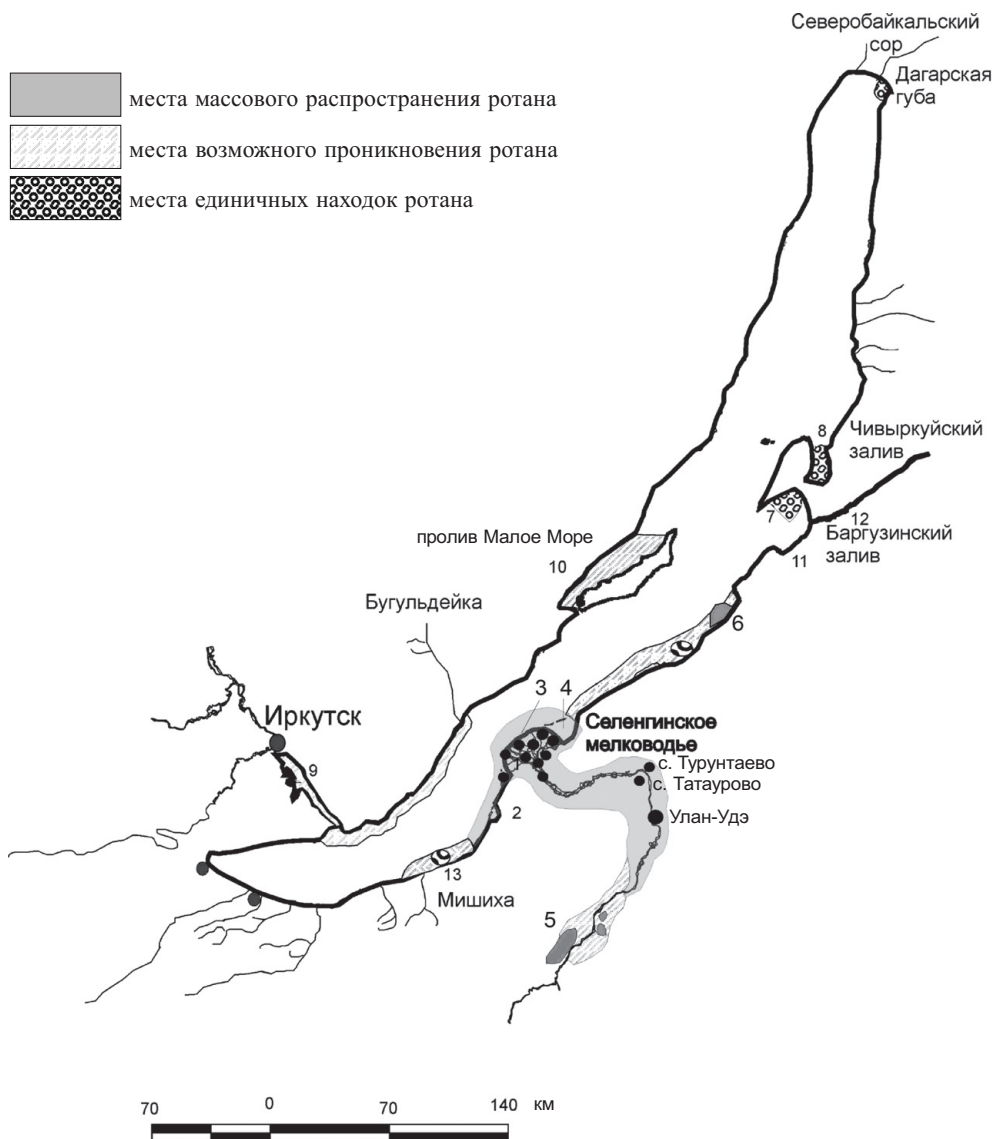


Рис. 247. Карта-схема распространения *Percottus glenii* в водоемах бассейна оз. Байкал (по: Болонев и др., 2001)

1 — Истокско-Истоминский сор; 2 — Посольский сор; 3 — дельта р. Селенги (протоки, озера, старицы); 4 — залив Провал; 5 — оз. Гусиное (с реками Баян-гол и Цаган-гол); 6 — р. Турка с притоками; 7 — Баргузинский залив; 8 — Чивыркуйский залив; 9 — Иркутское водохранилище; 10 — Малое Море; 11 — оз. Духовое; 12 — оз. Шанталык; 13 — р. Мишиха.

8 самок и 6 самцов размером 12–16 см (средний 13.5 см). У ротана из дельты р. Селенги отмечено 7 видов паразитов, 4 из них имеют простой, а 3 — сложный жизненный цикл (табл. 208). 2 вида: *Gyrodactylus perccotti* и *Nippotaenia mogurndae* — специфичные паразиты ротана-головешки. *Triaenophorus nodulosus* и *Diplostomum spathaceum* присутствуют у ротана на личиночных фазах развития, являются широко распространенными видами. В реке Селенге было обнаружено 3 вида паразитов (здесь отсутствовал специфичный паразит *G. perccotti*).

В настоящее время паразитофауна ротана из бассейна Байкала насчитывает 14 видов. 3 вида — специфичные паразиты этой рыбы, завезенные из бассейна Амура. Это *Myxidium rimskykorsakowi*, *Gyrodactylus perccotti*, *Nippotaenia mogurndae* (табл. 209; рис. 248, 249).

Таблица 209

Видовой состав паразитов *Perccottus glenii*
(по: Пронин, 1982; Болонев, 1989; Русинек, 1989; Пронин и др., 1998)

Виды паразитов	Гусиное	Дельта р. Селенги
<i>Apiosoma</i> sp.		+
<i>Trichodina</i> sp.	+	
<i>Myxidium rimskykorsakowi</i> *	+	
<i>M. rhodei</i>	+	
<i>Myxobolus</i> sp.		+
<i>Gyrodactylus perccotti</i> *	+	+
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl)	+	
<i>Nippotaenia mogurndae</i> *	+	+
<i>Diplostomum spathaceum</i> (mc)	+	+
<i>D. chromatophorum</i> (mc)	+	
<i>D. rutili</i> (mc)	+	
<i>D. pungiti</i> (mc)	+	
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i> (mc)	+	+
<i>Raphidascaris acus</i> (l)	+	+
Всего: 14	12	7

Примечание. * — специфичные паразиты ротана.

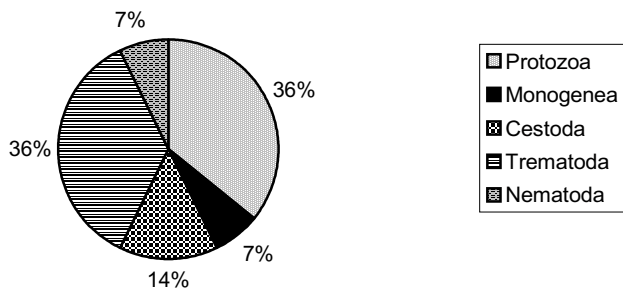


Рис. 248. Состав паразитофауны *Perccottus glenii* из бассейна оз. Байкал.

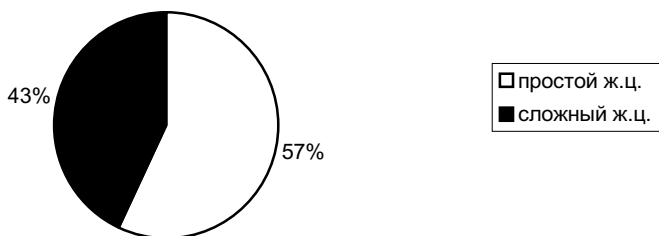


Рис. 249. Соотношение паразитов с простым и сложным жизненным циклом у *Percottus glenii* из оз. Байкал.

В бассейне Амура и водоемах юга Приморья у ротана найдено 36 видов паразитов (Стрелков, Шульман, 1971; Ермоленко, 1992) (табл. 210). Специфичными паразитами ротана здесь являются 8 видов: *Muxidium rimskykorsakowi*, *Muxosoma perccotti*, *Henneguya alekseevi*, *Thelohania peponoides*, *Ancyrocephalus curtus*, *Gyrodactylus perccotti*, *G. glehni*, *Nippotaenia mogurndae*. Более интенсивно (из специфичных видов паразитов) ротан заражен цестодой *Nippotaenia mogurndae* (от 52.9 до 93.4%) (Стрелков, Шульман, 1971; Ермоленко, 1992) (рис. 250, 251).

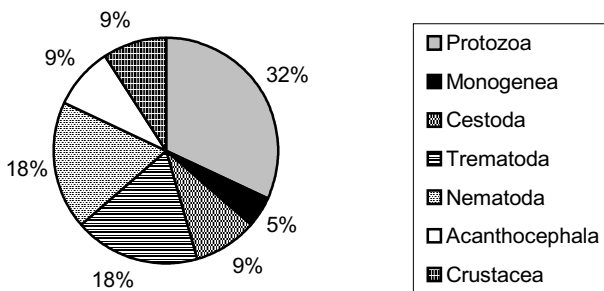


Рис. 250. Состав паразитофауны *Percottus glenii* из бассейна р. Амура. Используются данные Ю.А. Стрелкова, С.С. Шульмана (1971), Г. Эргенса, С.С. Юхименко (1973).

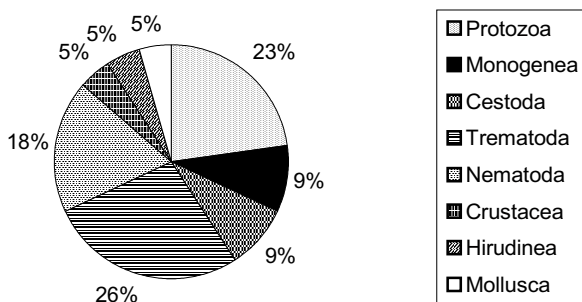


Рис. 251. Состав паразитофауны *Percottus glenii* из южного Приморья. Используются данные А.В. Ермоленко (1992).

Таблица 210

Видовой состав паразитов *Perccottus glenii* из дальневосточных водоемов

Виды паразитов	Бассейн р. Амура (Стрелков, Шульман, 1971)	Южное Приморье (Ермоленко, 1992)
<i>Costia necatrix</i>		+
<i>Eimeria carpelli</i>	+	
<i>Thelohania pepnoides</i> *	+	
<i>Myxidium rimskykorsakowi</i> *	+	
<i>Henneguya alekseevi</i> *	+	+
<i>Myxosoma perccotti</i> *	+	
<i>Neomyxobolus</i> sp.	+	—
<i>Trichodina nigra</i>	+	+
<i>T. mutabilis</i>		+
<i>Trichodina</i> sp.		+
<i>Trichodina</i> sp. 3	+	
<i>Ancyrocephalus curtus</i>	+	+
<i>Gyrodactylus perccotti</i> *		+
<i>G. glehni</i>	+	
<i>Triaenophorus orientalis</i> (pl)	+	+
<i>Nippotaenia mogurndae</i> *	+	+
<i>Orientocreadium pseudobagri</i> (ad, l)		+
<i>Metagonimus yokogawai</i> (l)	+	+
<i>Paracoenogonimus ovatus</i>	+	
<i>Diplostomulum</i> sp. 1 (mc)	+	
<i>Ichthyocotylurus</i> sp. 1 (mc)	+	
<i>Echinostoma</i> sp. (l)		+
Echinostomidae gen. sp. 1 (l)		+
Plagiorchiidae gen. sp. 2 (l)		+
<i>Contracaecum</i> sp. (l)	+	
<i>Raphidascaris acus</i> (l)	+	+
<i>Philometra</i> sp. 1	+	
<i>Philometroides parasiluri</i>		+
<i>Hebesoma violentum</i> (ad, l)	+	+
<i>Paracanthocephalus curtus</i>	+	
<i>P. tenuirostris</i>	+	
<i>Ergasilus briani</i>	+	
<i>Argulus coregoni</i>		+
<i>Lernaea cyprinacea</i>	+	
<i>Piscicola geometra</i>		+
<i>Buldowskia</i> sp. (gloch)		+
Всего: 36	24	20

Примечание. * — специфичные паразиты ротана.

В 1987 г. в дельте р. Селенги было проведено изучение жизненного цикла цестоды *Nippotaenia mogurndae* — специфичного паразита ротана, представителя амурско-китайского фаунистического комплекса (Стрелков, Шульман, 1971). Зараженность ротана ниппотенией составила 68.4% с интенсивностью 1–21 экз. паразитов, индекс обилия 17.4 экз. Первыми промежуточными хозяевами *N. mogurndae* являются ракообразные: род *Diaptomus* и *Mesocyclops leuckarti* (Демшин, 1985).

Проведенные нами исследования зараженности Copepoda из озера-старичицы в районе поселка Мурзино (дельта реки Селенги) показали, что цикл развития ниппотении осуществляется через *Diaptomus incongruens*, *Eucyclops serrulatus*, *Mesocyclops leuckarti*, *M. crassus*. Общая зараженность рачков составила 71.8% (23 из 32) с интенсивностью 1–4 экз. Динамика зараженности ротана-головешки цестодой *Nippotaenia mogurndae* в весенне-летний период свидетельствует о том, что этот паразит в новых условиях обитания осуществляет свой жизненный цикл в течение года (рис. 252). Массовое созревание паразита происходит в летний период. В ракообразных личинки появляются в августе, где они, по данным Н.И. Демшина (1985), развиваются в течение 12 дней.

Известно, что при акклиматизации животных в первую очередь наблюдается потеря их паразитов со сложным жизненным циклом. Сохранение ниппотении в новых условиях обитания ротана-головешки, во-первых, подтверждает завоз ро-

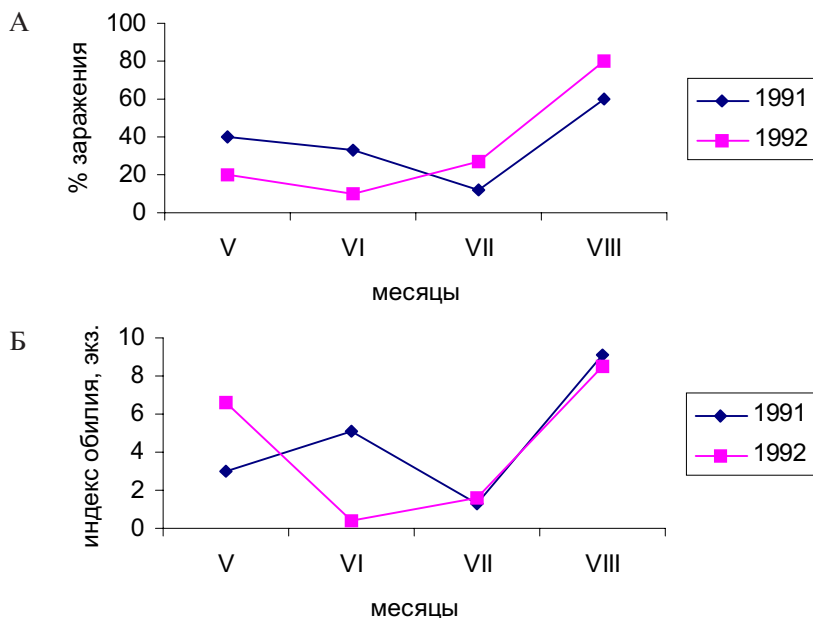


Рис. 252. Сезонная динамика зараженности *Perccottus glenii* из дельты р. Селенги цестодой *Nippotaenia mogurndae* (А — % заражения, Б — индекс обилия, экз.).

тана в бассейн Байкала в результате акклиматизационных работ (Пронин, 1982), отвергая альтернативное предположение о выпуске его аквариумистами, поскольку сохранение в аквариуме паразита со сложным жизненным циклом маловероятно, а во-вторых, свидетельствует о высокой пластичности и хозяина, и паразита, которые успешно существуют в новых условиях обитания в бассейне озера Байкал, а также в его прибрежно-соровой зоне (Русинек, 1989).

Инфрасообщества паразитов ротана-головешки

Инфрасообщества паразитов ротана в бассейне Байкала из разных мест отбора проб (из дельты р. Селенги и из р. Селенги) характеризуются очень большой долей рыб, лишенных паразитов, или только с 1 видом (табл. 211). Для ро-

Таблица 211

Характеристики инфрасообществ паразитов *Perccottus glenii* (наши данные)

Водоёмы	Селенга	Дельта р. Селенги
Исследовано рыб/заражено	14/13	15/14
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.57 (8)	0.67 (10)
Количество видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-2) 1.36±0.169; 0.633	(0-3) 1.33±0.187; 0.724
Количество особей (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-54) 8.07±3.658; 13.686	(0-133) 21.467±9.978; 38.65
Количество АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.643±0.133; 0.497	(0-3) 1.27±0.206; 0.799
Доля особей АВ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.547±0.116; 0.422	(0-1) 0.929±0.071; 0.267
Количество АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.714±0.125; 0.469	(0-1) 0.067±0.067; 0.258
Доля особей АЛ видов (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.453±0.116; 0.422	(0-1) 0.071±0.071; 0.267
Количество видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.643±0.133; 0.497	(0-1) 0.6±0.13; 0.507
Доля особей видов С (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.453±0.116; 0.422	(0-1) 0.59±0.124; 0.464
Количество видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.714±0.125; 0.469	(0-2) 0.73±0.182; 0.704
Доля особей видов Г (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.547±0.116; 0.422	(0-1) 0.41±0.124; 0.464
Доминантный вид	<i>Nippotaenia mogurndae</i>	
Характеристика доминантного вида	С/АВ	
Индекс Бергера – Паркера (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.795±0.079; 0.294	(0-1) 0.857±0.069; 0.269
Выравненность (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-1) 0.323±0.118; 0.44	(0-1) 0.225±0.091; 0.351
Индекс Бриллюэна (min-max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0-0.573) 0.159±0.058; 0.218	(0-0.503) 0.128±0.051; 0.196

тана из реки Селенги и из ее дельты эти показатели довольно близки и составляют 0.57 и 0.67. Сравнительно высокая доля рыб с одним видом паразитов может свидетельствовать о том, что *Perccottus glenii* в новых условиях находится в достаточно напряженных условиях существования и его организм отторгает (не позволяет развиваться) многие видов паразитов, которые в массе развиваются в реке Селенге и ее дельте у других рыб. Средние количества видов паразитов и в реке, и в дельте одинаковые и составляют 1.3 вида, но количество особей паразитов в 2.7 раза больше в дельте, чем в реке. Автогенных видов в 2 раза боль-

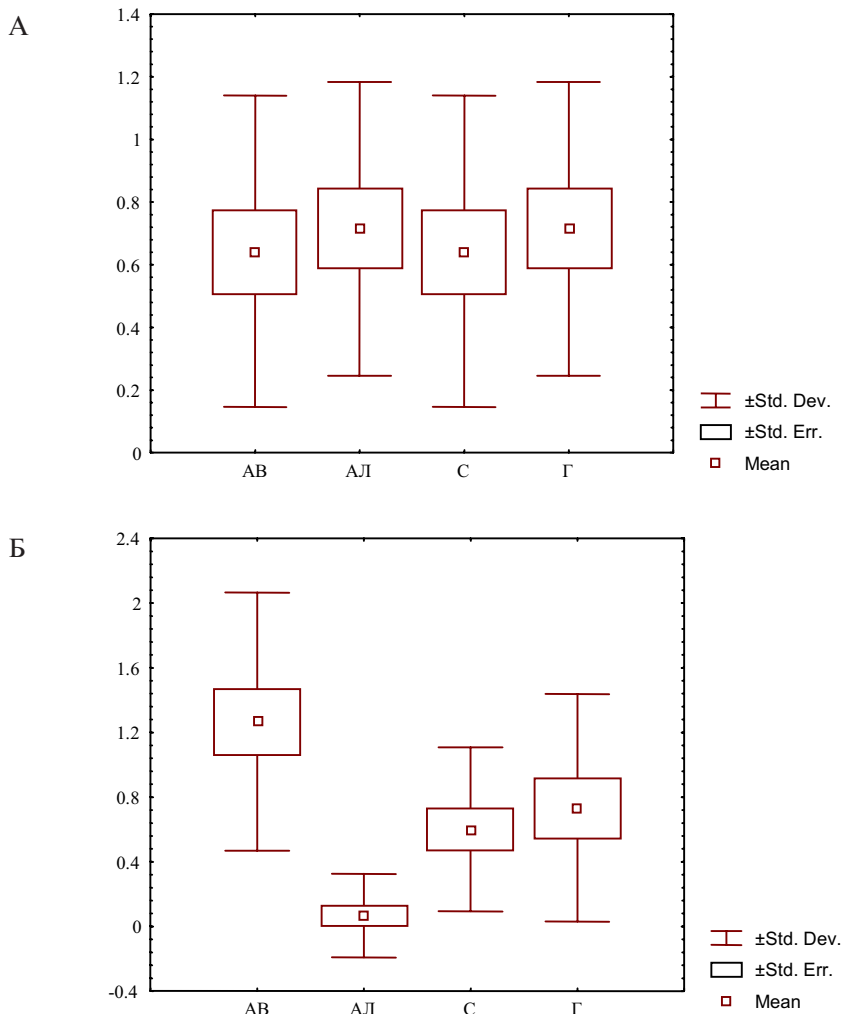


Рис. 253. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Perccottus glenii* из реки Селенги (А) и ее дельты (Б).

ше в дельте; аллогенных видов в 10.7 раза больше в реке. Доминирует автогенный специалист *Nippotaenia mogurndae*. Инфрасообщества паразитов ротана-головешки характеризуются очень высокими индексами доминирования и низкими значениями индексов выравненности по обилию и Бриллюэна, что свидетельствует об их обедненности и несбалансированности (рис. 253, 254).

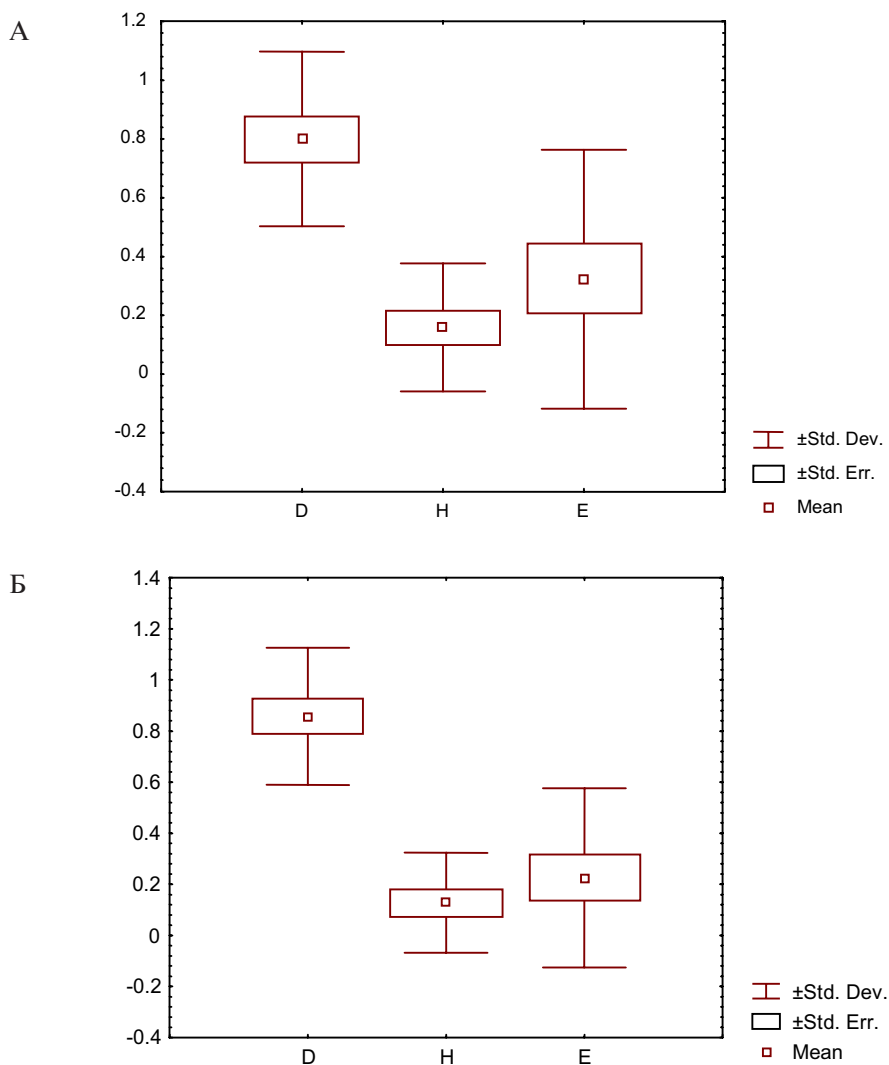


Рис. 254. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Perccottus glenii* из р. Селенги (А) и ее дельты (Б).

Компонентные сообщества паразитов ротана-головешки

Компонентное сообщество паразитов ротана дельты реки Селенги представлено 4 видами паразитов, общая численность их особей — 322. Автогенных видов — 3, аллогенных — 1. Доля особей автогенных видов в 9 раз больше, чем доля аллогенных видов. Видов-специалистов и генералистов по 2, но доля особей специалистов в 1.5 раза выше (табл. 212).

Компонентное сообщество паразитов ротана реки Селенги представлено 2 видами паразитов. При этом количество их особей в 3 раза больше, чем в дельте (322 и 111 соответственно). Доли особей специалистов и генералистов составляют 0.6 и 0.4 соответственно. Доминантный вид — цестода *Nippotaenia mogurndae*. Индексы доминирования выше у ротана из дельты р. Селенги, но выравненность и индекс Шеннона выше у ротана из реки.

Таблица 212

Характеристики компонентных сообществ *Perccottus glenii*

Место отбора проб	Селенга*	Дельта р. Селенги*	Бассейн р. Раздольной**
Исследовано рыб	14	15	17
Общее количество видов паразитов	2	4	17
Общее количество особей паразитов	111	322	839
Количество АВ видов	1	3	13
Доля особей АВ видов	0.5	0.9	0.75
Количество АЛ видов	1	1	4
Доля особей АЛ видов	0.5	0.1	0.25
Количество видов С	1	2	4
Доля особей видов С	0.6	0.6	0.1
Количество видов Г	1	2	13
Доля особей видов Г	0.4	0.4	0.9
Доминантный вид	<i>Nmg</i>	<i>Nmg</i>	<i>Hv</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ	С/АВ	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.765	0.932	0.328
Выравненность	0.785	0.222	0.748
Индекс Шеннона	0.544	0.307	2.12
Теоретический индекс Шеннона	0.693	1.387	2.833
Индекс Симпсона	1.567	1.149	6.525
Теоретический индекс Симпсона	2	4	17
Состояние сообщества	незрелое	незрелое	зрелое

Примечание. * — наши данные; ** — данные А.В. Ермоленко (1992); *Nmg* — *Nippotaenia mogurndae*; *Hv* — *Hebesoma violentum* (ad).

Сравнение компонентных сообществ паразитов ротана из оз. Гусино и из дельты р. Селенги за несколько лет наблюдений (табл. 213) позволило установить следующее:

- в оз. Гусином отмечено увеличение количества видов паразитов в 2 раза — с 3 до 6 видов (в течение 9 лет);
- нестабильность паразитофауны выражается в изменении количества автогенных и аллогенных видов;
- отмечено увеличение в 3 раза видов-генералистов (с 2 до 4);
- стабильно высокие показатели зараженности видами-специалистами (за счет цестоды *Nippotaenia mogurndae*);
- стабильное доминирование *N. mogurndae*;
- значения индексов доминирования свидетельствуют о том, что компонентные сообщества паразитов ротана в новых условиях существования, по сравнению с материнскими водоемами, являются незрелыми, поскольку обеднены, слабо сбалансированы по обилию, а значит, неустойчивы.

Таблица 213

Характеристики компонентных сообществ паразитов *Percottus glenii*

Место отбора проб	Озеро Гусиное			Дельта р. Селенги
	1980	1988	1989	
Год отбора проб	1980	1988	1989	1987
Исследовано рыб	13	4	21	38
Общее количество видов паразитов	3	5	6	5
Общее количество особей паразитов	805	88	243	727
Количество АВ видов	2	1	3	3
Доля особей АВ видов	0.99	0.86	0.94	0.93
Количество АЛ видов	1	4	3	2
Доля особей АЛ видов	0.01	0.14	0.06	0.07
Количество видов С	1	1	2	2
Доля особей видов С	0.98	0.86	0.94	0.93
Количество видов Г	2	4	4	3
Доля особей видов Г	0.02	0.14	0.06	0.07
Доминантный вид	<i>Nippotaenia mogurndae</i>			
Характеристика доминантного вида	С/АВ			
Индекс Бергера – Паркера	0.980	0.864	0.934	0.909
Выравненность	0.101	0.318	0.188	0.237
Индекс Шеннона	0.111	0.520	0.303	0.382
Теоретический индекс Шеннона	1.099	1.609	1.792	1.609
Состояние сообщества	незрелое			

Примечание. Использованы данные Н.М. Пронина и др. (1998).

4. *Abramis brama orientalis* Berg, 1949 — восточный лещ

В начале 1950-х гг. Биолого-Географический институт при Иркутском государственном университете внес предложение о вселении леща в систему Еравно-Харгинских и Гусино-Убукунских озер Бурятской АССР. В 1954 г. первая партия восточного леща (1045 экз.) была интродуцирована в озеро Гусиное. В дальнейшем эти работы проводились регулярно вплоть до 1972 г. В качестве посадочного материала были использованы взрослые производители в возрасте 5–6 лет, со средним весом 500–700 г и разновозрастные рыбы.

Сведения о биологических особенностях восточного леща из озера Байкал в литературе отсутствуют. Между тем, А.И. Деминым (1971, 1973) установлено, что в водоемах Забайкалья лещ отличается морфологически от материнской популяции из озера Убинского в Западной Сибири, описанной М.В. Волгиным (1962).

В водоемах Забайкалья питание леща круглогодичное, но имеет сезонные особенности в интенсивности и в спектре пищевых организмов. Во время нереста взрослые особи почти не питаются. Спектр питания леща в течение года состоит из 27 групп организмов, включающих кладоцер, копепоид, гаммарид, моллюсков, различные водоросли (Карасев, 1987). Созревает лещ медленно — к 6–8 годам (Демин, 1973). Нерест единовременный и при температуре воды 10–15 °С проходит в I–II декадах июня (Карасев, Попова, 1968).

Сведения о паразитофауне восточного леща из озера Байкал до настоящего времени в литературе отсутствовали.

Нами обследовано 14 экз. леща, отловленных в июле – августе 1992 г. в Истоминском соре Байкала: 9 самок размером от 20 до 25 см (средний 22 см) и 5 самцов от 18 до 22 см (средний 22 см). У леща из озера Байкал отмечено 4 вида паразитов, 2 из которых являются его специфичными паразитами — это моногенеи *Dactylogyrus auriculatus* и *Gyrodactylus elegans* (табл. 214).

Таблица 214

Зараженность *Abramis brama orientalis* из оз. Байкал паразитами
(наши данные по 14 экз.)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность заражения, min–max, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Thelohanellus fuhrmanni</i>	50	–	–
<i>Dactylogyrus auriculatus</i> *	35.7	1–3	1.36
<i>Gyrodactylus elegans</i> *	14.3	1	0.14
<i>Diplostomum spathaceum</i> (mc)	21.4	1–2	0.57

Примечание. * — специфичные паразиты леща.

Инфрасообщества паразитов леща

Из 14 обследованных рыб зараженными оказались 7 (50%). 12 рыб были без паразитов или с одним видом паразитов (86%), что позволяет отнести эти инфрасообщества к обедненным. Среднее количество видов в инфрасообществах — 0.714, среднее количество их особей — 1.357. Количество автогенных видов — 0.5, аллогенных — 0.21. Доля особей автогенных видов — 0.599, аллогенных — 0.411. Специалисты и генералисты соответствуют автогенным и аллогенным видам по количеству видов и по доле особей. Доминирует автогенный специалист *Dactylogyrus auriculatus*. Все индексы имеют очень низкие значения, что свидетельствует об обедненности, слабой сбалансированности этих сообществ и о напряженных условиях их существования (табл. 215; рис. 255, 256).

Компонентное сообщество паразитов леща

У 14 экз. рыб отмечено отмечено 3 вида паразитов, общая численность их особей — 19. Автогенных видов — 2, аллогенных — 1 (*Diplostomum spathaceum*). Доля особей первых составляет 0.6, вторых — 0.4. Специалистов — 2, генералистов — 1 вид; доля особей специалистов в 1.4 раза больше, чем таковая генералистов. В противоположность индексам инфрасообществ, индексы компонентного сообщества имеют очень высокие значения, что позволяет отнести его к зрелым (табл. 216).

Таблица 215

Характеристики инфрасообществ паразитов *Abramis brama orientalis*
(Истоминский сор, южный Байкал; наши данные)

Исследовано рыб/заражено	14/7
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита	0.86 (12)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–3) 0.714±0.244; 0.914
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–7) 1.357±0.57; 2.134
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–2) 0.5±0.174; 0.65
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.599±0.123; 0.459
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.21±0.114; 0.426
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.411±0.082; 0.305
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–2) 0.5±0.174; 0.65
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.599±0.123; 0.459
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.21±0.114; 0.426
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.411±0.082; 0.305
Доминантный вид	<i>Dactylogyrus auriculatus</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.427±0.127; 0.476
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–1) 0.143±0.097; 0.364
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; \sigma$	(0–0.68) 0.085±0.058; 0.218

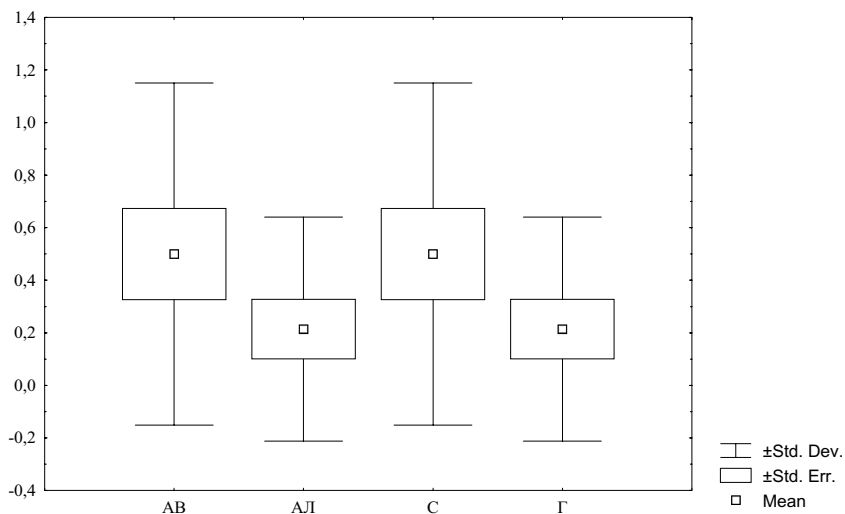


Рис. 255. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Abramis brama orientalis* из оз. Байкал.

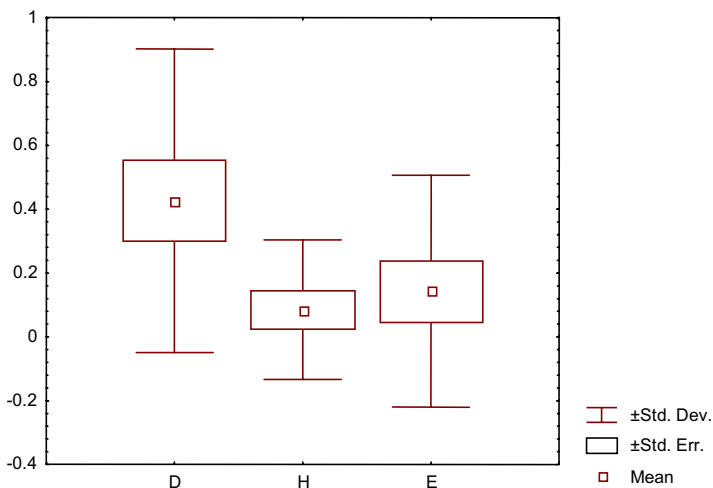


Рис. 256. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравниваемости видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Abramis brama orientalis* из оз. Байкал.

Таблица 216

Характеристики компонентного сообщества *Abramis brama orientalis* из оз. Байкал
(наши данные)

Исследовано рыб	14
Общее количество видов паразитов	3
Общее количество особей паразитов	19
Количество АВ видов	2
Доля особей АВ видов	0.6
Количество АЛ видов	1
Доля особей АЛ видов	0.4
Количество видов С	2
Доля особей видов С	0.58
Количество видов Г	1
Доля особей видов Г	0.42
Доминантный вид	<i>Dactylogyrus auriculatus</i>
Характеристика доминантного вида	С/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.474
Выравненность	0.921
Индекс Шеннона	1.065
Теоретический индекс Шеннона	1.099
Индекс Симпсона	2.631
Теоретический индекс Симпсона	3
Состояние сообщества	зрелое

5. *Cyprinus carpio haematopterus* Temminck et Schlegel, 1846 — амурский сазан

Распространен в бассейне Амура от Онона, Амгуни и вплоть до устья Амура, Сунгари, Усури; в оз. Ханка; обитает также в водоемах Кореи, Японии и Китая (Берг, 1949б).

Интродукция сазана в водоемы бассейна Байкала впервые начата в 1930-х годах по предложению К.Н. Пантелеева (1927): в 1923–1927 гг. им были изучены озера Бурятии и представлены рекомендации по заселению сазана в озеро Котокель. Позднее эту идею поддержали Е.С. Соллертинский, Т.З. Винокуров, В.Н. Селезнев, Л.А. Благовидова, М.Г. Гапченко. В 1934 г. был разработан проект и осуществлена пересадка сазана из реки Онона (бассейн Амура) в озеро Шакша (бассейн Селенги) и в Посольский сор Байкала. В озеро Шакша было выпущено 22 особи (7 самок, 12 самцов и 3 неполовозрелых экземпляра), в Посольский сор — 10 производителей. В 1937 г. В.Н. Селезневым и А.Н. Номоловым было переселено 14 производителей сазана из реки Онона в реку Селенгу. В 1938–1940 гг.

сазан в единичных экземплярах неоднократно встречался в промысловых уловах в озерах Шакша, Ундугун, в заливах озера Арахлей. Позднее в этих озерах он размножился. К сожалению, в эти годы наблюдения за состоянием сазана в новых водоемах не были проведены.

В 1944–1945 гг. Байкалгосрыбводом по предложению Биолого-Географического института Иркутского государственного университета в Посольский сор выпущено 1385 экз. производителей амурского сазана. Из Посольского сора сазан распространился в сторону дельты реки Селенги. Отдельные его экземпляры были обнаружены в южной котловине Байкала. В конце 1940-х годов в бассейне Байкала наблюдалось общее повышение уровня озер и рек, что, несомненно, способствовало улучшению условий размножения сазана и расширению его ареала.

Численность амурского сазана на Селенгинском мелководье, в озере Гусином и в Ивано-Арахлейских озерах из года в год увеличивалась.

В течение 1951–1954 гг. были дополнительно выпущены новые партии сазана, выловленного в озере Петропавловском, в следующие озера: в июне 1951 г. в оз. Ордынское (бассейн Ангары) — 11 экз. в возрасте 4–8 лет; в 1953–54 гг. в оз. Котокель — 4140 экз. в возрасте 2–7 лет, в оз. Загли-Нур (район Малого Моря озера Байкал) — 209 экз. и в оз. Торминское — 100 экз. в возрасте 1–2 лет; в 1954 г. в оз. Большое Еравнинское — 935 экз. в возрасте 2–6 лет. За период 1957–1963 гг. в Иркутское водохранилище выпущено 7950 экз. сазана в возрасте 2–6 лет, а с 1963 по 1967 г. в Братское водохранилище — 4800 экз. производителей (Асхаев, 1969).

Уловы сазана в 1976–1977 гг. достигли 100 т; позднее было отмечено их снижение из-за ухудшения условий воспроизводства вследствие понижения уровня оз. Байкал (Соболев, Соболева, 1979; Калягина и др., 1984).

Основу питания сазана составляют хирономиды и моллюски, кроме того, могут встречаться другие бентосные организмы и водная растительность. Молодь питается зоопланктоном и в меньшей степени хирономидами, олигохетами, мелкими воздушными насекомыми и водорослями (Асхаев, 1961; Егоров и др., 1965; Ельцова, 1972; Карасев, Шкатулова, 1977).

Половой зрелости сазан достигает на 4–5 году жизни; нерест происходит с середины июня до начала июля (Асхаев, 1961; Егоров и др., 1965). Как отмечает Г.Л. Карасев (1987), данные по росту и питанию сазана свидетельствуют о том, что в бассейнах Байкала и Лены для сазана существуют благоприятные экологические условия нагула.

Паразитологические исследования сазана из озера Байкал и Гусиного озера проведены В.В. Черепановым (1962) и В.Е. Заикой (1965). Отмечено 9 видов паразитов (рис. 257, 258). *Gyrodactylus sprostonae* был указан как вид, завезенный в бассейн Байкала из бассейна Амура. Анализ опубликованных ранее данных о паразитофауне амурского сазана из материнских водоемов показал, что в новых условиях обитания у сазана значительно уменьшилось количество паразитов (Догель, Ахмеров, 1952; Ахмеров, 1956, 1959, 1960, 1961; Ройтман, 1963; Стрелков,

Шульман, 1971). По данным этих авторов, паразитофауна амурского сазана в бассейне Амура насчитывает 54 вида паразитов (рис. 259).

Нами обследовано 11 экз. амурского сазана, отловленных в июле – августе 1992 г. в Посольском соре: из них 7 самцов (размером 15–28 см, средний 20 см) и 4 самки (14–23 см, средний 17 см). Выявлено 7 видов паразитов. Впервые отмечена цестода *Khawia sinensis*, которая, как и *Gyrodactylus sprostonae*, является специфичным паразитом сазана.

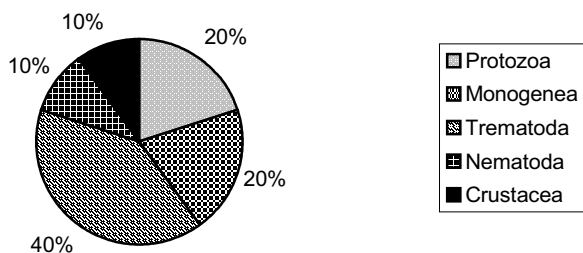


Рис. 257. Состав паразитофауны *Cyprinus carpio haematopterus* из Посольского сора оз. Байкал.

Использованы данные В.В. Черепанова (1962).

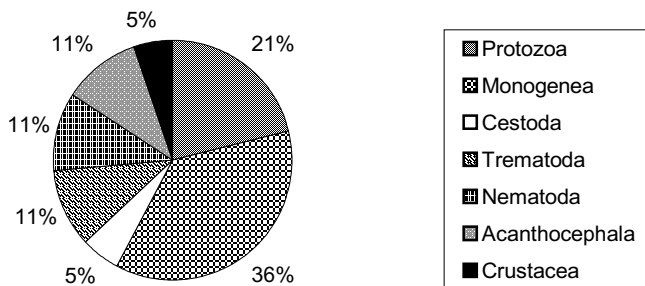


Рис. 258. Состав паразитофауны *Cyprinus carpio haematopterus* из оз. Байкал.

Использованы данные В.Е. Заики (1965).

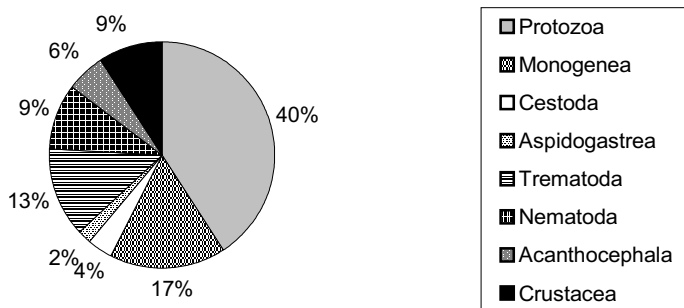


Рис. 259. Состав паразитофауны *Cyprinus carpio haematopterus* из бассейна р. Амура. Использованы данные Ю.А. Стрелкова, С.С. Шульмана (1971).

Максимальные значения зараженности отмечены для 3 видов паразитов: *Gyrodactylus sprostonae*, *Phyllodistomum folium* и *Echinorhynchus salmonis* (табл. 217). 2 вида имеют простой жизненный цикл, 5 — сложный, что связано с питанием сазана различными беспозвоночными. Известно, что основу питания сазана составляют личинки хирономид и моллюски (Никольский, 1956). Зараженность сазана *Khawia sinensis* (рис. 260) свидетельствует о том, что в рацион сазана входят и олигохеты; присутствие скребня *Echinorhynchus salmonis* подтверждает факт питания рыб байкальскими гаммаридами. Личинки этого вида скребней в Байкале отмечались у *Micruropus ciliodorsalis* (Заика, 1965), *M. possolskii*, *Gmelinoides fasciatus* (Балданова, Пронин, 2001а, б; Baldanova et al., 2000). Зараженность гаммарид этим видом скребней колеблется от 0.01–0.07 до 0.3%.

Анализ литературных и собственных данных позволил установить, что в настоящее время у сазана из озера Байкал имеется 16 видов паразитов, 3 из которых — специфичные паразиты амурского сазана (Черепанов, 1962; Пронин, 1994; Дугаров, 2001) (табл. 217, 218).

Таблица 217

Зараженность *Cyprinus carpio haematopterus* из Истоминского сора оз. Байкал паразитами (наши данные)

Виды паразитов	Экстенсивность заражения, %	Индекс обилия, экз.
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>	27	—
<i>Gyrodactylus sprostonae</i> *	54.5	1.45
<i>Khawia sinensis</i> *	9	0.09
<i>Phyllodistomum folium</i>	45.5	32.27
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	36.4	0.73
<i>Diplostomum chromatophorum</i> (mc)	18	0.18
<i>D. rutili</i> (mc)	9	0.09

Примечание. * — специфичные паразиты сазана, завезенные в Байкал.

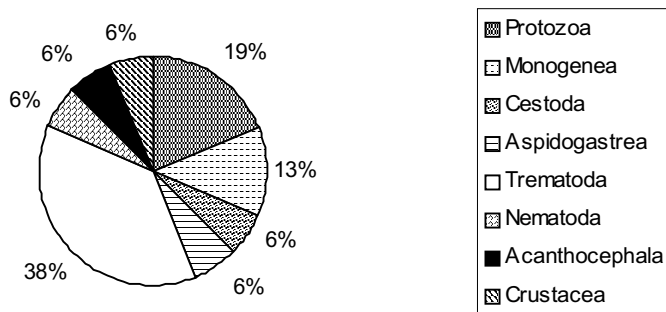


Рис. 260. Состав паразитофауны *Cyprinus carpio haematopterus* из оз. Байкал. Использованы данные В.В. Черепанова (1962), Н.М. Пронина (1994), Ж.Н. Дугарова (2001), наши материалы.

Таблица 218

Паразитофауна *Suiprinus carpio haematopterus* из оз. Байкал и оз. Гусиного (Черепанов, 1962; Пронин, 1994; Дугаров, 2001; наши данные)

Виды паразитов	Байкал	Гусиное
<i>Myxobolus</i> sp.	+	–
<i>Trichodina</i> sp.	+	–
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>	+	–
<i>Dactylogyrus vastator</i>	–	+
<i>D. extensus</i>	–	+
<i>Gyrodactylus sprostonae</i> *	+	+
<i>Diplozoon paradoxum</i>	+	
<i>Eudiplozoon nipponicum</i>	–	+
<i>Khawia sinensis</i> *	+	–
<i>Aspidogaster conchicola</i> *	+	+
<i>Phyllodistomum folium</i>	+	–
<i>P. dogieli</i> ?	+	+
<i>Allocreadium isoporum</i>	+	–
<i>Diplostomum chromatophorum</i> (mc)	+	–
<i>D. spathaceum</i> (mc)	+	+
<i>D. rutili</i> (mc)	+	–
Nematoda gen. sp. (l)	+	–
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	+	–
<i>Ergasilus sieboldi</i>	+	–
<i>Lernaea elegans</i>	–	+
Всего:	16	8

Примечание. ? — самостоятельность этого вида пока не доказана и не опровергнута (Определитель..., 1987, с. 137); * — специфичные паразиты, завезенные в Байкал и оз. Гусиное.

Инфрасообщества паразитов сазана

Инфрасообщества паразитов сазана характеризуются очень высокой долей рыб без паразитов или с одним их видом (6 рыб из 11). Среднее количество видов паразитов — 1.7, особей — 35.2. Автогенных видов — 1.64, аллогенных — 0.091. Доля особей автогенных видов — 0.91, аллогенных — 0.09. Видов-специалистов — 0.636, генералистов — 1.09; доли их особей 0.204 и 0.796 соответственно. Доминантным видом является автогенный генералист *Phyllodistomum folium* — паразит мочеточников и мочевого пузыря широкого круга рыб; отмечен повсеместно в пределах ареала щуки (Определитель..., 1987). Значение индекса Бергера – Паркера очень высокое, то есть численность доминирующего вида лишь незначительно отличается от суммы количества особей всех видов в сообществах. Индексы выравненности видов по обилию и Бриллюэна, напротив, име-

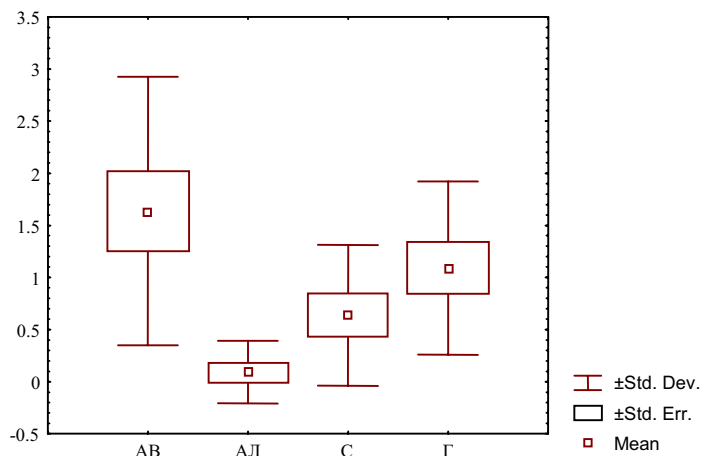


Рис. 261. Количество автогенных, аллогенных видов, специалистов и генералистов в инфрасообществах паразитов *Cyprinus carpio haematopterus*.

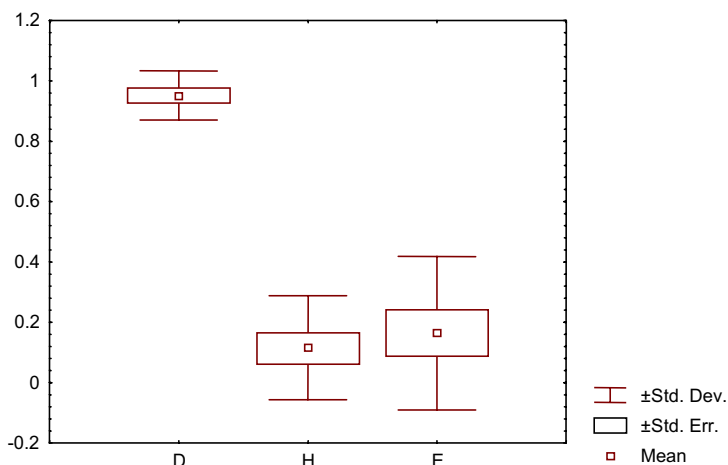


Рис. 262. Значения индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравненности видов по обилию для инфрасообществ паразитов *Cyprinus carpio haematopterus* из оз. Байкал.

ют очень низкие значения, что свидетельствует об обедненности и несбалансированности инфрасообществ (рис. 261, 262; табл. 219).

Компонентное сообщество паразитов сазана

В состав компонентного сообщества паразитов амурского сазана входят 6 видов паразитов, количество их особей — 382. Автогенных видов — 5, аллоген-

Таблица 219

Характеристики инфрасообществ паразитов *Suiprinus carpio haematopterus*
(Истоминский сор, южный Байкал; наши данные)

Исследовано рыб/заражено	11/11
Доля рыб без паразитов или с 1 видом паразита (экз.)	0.55 (6)
Количество видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(1–5) 1.73±0.36; 0.191
Количество особей (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(1–230) 35.182±20.58; 68.3
Количество АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–5) 1.64±0.388; 1.29
Доля особей АВ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) 0.91±0.091; 0.302
Количество АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) 0.09±0.091; 0.302
Доля особей АЛ видов (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) 0.09±0.091; 0.302
Количество видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–2) 0.636±0.203; 0.674
Доля особей видов С (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) 0.204±0.119; 0.396
Количество видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–3) 1.09±0.251; 0.831
Доля особей видов Г (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–1) 0.796±0.119; 0.396
Доминантный вид	<i>Phyllodistomum folium</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0.75–1) 0.952±0.025; 0.082
Выравненность (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–0.775) 0.164±0.077; 0.254
Индекс Бриллюэна (min–max) $X_{cp} \pm s.e.; y$	(0–0.485) 0.116±0.052; 0.172

ных — 1. Доля особей автогенных видов в 9 раз больше таковой аллогенных. Виды-специалисты представлены специфичными видами — *Gyrodactylus sprostonae* и *Khawia sinensis*. Доля особей видов-генералистов в 4 раза больше, чем доля специалистов. Подобно инфрасообществам, компонентное сообщество характеризуется высоким значением индекса Бергера – Паркера по сравнению с выравниваемостью видов по обилию и индексом Шеннона, что свидетельствует о незрелости сообщества, его несбалансированности и неустойчивости (табл. 220).

Сравнение компонентных сообществ сазана из озера Байкал и из материнского водоема (р. Раздольная, Дальний Восток) показало:

- в Байкале отмечено уменьшение в 4 раза общего количества паразитов (с 24 до 6 видов);
- в обоих водоемах автогенные виды доминируют над аллогенными;
- доля особей автогенных видов в новых условиях обитания в 9 раз больше, чем доля аллогенных видов; в р. Раздольной эти значения имеют обратное соотношение;
- везде (в Байкале и на Дальнем Востоке) доминируют автогенные генералисты;
- по значениям индексов компонентные сообщества паразитов сазана относятся к незрелым, поскольку слабо сбалансированы и неразнообразны, что, вероятно, является отражением условий их обитания в Байкале.

Таблица 220

Характеристики компонентных сообществ *Cyprinus carpio haematopterus* из разных водоемов

Водоемы	Байкал*	Раздольная**
Исследовано рыб	11	15
Общее количество видов паразитов	6	24
Общее количество особей паразитов	382	1086
Количество АВ видов	5	16
Доля особей АВ видов	0.9	0.08
Количество АЛ видов	1	8
Доля особей АЛ видов	0.1	0.92
Количество видов С	2	12
Доля особей видов С	0.03	0.46
Количество видов Г	4	12
Доля особей видов Г	0.97	0.54
Доминантный вид	<i>Phyllodistomum folium</i>	<i>Rhabdochona coronocauda</i>
Характеристика доминантного вида	Г/АВ	Г/АВ
Индекс Бергера – Паркера	0.929	0.464
Выравненность	0.196	0.498
Индекс Шеннона	0.351	1.584
Теоретический индекс Шеннона	1.792	3.178
Индекс Симпсона	1.156	2.931
Теоретический индекс Симпсона	6	24
Состояние сообщества	незрелое	зрелое

Примечание. * — наши данные; ** — данные А.В. Ермоленко (1992).

Общий анализ данных по паразитам рыб, интродуцированных в озеро Байкал

В настоящее время в Байкале достаточно успешно существуют новые, не характерные для его экосистемы виды рыб — *Coregonus peled*, *Parasilurus asotus*, *Perccottus glenii*, *Cyprinus carpio haematopterus*, *Abramis brama*.

В результате анализа паразитофауны рыб-интродуцентов было установлено, что в Байкале она представлена 48 видами, включая 15 специфичных паразитов этих рыб, завезенных в Байкал из материнских водоемов, а также один эндемичный подвид *Contracaecum osculatum baicalensis* (рис. 263, 264). С аборигенных на интродуцированных рыб перешли 33 вида паразитов, которые расширили состав своих промежуточных и окончательных хозяев за счет рыб-вселенцев. В связи с этим можно констатировать, что интродукция рыб привела к изменению структуры паразитарных систем озера Байкал. Из паразитов, перешедших в условиях

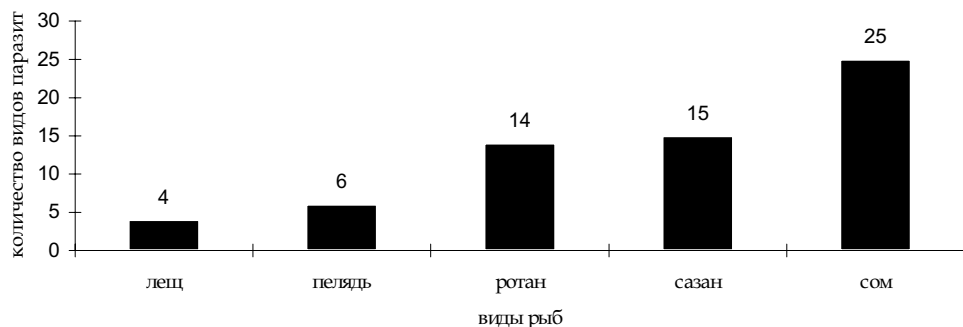


Рис. 263. Количественная оценка паразитофауны рыб, интродуцированных в оз. Байкал.

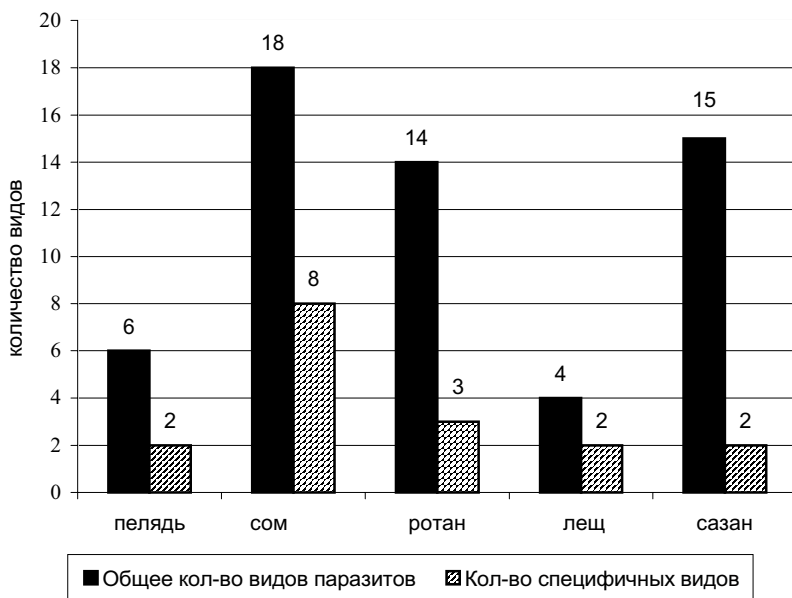


Рис. 264. Количественная характеристика паразитофауны рыб, акклиматизированных в оз. Байкал.

Байкала на интродуцированных рыб, только нематода *Raphidascaris acus* отмечена у этих рыб в материнских водоемах. Природным популяциям паразитов соответствует паразитофауна пеляди — типичного представителя сиговых рыб. Впервые для Байкала отмечена *Khawia sinensis* — паразит кишечника амурского сазана. Этот вид относится к категории патогенных, потому что может вызывать гибель молоди рыб (Камбуров, 1967; Кулаковская, Коваль, 1973). В целом специфичная паразитофауна рыб-интродуцентов в основном представлена паразитами с простым жизненным циклом (80%), и только 3 вида — цестоды *Nippotaenia*

mogurndae, *Gangesia parasiluri* и *Khawia sinensis* — имеют сложный жизненный цикл. *N. mogurndae* и *G. parasiluri* развиваются с участием планктонных ракообразных, *K. sinensis* — через олигохет рода *Limnodrilus* (Демшин, 1978). В новых условиях обитания у вселенцев отмечены и местные виды паразитов, которые появились у них в результате поедания промежуточных хозяев, в которых они развиваются. Таких паразитов 33 вида. Переход паразитов рыб-вселенцев на местные виды рыб не наблюдался, что, вероятно, связано с их специфичностью к хозяевам. Общий анализ паразитарных сообществ рыб-интродуцентов в Байкале (рис. 265) показывает, что в инфрасообществах большинства видов рыб (за исключением амурского сома) очень велика доля рыб без паразитов или с одним видом паразитов. Наибольшее количество таких рыб (12 рыб из 14 исследованных, или 87%) было отмечено у леща. Наибольшее среднее количество видов паразитов отмечено в инфрасообществах сома (4.0 ± 0.556), наименьшее — у леща (0.714 ± 0.244).

Наибольшее количество особей паразитов наблюдалось у сазана (35.182 ± 20.58) за счет численности трематоды *Phyllodistomum folium* — паразита мочеточников; наименьшее количество особей было у леща (1.357 ± 0.57). Наибольшее среднее значение автогенных видов отмечено у сома (3.64 ± 0.544), наименьшее — у леща (0.5 ± 0.174); наибольшее среднее количество аллогенных видов зарегистрировано у пеляди (0.667 ± 0.121), наименьшее — у ротана (0.067 ± 0.067); наибольшее количество видов-специалистов характерно для сома (2.36 ± 0.338), наименьшее — для леща (0.359 ± 0.121). Наибольшая доля особей автогенных и аллогенных видов отмечена у сома (0.929 ± 0.038) и пеляди (0.36 ± 0.11); видов-специалистов и генералистов — у сома (0.784 ± 0.059) и сазана (0.796 ± 0.119); наименьшие значения этих показателей — у леща (0.359 ± 0.123) и сазана (0.204 ± 0.119). В большинстве случаев в инфрасообществах паразитов рыб-акклиматизантов доминируют виды-специалисты: *Proteocephalus exiguus* (специфичный паразит сиговых рыб) — у пеляди, *Silurodiscooides curvilamellis* — у сома, *Nippotaenia mogurndae* — у ротана-головешки, *Dactylogyrus auriculatus* — у леща. Только у сазана доминирует автогенный генералист *Phyllodistomum folium* — паразит широкого круга рыб.

В инфрасообществах паразитов наиболее высокие индексы доминирования отмечены у ротана, пеляди и сазана (при этом они не превышают значений 0.95), выравненность видов по обилию максимальна у сома (0.7), индекс Бриллюэна не превышает значения 0.78 — у сома (рис. 265, А).

В целом можно прийти к заключению, что инфрасообщества рыб-вселенцев, с одной стороны, являются стохастичными (случайными), а с другой стороны, значения их индексов показывают, что структура сообществ отражает определенные закономерности, связанные с экологией хозяев и их паразитов, а также гидрологические особенности конкретного водоема и состав обитающих в нем гидробионтов.

Компонентные сообщества паразитов рыб-интродуцентов можно охарактеризовать следующим образом. Наибольшее количество видов паразитов наблюда-

ется у сома — 16, наименьшее у леща — 3. Наибольшее количество автогенных видов также у сома — 13, наименьшее у леща — 2; наибольшее количество автогенных видов (3) — у пеляди и сома; наименьшее (1) — у ротана, сазана и леща. Наибольшая доля особей автогенных видов (0.9) — у сома и сазана, наименьшая — у леща (0.359); наибольшая доля аллогенных видов (0.5) — у ротана, наименьшая (0.1) — у сома и ротана; наибольшее количество видов-специалистов и генералистов отмечено у сома — 6 и 10 соответственно, наименьшее: 2 — у ротана и пеляди и 1 — у леща. Наибольшая доля особей видов-специа-

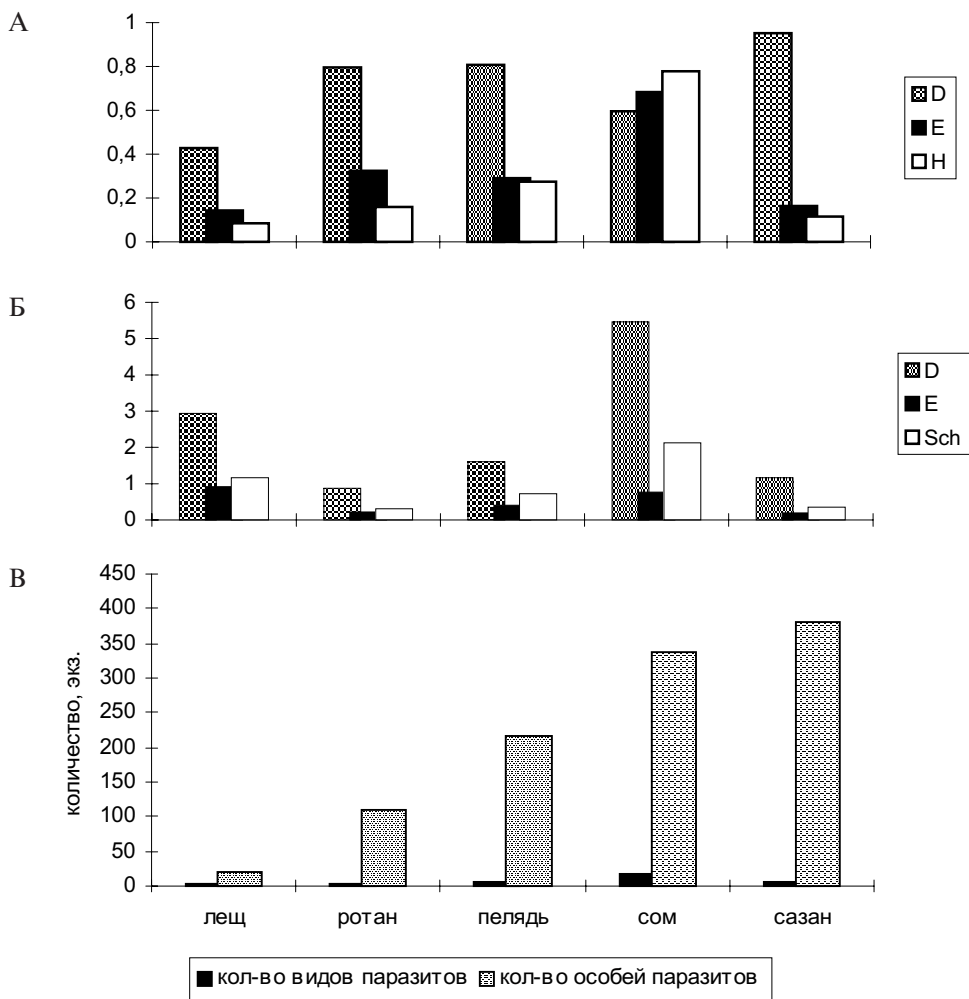


Рис. 265. Диаграммы, характеризующие инфра- (А) и компонентные сообщества (Б, В) паразитов рыб, интродуцированных в оз. Байкал.

листов зарегистрирована у пеляди и сома — 0,8, наименьшая (0,03) — у сазана. Наибольшая доля генералистов отмечена в сообществе паразитов сазана — 0,97, наименьшая (0,2) в паразитарных сообществах пеляди и сома.

Оценка значений индексов компонентных сообществ свидетельствует о том, что в настоящий момент наиболее сбалансированными, а значит, зрелыми можно считать сообщества паразитов сома и леща, которые по своим показателям приближаются к сообществам паразитов из материнских водоемов (рис. 265). Очевидно, что процессы интродукции и рыб, и паразитов в новых условиях обитания протекают сложно и неравномерно, отражая, вероятно, специфику каждого вида хозяина и сообщества его паразитов. Паразитарные сообщества формируются как из специфичной фауны, завезенной в Байкал с рыбами, так и за счет местных видов паразитов, которые включают новых хозяев в свой жизненный цикл. Предсказать, как поведут себя формирующиеся сообщества паразитов в новых условиях обитания их хозяев, пока довольно сложно, потому что динамично развиваются не только системы «паразит – хозяин», но и окружающие их условия, особенно в период интенсивного использования водных экосистем человеком.

Глава 4. СТРУКТУРА И СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПАРАЗИТАРНЫХ СООБЩЕСТВ РЫБ

П. Джиллер (1988), анализируя сообщества живых организмов, задает риторический вопрос: сообщества — случайные или структурированные группировки видов? — и сам здесь же дает ответ, ссылаясь на работу Р. Мэя (May, 1981), что «на уровне вида мир представляется хаотичным, а на уровне сообщества — постоянным и предсказуемым». Если сообщества слагаются случайным образом, в них возможны любые сочетания видов из того видового фонда, который в данном случае имеется. Как было замечено, встречаются только некоторые сочетания видов, что подтверждает неслучайный характер формирования вполне определенной структуры сообществ на уровне гильдий (групп видов, использующих определенный ресурс или совокупность ресурсов функционально сходным образом), ассамблей (сходных видовых популяций: ассамблея птиц, насекомых, растений) (Джиллер, 1988).

Согласно сложившимся в экологии представлениям, сложность (большое число видов, а значит, и большее число взаимодействий) подразумевает стабильность (слабые колебания численности популяций, устойчивость или способность к восстановлению после пертурбаций). Число потенциальных ниш в пределах некоторого пространства определяет число видов, которые предположительно могут в нем сосуществовать. Исторические события, такие как видообразование и преодоление географических преград, определяют процессы заселения (проникновения) новых организмов (колонистов). И здесь определяющими факторами являются экологические требования видов и их способности к взаимодействиям и между собой, и как единого целого. Анализ этих факторов в оценке инфра- и компонентных сообществ паразитов рыб Байкала представляется нам логичным с точки зрения уже сформированных представлений о паразитизме как определенном образе жизни организмов (Догель, 1962) и о фаунистических комплексах хозяев и их паразитах в процессе эволюции земной поверхности в целом и отдельных регионов в частности (Гусев, 1955; Стрелков, Шульман, 1971; Пугачев, 1984 и др.).

Инфрасообщества

О.Н. Пугачев (1999а) впервые провел сравнительный анализ инфрасообществ на примере многоклеточных паразитов рыб из водоемов Северной Азии. Было отмечено, что «особенностью сообществ паразитов у одной особи хозяина является то, что большинство видов не могут поддерживать свою численность за счет самовоспроизводства, а сами сообщества хорошо определены территориально.

Существование инфрасообществ ограничено во времени сроком индивидуальной жизни хозяина» (Пугачев, 1999а: 11), а также длительностью отдельных фаз развития паразитов. Вполне логично в данном контексте заключение этого автора, что именно на уровне инфрасообщества происходит взаимодействие (или не взаимодействие) паразитов и формирование гильдий паразитов. Известно, что в формировании гильдий определяющее значение отводится использованию сходным образом определенного ресурса или совокупности ресурсов (Джиллер, 1988). Критическому анализу были подвергнуты широко распространенные мнения зарубежных исследователей по поводу отсутствия паразитов или незанятости некоторых ниш (Kennedy, 1990; Esch et al., 1990; Kennedy, Guegan, 1996). Было отмечено, что отсутствие паразитов не означает, что незанятые ниши свободны. По мнению О.Н. Пугачева, они могут быть «закрыты» реакциями хозяина. Мы считаем весьма справедливым замечание этого автора о том, что концепции «свободных ниш» и «неограниченных ресурсов питания» являются результатом механистического подхода в изучении этих вопросов, когда организм хозяина представляется в виде индифферентной среды.

О.Н. Пугачев (1999а) в результате всестороннего анализа почти 900 инфрасообществ паразитов рыб из водоемов Северной Азии пришел к следующим выводам: 1) большинство из них представлено 1–2 видами (12% инфрасообществ были свободны от многоклеточных паразитов); 2) два основных параметра паразитарных сообществ на уровне инфрасообществ отражают некоторую зависимость от размера рыбы, но только при учете филогенетического родства хозяев; 3) количество видов паразитов и их численность связаны достоверной положительной связью.

О.Н. Пугачев (1999а) отошел от традиционных для паразитологии показателей оценки; применив одни и те же базовые данные (количество видов и количество особей паразитов), он получил совершенно иной качественный результат. Этот результат заключается, прежде всего, в расширении сведений об объекте исследований и в возможности с других позиций анализировать и трактовать полученные данные.

В настоящей работе проведена оценка 727 инфрасообществ паразитов 42 видов и подвидов рыб озера Байкал. Было установлено, что инфрасообщества паразитов байкальских рыб максимально представлены 12 видами. В среднем на инфрасообщество паразитов приходится 2.7 вида. Наиболее многочисленной группой (46%, или 336 инфрасообществ) являются инфрасообщества, которые имеют от 2 до 4 видов паразитов. В 4% (30 инфрасообществ) паразиты отсутствовали; небольшим числом случаев (от 1 до 6) были представлены сообщества с 8–12 видами паразитов (рис. 266). Максимальное количество особей в инфрасообществе составило 5034; среднее количество их — 56 (рис. 267). Оценка изменчивости 3 статистических индексов, используемых нами в анализе инфрасообществ, свидетельствует о том, что наименее изменчивым является индекс Бергера – Паркера (0.5–1); индекс Бриллюэна и выравненность видов по обилию ко-

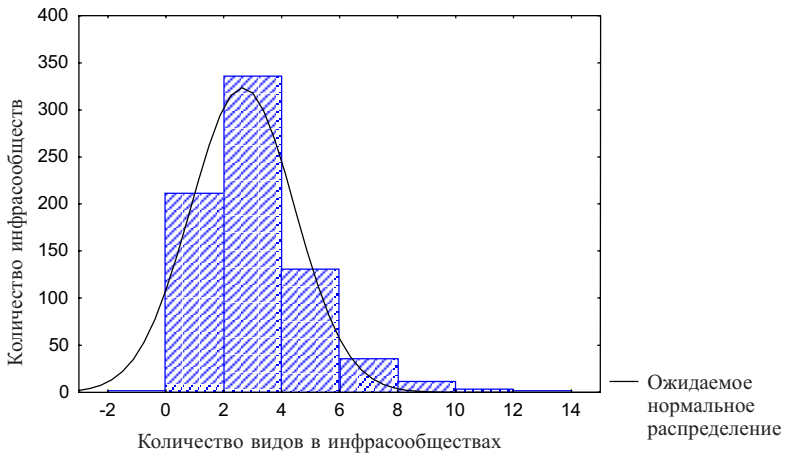


Рис. 266. Распределение видов в инфрасообществах паразитов аборигенных рыб оз. Байкал.

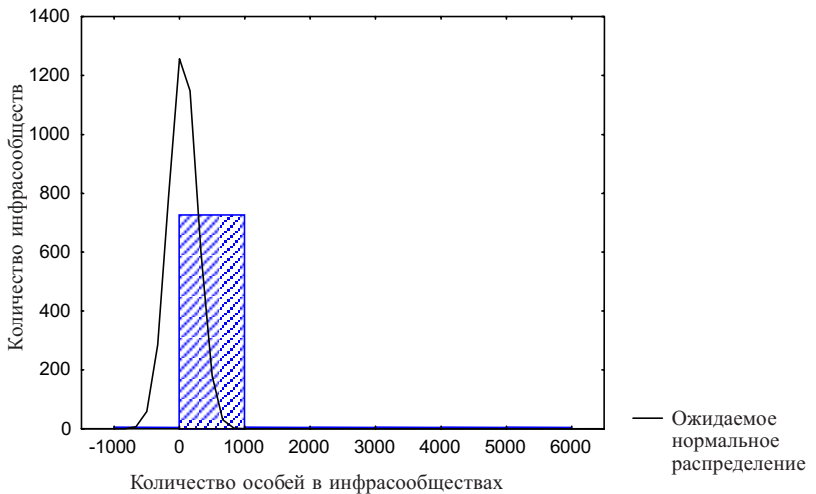


Рис. 267. Распределение особей в инфрасообществах паразитов аборигенных рыб оз. Байкал.

лебались в более значительных пределах: 0–0.8 и 0.1–0.85 соответственно (рис. 268). Эти данные свидетельствуют о том, что инфрасообщества паразитов рыб озера Байкал в целом не являются сбалансированными, что, вероятнее всего, можно объяснить разнокачественностью формирующих их составляющих (разные группы хозяев, относящиеся к различным фаунистическим комплексам), тогда как на уровне видов многие из них можно признать достаточно устойчивыми (сбалансированными) и предсказуемыми (глава 2).

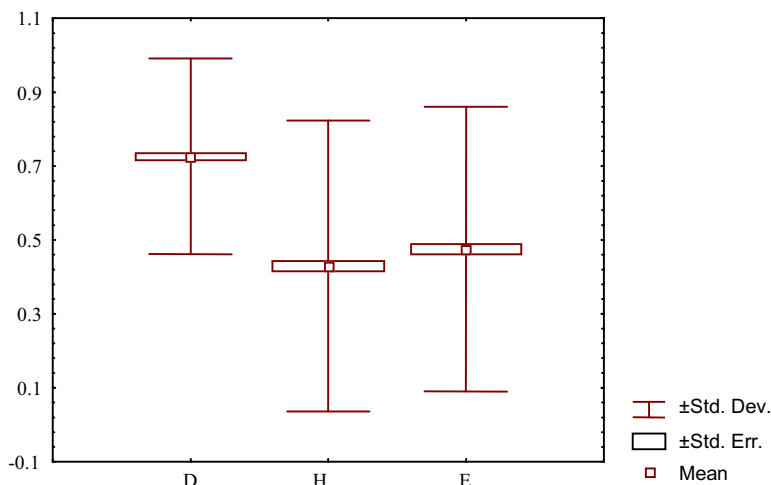


Рис. 268. Изменчивость статистических индексов Бергера – Паркера, Бриллюэна и выравнивания видов по обилию для инфрасообществ аборигенных рыб оз. Байкал.

Какие факторы могут влиять на структуру инфрасообществ многоклеточных паразитов? Прежде всего, вероятно, следует указать, что на уровне инфрасообществ взаимодействуют особи различных видов паразитов. Успешность (сохранение всех или части паразитов, попадающих в данную особь хозяина) этого взаимодействия определяется несколькими причинами: историческими (временными) условиями, в которых формировались данные паразитарные системы и сообщества; вероятностными, то есть насколько велика вероятность попадания данной особи паразита в данную особь хозяина, что определяется стабильностью ценологических связей между членами паразитарной системы. С одной стороны, можно предположить, что процесс заражения данной особи хозяина носит исключительно случайный характер, но, с другой стороны, не характерный для данного хозяина паразит вряд ли в нем сохранится, поскольку будет отторгнут. Таким образом, можно заключить, что инфрасообщества не являются столь стохастическими, как это может показаться. Определяющим фактором в формировании сообществ, вероятнее всего, является систематическое положение хозяина (сопряженность с эволюцией хозяина, хозяев) и принадлежность его к определенному фаунистическому комплексу, которому соответствует и комплекс экологических факторов.

Сравнение инфрасообществ паразитов рыб-хозяев, относящихся к различным семействам, показало, что наибольшее среднее количество видов и особей паразитов отмечено в семействе Salmonidae — 7 и 147 соответственно; у этой же группы рыб, к которой в Байкале относятся ленок и таймень, отмечено максимальное абсолютное число видов (12), встречающееся у аборигенных байкальских рыб. Максимальное количество особей отмечено в инфрасообществах

Cottidae (5034 экз.) (табл. 221; рис. 269). Минимальное среднее количество видов и особей паразитов отмечено у рыб семейства Cobitidae (вьюнковые) (рис. 270–294; табл. 222).

Для инфрасообществ паразитов рыб различных фаунистических комплексов, характерных для Байкала, установлено, что максимальное количество видов отмечается в boreальном предгорном комплексе (12), минимальное (6) — в аркти-

Таблица 221

Статистические характеристики инфрасообществ паразитов рыб оз. Байкал в соответствии с принадлежностью хозяев к определенному семейству (наши данные)

Семейство рыб	N	X_{cp}	X_{min}	X_{max}	Std. Dev.	Std. Err.
Acipenseridae	15	3.1	1	7	1.807	0.467
		22.6	4	87	21.659	5.592
Salmonidae	33	6.7	2	12	2.478	0.43
		146.97	3	616	138.53	24.12
Coregonidae	129	2.6	0	6	1.217	0.107
		87.5	0	2092	239.209	21.06
Thymallidae	105	3.5	1	8	1.302	0.127
		101.5	1	655	119.889	11.7
Esocidae	15	4	3	6	1.139	0.293
		32.13	11	108	23.937	6.181
Cyprinidae	78	2.3	1	8	1.409	0.159
		6.2	1	36	5.87	0.665
Cobitidae	10	1	0	2	0.471	0.149
		1.7	0	4	1.159	0.367
Lotidae	15	3.5	1	6	1.685	0.435
		14.2	1	33	10.778	2.783
Percidae	15	3.5	1	6	1.552	0.401
		16.8	1	36	12.61	2.783
Cottidae	117	2.5	0	7	1.653	0.153
		93.4	0	5034	466.753	43.151
Abyssocottidae	166	1.7	0	7	1.199	0.093
		6.7	0	99	10.583	0.821
Comephoridae	29	1.5	1	5	0.949	0.176
		4.5	1	26	5.396	1.002
Итого	727	2.7	0	12	1.792	0.066
		56.07	0	5034	223.624	8.294

Примечание. N — количество изученных инфрасообществ; X_{cp} , X_{min} , X_{max} — среднее, минимальное и максимальное значения признаков (в верхней строке для каждого семейства — показатели количества видов, в нижней — показатели количества особей паразитов).

Таблица 222

Статистические характеристики индексов, рассчитанных для инфрасообществ паразитов различных семейств рыб оз. Байкал (наши данные)

Семейство рыб	Индекс	N	X_{cp}	X_{min}	X_{max}	Std. Dev.	Std. Err.
Acipenseridae	D	15	0.659	0.269	1	0.217	0.056
	H	15	0.642	0	1.511	0.748	0.110
	E	15	0.656	0	1	0.207	0.088
Salmonidae	D	33	0.645	0.25	0.954	0.917	0.035
	H	33	0.879	0.174	1.542	0.369	0.063
	E	33	0.568	0.171	1	0.278	0.044
Coregonidae	D	129	0.775	0	1	0.212	0.019
	H	129	0.413	0	1.408	0.320	0.028
	E	129	0.462	0	1.08	0.324	0.028
Thymallidae	D	105	0.715	0.277	1	0.179	0.017
	H	105	0.611	0	1.355	0.304	0.029
	E	105	0.597	0	1	0.269	0.026
Esocidae	D	15	0.534	0.263	0.849	0.181	0.047
	H	15	0.923	0.445	1.526	0.305	0.079
	E	15	0.785	0.451	0.991	0.155	0.039
Cyprinidae	D	78	0.726	0.25	1	0.258	0.029
	H	78	0.386	0	1.56	0.382	0.043
	E	78	0.544	0	1	0.443	0.050
Cobitidae	D	10	0.867	0	1	0.322	0.102
	H	10	0.037	0	0.6	0.116	0.037
	E	10	0.1	0	1	0.316	0.1
Lotidae	D	15	0.626	0.333	1	0.231	0.059
	H	15	0.662	0	1.44	0.423	0.109
	E	15	0.663	0	1	0.337	0.087
Percidae	D	15	0.593	0.292	1	0.245	0.063
	H	15	0.728	0	1.73	0.434	0.112
	E	15	0.699	0	1	0.351	0.091
Cottidae	D	117	0.736	0	1	0.305	0.028
	H	117	0.364	0	1.04	0.424	0.039
	E	117	0.388	0	1	0.398	0.037
Abyssocottidae	D	166	0.548	0	1	0.365	0.028
	H	166	0.345	0	1.36	0.374	0.029
	E	165	0.529	0	1	0.417	0.032
Comephoridae	D	29	0.922	0.333	1	0.159	0.029
	H	29	0.129	0	0.1	0.236	0.044
	E	29	0.189	0	1	0.329	0.061

Примечание. Условные обозначения см. в примечании к табл. 221.

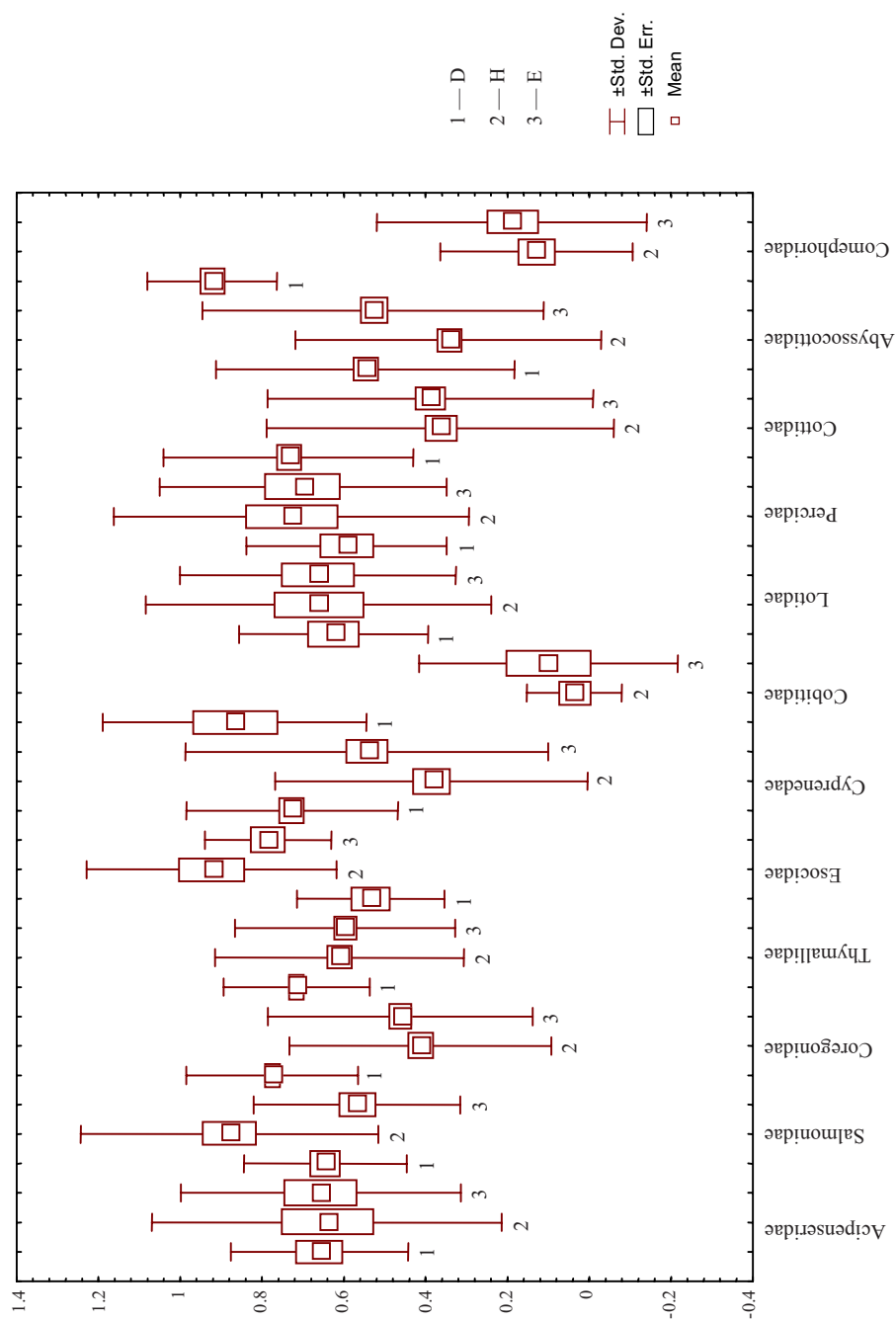


Рис. 269. Изменчивость статистических индексов, характеризующих инфрасообщества паразитов по семействам рыб озера Байкал (1 — индекс Бергера — Паркера, 2 — индекс Бриллоэна, 3 — выравненность видов по обилию).

ческом пресноводном, а в бореальном равнинном и байкальском — 8 и 7 видов соответственно (рис. 295). Среднее значение этого показателя на инфрасообщество более чем в 2 раза больше для бореального предгорного (4 вида) по сравнению с другими фаунистическими комплексами. Сравнение статистических индексов, характеризующих инфрасообщества паразитов в соответствии с принадлежностью хозяев к фаунистическим комплексам, показало, что наиболее сбалансированными, разнообразными являются инфрасообщества паразитов рыб бореального предгорного и бореального равнинного фаунистических комплексов,

Рис. 270–293. Распределение видов и особей в инфрасообществах паразитов различных семейств рыб оз. Байкал.

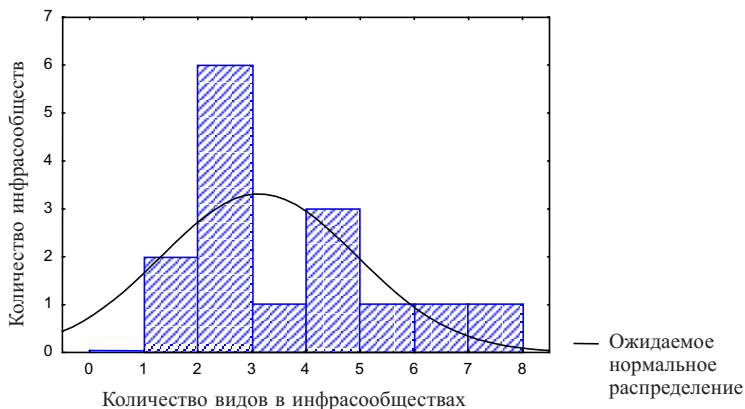


Рис. 270. Сем. Acipenseridae.

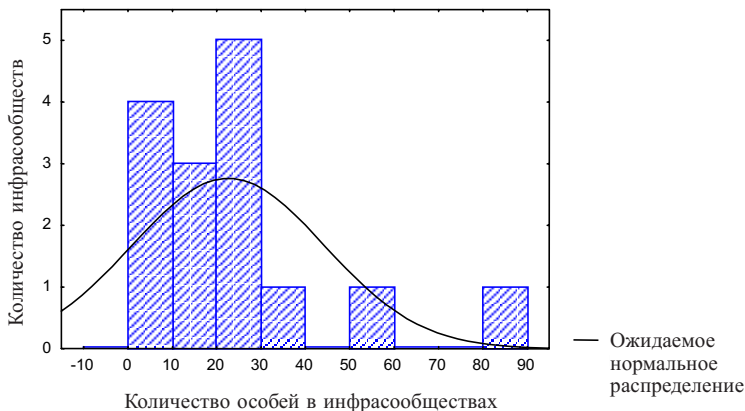


Рис. 271. Сем. Acipenseridae.

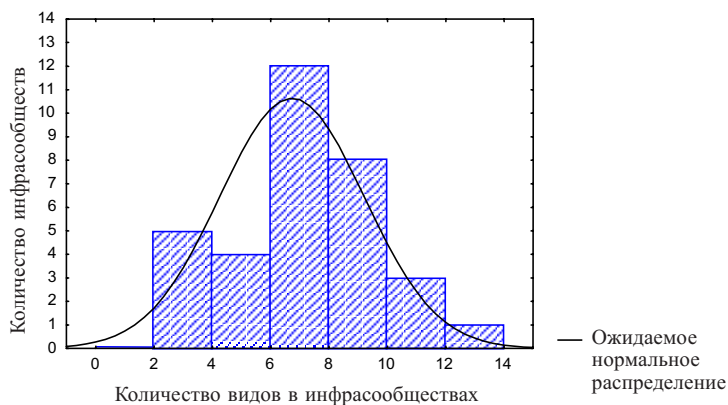


Рис. 272. Сем. Salmonidae.

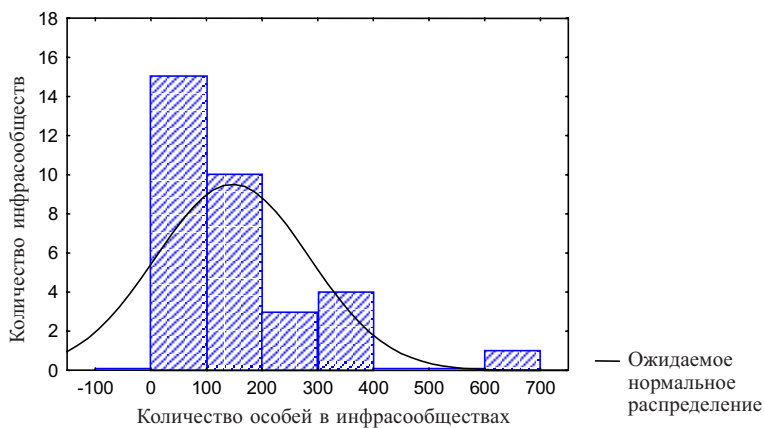


Рис. 273. Сем. Salmonidae.

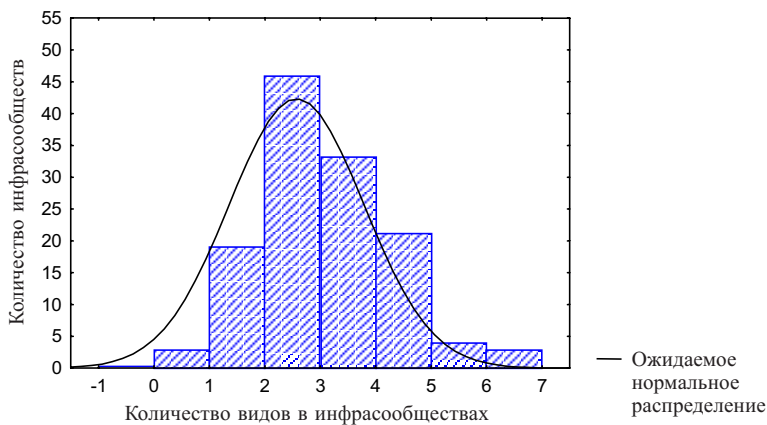


Рис. 274. Сем. Coregonidae.

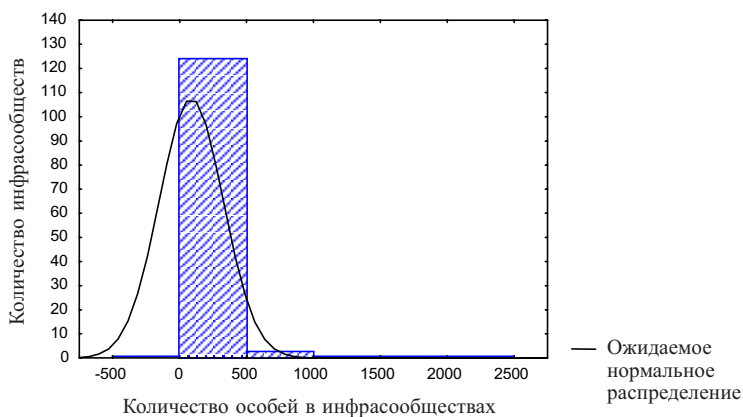


Рис. 275. Сем. Coregonidae.

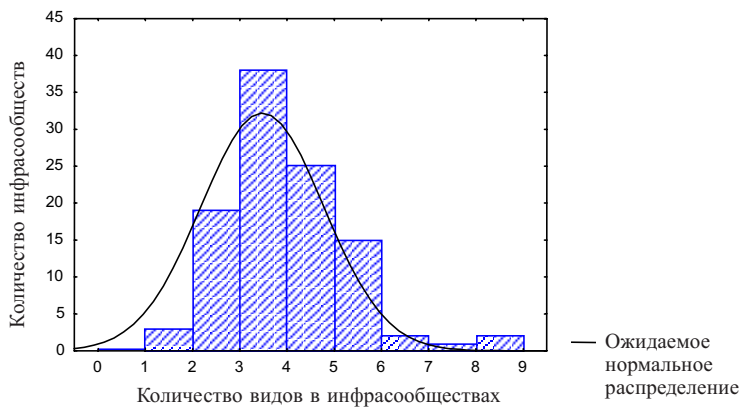


Рис. 276. Сем. Thymallidae.

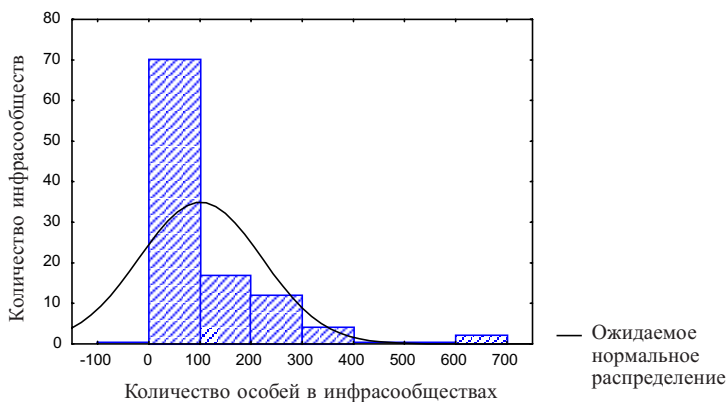


Рис. 277. Сем. Thymallidae.

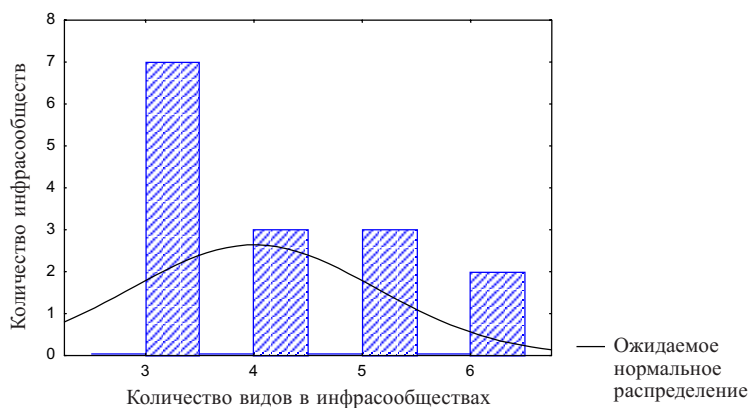


Рис. 278. Сем. Esocidae.

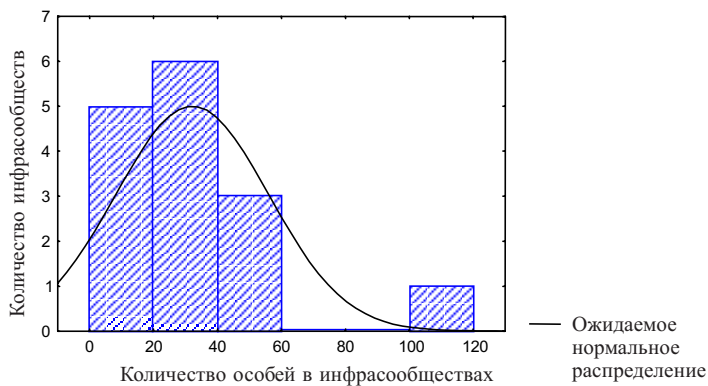


Рис. 279. Сем. Esocidae.

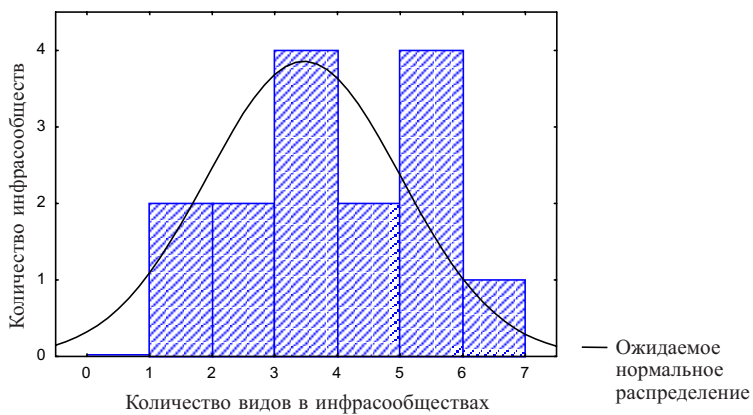


Рис. 280. Сем. Percidae.

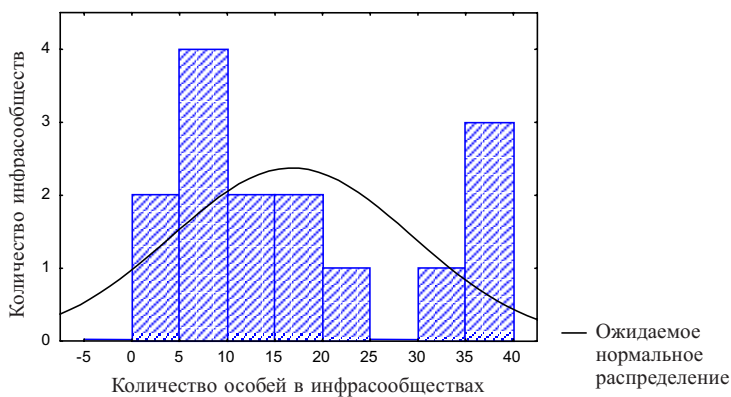


Рис. 281. Сем. Percidae.

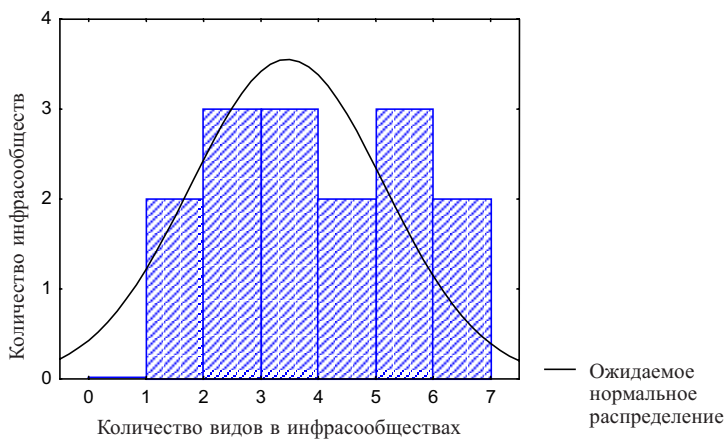


Рис. 282. Сем. Lotidae.

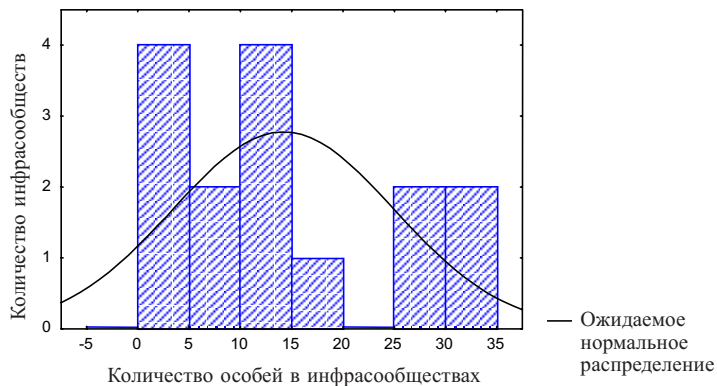


Рис. 283. Сем. Lotidae.

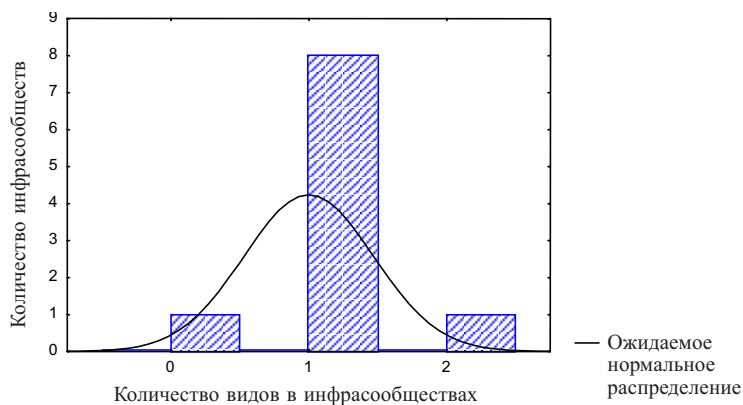


Рис. 284. Сем. Cobitidae.

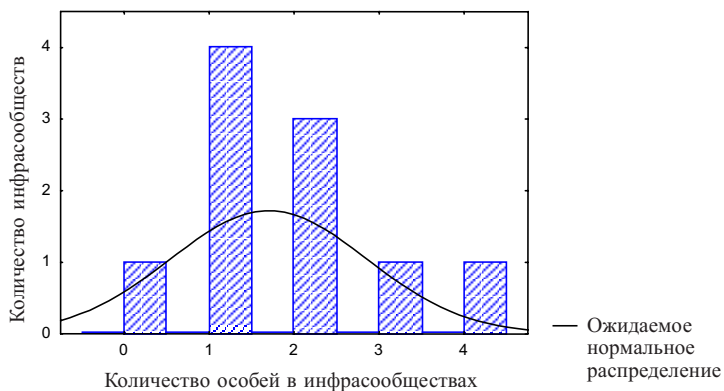


Рис. 285. Сем. Cobitidae.

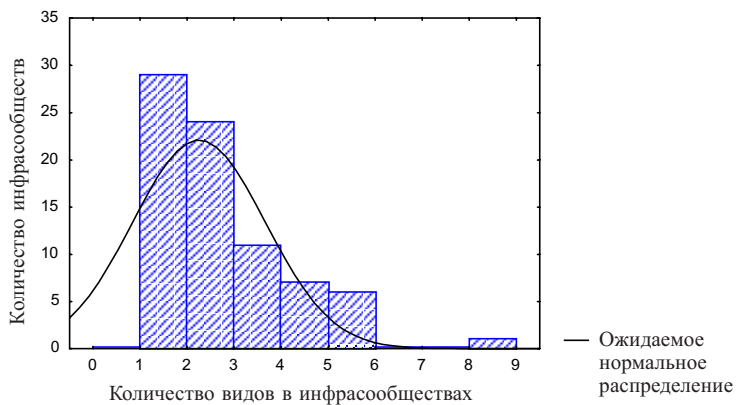


Рис. 286. Сем. Cyprinidae.

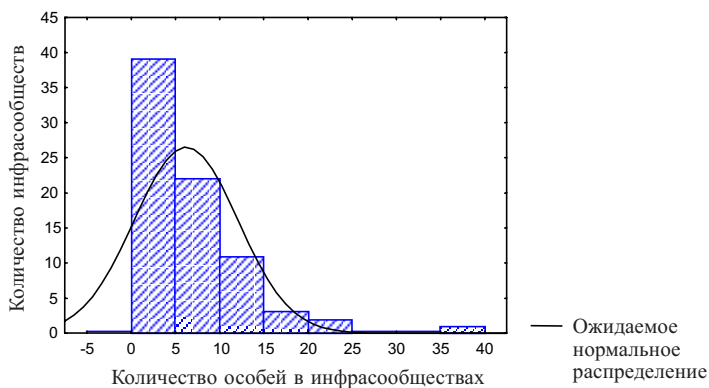


Рис. 287. Сем. Cyprinidae.

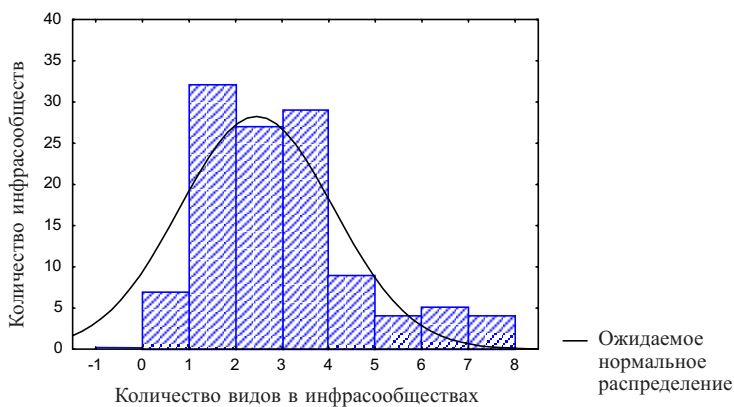


Рис. 288. Сем. Cottidae.

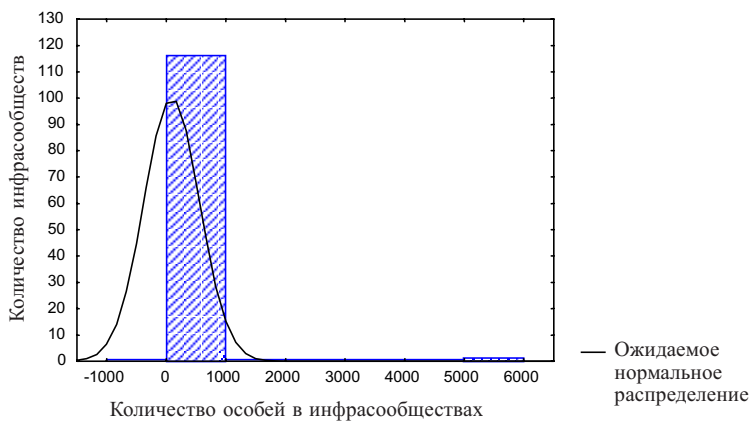


Рис. 289. Сем. Cottidae.

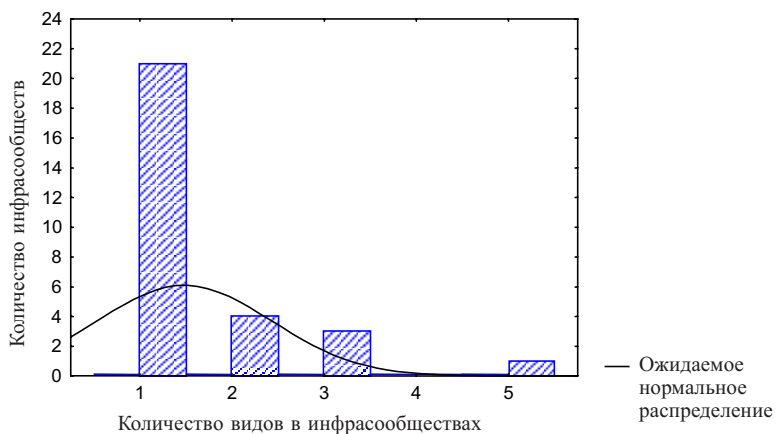


Рис. 290. Сем. Comephoridae.

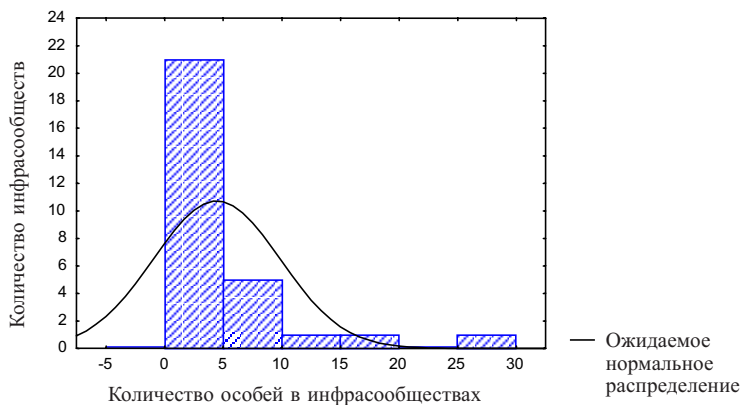


Рис. 291. Сем. Comephoridae.

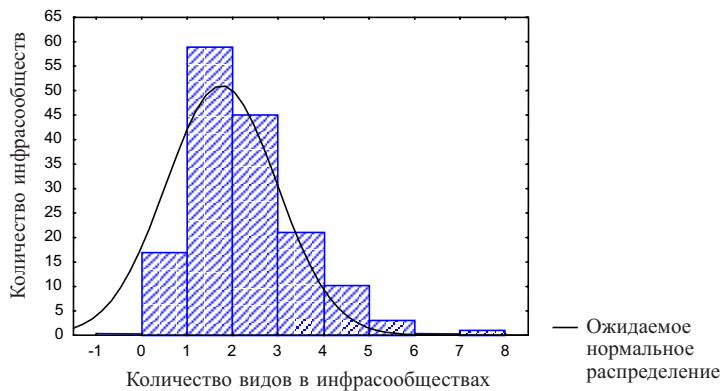


Рис. 292. Сем. Abyssocottidae.

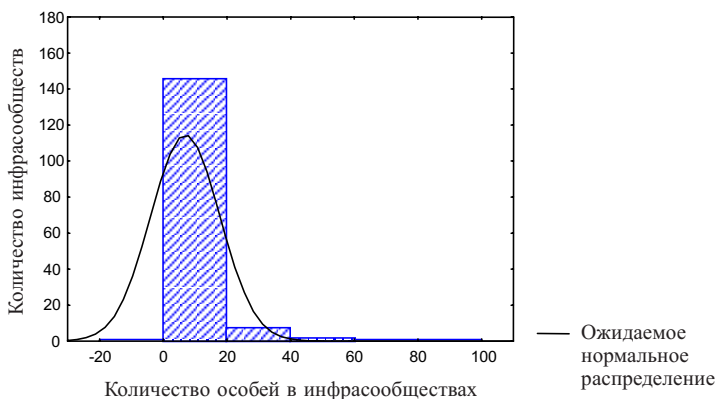


Рис. 293. Сем. Abyssocottidae.

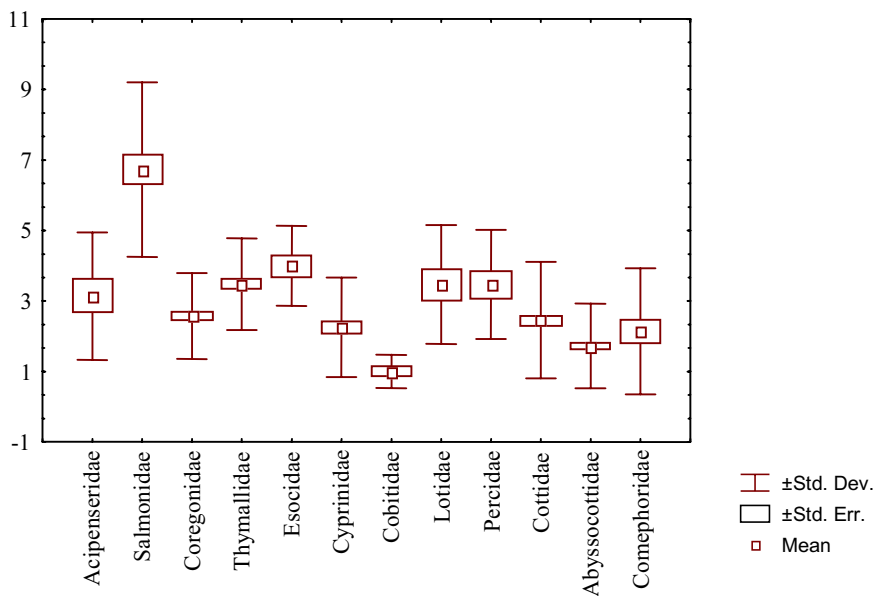


Рис. 294. Изменчивость количества видов в инфрасообществах паразитов рыб из оз. Байкал.

рыбы которых сохранили большое количество специфичных паразитов (рис. 296; табл. 223). Все другие инфрасообщества имеют высокие значения индекса Бергера – Паркера и невысокие значения индексов Бриллюэна и выравненности по обилию, что свидетельствует об их слабой сбалансированности, стохастичности и обедненности.

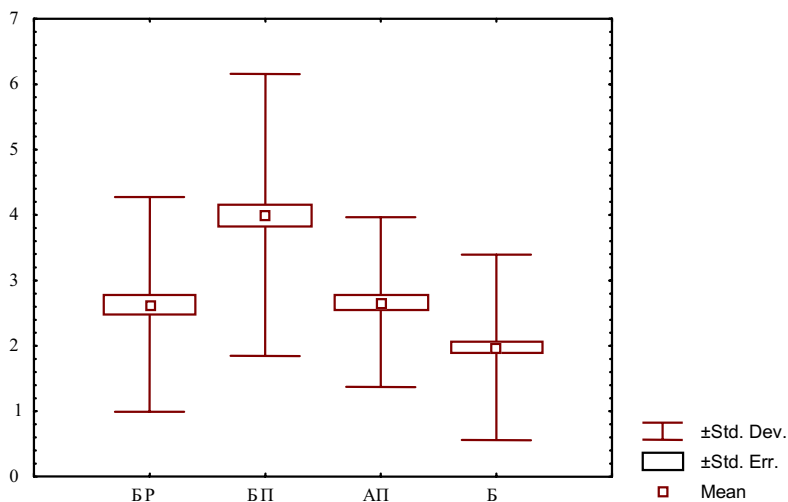


Рис. 295. Изменчивость количества видов в инфрасообществах паразитов рыб различных фаунистических комплексов из оз. Байкал (БР — бореальный равнинный, БП — бореальный предгорный, АП — арктический пресноводный, Б — байкальский фаунистический комплекс).

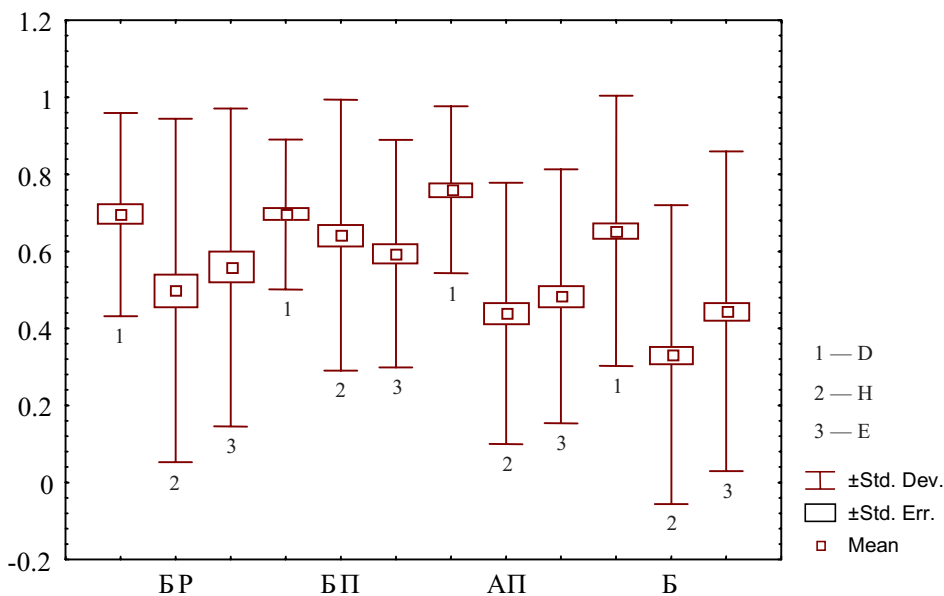


Рис. 296. Изменчивость статистических индексов, характеризующих инфрасообщества паразитов рыб в зависимости от принадлежности их к фаунистическому комплексу (БР — бореальный равнинный, БП — бореальный предгорный, АП — арктический пресноводный, Б — байкальский фаунистический комплекс).

Таблица 223

Статистические характеристики индексов, рассчитанных для инфрасообществ паразитов по фаунистическим комплексам рыб оз. Байкал (наши данные)

Фаунистический комплекс	Индекс	N	X_{cp}	X_{min}	X_{max}	Std. Dev.	Std. Err.
Бореальный равнинный	D	111	0.695	0	1	0.264	0.026
	H	111	0.498	0	1.526	0.446	0.042
	E	111	0.558	0	1	0.413	0.039
Бореальный предгорный	D	160	0.696	0.25	1	0.195	0.016
	H	160	0.642	0	1.542	0.351	0.028
	E	160	0.594	0	1	0.295	0.023
Арктический пресноводный	D	144	0.759	0	1	0.217	0.018
	H	144	0.439	0	1.408	0.339	0.028
	E	144	0.483	0	1	0.329	0.027
Байкальский	D	312	0.653	0	1	0.351	0.019
	H	312	0.332	0	1.504	0.388	0.022
	E	312	0.444	0	1	0.415	0.024

Примечание. Условные обозначения см. в примечании к табл. 221.

Компонентные сообщества

В результате исследований компонентных сообществ паразитов рыб в озере Байкал было установлено, что паразитарные сообщества 33 видов рыб являются разнообразными, сбалансированными (зрелыми), что соответствует следующим значениям индексов биологического разнообразия: индекс Бергера – Паркера $D < 0.5$; выравненность видов по обилию $E > 0.5$; индекс Шеннона $Sch > 1$. Компонентные сообщества 9 видов рыб (омуля, сига, хариуса, пестрокрылой, белой, глубоководной и шершавой широколобок, желтокрылой и длиннокрылой широколобок в период нереста) были отнесены нами к обедненным, несбалансированным, а значит, незрелым, поскольку их индексы биологического разнообразия имеют следующие значения: $D > 0.5$; $E < 0.5$; $Sch < 1$.

Получив эти данные, мы поняли, что эти результаты лишь частично отвечают на наши вопросы, потому что в индексах биологического разнообразия скрылись качественные характеристики зрелости или незрелости сообществ. Кроме того, проанализировав компонентные сообщества паразитов рыб Байкала, мы установили, что состояние сообщества, как в случае его зрелости, так и его незрелости, характеризуется определенной неоднородностью или, точнее, многовариантностью.

Так, согласно полученным данным, было установлено, что зрелым компонентным сообществам паразитов рыб в Байкале соответствуют 5 вариантов сочетаний видов-специалистов и генералистов:

1) видов-специалистов больше, чем генералистов; доля особей специалистов больше доли особей генералистов; доминирует специалист (сообщества паразитов тайменя и серебряного карася);

2) видов-специалистов больше, чем генералистов, доля особей специалистов больше доли особей генералистов; доминирует генералист (обыкновенный гольян, сибирская щиповка);

3) видов-специалистов меньше, чем генералистов; доля особей специалистов больше доли особей генералистов; доминирует специалист (осетр, щука, озерный гольян, панцирная, острорылая, плоская, темная, узкая, тепловодная широколобка);

4) видов-специалистов меньше, чем генералистов (или столько же); доля особей специалистов меньше доли особей генералистов; доминирует специалист (ленок, окунь, большая и малая голомянки, крапчатая и полуголая широколобка);

5) видов-специалистов меньше, чем генералистов (или столько же); доля особей специалистов меньше доли особей генералистов; доминирует генералист (язь, елец, плотва, налим, большеголовая, жирная, песчаная, каменная, малоглазая и горбатая широколобка).

Было отмечено, что в незрелых компонентных сообществах паразитов рыб Байкала видов-специалистов всегда меньше, чем видов-генералистов. Но доля особей специалистов может быть меньше доли особей генералистов при доминировании вида-генералиста (омуль, сиг, пестрокрылая широколобка, желтокрылка и длиннокрылая широколобка в период нереста и глубоководная широколобка), или доля особей специалистов может быть больше доли особей генералистов с доминированием по обилию вида-специалиста (хариус, шершавая и белая широколобка).

Зрелыми компонентными сообществами паразитов рыб-интродуцентов являются сообщества паразитов сома ($D = 0.3$; $E = 0.8$; $Sch = 2.125$; $Smp = 6.09$) и леща ($D = 0.5$; $E = 0.92$; $Sch = 1.65$; $Smp = 2.63$), сообщества пеляди, ротана-головешки и сазана — незрелые ($D > 0.5$; $E < 0.5$; $Sch < 1$; Smp стремится к 1).

С учетом полученных данных мы сочли необходимым рассмотреть все теоретически возможные варианты сочетаний видов-специалистов и генералистов:

- a) a1 — больше видов-специалистов;
a2 — больше видов-генералистов;
- б) б1 — больше доля особей видов-специалистов;
б2 — больше доля особей видов-генералистов;
- в) в1 — доминирует специалист;
в2 — доминирует генералист.

Эти сведения мы внесли в графы таблицы и заполнили ее ячейки данными по компонентным сообществам паразитов рыб Байкала. Теоретически возможны 8 вариантов состояния зрелых компонентных сообществ паразитов. 3 из 8 ячеек остались незаполненными, но вероятность существования таких зрелых сообществ вполне реальна при соответствии этим состояниям значений индексов биологического разнообразия (табл. 224).

Таблица 224

Показатели структуры зрелых компонентных сообществ паразитов рыб в оз. Байкал

	a1	a2
б1в1	<p>1) Карась ($D = 0.375$; $E = 0.756$; $Sch = 1.741$; $Smp = 4.8$); гаймень ($D = 0.285$; $E = 0.519$; $Sch = 1.406$; $Smp = 5.43$). $SchT_{min} - SchT_{max} = 2.303 - 2.708$ $SmpT_{min} - SmpT_{max} = 10 - 15$</p>	<p>3) Осетр ($D = 0.439$; $E = 0.787$; $Sch = 1.92$; $Smp = 4.57$); щука ($D = 0.469$; $E = 0.679$; $Sch = 1.492$; $Smp = 3.235$); озерный голяян ($D = 0.584$; $E = 0.586$; $Sch = 1.221$; $Smp = 2.461$); широколобки панцирная ($D = 0.581$; $E = 0.736$; $Sch = 1.185$; $Smp = 2.657$), острорылая ($D = 0.333$; $E = 0.945$; $Sch = 1.311$; $Smp = 4.135$), плоская ($D = 0.557$; $E = 0.674$; $Sch = 1.676$; $Smp = 2.966$), темная ($D = 0.655$; $E = 0.651$; $Sch = 1.047$; $Smp = 2.206$), узкая ($D = 0.365$; $E = 0.817$; $Sch = 1.958$; $Smp = 5.317$), тепловодная ($D = 0.55$; $E = 0.741$; $Sch = 1.192$; $Smp = 2.737$). $D_{min} - D_{max} = 0.333 - 0.655$ $E_{min} - E_{max} = 0.586 - 0.945$ $Sch_{min} - Sch_{max} = 1.047 - 1.958$ $Smp_{min} - Smp_{max} = 2.202 - 5.317$ $SchT_{min} - SchT_{max} = 1.609 - 2.485$ $SmpT_{min} - SmpT_{max} = 4 - 12$</p>
б1в2	<p>2) Обыкновенный голяян ($D = 0.269$; $E = 0.874$; $Sch = 2.096$; $Smp = 6.975$); щиповка ($D = 0.412$; $E = 0.977$; $Sch = 1.073$; $Smp = 2.238$). $SchT_{min} - SchT_{max} = 1.098 - 2.398$ $SmpT_{min} - SmpT_{max} = 3 - 11$</p>	
б2в1		<p>4) Ленок ($D = 0.617$; $E = 0.464$; $Sch = 1.257$; $Smp = 2.29$); окунь ($D = 0.45$; $E = 0.797$; $Sch = 1.836$; $Smp = 4.178$); голомянки большая ($D = 0.413$; $E = 0.709$; $Sch = 1.423$; $Smp = 3.321$), малая ($D = 0.477$; $E = 0.794$; $Sch = 1.381$; $Smp = 3.191$); широколобки крапчатая ($D = 0.283$; $E = 0.844$; $Sch = 2.285$; $Smp = 7.334$), полуголая ($D = 0.36$; $E = 0.36$; $Sch = 1.259$; $Smp = 3.614$). $D_{min} - D_{max} = 0.283 - 0.617$ $E_{min} - E_{max} = 0.464 - 0.844$ $Sch_{min} - Sch_{max} = 1.257 - 2.285$ $Smp_{min} - Smp_{max} = 2.27 - 7.334$ $SchT_{min} - SchT_{max} = 1.386 - 2.944$ $SmpT_{min} - SmpT_{max} = 4 - 19$</p>
б2в2		<p>5) Язь ($D = 0.250$; $E = 0.949$; $Sch = 1.187$; $Smp = 6.986$)</p>

По нашим данным, минимальным количеством случаев представлены сообщества, имеющие следующие варианты структуры: a1b1v1, a1b1v2, a2b2v2. В первых двух вариантах доминируют виды-специалисты по количеству видов и доле особей, отличие состоит в доминантном виде (специалист или генералист), в последнем варианте во всех случаях доминируют генералисты. Первый и последний случаи являются прямо противоположными, но те и другие сообщества являются зрелыми. Максимальным количеством случаев представлены сообщества с двумя вариантами структуры: a2b1v1 и a2b2v1. При доминировании количества видов-генералистов, вид-доминант — специалист, а по доле особей могут доминировать как специалисты, так и генералисты.

В связи с тем, что, согласно нашим данным, в незрелых компонентных сообществах паразитов количество видов-специалистов всегда меньше количества видов-генералистов, теоретически возможное количество вариантов таких сообществ будет только 4 (в 2 раза меньше, чем зрелых сообществ) (табл. 225):

а) a1 (больше видов-специалистов) — в незрелых сообществах этот вариант отсутствует;

a2 — больше видов-генералистов;

Таблица 225

Показатели структуры незрелых компонентных сообществ паразитов рыб
из оз. Байкал

	a2
b1v1	Хариус (D = 0.7; E = 0.428; Sch = 0.992; Smp = 1.89); широколобки шершавая (D = 0.743; E = 0.596; Sch = 0.826; Smp = 1.386), белая (D = 0.769; E = 0.492; Sch = 0.882; Smp = 1.678). $D_{\min}-D_{\max} = 0.7-0.769$ $E_{\min}-E_{\max} = 0.428-0.596$ $Sch_{\min}-Sch_{\max} = 0.826-0.992$ $Smp_{\min}-Smp_{\max} = 1.386-1.89$ $SchT_{\min}-SchT_{\max} = 1.386-2.485$ $SmpT_{\min}-SmpT_{\max} = 4-12$
b1v2	
b2v1	
b2v2	Омуль (D = 0.654; E = 0.285; Sch = 0.772; Smp = 2.086); сиг (D = 0.633; E = 0.479; Sch = 0.871; Smp = 1.92); широколобки желтокрылая (D = 0.992; E = 0.03; Sch = 0.054; Smp = 1.017), длиннокрылая (D = 0.953; E = 0.131; Sch = 0.275; Smp = 1.112) в период нереста; широколобки пестрокрылая (D = 0.828; E = 0.514; Sch = 0.565; Smp = 1.098), глубоководная (D = 0.731; E = 0.575; Sch = 0.926; Smp = 1.857). $D_{\min}-D_{\max} = 0.633-0.992$ $E_{\min}-E_{\max} = 0.03-0.575$ $Sch_{\min}-Sch_{\max} = 0.054-0.926$ $Smp_{\min}-Smp_{\max} = 1.017-2.086$ $SchT_{\min}-SchT_{\max} = 1.098-2.398$ $SmpT_{\min}-SmpT_{\max} = 3-11$

- б) б1 — больше доля особей видов-специалистов;
 б2 — больше доля особей видов-генералистов;
 в) в1 — доминирует специалист;
 в2 — доминирует генералист.

Согласно данным таблицы 226, незрелым сообществам соответствуют 4 варианта сочетаний видов-специалистов и генералистов, и эти же варианты имеют место в зрелых компонентных сообществах. По нашему мнению, это очень интересная информация. Но пока ее трудно объяснить однозначно.

Согласно нашим данным, не удастся установить четко выраженной связи значений статистических индексов и качественной структуры сообществ.

Таблица 226

Теоретически возможные варианты структуры компонентных сообществ паразитов рыб

Зрелые сообщества	Незрелые сообщества
а1б1в1	
а1б1в2	
а1б2в1	
а1б2в2	
а2б1в1	а2б1в1
а2б1в2	а2б1в2
а2б2в1	а2б2в1
а2б2в2	а2б2в2

Примечание. Жирным шрифтом выделены варианты сообществ, представленные в наших материалах.

Структура паразитарных сообществ и распределение рыб по глубинам

Одной из основных особенностей Байкала являются его большие глубины, что позволяет сравнивать его с морскими и океаническими водоемами. Так, по данным М.М. Кожова (1962), средняя глубина озера составляет 700 м, максимальная — 1620 м. Исследователями Байкала было предложено несколько схем вертикального деления озера по глубинам (Кожов, 1962; Базикалова, 1945; Талиев, 1948).

Д.Н. Талиевым — известным исследователем байкальских рогатковидных рыб — была предложена схема, которая отражает вертикальные особенности обитания этой группы рыб в Байкале. Он выделяет в Байкале 5 вертикальных зон: литоральную (0–5 м), сублиторальную (5–100 м), профундальную (100–300 м), псевдоабиссальную (300–500 м), абиссальную (ниже 500 м). Д.Н. Тали-

ев (1955) отмечал, что проведенные им исследования батиметрического распределения бычков показали некоторую «затушеванность» (по нашему мнению, это следует понимать как невыраженность) батифильности байкальских рогатковидных рыб. Приуроченность отдельных форм Cottoidei к различным батиметрическим зонам Байкала имеет следующую картину: к литорали и сублиторали приурочено 37.9% (11 видов), к профундали 34.5% (10), к псевдоабиссали 13.7% (4) и к абиссали 13.7% (4). Основываясь на современных данных (Sideleva, 2001), в целом можно констатировать, что в настоящее время в Байкале известно 33 вида рогатковидных рыб (с учетом новых видов) и распределение их по глубинам соответствует представленной ранее Талиевым схеме. Так, в литорали и сублиторали отмечено 36.3% (12 видов), в профундали 33.3% (11), в псевдоабиссали и абиссали по 15.2% (по 5 видов).

В этой связи интересные данные приводит В.В. Тахтеев (2000), анализируя особенности батимального распределения байкальских гаммарид. Им было установлено, что количество ультраглубоководных форм (встреченных на глубинах более 500 м) заметно уменьшилось: с 18 до 13 видов (Бекман, 1984). Причем, как было отмечено этим исследователем, в списке видов «за единичными исключениями, остались только встречающиеся чрезвычайно редко или даже описанные по однократным находкам» (Тахтеев, 2000: 296–297).

Дж. Барнард (Barnard, 1961) также проанализировал материалы, собранные в ходе изучения морских и океанических глубин от 400 до 6000 м; он сопоставил глубоководную и мелководную фауну гаммарид, установив, что большая часть морских абиссальных видов (81) донных бокоплавов принадлежит к родам, включающим преимущественно сублиторальные виды, незначительная часть (21 вид) — к преимущественно батимальным родам и только 6 видов — к монотипическим абиссальным родам. По мнению Барнарда, малая степень обособленности абиссальной фауны гаммарид объясняется недавним заселением абиссали этими животными.

Первые сведения о вертикальном распределении паразитов рыб Байкала были приведены в работах В.А. Догеля и его коллег (Догель и др., 1949; Догель, Боголепова, 1957). В зависимости от мест находок ими были выделены мелководные (глубина обитания 0–100 м) и глубоководные (более 100 м) паразиты, а также эврибатные паразиты, которые обитают и выше, и ниже 100-метрового уровня.

Позднее анализ принадлежности паразитов к обитанию в различных батимальных зонах был проведен В.Е. Заикой для паразитов рогатковидных рыб, экология которых, по мнению этого ученого, является ярким отражением многообразия и обширности байкальских биотопов (Заика, 1965).

В.Е. Заика (1965), основываясь на оригинальных данных Д.Н. Талиева (1955), составил схему вертикального распределения байкальских Cottoidei. Из схемы были исключены только голомянки, как пелагические рыбы с широким диапазоном вертикальных миграций. Анализ литературных и собственных данных позволил В.Е. Заике прийти к заключению о том, что освоение больших глубин пара-

зитами «шло параллельно с освоением новых хозяев из состава оригинальной фауны открытого Байкала (рыб и беспозвоночных)» (Заика, 1965: 17). По данным В.Е. Заики (1965), всего у байкальских рогатковидных рыб был отмечен 51 вид паразитов, причем у рыб из профундальной зоны встречено менее половины этого числа видов.

Имеющиеся у нас материалы по компонентным сообществам паразитов были систематизированы в соответствии с глубиной отлова рыб и с принадлежностью этой глубины к той или иной вертикальной зоне (табл. 227).

Анализ полученных данных показал, что наиболее зрелыми паразитарными сообществами являются сообщества из сублиторальной, профундальной и псевдоабиссальной зон. Компонентные сообщества паразитов рыб литорали являются незрелыми, поскольку характеризуются высокими значениями индекса Бергера – Паркера (>0.5) и низкими — выравненности видов по обилию (<0.5), Шеннона (<1) и Симпсона (стремится к 1). В литорали, профундали и псевдоабиссали зарегистрировано одинаковое количество видов-специалистов — 4; все они являются эндемиками рогатковидных рыб. В сублиторали отмечено 10 видов-специалистов, среди которых преобладают специфичные паразиты сиговых и хариусовых рыб.

Структура паразитарных сообществ литорали, сублиторали и профундали соответствует варианту а2б2в2, псевдоабиссали — а2б2в1.

Таблица 227

Характеристики компонентных сообществ паразитов рыб оз. Байкал
в зависимости от глубины их обитания

Вертикальная зона	N	AB	АЛ	Доминирующий вид	D	E	Sch SchT	$\frac{Smp}{SmpT}$
Литораль, 0–5 м (песчаная, каменная, желтокрылая широколобка)	19	13	6	<i>Proteocephalus exiguus</i>	0.95	0.09	$\frac{0.267}{2.944}$	$\frac{1.087}{19}$
Сублитораль, 5–100 м (длиннокрылая широколобка, омуль, сиг, хариус)	23	18	5	<i>Proteocephalus exiguus</i>	0.49	0.5	$\frac{1.527}{3.135}$	$\frac{3.099}{23}$
Профундаль, 100–300 м (голомянки, большеголовая, жирная и пестрокрылая широколобки)	15	13	2	<i>Proteocephalus exiguus</i>	0.51	0.68	$\frac{1.834}{2.708}$	$\frac{3.515}{15}$
Псевдоабиссаль, 300–500 м (рыбы семейства Abyssocottidae)	15	13	2	<i>Dactylogyrus colonus</i>	0.28	0.8	$\frac{2.17}{2.708}$	$\frac{6.019}{16}$
Абиссаль, более 500 м	Данные отсутствуют							

Примечание. N — количество видов паразитов.

Структура паразитарных сообществ и возраст рыб

В.А. Догель (1958) сформулировал для паразитологии правило о том, что с возрастом увеличивается экстенсивность и интенсивность заражения организмов паразитами; при этом им было отмечено, что имеются данные, свидетельствующие о том, что с возрастом возможно и снижение зараженности рыб.

Возраст относится к тем биологическим характеристикам рыб, которые, как правило, отражают специфические биологические особенности изучаемого вида. Известно, что сложности в отборе материала заключаются в том, что зачастую у исследователя отсутствует возможность получения статистически достоверного материала, отражающего возрастную структуру вида. Обычно приходится иметь

Таблица 228

Характеристики компонентных сообществ паразитов различных возрастных групп *Coregonus autumnalis migratorius* из оз. Байкал

Возрастная группа рыб	N	Количество видов				D	E	$\frac{Sch}{SchT}$	$\frac{Smp}{SmpT}$
		AB	AL	C	Г				
3+	4	2	2	1	3	0.5	0.858	$\frac{1.191}{1.386}$	$\frac{3.185}{4}$
4+	4	2	2	1	3	0.37	0.958	$\frac{1.328}{1.386}$	$\frac{3.794}{4}$
5+	11	7	4	2	9	0.35	0.833	$\frac{1.998}{2.398}$	$\frac{5.742}{11}$
6+	11	7	4	2	9	0.53	0.611	$\frac{1.523}{2.398}$	$\frac{3.08}{11}$
7+	10	7	3	2	8	0.56	0.609	$\frac{1.403}{2.302}$	$\frac{2.793}{10}$
8+	10	7	3	2	8	0.45	0.636	$\frac{1.397}{2.302}$	$\frac{3.202}{10}$
9+	6	4	2	1	5	0.62	0.557	$\frac{0.998}{1.792}$	$\frac{2.181}{6}$
10+	6	4	2	1	5	0.71	0.528	$\frac{0.947}{1.792}$	$\frac{1.98}{6}$
11+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13+	5	4	1	2	3	0.78	0.402	$\frac{0.647}{1.609}$	$\frac{1.569}{5}$
14+	5	4	1	2	3	0.46	0.648	$\frac{1.043}{1.609}$	$\frac{2.505}{5}$
15+	3	2	1	1	2	0.77	0.637	$\frac{0.701}{1.099}$	$\frac{1.623}{3}$

Примечание. N — общее количество видов паразитов.

дело с однообразной по возрасту выборкой, что, естественно, не позволяет оценить влияние возраста хозяина на паразитофауну.

В наших материалах имеются сравнительно большие выборки по паразитам омуля, сига. Все они представлены относительно большим количеством разновозрастных групп рыб. Анализ этих материалов позволил нам представить возрастную структуру компонентных сообществ паразитов этих рыб из озера Байкал.

Значения статистических индексов свидетельствуют о том, что у омуля в возрасте 3+...5+ сообщества паразитов являются хорошо сбалансированными и разнообразными, то есть зрелыми. После 6+ отмечается постепенное увеличение значений индекса Бергера – Паркера, что показывает преобладание численности одного вида над численностью других и отражается на снижении показателей выравненности видов по обилию, индексов Шеннона и Симпсона (табл. 228). У рыб в возрасте 14+ и 15+ компонентные сообщества паразитов зрелые, поскольку они хорошо сбалансированы по численности видов и особей, а также характеризуются сравнительно высокими индексами Шеннона и Симпсона. Сопоставление данных по компонентным сообществам паразитов и изменчивости индекса обилия в различных возрастных группах свидетельствует о том, что молодые (3+, 4+) и старшевозрастные (13+...14+) группы рыб подвержены заражению паразитами

Таблица 229

Характеристики компонентных сообществ паразитов различных возрастных групп *Coregonus lavaretus* из оз. Байкал

Возрастная группа рыб	N	Количество видов				D	E	Sch SchT	Smp SmpT
		AB	AJ	C	Г				
2+	4	4	0	0	4	0.58	0.807	$\frac{1.119}{1.386}$	$\frac{2.869}{4}$
3+	3	3	0	0	3	0.68	0.694	$\frac{0.762}{1.099}$	$\frac{1.877}{3}$
4+	5	4	1	0	5	0.88	0.322	$\frac{0.518}{1.609}$	$\frac{1.292}{5}$
5+	5	4	1	0	5	0.75	0.499	$\frac{0.804}{1.609}$	$\frac{1.74}{5}$
6+	8	7	1	2	6	0.32	0.749	$\frac{1.558}{2.079}$	$\frac{4.088}{8}$
7+	8	7	1	2	6	0.43	0.709	$\frac{1.474}{2.079}$	$\frac{3.322}{8}$
8+	8	7	1	4	4	0.3	0.799	$\frac{1.661}{2.079}$	$\frac{4.669}{8}$
9+	9	6	3	3	6	0.72	0.451	$\frac{0.991}{2.197}$	$\frac{1.877}{9}$
10+	8	6	2	2	6	0.49	0.674	$\frac{1.401}{2.079}$	$\frac{3.08}{8}$

Примечание. N — общее количество видов паразитов.

в меньшей степени, что может быть связано со стратегией паразитических организмов с точки зрения успешности осуществления жизненного цикла — сохранением молодой части популяции хозяев и бесперспективностью заражения старшевозрастных групп.

Анализ компонентных сообществ паразитов сига в возрасте 2+...10+ показывает, что в возрастной структуре рыб существует несколько групп сообществ: сбалансированное и зрелое сообщество паразитов в возрасте 2+, незрелое и несбалансированное в возрасте 3+...5+, зрелые и разнообразные сообщества паразитов у рыб в возрасте 6+...8+ (табл. 229).

Структура паразитарных сообществ и трофическая дифференциация рыб

В литературе отсутствуют специальные исследования, которые касаются вопросов трофической дифференциации байкальских рыб. Изучению питания рыб Байкала посвящено большое количество исследований, по результатам которых байкальские рыбы относятся к эврифагам, поскольку используют в пищу самые разные объекты (Sideleva, 2002).

В этой связи весьма интересны выводы, сделанные Г.В. Никольским (1953), который, давая оценку биологической специфике фаунистических комплексов, отмечал, что «в пределах фаунистического комплекса в результате более или менее одновременного возникновения видов, его слагающих, наблюдается расхождение спектров питания и тем самым — ослабление напряженности пищевых отношений» (Никольский, 1953: 67).

Стабильность пищевых условий, по мнению Никольского, определяет и «дробность» пищевых ниш; спектры питания видов, образующих фаунистический комплекс, ограничиваются определенными пределами, и поэтому виды являются стенофагами. При нестабильных кормовых условиях формы, приспособившиеся к кормам, численность которых подвержена значительным колебаниям, периодически элиминируются, и разнообразие форм, слагающих комплекс, сокращается. Поэтому, как считает Никольский, можно прийти к заключению, что чем более широкую пищевую нишу занимают виды, образующие комплекс, тем, следовательно, в менее стабильных условиях шло его развитие и тем к большему диапазону кормов они адаптированы, т.е. являются эврифагами (Никольский, 1947, 1953).

Несмотря на то, что большинство байкальских рыб имеют довольно широкие спектры питания, некоторых из них вполне можно систематизировать по этому признаку и использовать в оценке компонентных сообществ паразитов. Анализ полученных данных позволяет заключить, что к зрелым сообществам относятся сообщества паразитов бентофагов и хищников; для планктофагов оно является незрелым, поскольку имеет все черты несбалансированности — высокий индекс Бергера – Паркера и низкие значения индексов выравненности по обилию и Шен-

Таблица 230

Характеристики компонентных сообществ паразитов в зависимости от пищевой специализации рыб из Байкала (наши данные)

Пищевая специализация рыб	N	AB	AL	D	E	Sch	SchT	Smp	SmpT
Планктофаги (желтокрылка, длиннокрылка, голомянки, омуль)	22	17	5	0.86	0.21	0.66	3.09	1.36	22
Бентофаги (осетр, сиг)	19	17	2	0.41	0.62	1.81	2.94	3.82	19
Бентофаги (рыбы семейства Abyssocottidae)	16	13	3	0.27	0.8	2.23	2.77	6.73	16
Хищники (ленок, таймень, щука, окунь, налим)	44	38	6	0.51	0.52	1.97	3.78	3.35	44

Примечание. N — общее количество видов паразитов.

нона (табл. 230). Эти результаты косвенно могут являться подтверждением данных о сравнительной молодости планктонного сообщества в целом для экосистемы Байкала (Берзрукова и др., 1991; Khursevich et al., 2000; Хурсевич и др., 2001).

Структура паразитарных сообществ рыб согласно их пищевой специализации представлена разными вариантами: в случае зрелых компонентных сообществ соответствует следующим вариантам: a1b1v1 (паразиты рыб-бентофагов), a2b2v1 (бентофаги семейства Abyssocottidae), a1b2v1 (отмечен у хищников, у которых доля видов-генералистов в сообществах увеличивается за счет хищничества); для незрелых компонентных сообществ (планктофаги) — a2b2v2.

Сравнительный анализ данных о состоянии паразитарных сообществ рыб-планктофагов и бентофагов, обитающих в Байкале (табл. 230) и в Белом море (табл. 231), позволил нам прийти к выводу, что эти сообщества у рыб из

Таблица 231

Характеристики компонентных сообществ паразитов в зависимости от пищевой специализации рыб из Белого моря
(по материалам С.С. Шульмана, Р.Е. Шульман-Альбовой, 1953)

Пищевая специализация рыб	N	AB	AL	D	E	Sch	SchT	Smp	SmpT
Планктофаги:									
Сайка	18	12	6	0.271	0.819	2.413	2.89	—	18
Беломорская сельдь	10	2	8	0.246	0.906	2.133	2.3	—	10
Пинагор	13	6	7	0.466	0.679	1.744	2.565	—	13
Бентофаги:									
Керчак	16	13	3	0.236	0.803	2.226	2.77	—	16
Четырехрогий бычок	9	3	6	0.234	0.959	2.108	2.2	—	9

Примечание. N — общее количество видов паразитов.

Белого моря являются зрелыми, поскольку хорошо сбалансированы и разнообразны. Это также может являться косвенным подтверждением относительной молодости паразитарного сообщества рыб-планктофагов в озере Байкал (по сравнению с сообществами рыб и паразитов из Белого моря) в связи с недавним (в плейстоцене – голоцене) заселением Байкала рыбами и паразитами арктического пресноводного фаунистического комплекса (глава 9).

Структура паразитарных сообществ и систематическое положение рыб

Нами были исследованы компонентные сообщества рыб, относящихся к 14 семействам: Acipenseridae, Salmonidae, Coregonidae, Thymallidae, Esocidae, Cyprinidae, Percidae, Lotidae, Cobitidae, Siluridae, Odontobutidae, Cottidae, Abyssocottidae, Comephoridae. Исключительно аборигенными являются 10 семейств; семейство Cyprinidae включает как аборигенные, так и завезенные из других регионов виды рыб, а представители семейств Siluridae и Odontobutidae появились в Байкале в результате акклиматизационных работ.

Анализ полученных нами данных о структуре компонентных сообществ паразитов аборигенных байкальских рыб показал, что наибольшее количество видов паразитов отмечено в сем. Cyprinidae (32), наименьшее — в сем. Cobitidae (3). Наибольшее количество автогенных видов также отмечено у карповых (29), а наименьшее у вьюновых (3). Максимальное количество аллогенных видов паразитов встречено у рыб, относящихся к семействам сиговых и налимовых (по 5). Аллогенные виды отсутствовали у вьюновых рыб, а у осетровых и шуковых их отмечено по 1 виду. Видов-специалистов больше всего у сиговых (13) и карповых (24), меньше всего у налимовых и голомянковых (по 1 виду). Генералистов более всего в семействах керчаковых (Cottidae) — 17 и глубоководных широколобок (Abyssocottidae) — 13; менее всего у вьюновых (Cobitidae) — 1.

Значения индексов, характеризующих компонентные сообщества паразитов рыб, относящихся к различным семействам, свидетельствуют о том, что наиболее сбалансированным и устойчивым, а значит, и зрелым является компонентное сообщество паразитов сем. Cyprinidae. Наименее сбалансированными являются сообщества паразитов семейств Coregonidae и Cottidae (рис. 297; табл. 232).

Структура a1b1v1 характерна для сем. Cyprinidae, a2b1v1 — для Esocidae, Acipenseridae, Coregonidae и Thymallidae, a1b1v2 — для Cobitidae, a2b2v1 — для Percidae, Comephoridae и Abyssocottidae, a1b2v2 — для Salmonidae и Lotidae, a2b2v2 — для Cottidae.

Анализ компонентных сообществ многоклеточных паразитов рогатковидных рыб позволил выявить следующие данные о них. Компонентное сообщество паразитов рыб сем. Cottidae представлено 20 видами многоклеточных паразитов. Среди них 5 видов имеют простой, 15 — сложный жизненный цикл. Автогенных видов — 14, аллогенных — 6. Доминирует автогенный генералист *Proteocephalus*

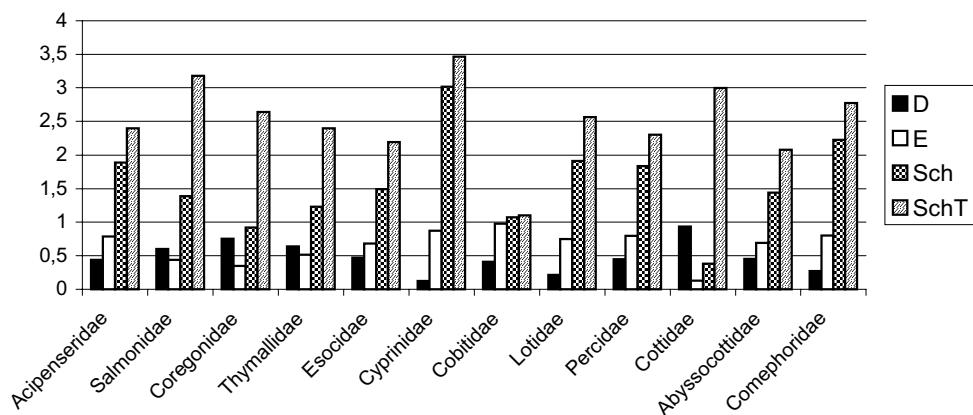


Рис. 297. Значения статистических индексов, характеризующих компонентные сообщества паразитов, в соответствии с принадлежностью рыб-хозяев к определенным семействам.

Таблица 232

Некоторые характеристики компонентных сообществ паразитов рыб оз. Байкал, относящихся к различным семействам

Семейство рыб	N	Количество видов				D	E	Sch	SchT
		AB	АЛ	С	Г				
Acipenseridae	11	10	1	4	7	0.439	0.787	1.887	2.398
Salmonidae	24	22	2	13	11	0.601	0.437	1.389	3.178
Coregonidae	14	9	5	7	7	0.757	0.348	0.919	2.639
Thymallidae	11	9	2	3	8	0.638	0.515	1.231	2.398
Esocidae	9	8	1	4	5	0.469	0.679	1.492	2.197
Cyprinidae	32	29	3	24	8	0.127	0.871	3.019	3.466
Cobitidae	3	3	0	2	1	0.412	0.977	1.073	1.098
Lotidae	13	8	5	1	12	0.214	0.747	1.915	2.565
Percidae	10	8	2	2	8	0.45	0.797	1.836	2.303
Cottidae	20	16	4	3	17	0.938	0.13	0.383	2.996
Abyssocottidae	8	6	2	1	7	0.452	0.693	1.441	2.773
Comephoridae	16	13	3	3	13	0.271	0.803	2.225	2.079

Примечание. N — общее количество видов паразитов.

exiguus (паразит находится на молодой нестробилированной стадии взрослой фазы развития).

Компонентное сообщество паразитов сем. *Abyssocottidae* представлено 16 видами многоклеточных паразитов. 5 видов имеют простой, 11 — сложный жизненный цикл. Автогенных видов — 13, аллогенных — 3. Доминирует автогенный специалист, эндемик Байкала — *Dactylogyrus colonus*.

Компонентное сообщество паразитов сем. Comenphoridae представлено 8 видами паразитов; один из них имеет простой, 7 — сложный жизненные циклы. Автогенных видов — 6; аллогенных — 2. Доминирует автогенный специалист, эндемик Байкала — *Gyrodactylus comenphori*.

Значения статистических индексов свидетельствуют о том, что компонентные сообщества паразитов эндемичных семейств Comenphoridae и Abyssocottidae являются более устойчивыми и сбалансированными по сравнению с таковыми рыб сем. Cottidae. Эти данные могут являться косвенным подтверждением известных предположений о том, что предки современных эндемичных семейств рогатковидных рыб заселили Байкал в более ранние исторические сроки (Сиделева, 1982, 1993).

Структура компонентных сообществ и принадлежность хозяев к фаунистическим комплексам

Анализ компонентных паразитарных сообществ фаунистических комплексов рыб, обитающих в озере Байкал, показал, что компонентное сообщество паразитов бореального равнинного комплекса является наиболее зрелым и отличается высокой сбалансированностью, что отражается на высоких значениях выравниваемости видов по обилию, индекса Шеннона и низких значениях индекса Бергера – Паркера (табл. 233). К незрелым и слабо сбалансированным относятся сообщества паразитов байкальского и арктического пресноводного фаунистических комплексов, для которых характерны низкие значения выравниваемости видов по обилию, индекса Шеннона и высокие значения индекса Бергера – Паркера, что, по

Таблица 233

Некоторые характеристики компонентных сообществ паразитов рыб в зависимости от принадлежности к фаунистическим комплексам

Фаунистический комплекс	N	AB	AL	D	E	Sch Sch T	Smp SmpT
Бореальный равнинный	46	41	5	0.145	0.832	3.185 3.828	16.608 46
Бореальный предгорный	26	23	3	0.448	0.513	1.744 3.258	3.552 26
Арктический пресноводный	23	16	7	0.744	0.324	1.015 3.135	1.746 23
Байкальский	24	18	6	0.863	0.237	0.744 3.178	1.34 24
Сино-индийский	20	17	3	0.339	0.643	1.989 3.091	4.663 20

Примечание. N — общее количество видов паразитов.

нашему мнению, определяется сравнительно недавним включением в него паразитов из других фаунистических комплексов. Очень большие значения индекса Бергера – Паркера определяются высокой численностью у бычковых рыб цестод рода *Proteocephalus*, для которых Cottoidei являются паратеническими хозяевами. Это также определяет низкие значения индексов выравненности видов по обилию, Шеннона и Симпсона.

Структура паразитарных сообществ, согласно предложенной классификации, для бореального равнинного и бореального предгорного фаунистических комплексов соответствует варианту a1b1v1, для арктического пресноводного — a2b1v1, для байкальского — a2b2v2.

Таким образом, представлена классификация компонентных паразитарных сообществ рыб Байкала по соотношению видов-специалистов и генералистов, а также по долям их особей: 5 вариантов зрелых и 2 варианта незрелых компонентных сообществ. Установлено, что зрелые сообщества паразитов характерны для глубоководного Байкала, незрелые — для его литорали. Зрелые сообщества паразитов отмечены для рыб семейства Cyprinidae. Зрелые сообщества паразитов рыб в Байкале отмечены у хищных рыб и рыб-бентофагов, незрелые — у планктофагов. Зрелые паразитарные сообщества характерны для рыб бореального равнинного и бореального предгорного фаунистических комплексов, незрелые — для байкальского и арктического пресноводного.

На основе предложенной классификации показано, что теоретически могут существовать только 8 вариантов зрелых компонентных сообществ паразитов и 4 варианта незрелых сообществ. Не выявлено определенных связей между значениями статистических индексов и качественными характеристиками сообществ.

Часть III

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПАРАЗИТОФАУНЫ РЫБ ОЗЕРА БАЙКАЛ И ПУТИ ЕЕ ФОРМИРОВАНИЯ

Зоогеографический анализ представляет собой один из важных этапов изучения фаун различных организмов (независимо от их систематической принадлежности). При ревизии любой фауны вполне естественно возникает потребность оценить особенности ее распространения и реконструировать историю формирования в пределах данной территории. Как показывает опыт подобных исследований, результатов в решении такого рода задач можно достигнуть, применяя исторические и экологические подходы, логично дополняющие друг друга (Гусев, 1955; Полянский, 1958; Трофименко, 1969; Митенев, 1973, 1974; Пугачев, 1984; Ермоленко, 1992; Румянцев, 1996; и др.).

Известно, что группы неродственных видов, связанные вместе комплексом экологических условий, могли расселяться и эволюционировать совместно, в то время как близкородственные виды нередко имеют разные экологические потребности (Banarescu, 1970, 1992).

Экологические условия изменялись во времени под влиянием как глобальных, так и местных факторов. Вследствие этого зоогеографический анализ требует использования данных многих дисциплин — исторической геологии, палеогеографии, палеоклиматологии, палеонтологии и т.д. Естественно, что задачи зоогеографического анализа будут решаться более эффективно при разносторонних подходах. Разные территории могли менять свой зоогеографический ранг во времени в зависимости от присутствия животных одних систематических групп и фаун и исчезновения или проникновения других (Флеров и др., 1974). Зоогеографические построения, основанные на распространении только одной систематической группы организмов, могут не соответствовать данным по другим группам вслед-

ствие разных темпов эволюции, разной способности организмов к расселению и, вероятно, по другим причинам.

Известно, что паразитические организмы представляют широкие возможности для зоогеографического анализа (Пугачев, 1984), поскольку им свойственны следующие особенности:

- паразиты представляют собой понятие экологическое, а не систематическое;
- паразитофауна одного вида хозяина состоит из представителей нескольких систематических групп;
- паразиты, имеющие сложный жизненный цикл, связаны в своем развитии и распространении с различными группами организмов;
- специфичность некоторых групп паразитов позволяет учитывать и палеонтологические данные.

Все эти особенности паразитических организмов дают возможность использовать в зоогеографическом анализе данные по биологии, экологии и филогении их хозяев, а также палеонтологические и палеогеографические сведения.

Л.С. Берг (1949б) на основе ихтиологических данных впервые выделил озеро Байкал (без притоков) в отдельную Байкальскую подобласть Голарктической области с одной Байкальской провинцией.

В.А. Догель с соавторами (1949) провели ревизию паразитофауны рыб озера Байкал и определили его зоогеографическое положение. Согласившись с тем, что и по паразитологическим данным Байкал вполне соответствует рангу Байкальской подобласти, они вместе с тем отметили, что паразитофауна рыб Байкала отличается от других водоемов бедностью. У 28 обследованных ими видов рыб (из 41 вида рыб, известных к тому времени), было выявлено 62 вида паразитов. Главные причины бедности паразитофауны, по мнению этих авторов, следующие:

1) специфические условия Байкала, которые препятствуют его заселению многими представителями сибирской фауны;

2) большая часть (24 из 41 известного вида) — представители однотипной фауны рогатковидных рыб, имеющих общее происхождение; если эта фауна возникла в недавнее геологическое время (в постплиоцене), то она еще не успела дивергировать и приобрести большого разнообразия; если же эти рыбы представляют собой древние реликты, то, как все реликты, они испытывают и сильное обеднение своей паразитофауны;

3) недостаточная изученность паразитофауны рыб Байкала.

Благодаря тщательному анализу этим исследователям удалось выяснить происхождение большинства найденных паразитов, разделить их на эндемиков и неэндемиков. Они представили следующую схему деления паразитофауны рыб Байкала в соответствии с их распространением и происхождением:

А. Неэндемичные виды

I. Широко-палеарктические.

II. Специально-сибирские, или ледовитоморские.

Б. Эндемичные виды

I. Эндемики бычковых рыб (коттоидные эндемики):

- палеоэндемики,
- неоэндемики.

II. Эндемики, не связанные с бычковыми рыбами:

- эндемики, которые произошли от паразитов лососевых рыб,
- эндемики, которые произошли от паразитов карповых рыб.

Схема В.А. Догеля и его коллег, по нашему мнению, в целом отражает результаты эволюционных процессов, которые могли происходить у паразитов и которые способствовали формированию современной паразитофауны рыб Байкала. Этим авторам принадлежит заслуга в оценке главных элементов этой фауны и ее общего генезиса с выявлением основных корней. Не следует забывать также, что В.А. Догель и его коллеги были последователями идеи Г.Ю. Верещагина (1935, 1940а, б), который в фауне Байкала впервые предложил различать три комплекса: байкальский, сибирский и сибирско-байкальский.

Однако следует отметить, что в настоящее время данная схема требует некоторых дополнений по крайней мере по двум причинам:

1) существенно расширились исследования паразитов рыб Байкала; новые данные требуют ревизии и оценки с разных позиций;

2) дополнены сведения об ихтиофауне озера Байкал: были описаны 4 новых вида рогатковидных рыб (Сиделева, 1999; Sideleva, 2001); также в составе ихтиофауны появились 6 новых видов рыб, интродуцированных в Байкал, что отразилось на составе паразитофауны рыб озера.

В.Е. Заика в монографическом исследовании «Паразитофауна рыб озера Байкал» (1965) также уделил внимание вопросам зоогеографии паразитов. Паразитофауна рыб в то время насчитывала, по его данным, 145 видов и подвидов, причем $\frac{3}{5}$ их составляли паразиты широко распространенные. В.Е. Заика считает, что байкальские условия не являются непреодолимыми для так называемых «северных» паразитов, которые успешно обитают и в условиях открытого Байкала. Отсутствие в Байкале некоторых видов широко распространенных паразитов В.Е. Заика объясняет действием биотического фактора — отсутствием их промежуточных хозяев. Им было высказано предположение о том, что различия в паразитофауне рыб притоков и самого Байкала, вероятно, связаны с приобретением рыбами в ходе нереста в реках новых видов паразитов, подобно морским рыбам, идущим на нерест из моря в реки.

Н.М. Пронин (Pronin, 2002) указывает 215 видов паразитов рыб Байкала, относящихся к 12 типам и 21 классу беспозвоночных животных: Kinetoplastida — 11, Diplomonadea — 1, Muxosporea — 45, Coccidiida — 4, Microsporidea — 2, Cyrtostomata — 1, Hymenostomatida — 3, Peritricha — 22, Haplosporidea — 2, Aspidogastrea — 1, Amphilinida — 1, Monogenea — 35, Cestoda — 19, Trematoda — 24, Nematoda — 14, Eoacanthocephala — 1, Palaeoacanthocephala — 4, Hirudinea — 8, Bivalvia — 1, Crustacea — 15, Arachnida — 1. Отмечается, что все

эндемичные виды паразитов связаны с рыбами подотряда Cottoidei (Pronin, 2002). По более поздней оценке (Пронин, 2004), у рыб Байкала паразитирует 221 вид, включая 36 эндемичных.

Эти данные свидетельствуют о том, что паразитологические исследования рыб Байкала продолжаются, поскольку в литературе появляются новые сведения об их видовом разнообразии, описываются новые таксоны (Хамнуева, 2001; Балданова, Пронин, 2001а, б), продолжается изучение экологии отдельных паразитов. Кроме того, в последние годы начаты молекулярно-биологические исследования паразитов байкальских рыб (Русинек, Кузнецов, 2001, 2002а, б; Rusinek, Kuznedelov, Rusinek, 2000; Rusinek et al., 2000; и др.). Можно считать, что паразиты рыб озера Байкал, по сравнению с другими водоемами, являются наиболее изученными организмами.

Глава 5. ФАУНИСТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС КАК ЕДИНИЦА ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

В настоящее время считается общепризнанным, что анализ любой фауны, слагающейся из различных по своему происхождению и экологическим потребностям групп, необходимо начинать с выявления этих групп или элементов, которые являются единицами зоогеографического анализа (Штегман, 1938). Достоинства и недостатки различных методов классификации фауны Т. Арльдом (Arldt, 1907, 1938), Б.К. Штегманом (1938), Г.В. Никольским (1953, 1956), Г. Латтином (Lattin, 1967), П. Банареску (Banarescu, 1970) подробно охарактеризованы О.Н. Пугачевым (1984). Интересный и очень детальный критический анализ правомочности выделения фаунистических комплексов был проведен Е.Л. Сычевской (1983). Главные критические замечания этого исследователя, основанные на ихтиологических и палеонтологических данных, можно изложить в следующих положениях:

1. Выделение на основе ихтиологических черт отдельных видовых ассоциаций с общим происхождением означает выделение родовых совокупностей.

2. На основе существующих фаунистических комплексов нельзя выделить исторически первичную обстановку обитания одной и той же фауны, так как первичной может оказаться ландшафтная зона, ныне не имеющая аналогов.

3. Ландшафтные характеристики отдельных сообществ, внешне представляющихся однотипными, могут быть исторически глубоко неравнозначными. Существуют фаунистические комплексы и соответствующие им ландшафты, не тождественные друг другу во времени.

4. Теория фаунистических комплексов смешивает понятия общности происхождения и общей исторической судьбы, то есть на самом деле выделяют группы родов по принципу их совместного существования в определенной зоогеографической зоне. По мнению Е.К. Сычевской (1983), при этом возникает противоречие, в силу которого каждую такую фауну можно рассматривать и как самостоятельный фаунистический комплекс, и как сумму элементов предшествующих (или существующих) комплексов.

5. В понимании фаунистических комплексов как исторически устойчивых ассоциаций, один и тот же род или группа родов могут входить в разные комплексы.

Основные замечания Е.К. Сычевской относятся к определенным недостаткам, содержащимся в самом понятии «фаунистического комплекса». Г.В. Никольский (1956) писал, что фаунистический комплекс — это группа видов, связанных общностью происхождения, то есть развитием в одной географической зоне, к условиям которой эти виды приспособлены. Это определение следует понимать так, что с появлением новой географической зоны или восстановлением близкой по своим основным параметрам к ранее существовавшей, в ней формируются виды, ей соответствующие.

Поэтому, вероятнее всего, общность исторической судьбы будет определяющей для подавляющего большинства видов, формирующих фаунистический комплекс, но не для всех, поскольку велика вероятность присутствия в комплексе и других видов, не связанных общностью происхождения с основной группой видов, на что, по нашему мнению, совершенно справедливо указывает Е.К. Сычевская (1983).

Здесь следует подчеркнуть, что теория фаунистических комплексов в основном складывалась в пределах одной науки — ихтиологии, что, вероятно, и привело к противоречиям, которые отразились в критических замечаниях Е.К. Сычевской. С учетом существующих мнений мы считаем, что в настоящее время назрела необходимость проведения дальнейшего теоретического анализа известных представлений о фаунистическом комплексе и его положении в разных фаунах. Сотрудничество в этом вопросе ихтиологов и ихтиопаразитологов, по нашему мнению, должно быть продуктивным.

С самого начала применения понятия фаунистического комплекса в ихтиопаразитологии не было сомнений в том, что представители разных родов, например *Tetraonchus* и *Muxidium*, могут входить в один фаунистический комплекс и что выделение фаунистических комплексов не может означать выделение родовых совокупностей на основе экологических черт отдельных видов. Довольно сложно представить, что род в целом (так же как и семейство, отряд и класс) должен принадлежать к какому-либо фаунистическому комплексу. Более вероятно представить, что фаунистические комплексы состоят из видов, а не из таксонов других рангов.

Мы также поддерживаем мнение О.Н. Пугачева и считаем наиболее приемлемым разделение фауны на фаунистические комплексы (типы фаун) — метод, часто используемый при анализе ихтиопаразитофаун (Гусев, 1955; Трофименко, 1969; Стрелков, Шульман, 1971; Екимова, 1976; Донец, 1979; Пугачев, 1984, 1990; Джалилов, Пугачев, 1985; Ермоленко, 1992; Ермоленко и др., 1998; Доровских, 2002; и др.).

Таким образом, основным признаком фаунистического комплекса является общность исторической судьбы, которая, по Г.В. Никольскому (1947, 1953), предполагает и сходные требования к условиям среды обитания. Поскольку установить происхождение видов часто бывает довольно сложно, распределение их по фаунистическим комплексам проводится на основе взаимоотношений с окружающей средой. Действительно, в большинстве случаев (но не всегда) виды, принадлежащие к одному фаунистическому комплексу, имеют общее происхождение. Но общие экологические особенности отдельных видов тоже не всегда являются показателями общности их исторического прошлого. Фаунистический комплекс формируется из видов, возникших в определенные сроки в данных условиях обитания, а также из видов и форм, представляющих остатки более древнего комплекса (или комплексов), претерпевшего изменения в новых условиях. Несмотря на гетерогенность происхождения видов, составляющих один фаунисти-

ческий комплекс, они характеризуются сходством экологии, выработавшимся в результате существования в сходных экологических условиях.

О.Н. Пугачев (1999а) дает следующее определение фаунистического комплекса: это — группа видов, связанных общностью исторической судьбы и (или) длительным существованием в одной географической зоне и поэтому обладающих сходными экологическими потребностями. В этой трактовке фаунистический комплекс представляет собой совокупность фаунистических элементов, ранее составлявших другие экологические совокупности (фаунистические комплексы), а также видов, появление которых связано с формированием определенной физико-географической зоны. В настоящий момент эта трактовка фаунистического комплекса считается ихтиопаразитологами наиболее полной, отвечающей всем требованиям зоогеографического анализа. В ней учтены в основном все недостатки, отмеченные Е.К. Сычевской (1983). В этой трактовке не отражены только вопросы динамики отношений между фаунистическими комплексами и физико-географическими зонами. Суть этих динамических связей заключается в следующем. Главной причиной эволюции земной поверхности и климата является дрейф материков. Приращение океанической литосферы также приводит к глобальным трансгрессиям и регрессиям; трансгрессии вызывают смягчение климата, что приводит к «размыванию» широтной зональности (или исчезновению какой-либо географической зоны), а регрессии, наоборот, вызывают усиление континентальности климата и усиливают широтную зональность (Ушаков, Ясаманов, 1984). Таким образом, трансгрессии приводят к смешиванию фаунистических комплексов, гибели некоторых видов, адаптированных к определенным условиям вполне конкретных географических зон; в периоды регрессий происходит формирование новых фаунистических комплексов за счет ранее существовавших или за счет появления новых видов, предки которых составляли ранее существовавшие комплексы. Поэтому вследствие многократных изменений уровня океана, глобальности проявлений последствий этих изменений, фаунистический комплекс во времени выступает как динамическая группировка, находящаяся в определенный исторический момент в состоянии равновесия и связанная в своем становлении с ранее существовавшими комплексами.

Исходя из сказанного, мы, так же как и О.Н. Пугачев (1984, 1990, 1999а), А.В. Ермоленко (1992), Г.Н. Доровских (2002) и др., полагаем, что в формировании фаунистических комплексов определяющим фактором являются условия окружающей среды, а не общность происхождения видов, входящих в комплекс.

О.Н. Пугачев (1984) предложил систематизировать зоогеографический анализ, выполнив его на примере паразитов рыб северо-востока Азии, по следующей схеме:

1. Изучение современного распространения таксономических групп паразитов (видов, родов, семейств и т.д.), а также, если возможно, выяснение их происхождения.

2. Выделение фаунистических комплексов (единиц зоогеографического анализа).

3. Выяснение истории формирования паразитофауны.

4. Анализ путей становления фауны паразитов.

Эта схема ранее была использована нами при зоогеографическом анализе cestод отряда *Proteocephalidea* (Русинек, 1990), моногеней и нематод Байкала (Русинек, 2001а, б) и паразитов рыб его притоков (Русинек, Русинек, 2000).

Глава 6. ГЕОЛОГИЧЕСКИЕ И КЛИМАТИЧЕСКИЕ СОБЫТИЯ, СОПРОВОЖДАВШИЕ ВОЗНИКНОВЕНИЕ И СТАНОВЛЕНИЕ ОЗЕРА БАЙКАЛ И ЕГО ФАУНЫ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРНЫХ ДАННЫХ)

Геологические события

Озеро Байкал — самый глубокий пресный водоем планеты. Его чистейшие воды наполняют межгорную Байкальскую впадину, которая является «центральной звеном в цепи генетически подобных впадин крупнейшей в Евразии внутриконтинентальной рифтовой зоны, образовавшейся в кайнозойскую эру» (последние 60 млн лет истории Земли) в результате «грандиозных процессов растяжения литосферы, проявившихся в узкой (200–300 км) и протяженной (около 1800 км) зоне на фоне общего сжатия литосферы окружающих пространств» (Мац и др., 2001: 5).

Образование южной и средней впадин началось в позднем олигоцене, а северной — со второй половины миоцена; при этом глубина первых достигала 300–500 м, а северной — 100 (?) м (Мац и др., 2001).

Ранее предположения относительно глубины водоемов были высказаны Г.Г. Мартинсоном (1961), С.М. Поповой (1981), С.М. Поповой с соавторами (1989) на основе анализа малакофауны.

Байкальские палеоклиматические записи и их хорошая корреляция с морскими кислородно-изотопными данными свидетельствуют о том, что изменения климата внутриконтинентальной части Евразии соответствовали глобальным климатическим колебаниям в Северном полушарии, обусловленным изменением орбитальных параметров и инсоляции Земли (Карabanов и др., 2001). Исследования донных отложений оз. Байкал свидетельствуют о многократных оледенениях этого региона в плейстоцене, более частых, чем это записано в региональных схемах Сибири. Литологическое строение осадков озера Байкал показывает, что похолодания климата, зафиксированные в Северном полушарии, в байкальском регионе сопровождались развитием горных оледенений. Байкальские осадки свидетельствуют о том, что в эпоху Брюнес (0.8 млн лет назад) в районе озера было 9 ледниковых периодов. Их число и возраст совпадают с морскими изотопными летописями. Длительность каждого из таких оледенений составляла 7–30 тыс. лет. В Байкальской записи во время ледниковых эпох также отмечены небольшие пики увеличения продуктивности диатомовых водорослей. Считают, что так проявляются кратковременные потепления (длительность одного из них соответствует 10 тыс. лет); относительное потепление климата соответствует увеличению среднегодовой температуры на 2 °С (Карabanов и др., 2001).

При изучении осадочного разреза впадины Байкала методом сейсмопрофилирования были получены данные, позволяющие восстановить геологическую историю озера, начиная с раннего плиоцена (Бухаров, Фиалков, 1996). В раннем плиоцене после крупных дифференцированных поднятий в Байкальской рифтовой зоне на юге был образован Праманзурский сток из Байкала, однако уже в эоплейстоцене темп тектонических движений замедлился и в районе острова Ольхон, и в Приольхонье, о чем свидетельствуют происходившее здесь накопление субэаральных глин и красноземное почвообразование (Мац, 1986). Процессы континентального литогенеза (образование субэаральных глин, красноцветов, лессовидных пород) характеризовали также возвышенные пространства Академического хребта, который в плиоцене был единой морфоструктурой с островом Ольхон и не покрывался водами пра-Байкала. В раннем плиоцене – эоплейстоцене, в связи с контрастными тектоническими движениями, начала интенсивно формироваться и затопляться северная котловина (впадина) (Бухаров, Фиалков, 1996). Большое значение в формировании главных морфоструктур рельефа, а также в заполнении Байкальской впадины основным объемом водных масс имел плейстоценовый период в развитии Байкальского рифта. В нижнем плейстоцене уровень северного Байкала был на 120–150 м выше современного уровня.

Среднеплейстоценовое оледенение на Байкале было максимальным (Базаров и др., 1981; Мац, 1986). В этот период начались наиболее интенсивные тектонические движения по всему обрамлению Байкальского рифта — резкое поднятие его горного обрамления и прогибание впадин Байкала. Северная впадина, начавшая заполняться осадками в плиоцене, претерпевает резкое углубление. Таяние ледников привело к повышению уровня водной поверхности; плейстоценовые террасы средней части Академического хребта (современные Ушканьи о-ва) покрываются водой. Северная впадина, не связанная в это время с центральной и южной, разрастается к северу за счет Верхнеангарской впадины, которая также была залита озерными водами.

Район Ушканьих островов и значительная часть Академического хребта с миоцена – раннего плиоцена постоянно представляли собой возвышенные пространства, отделявшие северную впадину от центральной и южной (Бухаров, Фиалков, 1996). Считается, что отсутствие отложений I сейсмокомплекса на Академическом хребте свидетельствует об очень молодом его опускании под воды Байкала, произошедшем, вероятно, не позднее позднего плейстоцена – раннего голоцена. Затопление Академического хребта связано с его тектоническими опусканиями по серии ступенчатых сбросов с амплитудой опускания внутрь впадины Байкала до 400–500 м. Именно на этих глубинах были отмечены раннеплиоценовые пляжные галечники на склонах Академического хребта (Геолого-геофизические..., 1979; Зоненшайн и др., 1993). В конце плейстоцена – начале голоцена в результате произошедшего мощного разлома произошло отделение Академического хребта от Ушканьего порога.

В течение четвертичного периода Байкал неоднократно был бессточным водоемом. Бессточным озеро Байкал было в течение 100 тыс. лет, в период, когда был закрыт сток через пра-Манзурку (700–500 тыс. лет назад) и перед началом открытия Иркутского стока в бассейн реки Енисея (около 400 тыс. лет назад). Иркутский сток не обеспечивал равновесной разгрузки вод Байкала, о чем свидетельствуют неоднократные перемещения водотоков Иркутского направления и смены стока как от Байкала в Иркутск через Култучно-Ильчинскую долину, так и в обратном направлении (Кононов, Мац, 1986). Нарушению постоянства Иркутского стока могли способствовать и неоднократно возникающие ледовые плотины, а также айсберги.

Прекращение Иркутского стока связано с образованием Лиственничного залива и Ангарской прорези, которое произошло в период между сарганом и ранним – средним голоценом, то есть между 18–15 и 5–7 тыс. лет назад, что подтверждается развитием неотектонических («сейсмогенных») разломов в подводном Лиственничном тектоническом блоке (Лут, 1964; Подражанский, 1982; Кононов, 1986; Мац, 1986; Бухаров, Фиалков, 1996).

Гипотеза Г.У. Линдберга о влиянии изменений уровня океана на развитие крупных озер

Г.У. Линдберг (1955, 1972) впервые обратил внимание на влияние колебаний уровня океана на фауну пресноводных рыб. На основе анализа современного распространения пресноводных рыб им была обоснована теория трансгрессий и регрессий океана. Было показано, что эти колебания носили планетарный характер в плиоцене и четвертичном периоде.

Г.У. Линдбергом (1986) была выдвинута гипотеза о влиянии изменений уровня океана на развитие крупных озер: «Совершенно очевидно, что при понижении уровня океана понижался и уровень крупных озер, расположенных на равнинах в пределах изогипс от 0 до 200 м и входящих в бассейны рек, впадающих в океан или в связанные с ним моря» (Линдберг, 1986: 5). Байкал в прошлом был связан с северными морями через речную и озерную сеть, о чем могут свидетельствовать рогатковидные рыбы, байкальский тюлень, которые, являясь байкальскими эндемиками, имеют морское происхождение.

Возникает вопрос: в какое время Байкал мог испытывать воздействие океана? Как свидетельствуют геологические данные по истории Прибайкалья, непосредственных связей морских бассейнов и Байкала здесь не было зарегистрировано (Кононов, 1986). В данном случае, вероятно, следует говорить об опосредованном воздействии трансгрессий океана на формирование фауны озера Байкал (Верещагин, 1935, 1940а, б; Мартинсон, 1961; Старобогатов, 1970; и др.).

Существование древнего стока вод Байкала через Голоустенско-Манзурскую долину (р. пра-Манзурка) относят ко времени 2 млн лет назад (Нагорья..., 1974;

Кононов, 1986). Именно по этому водотоку воды Байкала соединялись с рекой Леной. Естественно предположить, что Лена в большей степени была подвержена влиянию трансгрессий и регрессий океана. Вероятнее всего, именно по Лене могли осуществляться миграции гидробионтов, предки которых через реку пра-Манзурку также могли заселить и Байкал. Как отмечает Е.Е. Кононов (1986), река пра-Манзурка по своим гидродинамическим характеристикам была похожа на Ангару, но, в отличие от последней, в ней отсутствовали резкие перепады уровня и пороги, которые могли бы препятствовать проникновению гидробионтов в Байкал.

Таким образом, можно предполагать, что известные трансгрессии океана, приходящиеся на плиоцен и четвертичный период, вполне могли способствовать заселению р. Лены морскими и эстуарными видами гидробионтов, а через реку пра-Манзурку, сток через которую из озера существовал 2 млн лет назад, они, вероятнее всего, могли проникнуть и в Байкал.

Пра-Манзурка, вероятно, была не единственным путем для проникновения гидробионтов в Байкал. Вполне могли существовать и другие водотоки, по которым также происходило расселение рыб (восточное направление, северное направление). Не следует обходить вниманием данные о том, что, например, «современная гидросеть древнее хребтов и впадин тектонического происхождения и существенной перестройки гидрографической сети на Селенгинском среднегорье не было» (Мац и др., 2001: 212, со ссылкой на: Базаров, 1968). В настоящее время считается, что, вероятно, с олигоцена, а может быть, и с более раннего времени существует байкальское направление стока р. Селенги (Базаров, 1968; Логачев, 1974; Мац и др., 2001).

Речная сеть северного Прибайкалья проанализирована Д.-Д.Б. Базаровым с соавторами (1981). Было установлено, что она принадлежит к бассейнам Лены и Байкала. Формирование байкальской речной сети связано с прогибанием впадин (Северо-Байкальской, Верхнеангарской) и поднятием хребтов в плиоцене – четвертичном периоде. Установлено также, что в отдельных местах сохранились и доплиоценовые долины; молодые долины имеют следы ледникового влияния, многие долины «омоложены» в позднечетвертичное время: «они глубоко врезаются, каньонообразные, глубоко расчлениают высокие выравненные поверхности и плато» (Мац и др., 2001: 212).

Гипотеза Г.У. Линдберга позволяет понять, как в удаленном от морей и океанов Байкале могли появиться животные организмы, современные родственники которых являются обычными обитателями морских водоемов.

Климат Прибайкалья в кайнозое

Климат и его изменения, как известно, определяют многие природные процессы и геосторические события, которые отражаются на формировании флоры и фауны регионов суши и отдельных водоемов и, в частности, биоты озера

Байкал. Восстановление этих событий основано на сопоставлении ареалов ископаемых и современных видов животных и растений. Считается, что для палеогена степень родства моллюсков находится на уровне рода и подрода, для антропогена — на уровне вида и подвида (Попова и др., 1989).

Данные о климатических событиях кайнозоя представлены в серии публикаций (Попова, 1969, 1971, 1980; Литология..., 1972; Белова, 1975, 1985; Кайнозойские..., 1976; Баранова, Бискэ, 1979; Ясаманов, 1982; Фрадкина, Жарикова, 1984; Будыко, 1984; Попова и др., 1989; Палеогеографическая..., 1994; Безрукова, 2000; Zubakov, Borzenkova, 1990; Karabanov et al., 1998; и др.). Эти данные мы систематизировали таким образом, чтобы представить, какие климатические изменения могли влиять на формирование современной ихтио- и паразитофауны озера Байкал.

Наиболее древние элементы кайнозоя изучены в Предбайкальском прогибе: здесь известны верхнемеловые, палеоценовые и эоценовые отложения. Литологические и палинологические данные показывают, что климат в конце мела – палеогене в этом регионе был близким к климату влажных тропиков и субтропиков. Растительность среднего эоцена отличалась разнообразием сообществ. Климат был очень теплый и влажный, близкий к современному субтропическому. В позднем эоцене – раннем олигоцене из состава пыльцевых комплексов почти полностью исчезает пыльца тропических форм (*Aralia*, *Palmae*), резко уменьшается количество пыльцы *Muricaceae*, *Liquidambar*, увеличивается количество растений, характерных для пребореальной и даже для юга умеренной подзоны: *Juglandaceae*, *Fagaceae*, *Betulaceae*. Как показали исследования климата, в палеоцене началось потепление, которое достигло максимума в эоцене, а в олигоцене температуры резко снизились (Будыко, 1984). По данным Н.А. Ясаманова (1982), в умеренных широтах среднегодовые температуры начала палеоцена были +14...+16 °С, а к концу палеоцена поднялись до +22...+24 °С и достигали максимума в середине эоцена. Эти изменения установлены и в пределах континентов по соотношению Ca и Sr в раковинах пресноводных моллюсков.

Климатические условия олигоцене – миоцена восстановлены по данным изучения малакофаун и палинофлор танхойской и баяндайской свит (Попова, 1969, 1971, 1980; Попова и др., 1989). Позднепалеогеновая – ранненеогеновая малакофауна (нижняя часть танхойской свиты) представлена 55 таксонами, близкородственные формы которых в настоящее время обитают в основном в центральном и южном Китае (Сино-Индийская область, Китайская и Индо-Малайская подобласти). В раннетанхойское время здесь росли смешанные хвойно-широколиственные леса, основными компонентами которых были американский (грецкий) орех, гикори, бук, дуб, каштан, липа, клен, ильм, в небольшом количестве отмечена пыльца магнолии, ликвидамбара, разнообразные сумачовые. По берегам водоемов росли кипарис, нисса, ольха, папоротники. Все эти данные свидетельствуют о теплом климате, близком к субтропическому. Аналогичный состав растительности отмечен и в верхних горизонтах каменной свиты (нижний олигоцен) Предбайкальского прогиба (Кайнозойские..., 1976).

В более высоких горизонтах танхойской и баяндайской свит, соответствующих среднему миоцену, в составе палинофлоры начинают доминировать споры и пыльца растений умеренно теплолюбивых хвойно-широколиственных, а позднее и широколиственно-хвойных лесов; появляются пыльцевые зерна полыни, сложноцветных. В верхних горизонтах разреза танхойской и баяндайской свит (верхний миоцен – средний плиоцен) в составе палинофлор преобладают сосны, ели, тсуги. Все эти данные свидетельствуют о том, что во второй половине миоцена происходило постепенное снижение температуры и увлажнение (Литология..., 1972; Белова, 1975). Моллюски этого времени (известно 20 таксонов) обнаруживают родство с современной малакофауной субтропической зоны (ее северной подзоны) (Попова, 1981). Среднегодовые температуры воздуха были не менее +10 °С, но более вероятно +12...+14 °С.

Следы климатического оптимума в отложениях миоцена (вторая половина нижнего – первая половина среднего миоцена) выявлены и на сопредельных территориях (Баранова, Бискэ, 1979; Фрадкина, Жарикова, 1984). По данным изотопного анализа океанических осадков, в миоцене отмечено потепление (Будыко, 1984).

Климат поздних этапов миоцена и плиоцена характеризуется многократным чередованием аридных и гумидных фаз при общем усилении аридизации (около 10–2.5 млн лет назад).

Анализ изменений видового состава и количественных характеристик спикул губок в донных осадках озера Байкал позволил выделить три периода в развитии спонгиофауны: 3.1–2.9, 2.9–2.5, 2.5–2.1 млн лет назад. Спонгиофауна первого периода соответствует условиям тепловодного водоема. В ней отмечено 42 формы спикул, из которых 15 современных (сем. *Lubomirskiidae*) и 27 фоссильных (теплолюбивые *Spongillidae*); во втором периоде из состава фауны выпадает большинство теплолюбивых фоссильных видов — их отмечено только 11 (из 27), что свидетельствует о резком похолодании; в третьем периоде начинается восстановление спонгиофауны, уже не имеющей того многообразия, которое отмечалось до похолодания. Отмечается только 23 типа спикул, включая 8 фоссильных (Вейнберг, 2001).

Среднегодовые температуры были выше +5 °С и, вероятно, приближались к +10...+12 °С, что соответствует температурам северной подзоны субтропической зоны. Господствовали ландшафты, близкие к современным полупустыням; аридные фазы чередовались с фазами увлажнения климата. Здесь обитали крупные (носорог, гиппарион, росомаха, кабарга, олени) и мелкие (тушканчики, цокоры, ранние полевки) млекопитающие. Все они различались по экологическим потребностям (часть из них требовательна к обильной растительности, а часть обитает в условиях сухих степей и полупустынь). Сходная ландшафтно-климатическая обстановка в это время отмечалась на обширных территориях южной Сибири, Монголии и Северного Кавказа.

Климатические колебания в среднем и позднем плейстоцене приводили к периодическому развитию горно-долинных ледников и межледниковьям. Леднико-

вые отложения широко распространены на северном Байкале и в горах Хамар-Дабана. Древнейшие морены имеют среднеплейстоценовый возраст. Многие ледники достигали береговой линии и сползли в Байкал. В районе г. Северобайкальска в тонкослойных озерных песках, содержащих диатомовую флору байкальского комплекса, встречаются крупные валуны со следами ледниковой обработки (Попова и др., 1989). Фауна моллюсков холодных фаз плейстоцена представлена холодовыносливыми видами из числа обитающих в Прибайкалье.

Среднегодовые температуры этого периода были значительно ниже современных. В периоды межледниковых потеплений в малакофауне повышалась роль водных моллюсков, увеличивалось их видовое разнообразие (Попова и др., 1989).

Благодаря хорошей сохранности позднеплейстоценовых – голоценовых отложений ученым в деталях удалось реконструировать природные условия за последние 100 тыс. лет.

Было установлено, что поздний неоплейстоцен начинался с теплой (межледниковой) эпохи — казанцевской 130(140)–73(75) тыс. лет назад. Для межледниковья определены три климатических оптимума: 140–117, 117–105, 105–75 тыс. лет назад (Архипов, Волкова, 1994; Mangerud et al., 1998; Karabanov et al., 1998; Безрукова, 2000).

Период 140–117 тыс. лет назад был наиболее теплым, что способствовало широкому развитию кедрово-пихтовых лесов в условиях влажного умеренно-континентального климата, более влажного и менее континентального, чем современный. Наличие в осадках пыльцы лещины, липы, вяза свидетельствует о некоторой примеси этих пород. Кедрово-пихтовые леса с редкой примесью липы в настоящее время распространены на юго-востоке Алтая, где средняя температура января $-17\text{ }^{\circ}\text{C}$, средняя температура июля $+16.4\text{ }^{\circ}\text{C}$, среднегодовая $+0.7\text{ }^{\circ}\text{C}$, сумма осадков составляет более 800 мм/год. Данные позволяют предполагать существование сложной, аналогичной современной, структуры ландшафтов горного региона (Безрукова, 2000).

Причиной последовавшего затем глубокого похолодания в Сибири 117–105 тыс. лет назад считается изменение характера атмосферной циркуляции в Северном полушарии. Основным источником поступления влаги в Евразию и Сибирь является Северо-Атлантический перенос. Этот тип атмосферной циркуляции существовал на протяжении всего плейстоцена (Базаров, 1968; Zubakov, Borzenkova, 1990).

73(75)–53(55) тыс. лет назад на юге Восточной Сибири климатическая обстановка была неоднородной. Сокращались ареалы лесной растительности. Вначале господствовали лесотундровые и тундрово-степные ландшафты. Древостой лесотундровой зоны формировала в основном ель сибирская. Кедр и сосна могли образовывать разреженные леса с покровом из папоротников и плаунов и сохраняться в наиболее благоприятных местах обитания. В степных ассоциациях преобладали марево-полынные группы при большой доле сложноцветных. В составе тундр доминировали заболоченные сфагновые ассоциации. Климат этого времени

характеризуется как резко континентальный, умеренно-холодный, но достаточно влажный: средняя температура июля $+13^{\circ}\text{C}$, средняя температура января -24°C , среднегодовая температура -4.2°C ; годовая сумма осадков 480–600 мм. Во второй половине стадии климат характеризуется как резко континентальный, холодный, недостаточно влажный, с широким развитием мерзлоты: средняя температура июля около $+12^{\circ}\text{C}$, средняя температура января около -25°C , среднегодовая температура около $-6,2^{\circ}\text{C}$; годовая сумма осадков 350–400 мм (Байкал..., 1993; Безрукова, 2000).

Сравнение особенностей растительности и климата юга Восточной Сибири с таковыми других территорий северного полушария показало их определенное сходство и некоторое различие. Сходство определяется общим ходом динамики глобальных климатических процессов и реакцией (откликом) байкальского климата и растительности на астрономические факторы. Различия зависят от географического положения территорий и от их удаленности от океанов и центров оледенений (Безрукова, 2000).

Палеоклиматические записи, в том числе байкальские, отражают двукратное изменение климата в период 73(75)–53(55) тыс. лет назад. Характер этих изменений сходен — от умеренно-холодного и относительно влажного к умеренно-холодному и относительно сухому. Для территорий северного полушария, расположенных в умеренных широтах, было характерно уменьшение площадей лесной растительности, увеличение развития лесотундровых и тундровых растений в условиях понижения уровня солнечной инсоляции, уменьшения испарения и увеличения запасов влаги в виде многолетней мерзлоты (Безрукова, 2000).

53(55)–22(23) тыс. лет назад — в начале стадии — преобладали разреженные леса из кедра, сосны, лиственницы и ели. В середине этой стадии увеличилось количество лесных территорий. Средняя температура июля около $+10^{\circ}\text{C}$, января — около -24°C , среднегодовая — около $-4,7^{\circ}\text{C}$; годовая сумма осадков 450 мм; климат относится к умеренно-холодному, недостаточно влажному (Безрукова, 2000).

22(23)–14 тыс. лет назад — период последнего оледенения на территории юга Восточной Сибири. Около 22 тыс. лет назад в растительности горных склонов котловины Байкала преобладали горно-тундровые и лесотундровые ландшафты. В составе растительного покрова тундр господствовали ерниковые, ивняковые, ольховниковые кустарниковые, марево-полынные и злаково-разнотравные ассоциации. В составе древесной растительности лесотундр были ель, лиственница, береза, кустарники. Растительность была представлена холодными, влажными, елово-лиственничными с редким участием кедра и кедрово-лиственничными редколесьями на мерзлых почвах, в травяном покрове которых преобладали папоротники, плауны, сфагновые мхи. Одновременно расширялись площади сухих злаково-полынных степей. Пихта, сосна сохранялись рассеянно в местах, где были наиболее благоприятные для их обитания температурные условия. Леса как зональная формация деградировали. Основной причиной этого стало сильное понижение среднегодовых температур и, как следствие, широкое развитие много-

летнемерзлотной растительности. Современные аналоги тундровой и лесотундровой растительности близкого облика находятся на территории Якутии и могут служить современными свидетельствами климата в эпоху оледенения. Сплошное распространение мерзлоты подтверждается низкими скоростями осадконакопления: примерно $2.3 \text{ см}/10^3 \text{ лет}$. Такие параметры палеосреды относят ко времени максимального развития полярных льдов и оледенения на океанических шельфах. По мнению А.А. Величко (1989), поздневалдайская стадия оледенения отличалась от ранневалдайской повышенной ролью меридиональной циркуляции и меньшей изоляцией перигляциальной зоны от арктического влияния. Это послужило причиной более резкого похолодания и широкого развития мерзлоты.

Анализ состояния климата и развития растительности в других регионах показал, что в Западной Сибири, Среднем Приморье, на Русской равнине, в южной Польше и Японии также было интенсивное похолодание климата на фоне понижения атмосферного увлажнения (Арсланов, Куренкова, 1975; Лавренко, 1981; Хибино и др., 1993; Палеогеографическая..., 1994). Многочисленные палеоклиматические записи этого периода из озерных и океанических осадков (Tzedakis et al., 1997; Ekman, 1997; Mangerus et al., 1998; Rohling et al., 1998; McManus et al., 1999; Ramrath et al., 1999; Litwin et al., 1999), лесово-почвенных серий Китайского и Тибетского плато (Kukla, 1987; Zheng, Lei, 1999; Sun et al., 1999; и др.) и континентального льда (Котляков, Лориус, 1997; и др.) не только подтверждают глубокое похолодание, но и указывают на то, что климат этого периода был самым холодным и континентальным за все время позднего неоплейстоцена.

14–10.3 тыс. лет назад — в позднеледниковое время — на территории юго-восточной Сибири структура растительного покрова была еще близка к таковой последнего оледенения. Преобладали тундровые и лесотундровые формации, преимущественно кустарниковые. Отмечено устойчивое увеличение количества поступающей в осадки пыльцы, что могло быть следствием общего улучшения климата; последнее способствовало увеличению пыльцевой продуктивности растений и, таким образом, расширению их ареалов. Климат характеризовался как умеренно-холодный, влажный. Отмечено и похолодание в период 11–10 тыс. лет назад, которое замедлило процесс расширения ареала древесной растительности (Безрукова, 2000).

Голоцен: 10.3 тыс. лет назад – современность — период современного межледникового периода с оптимумом около 8 тыс. лет назад, когда в условиях влажного континентального климата был отмечен расцвет пихтовых лесов. В пределах южной части региона расширение ареалов кедра и сосны началось около 9 тыс. лет назад, а в северной части — позднее 7 тыс. лет назад, на северо-востоке — с ≈ 8.5 до 6.5 тыс. лет назад (Безрукова, 2000; Безрукова и др., 2002).

Таким образом, современные данные о климатических событиях свидетельствуют о том, что климат в Восточной Сибири на протяжении олигоцена – голоцена (32 млн лет назад – современный период) был подвержен существенным изменениям.

В олигоцене – миоцене климат был теплый, близкий к субтропическому; в конце миоцена – начале плиоцена отмечается изменение климата, которое характеризовалось многократным чередованием аридных и гумидных фаз при общем усилении аридизации (10–2.5 млн лет назад); период 140 тыс. лет назад – современность отличается холодным климатом с несколькими периодами температурного оптимума и пессимума. На юге Восточной Сибири время последнего оледенения приходится на 22(23)–14 тыс. лет назад (Безрукова, 2000).

Эти литературные данные позволяют в деталях представить этапы эволюции климата и использовать их при реконструкции фауны не только наземной, но и водной.

Глава 7. ХАРАКТЕРИСТИКА ФАУНИСТИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ РЫБ И ИХ ПАЗАРИТОВ ИЗ ОЗЕРА БАЙКАЛ

А.В. Гусев (1955) впервые на примере моногеней рыб бассейна Амура осуществил распределение паразитов по фаунистическим комплексам. Позднее другие исследователи успешно применили этот метод для эколого-географического анализа гельминтов рыб: гельминтофауны азиатской Субарктики (Трофименко, 1969), паразитофауны рыб рек Печоры (Екимова, 1971), Амура (Стрелков, Шульман, 1971), Мургаба (Ашурова, 1973).

Фауна паразитов рыб озера Байкал в настоящее время представлена 5 фаунистическими комплексами: бореальным равнинным, бореальным предгорным, арктическим пресноводным, сино-индийским и байкальским.

Бореальный равнинный фаунистический комплекс

Бореальный равнинный фаунистический комплекс рыб сложился в условиях резких сезонных изменений климата и содержит в настоящее время небольшое число видов, связанных в своем становлении с равнинными участками водоемов. Их ареалы большей частью занимают огромные территории.

Г.В. Никольский (1947, 1951, 1953, 1956) разделил все равнинные виды на 3 фаунистических комплекса: а) древний верхнетретичный пресноводный, с разорванным ареалом, в своем формировании связанный с зоной широколиственных лесов; б) бореальный равнинный, со сплошным ареалом, в своем формировании связанный с зоной тайги; в) пресноводный понто-каспийский, ограниченный бассейнами Черного, Аральского, Каспийского, Балтийского морей; встречается также на севере европейской части России.

В.Н. Яковлев (1961, 1964) не согласился с таким разделением. Основным его доводом было то, что специфика водной фауны связана с более общими проявлениями климата, чем те, которые определяют ландшафтно-географические зоны суши, в связи с выравнивающим влиянием рек, которое они оказывают даже на прибрежную растительность. Яковлев отмечает, что ландшафтные зоны в третичное время, когда происходило становление этих комплексов, не существовали; реки обладают свойством «выравнивать» ландшафты, в связи с чем по речным долинам происходит взаимопроникновение ландшафтов, а их фауна не имеет столь резких и дробных границ. Кроме того, палеонтологические данные свидетельствуют о том, что представители этих комплексов встречаются всюду вместе, в одних и тех же водоемах и в одно и то же время. По мнению В.Н. Яковлева, бореальный равнинный фаунистический комплекс сформировался во второй половине олигоцена в условиях теплого климата в равнинных водоемах с дефи-

цитом кислорода и хорошо развитой растительностью на территории Евразии к северу от 44° с.ш. Представители этого комплекса характеризуются эвритермностью и эвриоксифионтичностью.

К такому же выводу пришли Ю.А. Стрелков и С.С. Шульман (1964, 1971), анализируя паразитофауну рыб реки Амура.

Относительно структуры и генетических корней бореального равнинного комплекса существуют разные мнения. Мы считаем, что точка зрения Г.В. Никольского является более обоснованной, поскольку раскрывает сложные процессы, которые способствовали формированию этого гетерогенного комплекса. Основываясь на этом мнении, необходимо подчеркнуть, что современный бореальный равнинный комплекс, распространенный от Европы до Дальнего Востока, вероятнее всего, является остатком плейстоценовой фауны, сохранившейся здесь и после ледникового похолодания. От других элементов эти представители бореального равнинного комплекса отличаются большей холодоустойчивостью.

Этот комплекс, первоначально сложившийся в Азии, распространился затем в Европу, в бассейны китайских рек и отчасти в Северную Америку. Во время четвертичного похолодания в некоторых регионах, особенно в Сибири, произошло обеднение видового состава комплекса, вследствие чего некоторые его представители встречаются только в южной и центральной Европе или получили амфибореальное распространение.

С.С. Шульман с соавторами (1997) считают, что все три комплекса Г.В. Никольского различаются между собой большей или меньшей теплолюбивостью или эвритермностью, и эти особенности, определившие различие в их ареалах, явились «результатом приспособлений к определенным ландшафтам одной общей климатической зоны».

С.С. Шульман в этой работе, учитывая большое разнообразие фауны микроспоридий бореального равнинного комплекса, разделил его на экологические группы: исходную бореальную (виды, встреченные на хозяевах только в Сибири), палеарктическую, понто-каспийскую, амфибореальную, рейнскую, американскую (это пока условные названия) и группу, в которую вошли виды неясного положения из-за недостаточной изученности.

П. Банареску (Banarescu, 1970, 1992) объединил три комплекса Г.В. Никольского в один — евро-сибирский, так как у них один центр происхождения — Сибирь.

А.В. Гусев (1967, 1973) считал, что бореальные равнинные (в узком понимании) и понто-каспийские виды образуют единый комплекс, а верхнетретичный, по-видимому, самостоятелен. Верхнетретичный комплекс он называет амфибореальным.

Т.К. Микаилов и Ш.Р. Ибрагимов (1980), З.С. Донец (1979), поддерживая доводы В.Н. Яковлева, выделяют в бореальном равнинном комплексе экологические группы паразитов, соответствующие комплексам Г.В. Никольского. З.С. Донец также выделяет рионскую группу видов микроспоридий, встреченных толь-

ко в водоемах Колхидской низменности, и «исходную» группу видов, встреченных только в Сибири на хозяевах бореального равнинного комплекса. Из рыб в этих водоемах преобладают карповые, окуневые и шуковые; большим разнообразием отличается фауна беспозвоночных; все это свидетельствует о значительном разнообразии экологических ниш. Имеется большое количество крупных и мелких рыб — бентофагов, берущих пищу с грунта (питание эпифауной) или добывающих ее из грунта (питание инфауной). В меньшем количестве встречаются планктофаги, еще меньше рыб, питающихся растениями. Есть хищники, однако пресс их невелик по сравнению с другими комплексами рыб, особенно в южных широтах (Никольский, 1956; Донец, 1979; Микаилов, Ибрагимов, 1980).

Бореальный предгорный фаунистический комплекс

Бореальный предгорный комплекс возник в неогене. Его становление связано с интенсивными горообразовательными процессами, происходившими на обширных территориях юга Евразии (Яковлев, 1964). Реки прокладывали свои русла в горах. Эти речные участки имели быстрое течение, вода отличалась повышенным содержанием кислорода и невысокими температурами. Такая экологическая ниша не могла быть занята теплолюбивыми обитателями равнинных участков рек, и поэтому сформировался новый фаунистический комплекс, представители которого отличались холодолюбивостью, окси- и реофильностью. Предгорная экологическая ниша в водоемах характеризуется почти полным отсутствием растительности и обедненным зоопланктоном; здесь отсутствуют рыбы-планктофаги. Наибольшую роль в питании рыб играет бентос, состоящий из эпифауны; полностью отсутствуют роющие бентофаги. Большую роль в питании рыб этого комплекса играет наземная фауна (воздушные насекомые). Хищников мало, все они, кроме тайменя, лишь частично питаются рыбой. Бореальный предгорный комплекс в своем происхождении связан с бореальным равнинным комплексом (Никольский, 1956; Донец, 1979; Шульман, 1997).

Арктический пресноводный фаунистический комплекс

Арктический пресноводный комплекс сравнительно молодой. Его становление происходило уже в четвертичный период и было связано с зоной тайги. По мнению В.Н. Яковлева (1961, 1964), этот комплекс произошел от бореального предгорного и от морских вселенцев. В ряде случаев довольно сложно разделить представителей этих двух комплексов. Более холодолюбивые представители бореально-предгорного комплекса могут жить в условиях Арктики, а более реофильные арктические виды способны существовать в предгорьях. Это связано, во-первых, с тем, что во время похолоданий и оледенений ареалы этих комплексов

сов смыкались, а во-вторых, с генетической близостью этих комплексов. Представители арктического пресноводного комплекса отличаются холодолюбивостью, оксифильностью и эвригалинностью. Последняя особенность, а также меньшая реофильность отличают арктический пресноводный комплекс от борельного предгорного. Среди рыб преобладают бентофаги, питающиеся инфауной. Имеется значительное количество планктофагов и хищников (Никольский, 1953; Донец, 1979; Шульман, 1997).

Байкальский фаунистический комплекс

Впадина Байкала рассматривается как центральное звено Байкальской рифтовой зоны, возникшей и развивавшейся одновременно с мировой рифтовой системой (Флоренсов, 1978). Байкал возник в кайнозойскую эру, которая началась 65–70 млн лет назад и длится по настоящее время (Ушаков, Ясаманов, 1984; Мац и др., 2001).

На границе эоцена – олигоцена на месте современной южной байкальской котловины существовали отдельные озера с глубинами 100 м и более. Начало формирования глубоководных впадин и подъем горных хребтов относятся приблизительно к олигоцену – миоцену. Становление Байкала как единого водоема с его современными глубинами осуществилось в плейстоцене. Формирование глубинных зон в Байкале привело к появлению новых ниш для гидробионтов (Сиделева, 1982).

Ихтиофауна Байкала является уникальной благодаря обитанию здесь эндемичных рогатковидных рыб (*Cottoidei*). Первое появление в Байкале *Cottidae* относят предположительно к миоцену (Сиделева, 1982). По мнению В.Г. Сиделевой, с третичного периода происходило формирование современной глубоководной группы подкаменщиковых рыб (*Comephoridae* и *Abyssocottidae*), которые в плейстоцене освоили значительные глубины озера. Второе заселение Байкала представителями *Cottoidei*, по мнению этого же исследователя, по-видимому, происходило в конце третичного – начале четвертичного периода. В Байкале это виды сем. *Cottidae* (подсемейства *Cottinae* и *Cottocomephorinae*). Байкальские виды подсемейства *Cottocomephorinae* по ряду морфологических признаков и строению сейсмодатированной системы довольно близки к евразийским. В.Г. Сиделева рассматривает эту группу байкальских *Cottidae* как более прогрессивную и молодую, начало формирования которой относится к плейстоцену.

Байкальский фаунистический комплекс рыб и их паразитов начал формироваться в Байкале с появлением в нем предков современных рогатковидных рыб. Возможно, что это происходило в плиоцене, когда существовала реальная возможность для проникновения этой группы рыб из реки Лены через реку пра-Манзурку. Большинство рыб байкальского фаунистического комплекса являются эндемиками; они приспособлены к обитанию в холодных водах Байкала

(стенотермны) и требовательны к кислороду (оксифильны). Среди рыб этого комплекса отмечены бенто- и планктофаги, периодически многие из них ведут хищный образ жизни. Нерест большинства видов приходится на холодное время года (Талиев, 1955; Зубина, 1995; Богданов, 2000; Sideliva, 2001). Учитывая биологические особенности современных байкальских рогатковидных рыб, можно предположить, что ранее они входили в состав бореального предгорного фаунистического комплекса, к представителям которого их вполне можно отнести, согласно описаниям Г.В. Никольского (1953). Вероятно, обитание предков современных рогатковидных рыб в реках способствовало их расселению по перехватам в результате перестройки речной сети.

Нельзя отрицать и того, что рогатковидные рыбы могли попасть в Байкал в составе бореального равнинного комплекса, когда во время похолодания сократилась кормовая база рыб и могли быть нарушены условия размножения. Современные ареалы пресноводных рогатковидных рыб (Решетников и др., 2002) позволяют предположить их более широкое распространение в водоемах Евразии в прошлые исторические эпохи.

Нижнетретичная ихтиофауна северной Евразии характеризуется широким расселением лимнофильных видов с преобладанием равнинных озерно-болотных комплексов рыб. Как отмечает Г.Л. Карасев (1977), разнообразные амиевые рыбы Средней и Центральной Азии, Сибири и Китая, представленные преимущественно хищными и планктоядными формами, доминировали в этой ихтиофауне, они сохранялись здесь и в миоцене, наряду с сомовыми. Широко были распространены древние осетровые. Приблизительно к миоцену относится первое в северной Азии появление лососевидных рыб на месте современной средней котловины (район Ольхона — Малого моря), а также таких представителей сибирской ихтиофауны, как окунь, щука, плотва.

В целом «новая» ихтиофауна неогена Сибирского бассейна характеризовалась значительным разнообразием. Она включала различных карповых (*Rutilus*, *Aspius*, *Tinca*, *Scardinius*, *Carassius*, *Blicca*, *Gobio* и др.). Окунь были представлены родами *Perca* (несколько видов), *Acerina* (1 вид), *Liobergia* (1), *Lucioperca* (2). Здесь обитали по 2–3 вида *Esocidae*, *Acipenseridae*, *Salmonidae* и др.

В настоящее время существуют достаточно убедительные данные относительно первично пресноводного происхождения *Salmonoidei*, палеонтологические находки которых приурочены к континентальным отложениям (Сычевская, 1976). Начало образования лососеобразных предположительно приходится на период, относящийся к верхнему мелу – началу третичного периода. В.Н. Яковлев (1961, 1964), Г.Л. Карасев (1977), Р.М. Викторский (1978) высказывают предположение, что предки лососевых обитали в горных водоемах. В пользу горного происхождения этой группы рыб свидетельствуют и паразитологические данные (Донец, 1979; Пугачев, 1980).

Сино-индийский равнинный фаунистический комплекс

Представители этого фаунистического комплекса появились в Байкале благодаря хозяйственной деятельности человека. В течение последних 70 лет в Байкале акклиматизировано 4 вида рыб, которые были завезены сюда из бассейна р. Амура. Среди них амурский сом, сазан, ротан. Вместе с рыбами сюда попали и паразиты — представители дальневосточной фауны.

Генетически формирование этого комплекса связано с теплыми равнинными водоемами Китая и Индии, фауна которых испытывала взаимное влияние в процессе эволюции ныне выделяемой Сино-Индийской зоогеографической области.

А.В. Ермоленко (1992) дает характеристику китайскому и индийскому фаунистическим комплексам, основываясь на ихтиологических данных. Китайский равнинный комплекс сформировался в миоцене в условиях теплого муссонного климата, в водоемах, насыщенных кислородом (Никольский, 1956; Яковлев, 1964). Рыбы этого комплекса оксифильны, теплолюбивы и не реофильны. Среди бентофагов преобладают мелкие формы, питающиеся мелким бентосом. Очень велика доля хищных рыб.

Индийский равнинный комплекс сформировался в условиях стоячих или слабо проточных водоемов с обильной водной растительностью (Никольский, 1956). Рыбы этого комплекса теплолюбивы, не оксифильны и не реофильны. Отношения «хищник – жертва» особенно выражены.

Ю.А. Стрелков и С.С. Шульман (1971) рассматривали этих рыб в составе одного сино-индийского фаунистического комплекса, поскольку, по их мнению, выделить паразитов отдельно китайского и индийского равнинных комплексов сложно из-за слабой изученности паразитов рыб Китая и Индии.

Поскольку эти рыбы достаточно хорошо освоились в Байкале, в новых условиях обитания, изучение их является весьма необходимым в связи с тем, что отсутствие конкуренции со стороны местных видов рыб может привести к широкому распространению в озере не только самих интродуцентов, но и их паразитов (глава 3). Изучение этих вопросов позволит в будущем оценить складывающуюся ситуацию и, возможно, прогнозировать направленность процессов, которые будут происходить с ихтиофауной и паразитофауной озера Байкал.

Глава 8. ФАУНИСТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ ПАРАЗИТОВ РЫБ ОЗЕРА БАЙКАЛ (ПО СИСТЕМАТИЧЕСКИМ ГРУППАМ)

Простейшие

В озере Байкал, по литературным и нашим данным, обнаружено 103 вида и подвида паразитических простейших. Среди них 30 видов инфузорий (табл. 234), 16 — кинетопластид (табл. 235), 2 — жгутиконосцев (*Hexamita truttae* и *Hexamita*

Таблица 234

Паразитические инфузории рыб оз. Байкал и их принадлежность к фаунистическим комплексам

Фаунистический комплекс	Виды паразитов
Бореальный равнинный	<i>Ichthyophthirius multifiliis</i> <i>Paratrichodina incisa</i> <i>Tripartiella copiosa</i> <i>Trichodina nigra</i> <i>T. urinaria</i> <i>T. intermedia</i> <i>T. esocis</i> <i>T. nemachili</i> <i>Trichodinella epizootica</i> <i>Apiosoma megamicronucleatum</i> <i>A. campanulatum</i> <i>A. piscicolum</i>
Байкальский	<i>Trichodina baicalensis</i> <i>T. tenuiformis</i> <i>T. cottocomephori</i> <i>Apiosoma baicalensis</i> <i>A. kesslerii</i> <i>A. ushkani</i> <i>A. mucusani</i> <i>A. paracotti</i>
Невыясненные	<i>Epistylis nympharum</i> <i>Capriniana piscium</i> <i>Capriniana</i> sp. <i>Apiosoma incertum</i> <i>A. thymalli</i> <i>Apiosoma</i> sp. <i>Scyphidia</i> sp. <i>Epistylis</i> sp. <i>Trichodina domerguei domerguei</i> <i>T. carassii</i> <i>Trichodina</i> sp.

Таблица 235

Паразитические кинетопластиды рыб оз. Байкал и их принадлежность к фаунистическим комплексам

Фаунистический комплекс	Виды паразитов
Бореальный равнинный	<i>Trypanosoma carassii</i> <i>T. percae</i> <i>T. schulmani</i> <i>T. amurensis</i> <i>T. dogieli</i>
Байкальский	<i>Trypanosoma magna</i> <i>Cryptobia lomakini baicalensis</i> <i>C. cotti</i> <i>C. zaikai</i> <i>C. litoralis</i> <i>C. litoralis</i> f. <i>percae</i>
Невыясненные	<i>Trypanosoma</i> sp. <i>Trypanosoma</i> sp. 1 <i>Trypanosoma</i> sp. 2 <i>Cryptobia</i> sp. <i>Cryptobia</i> sp. 2

sp.); 3 — микроспоридий (*Glugea fennica*, *G. anomala*, *Glugea* sp.), 5 — кокцидий (*Eimeria esoci*, *E. leucisci*, *E. carpelli*, *E. percae*, *Eimeria* sp.); 1 вид гаплоспоридий (*Dermocystidium percae*), 46 — миксоспоридий (табл. 236). В фауне паразитических простейших рыб озера Байкал (инфузории, миксоспоридии, кинетопластиды) представлены бореальный равнинный, бореальный предгорный и байкальский комплексы. Распределены по комплексам 72 вида и подвида, или 70% всей фауны. Отсутствие данных по экологии жгутиконосцев, кокцидий и гаплоспоридий не позволило распределить их по фаунистическим комплексам. Предварительно, учитывая сравнительно узкую приуроченность кинетопластид к рогатководным рыбам Байкала, основываясь только на этих данных, мы распределили их по фаунистическим комплексам. При этом следует принять во внимание, что в их составе в дальнейшем возможны изменения, если будут получены новые сведения по экологии этих простейших. Кроме того, на эти построения должны повлиять справедливые представления о том, что кинетопластиды проявляют большую специфичность не к рыбам (Хамнуева, Пронин, 2001), а к пиявкам, в которых проходят основные этапы их развития (Хайбулаев, 1970, 1971).

Бореальный равнинный комплекс представлен 40 видами, из которых 11 видов инфузورий, 5 — кинетопластид и 24 — миксоспоридий (55.6% всей фауны простейших).

По фаунистическим комплексам распределена большая часть миксоспоридий, поскольку для них разработаны критерии такого распределения (ареал, скорость опускания или плавучесть спор, биология хозяина — в основном, способ приема пищи).

Таблица 236

Микроспоридии рыб оз. Байкал и их принадлежность
к фаунистическим комплексам

Фаунистический комплекс	Виды паразитов	Плавуемость спор
Бореальный равнинный	<i>Myxidium lieberkuhni</i> (палеарктическая группа)	М
	<i>M. pfeifferi</i> (палеарктическая группа)	П
	<i>M. rhodei</i> (палеарктическая группа)	М
	<i>M. macrocapsulare</i> (палеарктическая группа)	М
	<i>Zschokkella nova</i> (палеарктическая группа)	П
	<i>Sphaerospora pectinacea</i> (палеарктическая группа)	М
	<i>Chloromyxum fluviatile</i> (палеарктическая группа)	М
	<i>C. esocinum</i> (палеарктическая группа)	П
	<i>Myxosoma dujardini</i> (палеарктическая группа)	П
	<i>M. anurum</i> (палеарктическая группа)	Б
	<i>Myxobolus mülleri</i> (палеарктическая группа)	Б
	<i>M. carassii</i> (палеарктическая группа)	Б
	<i>M. bramae</i> (палеарктическая группа)	Б
	<i>M. dispar</i> (палеарктическая группа)	Б
	<i>M. intimus</i> (палеарктическая группа)	М
	<i>M. pseudodispar</i> (палеарктическая группа)	П
	<i>M. cycloides</i> (понтно-каспийская группа)	М
	<i>M. macrocapsularis</i>	
	<i>M. cyprini</i>	
	<i>Henneguya cutanea</i> (амфибореальная группа)	М
<i>H. psorospermica</i> (палеарктическая группа)	М	
<i>H. lobosa</i> (палеарктическая группа)	Б	
<i>Thelohanellus pyriformis</i> (палеарктическая группа)		
<i>T. fuhrmanni</i> (палеарктическая группа)	Б	
<i>Hoferellus cyprini</i>		
Бореальный предгорный	<i>Chloromyxum thymalli</i>	П
	<i>Myxobolus lomi</i>	Б
Байкальский	<i>Myxidium omuli</i>	П
	<i>M. perniciosum</i>	М
	<i>Myxobilatus baicalensis</i>	М
	<i>M. paragasterostei</i>	М
	<i>Myxobolus talievi</i>	Б
	<i>M. spatulatus</i>	
	<i>M. korjakovi</i>	
	<i>Henneguya bayerii</i>	
	<i>Leptotheca subsphaerica</i>	Б
<i>Sphaerospora rota</i>	Б	
Арктический пресноводный	<i>Sphaerospora cristata</i>	М
	<i>Chloromyxum dubium</i>	П
	<i>C. mucronatum</i>	М
	<i>Caudomyxum nanum</i>	М
	<i>Henneguya zschokkei</i>	М
Невыясненные	<i>Myxidium rimskykorsakowi</i>	
	<i>Chloromyxum cyprini</i>	
	<i>Henneguya cerebralis</i>	

Окончание таблицы 236

Фаунистический комплекс	Виды паразитов	Плавучесть спор
Невыясненные	<i>Myxobolus cycloides</i> <i>Myxobolus</i> sp. <i>Caudomyxum cristatum</i> <i>Sphaerospora</i> sp.	

Примечание. М — медленно опускающиеся споры, Б — быстро опускающиеся, П — споры, занимающие промежуточное положение.

В качестве основных критериев при распределении инфузорий по комплексам были приняты их систематическое положение и сравнение со свободноживущими инфузориями, поскольку экология последних достаточно изучена (Банина, 1976; Пугачев, 1984). Также учитывались сведения о приуроченности видов к хозяевам. Большинство сидячих Peritricha (4 семейства) встречаются на водных растениях и на беспозвоночных животных. Их обычным местом обитания являются водоемы с развитой водной растительностью, с большим количеством планктонных и бентосных организмов, что характерно для водоемов равнинного типа.

Инфузории-перитрихи, по-видимому, сравнительно недавно перешли к паразитированию на рыбах, поскольку для них характерно незначительное систематическое разнообразие. Процесс приспособления у них идет по пути адаптации к различным температурным режимам и скоростям течения (Пугачев, 1984).

Инфузории байкальского фаунистического комплекса представлены двумя родами — *Apiosoma* и *Trichodina*. Все они отмечены на рогатковидных рыбах. У апиосом довольно широкое тело без ножек или с широкой ножкой, что свидетельствует об обитании в проточных условиях; длинные ножки и стебельки свидетельствуют о слабо проточных условиях. В Байкале на рыбах обитают обе эти экологические формы.

С.С. Шульман с соавторами (1997), давая зоогеографическую оценку фауны Байкала, отмечал определенную бедность состава миксоспоридий. Преобладание бореальных равнинных видов, по его мнению, свидетельствует о принадлежности Байкальской подобласти к Голарктической области. «Наличие 5 видов байкальского комплекса (*Myxidium perniciosum*, *M. omuli*, *Myxobilatus paragasterstei*, *M. baicalensis*, *Myxobolus talievi*), которые составляют 19.2% от всей фауны миксоспоридий, подтверждает правомочность выделения Байкала в самостоятельную подобласть» (Шульман и др., 1997: 449).

Анализ литературных и собственных данных позволил установить, что фауна миксоспоридий рыб Байкала представлена 45 видами, которые распределились по 4 фаунистическим комплексам (табл. 236). Все они относятся к классу Muxosporaea, отряду Bivalvalida и трем подотрядам: Bipolarina (с семейством Muxidiidae и двумя родами — *Muxidium* и *Zschokkella*), Eusporina (с тремя семействами: Ceratomyxidae с одним родом *Leptotheca*; Sphaerosporidae с родами *Sphaerospora*,

Chloromyxum, *Caudomyxum*; Мухобилатиде с родом *Мухобилатус*) и *Platysporina* (с двумя семействами: Мухоболитиде, которое представлено родами *Hoferellus*, *Мухоболус*, *Henneguia*, *Thelohanellus*, и Мухосоматиде с родом *Мухосома*).

Большую часть фауны микроспоридий составляют виды бореального равнинного фаунистического комплекса — их 24 вида, или 52.2% от общего числа видов. С.С. Шульман с соавторами (1997) выделил исходные (предковые) виды микроспоридий, встречаемые на рыбах только в Сибири — *Wardia schulmani*, *Мухоболус wasjugani*, *Thelohanellus carassii*. Эти виды в Байкале отсутствуют.

Бореальный предгорный комплекс представлен 2 видами паразитов: с хариуса — *Chloromyxum thymalli* и с голяна — *Мухоболус lomi*.

Арктический пресноводный комплекс представлен в Байкале паразитами налива (4 вида) и видом *Henneguia zschokkei*, который встречается у 39 видов рыб, но по происхождению считается паразитом сиговых рыб (Аникиева и др., 1983).

Байкальский фаунистический комплекс представлен 10 видами. *Мухидиум отули* — специфичный паразит байкальского омуля, другие 7 видов — специфичные паразиты рогатковидных рыб. Все представители этого фаунистического комплекса относятся к эндемикам Байкала (Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Шульман и др., 1997; Русинек, 1999а, б; Пронина, Пронин, 2001, 2002; Русинек, Дзюба, 2002).

Моногенеи

Фауна моногеней озера Байкал представлена 53 видами, из них аборигенная фауна — 42 видами. Из них 16 дактилогирид (*Dactylogyridae*), 19 гиродактилид (*Gyrodactylidae*), 10 тетраонхид (*Tetraonchidae*), по 1 виду — диклиботриид (*Diclybothriidae*), диплозоид (*Diplozoidae*) (систематический статус диплозоид Байкала требует специальных исследований), 6 силуродискоидид (*Silurodiscoididae*). В их фауне представлены 5 фаунистических комплексов — бореальный равнинный, бореальный предгорный, арктический пресноводный, байкальский и сино-индийский (табл. 237). Распределено по комплексам 45 видов, или 85% всех моногеней.

Бореальный равнинный комплекс представлен 13 видами, среди них доминируют дактилогириды. *Tetraonchus monenteron* — специфичный паразит шук, отмечен на жабрах *Esox lucius* и *E. reicherti* по всему ареалу, включая Северную Америку. Дактилогирусы и гиродактилюсы представлены каждый 2 видами — паразитами карповых рыб. *Diplozoon paradoxum* — также паразит карповых рыб. *Diclybothrium armatum* — специфичный паразит осетровых рыб, распространен в их ареалах (в бассейнах Черного, Каспийского и полярных морей, в реках Сибири, а также в Байкале). Этот вид также известен у *Acipenser fulvescens* из Северной Америки (Гусев, 1985).

Бореальный предгорный комплекс наиболее многочислен, представлен 20 видами, 9 из которых — тетраонхиды — паразиты сибирского хариуса *Thymallus*

Таблица 237

Моногении рыб оз. Байкал и их принадлежность к фаунистическим комплексам

Фаунистический комплекс	Виды паразитов
Бореальный равнинный	<i>Dactylogyrus crucifer</i> <i>D. alatus</i> <i>D. alatus f. minor</i> <i>D. dulkeiti</i> <i>D. formosus</i> <i>D. intermedius</i> <i>D. inexpectatus</i> <i>D. baueri</i> <i>Diclybothrium armatum</i> <i>Tetraonchus monenteron</i> <i>Gyrodactylus lucii</i> <i>G. sprostonae</i> <i>Diplozoon paradoxum</i>
Арктический пресноводный	<i>Gyrodactylus lotae</i>
Байкальский	<i>Dactylogyrus colonus</i> <i>Gyrodactylus baicalensis</i> <i>G. bychowskianus</i> <i>G. comephori</i>
Бореальный предгорный	<i>Dactylogyrus borealis</i> <i>D. phoxini</i> <i>Pellucidhaptor merus</i> <i>Gyrodactylus taimeni</i> <i>G. lenoki</i> <i>G. aphyae</i> <i>G. magnificus</i> <i>G. panonicus</i> <i>G. phoxini</i> <i>G. macronichus</i> <i>G. sibiricus</i> <i>Tetraonchus borealis</i> <i>Salmonchus ergensi</i> <i>S. lenoki</i> <i>S. pseudolenoki</i> <i>S. rogersi</i> <i>S. roytmani</i> <i>S. skrjabini</i> <i>S. huchonis</i> <i>S. spasskyi</i>
Сино-индийский	<i>Gyrodactylus gussevi</i> <i>G. perccotti</i> <i>Silurodiscoides curvilamellis</i> <i>S. varicus</i> <i>S. magnicirrus</i> <i>S. infundibulovagina</i> <i>S. mediacanthus</i> <i>S. obscurus</i>

Окончание таблицы 237

Фаунистический комплекс	Виды паразитов
Невыясненные	<i>Dactylogyrus cordus</i> <i>D. ramulosus</i> <i>D. tuba</i> <i>D. auriculatus</i> <i>Gyrodactylus macronichus</i> <i>G. elegans</i> <i>G. anudarini</i> <i>Gyrodactylus</i> sp.

arcticus, ленка *Brachymystax lenok* и тайменя *Hucho taimen*. Эта группа моногеней отличается комплексом примитивных признаков: у них мешковидный кишечник, 8 пар краевых крючьев (Быховский, 1957). Тетраонхиды широко распространены в водоемах Палеарктики и Неарктики, а также встречаются в амурской фауне, что является отражением влияния палеарктической фауны на амурскую. Отмечены 2 вида дактилогирид — *Dactylogyrus borealis* и *Pellucidhaptor merus* — паразиты гольяна, и 1 вид гиродактилид — *Gyrodactylus taimeni* с тайменя. А.В. Гусев (1978) считает, что дактилогирисы с рыб родов *Phoxinus* и *Oreoleuciscus* и все североамериканские виды — прямые потомки древних третичных дактилогирисов, а *Pellucidhaptor merus* — реликт палеогеновой фауны.

Арктический пресноводный комплекс представлен одним видом *Gyrodactylus lotae* — жаберным паразитом налима.

Байкальский фаунистический комплекс состоит из 4 видов моногеней: *Dactylogyrus colonus*, *Gyrodactylus baicalensis*, *G. bychowskianus*, *G. comephori*. Первые 3 вида довольно широко распространены у байкальских коттоидных рыб, *G. comephori* — специфичный паразит большой и малой голомянок (он специфичен к эндемичному семейству *Comephoridae*).

Сино-индийский равнинный фаунистический комплекс представлен 8 видами, завезенными в Байкал в результате акклиматизации рыб из реки Амура (глава 3).

Таблица 238

Специфичность к хозяевам моногеней бореального равнинного фаунистического комплекса оз. Байкал

Виды паразитов	Ранг специфичности к хозяину
<i>Dactylogyrus crucifer</i>	<i>Rutilus rutilus</i>
<i>Diclybothrium armatum</i>	Сем. Acipenseridae
<i>Tetraonchus monenteron</i>	Сем. Esocidae
<i>Gyrodactylus lucii</i>	<i>Esox lucius</i>
<i>Gyrodactylus sprostonae</i> , <i>Dactylogyrus alatus</i> , <i>D. alatus</i> f. <i>minor</i> , <i>Diplozoon paradoxum</i>	Сем. Cyprinidae
<i>Dactylogyrus dulkeiti</i> , <i>D. formosus</i> , <i>D. intermedius</i> , <i>D. inexpectatus</i> , <i>D. baueri</i>	Род <i>Cyprinus</i>

Это 2 вида сем. Gyrodactylidae: *Gyrodactylus perccotti* (паразит жабр ротана *Percottus glenii*), *G. gussevi* и 6 видов сем. Ancyrocephalidae: *Silurodiscoides curvilamellis*, *S. varicus*, *S. magnicirrus*, *S. infundibulovagina*, *S. mediacanthus*, *S. obscurus* — паразиты жабр амурского сома *Parasilurus asotus*. Эти виды успешно адаптировались в прибрежно-соровой зоне Байкала, где обитает сом.

Уровень специфичности моногеней рыб из озера Байкал, вероятно, является отражением формирования его ихтио- и паразитофауны (табл. 238–240). Моногеней сино-индийского равнинного фаунистического комплекса в основном являются специфичными паразитами сомовых рыб (сем. Siluridae), и только *Gyrodactylus perccotti* — специфичный паразит ротана.

Таблица 239

Специфичность к хозяевам моногеней бореального предгорного фаунистического комплекса оз. Байкал

Виды паразитов	Ранг специфичности к хозяину
<i>Dactylogyrus borealis</i> , <i>Pellucidhaptor merus</i> , <i>Gyrodactylus aphyae</i> , <i>G. magnificus</i> , <i>G. pannonicus</i> , <i>G. phoxini</i> , <i>G. macronichus</i>	<i>Phoxinus phoxinus</i>
<i>Gyrodactylus sibiricus</i>	<i>Cobitis melanoleuca</i>
<i>Gyrodactylus taimeni</i>	<i>Hucho taimen</i>
<i>Tetraonchus borealis</i>	Сем. Thymallidae
<i>Gyrodactylus lenoki</i> , <i>Salmoncus lenoki</i> , <i>S. pseudolenoki</i> , <i>S. rogersi</i> , <i>S. roytmani</i> , <i>S. ergensi</i>	Род <i>Brachymystax</i>
<i>Salmoncus skrjabini</i> , <i>S. huchonis</i>	<i>Hucho taimen</i>
<i>Salmoncus spasskyi</i>	Сем. Salmonidae (роды <i>Hucho</i> и <i>Brachymystax</i>)

Таблица 240

Специфичность к хозяевам моногеней байкальского фаунистического комплекса

Виды паразитов	Ранг специфичности к хозяину
<i>Dactylogyrus colonus</i>	Сем. Cottidae, сем. Abyssocottidae
<i>Gyrodactylus baicalensis</i>	Сем. Cottidae, сем. Abyssocottidae
<i>G. bychowskianus</i>	Сем. Cottidae, сем. Abyssocottidae
<i>G. comephori</i>	Сем. Comephoridae

Амфилиниды и цестоды

В озере Байкал отмечено 26 видов цестод и 1 — амфилинид. Жизненный цикл большинства видов проходит через копепод, виды *Amphilina foliacea* и *Cyathocephalus truncatus* развиваются с участием амфипод; 4 вида — *Caryophilaeides fennica*, *C. laticeps*, *Khawia rossitensis*, *K. sinensis* — с участием олигохет.

В фауне цестод присутствуют 4 фаунистических комплекса: бореальный равнинный, бореальный предгорный, арктический пресноводный и сино-индийский. По фаунистическим комплексам распределено 18 видов (69.2%) (табл. 241).

Бореальный равнинный комплекс состоит из 10 видов (табл. 242); они представлены следующим образом: кариофиллиды (*Caryophyllidea*) — 4 вида, псевдофиллиды (*Pseudophyllidea*) — 3, протеоцефалиды (*Proteocephalidea*) — 2, амфилиниды (*Amphilinida*) — 1. Бореальный предгорный комплекс представлен 1 видом — *Proteocephalus thymalli*. Этот вид распространен в пределах ареалов хариусов в Палеарктике и Неарктике. В Байкале установлены промежуточные хозяева этого паразита — ракообразные *Epischura baicalensis*, *Cyclops kolensis*, *C. vicinus* (Русинек, 1989а).

Арктический пресноводный фаунистический комплекс образован 7 видами (табл. 243), 5 из которых — *Pseudophyllidea*, 2 — *Proteocephalidea*. В рыбах заканчивают свой жизненный цикл 5 видов; 2 вида — *Diphyllobothrium dendriticum*, *D. ditremum* — заканчивают свой жизненный цикл чаще в птицах, а чаечный лен-

Таблица 241

Амфилиниды и цестоды рыб оз. Байкал и их принадлежность к фаунистическим комплексам

Фаунистический комплекс	Виды паразитов
Бореальный равнинный	<i>Amphilina foliacea</i> <i>Caryophyllaeides fennica</i> <i>Caryophyllaeus laticeps</i> <i>Khawia rossitensis</i> <i>K. sinensis</i> <i>Triaenophorus nodulosus</i> <i>Ligula intestinalis</i> <i>Digramma interrupta</i> <i>Proteocephalus percae</i> <i>P. torulosus</i>
Бореальный предгорный	<i>Proteocephalus thymalli</i>
Арктический пресноводный	<i>Triaenophorus crassus</i> <i>Eubothrium crassum</i> <i>Cyathocephalus truncatus</i> <i>Diphyllobothrium dendriticum</i> <i>D. ditremum</i> <i>Proteocephalus exiguus</i> <i>P. longicollis</i>
Индийский равнинный	<i>Nippotaenia mogurndae</i>
Невыясненные	<i>Schistocephalus solidus</i> <i>S. nemachilii</i> <i>Diphyllobothrium</i> sp. <i>Bothriocephalus opsariichthydis</i> <i>Bothriocephalus</i> sp. <i>Ligula columbi</i> <i>Proteocephalus</i> sp.

тец (*D. dendriticum*) также у хищных млекопитающих и человека. Паразиты арктического пресноводного и бореального предгорного комплексов используют рогатковидных рыб в качестве резервуарных (паратенических) хозяев. Как мы отмечали ранее, эта особенность связана с большими глубинами озера Байкал и со значительной разобщенностью в пространстве элементов паразитарных систем, подобно водоемам океанического типа (Русинек, 1987). Ранг специфичности у цестод бореального равнинного комплекса в основном соответствует уровню семейства и рода (табл. 242).

Таблица 242

Специфичность к хозяевам амфилинид и цестод бореального равнинного фаунистического комплекса оз. Байкал

Виды паразитов	Ранг специфичности к хозяину
<i>Amphilina foliacea</i>	Сем. Acipenseridae
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	Сем. Cyprinidae
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	Сем. Cyprinidae
<i>Khawia rossitensis</i>	Род <i>Carassius</i>
<i>K. sinensis</i>	Род <i>Cyprinus</i>
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	Род <i>Esox</i>
<i>Ligula intestinalis</i>	Сем. Cyprinidae
<i>Digamma interrupta</i>	Сем. Cyprinidae
<i>Proteocephalus percae</i>	<i>Perca fluviatilis</i>
<i>P. torulosus</i>	Сем. Cyprinidae

Таблица 243

Специфичность к хозяевам цестод арктического пресноводного фаунистического комплекса оз. Байкал

Виды паразитов	Ранг специфичности к хозяину
<i>Triaenophorus crassus</i>	<i>Esox lucius</i>
<i>Eubothrium crassum</i>	Подотряд Salmonoidei
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	Подотряд Salmonoidei
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i>	Подотряд Salmonoidei
<i>D. ditremum</i>	Подотряд Salmonoidei
<i>Proteocephalus exiguus</i>	Подотряд Salmonoidei
<i>P. longicollis</i>	Подотряд Salmonoidei

Трематоды

У рыб озера Байкал отмечено 29 видов трематод. Распределены по фаунистическим комплексам 8 видов, или 27.6%. Не распределены по комплексам трематоды, которые используют рыб в качестве вторых промежуточных хозяев

(18 видов), а также 3 вида (*Baicalotrema polymorphum*, *Rhipidocotyle campanula*, *Bucephalus polymorphus*), отмеченные у многих рыб. 11 видов трематод заканчивают свое развитие в байкальских рыбах, которые являются для них дефинитивными хозяевами; остальные 15 видов используют рыб в качестве вторых промежуточных хозяев, а завершают свой жизненный цикл в рыбаодных птицах.

Большинство видов, которые завершают свой жизненный цикл в рыбах, развиваются при участии двустворчатых и брюхоногих моллюсков.

Фауна трематод рыб Байкала представлена 2 фаунистическими комплексами — бореальным равнинным и арктическим пресноводным (табл. 244).

Бореальный равнинный комплекс состоит из 5 видов. В основном это паразиты широкого круга хозяев, за исключением *Azygia lucii* — специфичного паразита щук рода *Esox*.

Арктический пресноводный комплекс представлен 3 видами, которые отмечены у широкого круга хозяев. В качестве вторых промежуточных хозяев использу-

Таблица 244

Трематоды рыб оз. Байкал и их принадлежность к фаунистическим комплексам

Фаунистический комплекс	Виды паразитов
Бореальный равнинный	<i>Acrolichanus auriculatum</i> <i>Phyllodistomum folium</i> <i>Azygia lucii</i> <i>Allocreadium isoporum</i> <i>Bunodera luciopercae</i>
Арктический пресноводный	<i>Azygia robusta</i> <i>Crepidostomum farionis</i> <i>Phyllodistomum umblae</i>
Невыясненные	<i>Ichthyocotylurus erraticus</i> <i>I. pileatus</i> <i>I. variegatus</i> <i>Ichthyocotylurus</i> sp. <i>Diplostomum spathaceum</i> <i>D. commutatum</i> <i>D. mergi</i> <i>D. paracaudatum</i> <i>D. paraspathaceum</i> <i>D. volvens</i> <i>D. helveticum</i> <i>D. chromatophorum</i> <i>D. rutili</i> <i>Diplostomum</i> sp. <i>Tylodelphys clavata</i> <i>Tetracotyle intermedia</i> <i>Baicalotrema polymorphum</i> <i>Rhipidocotyle campanula</i> <i>Bucephalus polymorphus</i> Strigeidae gen. sp. Trematoda gen. sp. (1)

ются двустворчатые (*Phyllodistomum folium*, *P. conostomum*) и брюхоногие моллюски (*Azygia lucii* и *A. robusta*), амфиподы (*Crepidostomum farionis*). Все виды паразитов заканчивают свое развитие в рыбах.

Специфичность трематод бореального равнинного комплекса к их хозяевам соответствует уровню семейства, а паразитов арктического пресноводного фаунистического комплекса — уровню подотряда Salmonoidei (лососевидные) (табл. 245, 246).

Таблица 245

Специфичность к хозяевам трематод бореального равнинного фаунистического комплекса оз. Байкал

Виды паразитов	Ранг специфичности к хозяину
<i>Acrolichanus auriculatum</i>	Сем. Acipenseridae
<i>Phyllodistomum folium</i>	Сем. Cyprinidae
<i>Azygia lucii</i>	Сем. Esocidae
<i>Allocreadium isoporum</i>	Сем. Cyprinidae
<i>Bunodera luciopercae</i>	Сем. Percidae

Таблица 246

Специфичность к хозяевам трематод арктического пресноводного фаунистического комплекса оз. Байкал

Виды паразитов	Ранг специфичности к хозяину
<i>Phyllodistomum umblae</i>	Подотряд Salmonoidei
<i>Azygia robusta</i>	Подотряд Salmonoidei
<i>Crepidostomum farionis</i>	Подотряд Salmonoidei

Нематоды

Фауна паразитических нематод рыб Байкала представлена 13 видами паразитов; все они распределились по 4 фаунистическим комплексам — бореальному равнинному, бореальному предгорному, арктическому пресноводному и байкальскому (табл. 247). В качестве промежуточных хозяев нематоды используют довольно широкий круг беспозвоночных животных. В личинках насекомых и олигохетах развивается *Raphidascaris acus*, в амфиподах — *Cystidicola farionis*, в веслоногих ракообразных — *Philonema sibirica*, *Philometra rischta*.

Бореальный равнинный комплекс состоит из 4 видов паразитов, среди которых 2 вида (*Cucullanus sphaerocephalus*, *C. lebedevi*) — паразиты осетровых рыб, 1 (*Philometra rischta*) — паразит карповых рыб, 1 (*Raphidascaris acus*) — паразит щуки, на личиночной фазе развития он отмечен у широкого круга хозяев. Развитие этих паразитов осуществляется с участием личинок насекомых (поденок,

Таблица 247

Нематоды рыб оз. Байкал и их принадлежность к фаунистическим комплексам

Фаунистический комплекс	Виды паразитов
Бореальный равнинный	<i>Raphidascaris acus</i> <i>Cucullanus sphaerocephalus</i> <i>C. lebedevi</i> <i>Philometra rischta</i>
Бореальный предгорный	<i>Pseudocapillaria salvelini</i>
Арктический пресноводный	<i>Cystidicola farionis</i> <i>Ichthyobronema hamulatum</i> <i>Ascarophis skrjabini</i> <i>Cucullanus truttae</i> <i>Philonema sibirica</i> <i>Comephoronema werestschagini</i>
Байкальский	<i>Contraecum osculatum baicalensis</i>
Невыясненные	<i>Philometra</i> sp.

ручейников), олигохет, амфипод, представляющих весьма многочисленные группы беспозвоночных животных Байкала.

Бореальный предгорный комплекс представлен только 1 видом — *Pseudocapillaria salvelini*, который отмечен у разных рыб, но преимущественно является паразитом лососевидных рыб. Промежуточные хозяева этого паразита — олигохеты.

Арктический пресноводный комплекс состоит из 6 видов. Среди них *Cystidicola farionis*, *Cucullanus truttae*, *Philonema sibirica* — паразиты в основном лососевидных рыб; *Ichthyobronema hamulatum* — паразит налима и керчаковых рыб; *Ascarophis skrjabini* — паразит осетровых. Развиваются эти паразиты с участием амфипод и личинок насекомых (Diptera, Ephemeroptera). К этому фаунистическому комплексу также относится *Comephoronema werestschagini*, который долгое время относили к эндемичным видам (и мы в том числе) (Трофименко, 1974). Находки *C. werestschagini* у налима из рек Дальнего Востока ставят под сомнение его эндемизм для Байкала (Ройтман, 1963; Стрелков, Шульман, 1971). Считаем, что этот вид недостаточно исследован в Байкале. Изучение морфологии, жизненного цикла, генетической структуры *C. werestschagini* позволит установить его действительный зоогеографический статус.

Байкальский фаунистический комплекс представлен эндемичным подвидом *Contraecum osculatum baicalensis*. Первые промежуточные хозяева его — гаммариды, вторые — рыбы. *C. osculatum baicalensis* — паразит байкальской нерпы (Жалцанова, 1992), при больших интенсивностях заражения он может приводить к возникновению у нерпы язвенной болезни желудка и даже к прободению желудка.

Паразитические нематоды байкальских рыб проявляют разный уровень специфичности к своим хозяевам (табл. 248, 249) что, вероятно, является отражени-

Таблица 248

Специфичность к хозяевам нематод бореального равнинного фаунистического комплекса оз. Байкал

Виды паразитов	Ранг специфичности к хозяину
<i>Raphidascaris acus</i>	Род <i>Esox</i>
<i>Cucullanus sphaerocephalus</i> , <i>C. lebedevi</i>	Сем. Acipenseridae
<i>Philometra rischta</i>	Сем. Cyprinidae

Таблица 249

Специфичность к хозяевам нематод арктического пресноводного фаунистического комплекса оз. Байкал

Виды паразитов	Ранг специфичности к хозяину
<i>Cystidicola farionis</i>	Сем. Salmonoidei
<i>Ichthyobronema hamulatum</i>	<i>Lota lota</i>
<i>Comephoronema werestschagini</i>	<i>Lota lota</i>
<i>Ascarophis skrjabini</i>	Сем. Acipenseridae
<i>Cucullanus truttae</i>	Подотряд Salmonoidei
<i>Philonema sibirica</i>	Подотряд Salmonoidei

ем сопряженности эволюции паразитов и их хозяев, а также состава обитающих в Байкале рыб. По пищевым цепям паразиты попадают более широкому кругу хозяев — рыбам, птицам и млекопитающим.

Скребни

Скребни рыб озера Байкал представлены 5 видами и 2 подвидами, которые распределились по 3 фаунистическим комплексам (табл. 250).

Бореальный равнинный комплекс представлен одним голарктическим видом *Neoechinorhynchus rutili*. Промежуточными хозяевами этого паразита являются рачки Ostracoda (Schmidt, 1985), но в Байкале они не установлены.

Арктический пресноводный комплекс представлен 4 видами и подвидами. Все они, за исключением подвидов, описанных из озера Байкал, широко распространены в Палеарктике. Промежуточные хозяева *Echinorhynchus borealis* — гаммариды: *Micruropus possolskii*, *M. ciliodorsalis*, *Gmelinoides fasciatus*, *Eulimnogammarus verrucosus*, *E. cyanooides*, *Pallasea cancelloides*, *P. cancellus*, *Acanthogammarus victorii* (Зайка, 1965; Балданова, Пронин, 2001а, б). *Echinorhynchus salmonis* и *E. s. salmonis* распространены в Голарктике и отмечены у широкого круга рыб; промежуточными хозяевами этих паразитов являются следующие виды гаммарид: *Micruropus possolskii*, *M. ciliodorsalis*, *Gmelinoides fasciatus*, *Eulimnogammarus*

Таблица 250

Скребни рыб оз. Байкал и их принадлежность к фаунистическим комплексам

Фаунистический комплекс	Виды паразитов
Бореальный равнинный	<i>Neoechinorhynchus rutili</i>
Арктический пресноводный	<i>Echinorhynchus salmonis</i> <i>E. salmonis salmonis</i> <i>E. truttae</i> <i>E. borealis</i>
Байкальский	<i>E. salmonis baicalensis</i>
Невыясненные	<i>Acanthocephala</i> gen. sp. ?

cyanooides (Заика, 1965; Балданова, Пронин, 2001а, б). *Echinorhynchus truttae* широко распространен у лососевидных рыб (*Coregonus*, *Salvelinus*, *Thymallus*). В Байкале его промежуточным хозяином является *Micruropus possolskii* (Заика, 1965; Балданова, Пронин, 2001а, б).

Байкальский фаунистический комплекс представлен 1 эндемичным подвидом — *Echinorhynchus salmonis baicalensis* (Догель, Боголепова, 1957; Балданова, Пронин, 2001а, б). Этот подвид отмечен у рогатковидных рыб, сига, омуля, щуки, окуня.

Большинство видов скребней являются специфичными паразитами отряда Salmoniformes, и только *Neoechinorhynchus rutili* специфичен для рыб семейства Cyprinidae, а *Echinorhynchus borealis* — паразит широкого круга рыб (Cyprinidae, Coregonidae, Siluridae и т.д.) (табл. 251).

Таблица 251

Специфичность к хозяевам скребней арктического пресноводного фаунистического комплекса оз. Байкал

Виды паразитов	Ранг специфичности к хозяину
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	Отряд Salmoniformes
<i>E. salmonis salmonis</i>	Отряд Salmoniformes
<i>E. truttae</i>	Отряд Salmoniformes
<i>E. borealis</i>	Широкий круг хозяев

Пиявки

Паразитические пиявки рыб озера Байкал представлены 4 видами. Все они относятся к одному семейству Piscicolidae и являются паразитами не только рыб, но и некоторых беспозвоночных (гаммарид). К бореальному равнинному комплексу относится один вид — *Piscicola geometra*, который не обитает в Байкале (Лукин, 1976; Эпштейн, 1987), но возможно его попадание в озеро в результате

нерестовых миграций рыб (осетра) в реки. 3 вида являются эндемиками и поэтому включены нами в байкальский фаунистический комплекс (табл. 252). Эти виды встречены в основном на рогатковидных рыбах семейств Cottidae и Abyssocottidae. *Baicalobdella torquata* отмечается также и на осетре, а *Codonobdella truncata* — и на байкальских гаммаридах (табл. 253). *Piscicola geometra* является паразитом рыб нескольких семейств. Последнее связано с особенностями экологии рыб, которые, как правило, являются представителями бореального равнинного комплекса, обитающими в равнинных реках и ведущими донный и придонный образ жизни.

Таблица 252

Пиявки рыб оз. Байкал и их принадлежность к фаунистическим комплексам

Фаунистический комплекс	Виды паразитов
Бореальный равнинный	<i>Piscicola geometra</i>
Байкальский	<i>Baicalobdella torquata</i> <i>B. cottidarum</i> <i>Codonobdella truncata</i>

Таблица 253

Специфичность к хозяевам пиявок байкальского фаунистического комплекса

Виды паразитов	Ранг специфичности к хозяину
<i>Baicalobdella torquata</i>	Сем. Cottidae Сем. Abyssocottidae
<i>B. cottidarum</i>	Сем. Cottidae Сем. Abyssocottidae
<i>Codonobdella truncata</i>	Сем. Cottidae Сем. Abyssocottidae

Ракообразные

Фауна паразитических ракообразных озера Байкал состоит из 15 видов и подвидов, все они распределены по 4 фаунистическим комплексам (отсутствуют виды сино-индийского комплекса) (табл. 254). Бореальный равнинный, бореальный предгорный, арктический пресноводный и байкальский фаунистические комплексы представлены в основном (12 видов) копеподами семейства Lernaepodidae (здесь встречены 5 из 7 пресноводных родов — *Achtheres*, *Tracheliastes*, *Salmincola*, *Basanistes*, *Coregonicola*) и семейства Ergasilidae (3 вида из родов *Ergasilus* и *Paraergasilus*).

Бореальный равнинный фаунистический комплекс представлен 5 видами, которые широко распространены в Палеарктике. *Ergasilus briani* и *E. sieboldi* являются паразитами нескольких семейств рыб, *Paraergasilus rylovi* и *Tracheliastes polycolpus* — паразиты карповых рыб, *Achtheres percarum* — паразит окуня (табл. 255).

Таблица 254

Паразитические ракообразные рыб оз. Байкал и их принадлежность к фаунистическим комплексам

Фаунистический комплекс	Виды паразитов
Бореальный равнинный	<i>Ergasilus briani</i> <i>E. sieboldi</i> <i>Paraergasilus rylovi</i> <i>Achtheres percarum</i> <i>Tracheliastes polycolpus</i>
Бореальный предгорный	<i>Basanistes briani</i> <i>B. woskoboynikovi</i> <i>Salmincola thymalli</i>
Арктический пресноводный	<i>Salmincola extensus</i> <i>S. extumescens</i> <i>S. coregonorum</i> <i>S. strigatus</i>
Байкальский	<i>Salmincola cottidarum</i> <i>S. thymalli baicalensis</i> <i>Coregonicola baicalensis</i>

Таблица 255

Специфичность к хозяевам паразитических ракообразных бореального равнинного фаунистического комплекса оз. Байкал

Виды паразитов	Ранг специфичности к хозяину
<i>Ergasilus briani</i>	В основном сем. Cyprinidae, но также другие семейства рыб
<i>E. sieboldi</i>	Несколько семейств рыб
<i>Paraergasilus rylovi</i>	Сем. Cyprinidae
<i>Achtheres percarum</i>	Сем. Percidae
<i>Tracheliastes polycolpus</i>	Сем. Cyprinidae

Бореальный предгорный комплекс составляют 3 вида, паразитирующие на ленке, таймене и хариусе. Они широко распространены в Палеарктике (Сибирь, северо-восток Азии) и в Неарктике. Эти ракообразные относятся к родам *Basanistes* и *Salmincola* и являются наиболее примитивными представителями семейства Lernaeopodidae. Для ракообразных этого комплекса характерна узкая специфичность к видам хозяев (табл. 256).

Арктический пресноводный комплекс представлен 4 видами, относящимися к одному роду *Salmincola*, все они являются специфичными паразитами сиговых рыб (табл. 257). В Байкале они отмечены у омуля и сига. Все они широко распространены в водоемах Сибири, северо-востока Азии и Приморья (Пугачев, 1984; Ермоленко, 1992; Ермоленко и др., 1998).

Байкальский фаунистический комплекс образуют 2 эндемичных вида и один подвид, относящиеся к 2 родам семейства Lernaeopodidae. Вид *Salmincola cotti-*

Таблица 256

Специфичность к хозяевам паразитических ракообразных бореального предгорного фаунистического комплекса оз. Байкал

Виды паразитов	Ранг специфичности к хозяину
<i>Basanistes briani</i>	<i>Brachymystax lenok</i>
<i>B. woskoboynikovi</i>	<i>Hucho taimen</i>
<i>Salmincola thymalli</i>	Род <i>Thymallus</i>

Таблица 257

Специфичность к хозяевам паразитических ракообразных арктического пресноводного фаунистического комплекса оз. Байкал

Виды паразитов	Ранг специфичности к хозяину
<i>Salmincola extensus</i>	Сем. Coregonidae
<i>S. extumescens</i>	Сем. Coregonidae
<i>S. coregonorum</i>	Сем. Coregonidae
<i>S. strigatus</i>	Род <i>Coregonus</i>

Таблица 258

Специфичность к хозяевам паразитических ракообразных байкальского фаунистического комплекса

Виды паразитов	Ранг специфичности к хозяину
<i>Salmincola cottidarum</i>	Сем. Cottidae, сем. Abyssocottidae
<i>S. thymalli baicalensis</i>	<i>Thymallus arcticus baicalensis</i>
<i>Coregonicola baicalensis</i>	<i>Limnocottus bergianus</i>

darum паразитирует на представителях двух семейств рогатковидных рыб Cottidae и Abyssocottidae; *Coregonicola baicalensis* — паразит плоской широколобки *Limnocottus bergianus*; *Salmincola thymalli baicalensis* — паразит байкальского хариуса (табл. 258).

Моллюски

На рыбах Байкала обнаружены гложидии одного вида двустворчатых моллюсков (Bivalvia) — *Colleopterum ponderosum sedakovi*, и один таксон не определен до вида и указывается как Unionidae sp. *C. ponderosum sedakovi* распространен в водоемах юга Восточной Сибири и в Монголии. В Байкале отмечается в сорах, заливах на глубинах 0–3 м на заиленных песках (Слугина, Старобогатов, 1999). Отсутствие сведений по экологии, а также широкий круг рыб-хозяев не позволили пока отнести этого моллюска к определенному фаунистическому комплексу паразитов рыб Байкала.

Общая характеристика состава фаунистических комплексов паразитов рыб озера Байкал

Всего в озере Байкал отмечено 255 видов и подвидов паразитов, среди которых 240 таксонов представляют аборигенную паразитофауну и 15 видов являются вселенцами в Байкал, появившимися в озере в результате интродукции рыб-хозяев. Паразиты рыб представлены следующими группами: грибы — 1 вид, простейшие — 103 вида, гидрозои — 1, моногенеи — 53, амфилиниды — 1, цестоды — 25, аспидогастриды — 1, трематоды — 29, нематоды — 13, скребни — 7 видов и подвидов, пиявки — 4, ракообразные — 15 видов, моллюски — 2. Распределены по фаунистическим комплексам 185 видов, или 72.5% всей фауны паразитов. Эндемиков — 37 видов и подвидов, или 14.5% всей фауны. Ранг эндемизма соответствует видовому и подвидовому уровню. Эндемики представлены следующими группами: простейшие — 23 вида и 2 подвида, моногенеи — 4 вида, нематоды — 1 подвид, скребни — 1 подвид, пиявки — 3 вида, ракообразные — 2 вида и 1 подвид.

Бореальный равнинный комплекс представлен 79 видами. Доминирующее положение в нем занимают простейшие — 40 видов; гидроидных — 1 вид, моногеней — 13, цестод — 8, амфилинид — 1, трематод — 5, нематод — 4, скребней — 1, пиявок — 1, ракообразных — 5 видов. Микоспоридии представлены всеми типами спор. Фауна моногеней характеризуется наибольшим морфологическим разнообразием, но доминируют представители отряда Dactylogyridea; все они являются паразитами карповых, окуневых, щуковых и осетровых рыб (рис. 298). Паразиты со сложным типом жизненного цикла используют в качестве промежуточных хозяев широкий круг планктонных и бентосных организмов. Большинство паразитов этого комплекса относятся к эвритермным видам, поскольку обитают в очень широком диапазоне температур. Эта особенность, вероятно, является отражением приспособлений (в процессе эволюции) паразитов данного фаунистического комплекса к условиям большого разнообразия экологических ниш, которые характерны для равнинных рек (Пугачев, 1984).

Байкальский фаунистический комплекс объединяет 37 эндемичных таксонов паразитов, среди которых простейшие составляют 25 видов и подвидов, моногеней — 4 вида, нематоды — 1 подвид, скребни — 1, пиявки — 3, ракообразные — 3 (1 подвид). В основном это паразиты рогатковидных рыб, за исключением эндемичных нематод и скребней, которые отмечены у разных рыб Байкала (рис. 299). Все они являются эндемиками.

Бореальный предгорный фаунистический комплекс объединяет 27 видов, среди них простейших — 2, моногеней — 20, цестод — 1, нематод — 1, ракообразных — 3. В основном это паразиты ленка, тайменя, хариуса и гольяна, узкоспецифичные к хозяевам (рис. 300). Большинство паразитов этого фаунистического комплекса характеризуется приуроченностью к определенным хозяевам.

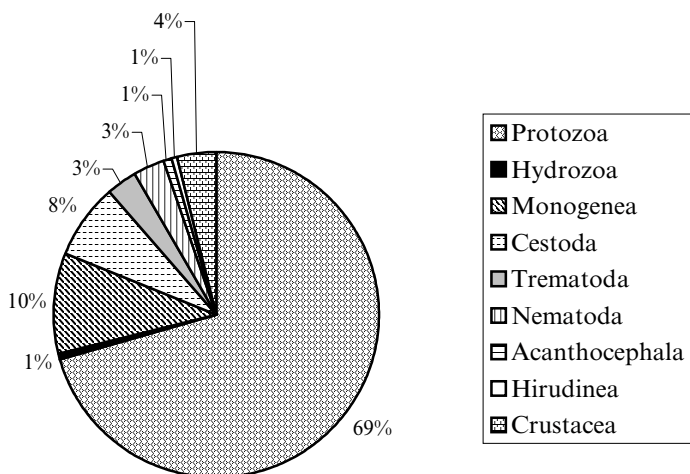


Рис. 298. Состав борельного равнинного фаунистического комплекса паразитов рыб оз. Байкал.

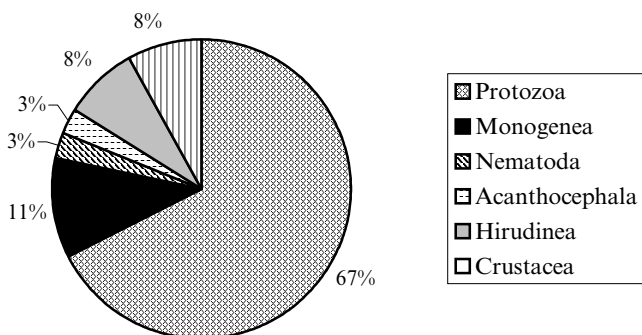


Рис. 299. Состав байкальского фаунистического комплекса паразитов рыб оз. Байкал.

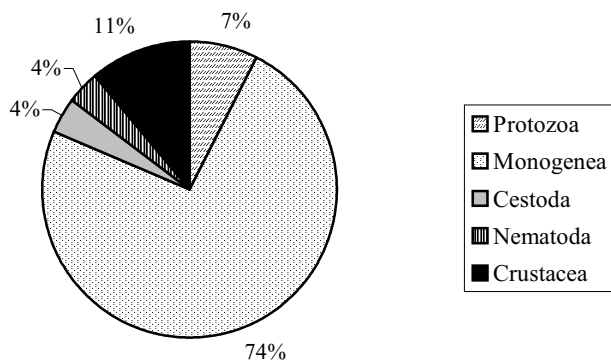


Рис. 300. Состав борельного предгорного фаунистического комплекса паразитов рыб оз. Байкал.

Только цестоды и нематоды являются паразитами широкого круга рыб, но в основном встречаются у лососевидных рыб. Среди моногений доминируют гиродактилиды и тетраонхиды (по 7 видов). Бедность фауны простейших, цестод, нематод, отсутствие скребней, пиявок свидетельствуют о том, что формирование комплекса происходило в условиях быстрого течения в горных и предгорных участках рек, которые отличаются бедностью фауны гидробионтов. Уже отмечалось, что специфические условия существования гидробионтов в водоемах такого типа способствовали формированию в процессе эволюции тесной приуроченности паразитов к хозяевам (Пугачев, 1984).

Арктический пресноводный фаунистический комплекс объединяет 30 видов паразитов: простейших — 5, моногений — 1, цестод — 7, трематод — 3, нематод — 6, скребней — 4, ракообразных — 4 (рис. 301). Все они являются паразитами сигающих рыб и налима, а в Байкале также и рогатковидных рыб. Состав паразитов рыб арктического пресноводного комплекса свидетельствует о том, что этот комплекс формировался в основном за счет организмов, приспосабливающихся к обитанию при низких температурах.

Сино-индийский фаунистический комплекс включает 12 видов, среди которых моногений — 8, аспидогастрид — 1, цестод — 3 вида (рис. 302). Сохранение этих видов паразитов в новых условиях существования хозяев свидетельствует о том, что эти организмы нашли в Байкале благоприятные условия для осуществления своих жизненных циклов.

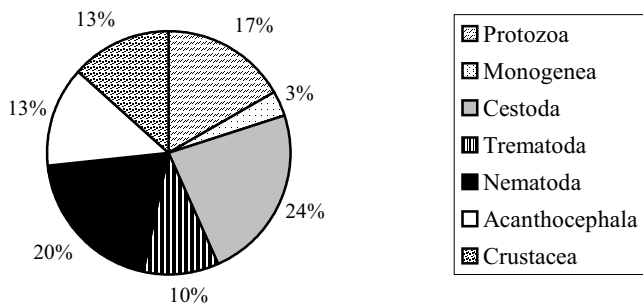


Рис. 301. Состав арктического пресноводного фаунистического комплекса паразитов рыб оз. Байкал.

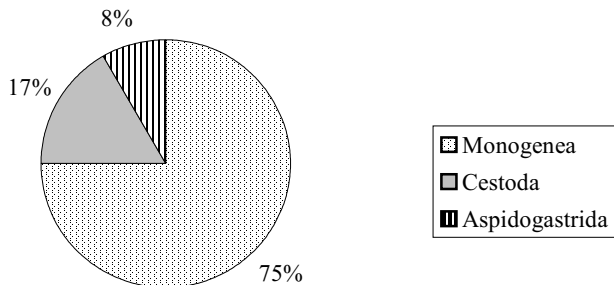


Рис. 302. Состав сино-индийского фаунистического комплекса паразитов рыб оз. Байкал.

Согласно новым данным, зоогеографическое районирование паразитов рыб Байкала соответствует зоогеографическому распределению их хозяев; паразитофауна рыб Байкала — голарктическая с преобладанием групп, широко распространенных в Палеарктике. Байкальские эндемики составляют лишь 15,3%, а эндемизм их хозяев — 56% (табл. 259).

Таблица 259

Зоогеографическое распределение паразитов рыб различных семейств, обитающих в оз. Байкал

Семейства рыб	Общее кол-во видов паразитов	Палеарктические виды	Неарктические виды	Байкальские эндемики	Виды с неопределенным положением
Acipenseridae	17	13 (76.4%)	3 (17.6%)	1 (6%)	0
Salmonidae	34	31 (91.2%)	0	1 (2.9%)	2 (5.9%)
Coregonidae	44	16 (36.4%)	17 (38.6%)	3 (6.8%)	8 (18.2%)
Thymallidae	43	19 (44.2%)	14 (32.6%)	4 (9.3%)	6 (13.9%)
Esocidae	35	27 (77.1%)	6 (17.1%)	2 (5.7%)	0
Cyprinidae	88	71 (80.7%)	6 (6.8%)	2 (2.3%)	8 (10.2%) (1 космополит)
Cobitidae	15	9 (60%)	3 (20%)	1 (6.7%)	2 (13.3%)
Lotidae	28	27 (96.4%)	0	1 (3.6%)	0
Percidae	25	15 (60%)	5 (20%)	2 (8%)	3 (12%)
Cottidae	66	12 (18.2%)	9 (13.6%)	26 (39.4%)	17 (28.8%) (2 космополита)
Abyssocottidae	38	6 (15.8%)	9 (23.7%)	16 (42.1%)	6 (18.4%) (1 космополит)
Comephoridae	20	5 (25%)	6 (30%)	7 (35%)	2 (10%)

При этом в фауне паразитов рыб Байкала преобладают виды, принадлежащие к бореальному равнинному фаунистическому комплексу, к которому относятся их хозяева — рыбы семейств Cyprinidae, Esocidae и Percidae.

Учитывая представленные результаты, можно прийти к заключению, что озеро Байкал по паразитологическим данным вполне можно отнести к озерам олиготрофного типа, в соответствии с классификацией Е.А. Румянцева (1996). Согласно данным этого исследователя, для озер олиготрофного типа характерно наибольшее разнообразие паразитов, которое определяется существованием в этих условиях нескольких фаунистических комплексов рыб и их паразитов (в отличие от других типов водоемов). Е.А. Румянцев установил, что в результате различных воздействий в озерах происходят определенные экологические изменения, которые отражаются на перераспределении доминирующих видов паразитов, изменяется роль и соотношение различных фаунистических комплексов, вплоть до выпадения отдельных из них, что приводит к уменьшению общего биоразнообразия видового состава.

Для Байкала следует указать на уже начавшийся процесс изменения первоначальной структуры его паразитарных систем, который произошел за счет попадания в его экосистему новых, не характерных для него гидробионтов (рыб и их паразитов), появившихся здесь в результате хозяйственной деятельности человека.

Процесс такой «эвтрофикации» Байкала происходит с того времени, когда началось активное использование его запасов — вылов в больших количествах рыбы, антропогенное вселение не свойственной ему ихтиофауны и зарегулирование стока в результате строительства Иркутской гидроэлектростанции. Такие процессы уже регистрировались для крупных озер (Онежское, Ладожское). Как показывает эволюция озер, скорость и степень их эвтрофикации зависит от температурного фактора и глубины водоема (Румянцев, 1996). Эвтрофикация ведет к уменьшению видового разнообразия паразитов — наступает качественное обеднение паразитофауны за счет уменьшения численности или исчезновения основных групп их хозяев (лососевидных и других рыб). Возрастает роль бореально-равнинного фаунистического комплекса, что ведет к упрощению трофических и топических связей хозяев и к сокращению жизненных циклов паразитов, что, по мнению Е.А. Румянцева (1996: 135), «приводит к ослаблению регуляторных возможностей озерных экосистем». В отношении озера Байкал можно предполагать, что эти процессы будут более длительными из-за больших глубин и низких температур, которые характеризуют этот водоем.

Глава 9. ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ПАРАЗИТОФАУНЫ РЫБ ОЗЕРА БАЙКАЛ

Современные представления о происхождении ихтиофауны озера Байкал (обзор литературных данных)

Общий анализ данных о возрасте и генезисе различных фаунистических групп в озере Байкал провел О.А. Тимошкин (2001).

К настоящему времени существуют две основные точки зрения на возраст фауны Байкала:

1) древняя фауна (Берг, 1900, 1907; Верещагин, 1940а, б; Кожов, 1947; Сиделева, 1982, 1993; и др.).

2) молодая фауна (Дорогостайский, 1923; Талиев, 1948, 1955).

Следует отметить, что, как и 100 лет назад, до сих пор нет единого мнения относительно морского или пресноводного происхождения фауны. Известно, что Л.С. Берг отстаивал пресноводное происхождение, а Г.Ю. Верещагин приводил доказательства морского происхождения отдельных элементов фауны Байкала.

Первой обстоятельной сводкой по рыбам Байкала была работа Л.С. Берга «Рыбы Байкала», которая была опубликована в 1900 г. В ней впервые изложены представления относительно генезиса байкальских Cottidae, которые, как считал автор, ведут начало из Северного Ледовитого океана. Здесь же было указано, что для этой группы рыб в Байкале характерен автохтонный характер происхождения и что Байкал заслуживает выделения в самостоятельную зоогеографическую единицу. Позднее Л.С. Берг (1907), вопреки своим прежним взглядам, высказал иную точку зрения о том, что байкальские коттоидные рыбы не имеют морского происхождения, а изначально являются пресноводными и очень древними рыбами, которые в своем развитии ушли далеко от типичных Cottidae, и что сходство с морскими видами обусловлено конвергенцией. Этим своим взглядам Л.С. Берг не изменил до конца своей жизни и постоянно их отстаивал. Л.С. Берг впервые выдвинул гипотезу о пресноводном происхождении байкальской ихтиофауны.

Г.Ю. Верещагин (1930, 1940а, б) считается сторонником мнения о морском происхождении основного комплекса байкальской фауны. Как отмечал Г.Г. Мартинсон (1976), Верещагин «знал, что морская ингрессия в район Байкала происходила лишь в раннепалеозойское время и не могла оказать влияния на формирование байкальской фауны, но считал, что корни этой фауны связаны либо с трансгрессией дальневосточных морей в мезозойское время, либо с юго-западными бассейнами сарматского типа» (Мартинсон, 1976: 108).

Г.Ю. Верещагин (1930, 1940а, б) выделял в составе байкальской фауны два основных генетических элемента — морской и континентальный, время и пути

вселения которых в Байкал были различны. Корни морского элемента в большинстве случаев не сохранились. Заселение ими Байкала происходило с мезозоя. В третичное время посредством обширного многоозерья, существовавшего в юго-восточном Забайкалье и в Монголии, в этих озерах фауна становилась пресноводной. Нерпа и омуль проникли в Байкал в период бореальной трансгрессии.

В 1923 г. вышла работа В.Ч. Дорогостайского, в которой он впервые представил результаты исследований распределения *Cottoidei* в Байкале. И здесь же он впервые высказал предположение о том, что байкальская эндемичная фауна вообще и *Cottoidei*, в частности, могла сформироваться не в глубокой древности, а относительно недавно, в послеледниковый период.

Анализируя многочисленные молекулярно-биологические данные, полученные для различных групп беспозвоночных, рыб и нерпы, О.А. Тимошкин (2001) отметил, что до сих пор нет единого мнения относительно возраста и генезиса фауны Байкала. Это, по его мнению, может свидетельствовать о «разновременности вселения предковых форм в Байкал, или, по крайней мере, о разном геологическом времени, когда та или иная группа испытывала расцвет или становилась эндемичной для озера» (Тимошкин, 2001: 51).

Нужно признать, что в настоящее время в литературе отсутствуют данные о происхождении и путях становления всей ихтиофауны озера Байкал. Существуют только достаточно оформленные и аргументированные гипотезы происхождения рогатковидных рыб — *Cottoidei*, представленные Д.Н. Талиевым (1948, 1955) и В.Г. Сиделевой (1982, 1993). Другие группы рыб таким анализом не охвачены.

Озеро Байкал находится на территории Внутренней Азии, которая является центральной частью Азиатского континента. Внутренняя Азия включает восточные районы Казахстана и Средней Азии, горные районы южной Сибири, Прибайкалье, Забайкалье, Монголию и северные районы Китая (Девяткин, 1981).

На протяжении палеогена вся или большая часть территории Внутренней Азии принадлежала Амфиоцифической зоогеографической области, объединявшей Северную Азию и западные районы Северной Америки. Распад этой области на рубеже эоцена – олигоцена и вымирание в ее западной (азиатской) части доминирующих палеогеновых групп рыб (*Amiidae*, *Hiodontidae*, *Catostomidae*) явились ключевыми событиями, предопределившими нынешнее распределение фаунистических сообществ на этой территории (Сычевская, 1983, 1986, 1989).

Главной особенностью пресноводной ихтиофауны всего неогена является ее смешанный характер, а именно совместное присутствие в ней евро-сибирских, нагорно-азиатских и сино-индийских элементов. Оценивая в целом характер изменений ихтиофауны на протяжении всего плиоцена, следует отметить постепенное обеднение всех комплексов за счет исчезновения в первую очередь теплолюбивых евро-сибирских и китайских элементов во всех комплексах, что свидетельствует о прогрессивном похолодании (Сычевская, 1989).

Внутренняя Азия, особенно на протяжении миоцена и раннего плиоцена, представляла собой самостоятельную зоогеографическую единицу, характеризу-

ющуюся присутствием эндемичных родов рыб, таких как *Centralasia*, *Pseudalburnus*, *Vladimiria* (Leuciscinae), *Notogobio* (Gobioninae), *Mongoloperca*, *Leobergia* (Percidae). В то же время, ее положение между Евро-Сибирской, Нагорно-Азиатской и Сино-Индийской областями существенно влияло на состав ихтиофауны. Характерно, что перечисленные эндемичные роды относятся к группам, доминирующим в Евро-Сибирской и Сино-Индийской областях. Евро-сибирские связи ихтиофауны Внутренней Азии в миоцене выражаются в присутствии редких Esocidae, Percidae и, прежде всего, в разнообразии Leuciscinae. Сино-индийские элементы достигают в этот период (особенно в среднем и позднем миоцене) большого разнообразия, главным образом, у Cobitidae и у Gobioninae; характерно также присутствие змееголовых, китайских Leuciscinae (*Opsariichthys*) и позднее — сомовых. Вероятно, что уже в миоцене преобладание китайских элементов было более явно выраженным, чем в настоящее время (многие фрагментарные остатки Gobioninae, известные из Восточного Казахстана, не удастся определить из-за недостаточной морфологической изученности этой группы). На большей части Внутренней Азии евро-сибирские элементы в течение неогена постепенно стали доминировать, однако даже в ее северных районах (Горный Алтай) вплоть до конца плиоцена отмечается сохранение отдельных форм китайского происхождения. Влияние нагорно-азиатских элементов (Schizothoracinae) прослеживается вплоть до конца миоцена (Сычевская, 1989).

Оценка степени самостоятельности ихтиофауны Внутренней Азии в неогене является отражением имеющихся представлений о месте возникновения тех или иных групп, формирующих эту ихтиофауну, и строится прежде всего на данных их современного распространения. В то же время широкое распространение таких групп, как Cobitidae и Gobioninae, в миоцене Внутренней Азии может указывать на то, что они возникли именно здесь и что их распространение в Сино-Индийской области связано с последующим расселением (Сычевская, 1989).

Зоогеографическое единство Внутренней Азии, постепенно ослаблявшееся в течение плиоцена, было окончательно нарушено в плейстоцене в связи с горообразовательными процессами на юге Сибири. Последние привели к тому, что восточный Казахстан полностью вошел в Ледовитоморскую провинцию; часть территории — Горный Алтай, южная Тува и западная Монголия — выделилась в Западно-Монгольскую провинцию, которая исторически также была тесно связана с Ледовитоморской провинцией (Сычевская, 1989).

Вопрос о расселении пресноводных рыб Азии в палеогене является ключевым для реконструкции зоогеографических событий на материках Северного полушария в течение кайнозойской эры. До настоящего времени не сформировалось единое мнение относительно места происхождения современных чукучановых рыб — Catostomidae, которые представляют собой довольно многочисленную группу современных карпообразных (Cypriniformes). В настоящее время более 60 видов чукучановых обитают в Северной Америке, и по одному виду известно в Китае и в бассейнах рек Колымы и Индигирки (Scott, Crossman, 1979; Сычевская, 1976).

Существует две точки зрения на этот вопрос:

1) североамериканская версия происхождения, согласно которой катостомиды произошли в Северной Америке и оттуда расселились в Азию (Nelson, 1949; Яковлев, 1961; Пугачев, 1984);

2) североазиатская версия, по которой центром формирования этой группы рыб была Северная Азия, и отсюда происходило расселение видов (Сычевская, 1986).

Палеонтологические данные свидетельствуют о том, что на протяжении эоцена и, возможно, раннего олигоцена существовало очень большое разнообразие катостомид. По плоточным костям и зубам были идентифицированы трибы и роды, а в отдельных случаях и виды (Eastman, 1977). Е.К. Сычевской (1986) удалось установить присутствие в казахстанской палеогеновой ихтиофауне многих современных американских катостомид: представителей родов *Catostomus*, *Moxostoma*, *Cycleptus*, *Carpiodes*, *Erimyzon*, *Minytrema*, *Xyrauchen*, а также вымершего рода *Amyzon*. К ним добавился обнаруженный впервые на Дальнем Востоке новый род *Vasnetzovia* (верхний эоцен — нижний олигоцен Приморья), а также новый вид рода *Amyzon* (нижний олигоцен Приморья). Полученные данные позволили с большим основанием считать, что катостомиды составляли доминирующую группу в пресноводной палеогеновой ихтиофауне Северной Азии, играя здесь ту же роль, что позже приобрели их ближайšie сородичи — карповые в неогеновых пресноводных комплексах. Исчезновение катостомид было одним из ключевых событий в общем процессе смены азиатской пресноводной ихтиофауны палеогенового облика неогеновой, которая завоевала в дальнейшем всю Северную Азию. Помимо появления новых доминирующих групп рыб (Cyprinidae), это выражалось также в широком распространении таких групп, как Percidae, Esocidae и Siluridae, которые и по настоящее время представляют собой ядро евро-азиатской бореальной ихтиофауны. Проникновение рыб большинства указанных семейств из Азии в Европу признается более вероятным (Яковлев, 1961; Banarescu, 1970; Jerzmanska, 1979) и обычно связывается с исчезновением Тургайского морского пролива, разделявшего эти континенты. Последний этап существования пролива в настоящее время датируется верхним эоценом (в Приаралье и на Тургайской равнине). Появление межконтинентального моста и проникновение в Европу новой азиатской фауны относят к рубежу эоцена и олигоцена (Сычевская, 1986). Это подтверждается также данными по млекопитающим (Mattes, 1962) и достоверным появлением первых карповых в Западной Европе в среднем миоцене (Gaudant, 1977); сведения о более древних находках не подтвердились (Weitzman, 1960; Patterson, 1967).

Каковы же причины вытеснения катостомид карповыми рыбами из водоемов Азии?

Считается, что Cyprinidae возникли в Азии, и они известны здесь начиная с палеоцена — раннего эоцена (находки в южном Китае и на Суматре, см. Wang et al., 1981; Sanders, 1934); кроме того, они отмечены в среднем эоцене восточно-

го Казахстана (Сычевская, 1986). Как считает Е.К. Сычевская, решающей причиной смены фаун явилось то, что среди азиатских карповых появились новые формы, которые более успешно смогли использовать экологические ниши, занятые катостомидами. Известно, что современные американские катостомиды являются типичными бентофагами, обитающими в водоемах с чистой, хорошо аэрированной водой; они предпочитают участки с твердым каменистым или песчаным дном и очень чувствительны к заилению и загрязнению (Scott, Crossman, 1979). Морфологические особенности челюстного аппарата палеогеновых чукучановых Казахстана свидетельствуют о том, что они питались моллюсками, а фациальные отложения — что они обитали в подобных биотопах (Сычевская, 1986). Оживление тектонической деятельности в Северной Азии на рубеже эоцена — олигоцена, вероятно, привело к расчленению рельефа Казахской равнины (Гроссгейм, 1975) и к усилению водной эрозии, выносу терригенного материала в водоемы, и, как следствие, — к замутнению и заилению водоемов; это сделало их непригодными для существования катостомид. Кроме того, в результате общего поднятия суши в регионе могло идти обмеление и заболачивание водоемов, что также делало их менее пригодными для обитания чукучановых. Вероятно, к этому времени приурочены первые шаги экологической дифференциации карповых рыб, которая к началу неогена привела к появлению большого многообразия экологических типов (присутствующих и в современной евро-азиатской ихтиофауне), включая и формы, способные жить в слабоаэрированной, мутной, заиленной среде с обильной растительностью. Именно такие формы, по-видимому, оказались эффективными конкурентами катостомид, вытеснившими их из придонных биотопов. Следует отметить, что единственный сохранившийся род чукучановых в Азии, для которого предполагают автохтонное происхождение, — китайский *Мухосурпинус*; он обитает в сильно заиленных водах бассейна р. Янцзы. Очевидно, что лишь немногие чукучановые смогли приспособиться к изменившимся условиям среды и выдержать конкуренцию с карповыми рыбами.

Ничто не противоречит тому предположению, что чукучановые обитали в Байкале в те древние времена. Но почему катостомиды не сохранились в Байкале?

История вымирания катостомид в Азии составляет лишь небольшую часть проблемы — распада Амфипацифической палеогеографической области, охватывавшей Северную Азию и запад Северной Америки. Существование этой области на протяжении довольно длительного времени (с позднего мела и в течение большей части палеогена) доказано находками ряда специфических групп организмов, более нигде не встреченных. Прежде всего, это *Hiodontidae*, известные с позднего мела, затем *Catostomidae*, достоверно известные с раннего — среднего эоцена, и сельди из подсемейства *Diplomystinae*, характерные в Америке для нижнего — среднего эоцена (Grande, 1980), на азиатском континенте отмеченные в раннем мелу Японии (Уэно, 1979), в позднем мелу центрального Казахстана (Хисарова, 1974) и в эоцене Китая (Liu, 1963). Кроме того, необходимо отметить присутствие близких видов *Amia* (начиная с мела или раннего палеогена), длиннотелых многопоз-

вонковых шук в Америке — с палеоцена, в Азии — с раннего олигоцена (Сычевская, 1976; Wilson, 1978), а также древних лососевых рода *Eusalmo* (эоцен Британской Колумбии и Камчатки) (Wilson, 1978). Максимум совместного присутствия обеих сравниваемых фаун приходится на эоцен, когда в каждой из них имелись все перечисленные общие группы (кроме шук в Азии).

Распад указанных областей и переход северной суши (в Америке и Евразии) к неогеновой зоогеографической структуре был обусловлен ее палеогеографической перестройкой: 1) объединением Европы и Азии; 2) разделением Азии и Северной Америки; 3) объединением обеих частей североамериканской суши; 4) прекращением сухопутной связи между Европой и Северной Америкой (Сычевская, 1989).

Из этих событий два первых имеют прямое отношение к распаду Амфипацифической зоогеографической области и к исчезновению азиатской (западной) ее части под натиском ихтиофауны неогенового облика. Первое событие — объединение Евразии — относится к рубежу эоцена и олигоцена как по геологическим данным, так и по наиболее вероятному времени смены доминантов среди карпообразных. Время распада американско-азиатской сухопутной связи также в большей мере поддается уточнению на основе анализа истории расселения *Catostomidae* (Сычевская, 1989).

Об отсутствии этой связи уже с олигоцена свидетельствует, прежде всего, тот факт, что начавшаяся в это время экспансия карповых не затронула Северную Америку, благодаря чему здесь уцелели и сохранились до наших дней катостомиды, амииды, хиодонтиды. Карповые рыбы так и не смогли широко внедриться в Северную Америку. В ископаемом состоянии они неизвестны там вплоть до миоцена, а в современной североамериканской фауне известно лишь несколько родов карповых.

Сычевской (1986) было сделано заключение о том, что современный облик североамериканской ихтиофауны во многом отражает палеогеновый этап ее развития в Азии, а нынешний состав евро-азиатской ихтиофауны отражает зоогеографические изменения, произошедшие в азиатской фауне на рубеже эоцена — олигоцена.

Осетровые

До настоящего времени не сформировалось единого мнения относительно появления сибирского осетра в озере Байкал. В данной проблеме можно выделить две точки зрения:

1) сибирский осетр существовал в озере Байкал с позднеэоценового периода (миоцена), когда Байкал был представлен отдельными озерами с глубинами 100 м и более (Карасев, 1977);

2) сибирский осетр мог появиться в Байкале из рек Лены, Ангары, Енисея в результате наступления ледникового периода (Егоров, 1961; Birstein, De Salle, 1998).

Учитывая приведенные выше мнения (глава 2), можно констатировать, что осетровые рыбы *Acipenseriformes* возникли в бассейне моря Тетис в юрское время на территории современной Центральной Азии. Их ныне вымершие предки (*Peipiaosteidae*) известны из позднеюрских отложений (200–135 млн лет назад) (Яковлев, 1977; Рубан, 1998; Jin, 1995; Jin et al., 1995; Grande, Bemis, 1996; Birstein, De Salle, 1998).

В.Н. Яковлев (1977), анализируя филогенез осетровых рыб, высказал предположение, что к началу юрского периода *Chondrosteidae* могли расселиться по всей территории современной Палеарктики и частично вышли в опресненные участки моря, где, вступив в конкурентные отношения с бентосными *Holostei*, дали начало гигантским формам типа *Strongylosteus*. По мнению В.Н. Яковлева, пресноводные хрящевые рыбы Северной Азии, которые сохранили небольшие размеры и достаточно архаичное строение, постепенно эволюционировали и дали современных *Acipenseridae*.

По мнению Абакумова (1964), вспышка видообразования в этом семействе, в результате которой появились ныне живущие виды, произошла в неогене, когда происходило интенсивное формирование рельефа суши, характера водоразделов и режима речной сети, близких к современным. Эти данные свидетельствуют в пользу того, что *Acipenser baerii* мог сохраниться в районе Байкала и в нем самом с неогена.

Как считают Л. Гранд и В. Бемис (Grande, Bemis, 1996), монофилия отряда *Acipenseriformes* в целом принимается большинством современных исследователей, в то время как монофилия широко распространенного рода *Acipenser* окончательно еще не доказана (Findeis, 1997).

Тесные филетические связи адриатико-пнотокаспийских осетров (*A. gueldenstaedtii*, *A. persicus*, *A. naccarii*) с восточноамериканским (*A. brevirostrum*) и с сибирским осетром (*A. baerii*), по молекулярно-биологическим данным, представляются в двух вариантах: связи между этими видами не являются определенными, четкими (Birstein et al., 1998), и подтверждается тесное родство русского осетра с адриатическим, а с другой стороны — сибирского осетра с восточноамериканским короткорылым. Вариации этих построений представлены в работах А. Альмадовара с соавторами (Almadovar et al., 2000) и А. Людвига с соавторами (Ludwig et al., 2000). Эти столь различные данные свидетельствуют о сложной ситуации в вопросах оценки филогении осетровых рыб, ответы на которые, вероятно, будут получены уже в обозримом будущем.

Вид *Acipenser baerii* широко распространен в реках Северной Азии (Аннотированный..., 1998). Он является монотипическим видом и представлен изолированными популяциями, населяющими отдельные речные и озерные системы (Егоров, 1961, 1988; Рубан, 1998). По мнению Е.Н. Артюхина и А.Е. Андропова (1990), пресноводная система, в которой обитают стерлядь (*A. ruthenus*), сибирский (*A. baerii*) и озерный (*A. fulvescens*) осетры, является более устойчивой (по сравнению с морской и эстуарной) из-за ее определенной однородности, обширности

мест нагула и нереста. Пресноводная система предоставляет возможности для формирования протяженных ареалов и, что крайне важно, способствует формированию огромного количества локальных популяций, в которых имеются большие возможности для сохранения генофонда, даже в условиях интенсивного антропогенного воздействия. С.С. Шульман (1954) на основе паразитологических данных разделил осетровых рыб мировой фауны на две группы: западную и тихоокеанскую. К западной группе отнесены две подгруппы: атлантическая и верхнетретичная. Каждая из них имеет специфических паразитов, характерных для своей подгруппы. В атлантическую подгруппу входят осетровые рыбы, обитающие в Европе и на Атлантическом побережье Северной Америки. В верхнетретичную подгруппу входят две группировки: понто-каспийская (5 видов рыб) и сибирско-амурская (2 вида). Сибирско-амурская группировка отличается от понто-каспийской тем, что, во-первых, для нее характерен только 1 вид специфических паразитов *Pseudotrachealiastes soldatovi* (этот вид отсутствует в Байкале); во-вторых, ее паразитофауна является исключительно пресноводной и обедненной (глава 2; табл. 6).

Эти данные позволили С.С. Шульману (1954) прийти к заключению, что эта группировка отделилась сравнительно недавно и обеднение ее паразитофауны связано с вымиранием теплолюбивых и морских видов паразитов.

На основе литературных и наших данных (глава 2) можно утверждать, что сибирский осетр, вероятнее всего, не является древним изолятом в озере Байкал, поскольку имеет весьма обедненную и узкоспецифичную фауну осетровых паразитов; у осетра отмечен только 1 эндемичный вид — пиявка *Baicalobdella torquata*. Она является преимущественно паразитом коттоидных рыб и гаммарид и, учитывая придонный образ жизни осетра, вполне могла перейти на него в сходных местах обитания рыб.

Имеющиеся данные вполне могут служить доказательствами недавнего появления осетра в Байкале (вполне вероятно, что с плейстоцена, как это предполагают ихтиологи, учитывая изменения климата и земной поверхности).

Конечно, не все оценивается однозначно, особенно в вопросах распространения рыб по территории Земли, поскольку возникают вопросы, в частности: почему осетр не сохранился в Байкале с древнейших времен, а проник сюда из понто-каспийского бассейна в плейстоцене? Можно только предполагать, что, вероятно, существовали естественные преграды, препятствующие распространению рыб (горы, отсутствие речных систем, впадающих в Байкал); к гибели древней теплолюбивой фауны также могли привести и природные катаклизмы (тектонические процессы, изменение химического состава воды, температурные колебания, оледенения и т.п.). Пока можно только предполагать, какие факторы могли быть определяющими для распространения сибирского осетра.

Лососевые рыбы

Лососевые рыбы в Байкале представлены 3 пресноводными видами: тайменем, ленком и гольцом даватчаном.

Ископаемые останки древних тайменей известны исключительно из западных районов Северной Америки. *Hucho (Paleolox) larsoni* известен из миоценовых отложений Невады и Орегона (Владимиров, 1946).

Древнейший представитель рода *Brachymystax* — *B. bikinensis* Sutch. — описан из олигоцена Приморья (Сычевская, 1986). Эта находка, так же как находки сиговых рыб, приурочена к вулканогенным осадочным породам. Становление рода *Brachymystax* предположительно связано с Восточной Сибирью (Пугачев, 1984).

Salvelinus alpinus erhythrinus из озера Фролиха является реликтом ледникового периода и относится к географическим изолятам (Савваитова и др., 1977; Алексеев, Кириллов, 2001). Современное распространение даватчана является свидетельством его относительно длительного существования (его предки заселили эти водоемы в конце плиоцена – плейстоцене). Морфологических отличий даватчана от арктического гольца не выявлено. Невыраженный половой диморфизм, за исключением карликовых самцов, свидетельствует о низких темпах формирования у даватчана. Наличие узкого обособленного географического ареала позволяет рассматривать его в качестве подвида арктического гольца (Берг, 1948). Есть мнение, что гольцы рода *Salvelinus* могли проникнуть в Забайкалье с севера через бассейн реки Лены (Алексеев, Кириллов, 2001).

Сиговые рыбы

Восстановление истории расселения сиговых рыб (сем. Coregonidae) затруднено из-за скудности палеонтологических данных. Поэтому в качестве основных доказательств используются данные о современном распространении этой группы рыб, а также палеогеографические реконструкции отдельных этапов плейстоценового времени, с которыми обычно связывают основные этапы расселения Coregonidae (Правдин, 1954; Smith, 1957; Дрягин и др., 1969; Пирожников и др., 1975; Решетников, 1975, 1979, 1980, 1983; Шапошникова, 1976, 1977; Himberg, 1970).

По Ю.С. Решетникову (1983), основные направления эволюции сиговых относятся к олигоцену; в миоцене – плиоцене имела место дифференциация первых родовых групп, которая завершилась в плейстоцене образованием многих видов и подвидов. В этой группе выделяются 16 видов подрода *Leucichthys*, 5 видов подрода *Coregonus*, 6 видов *Prosopium* и 1 вид *Stenodus*.

Палеонтологические данные свидетельствуют о том, что лососевидные рыбы, включая семейство Coregonidae, произошли в горных водоемах Голарктики. Древнейшие находки лососевидных относятся к эоцену и связаны с амфипацифиче-

ской сушей. Родовой состав сиговых сложился к началу неогена. Род *Stenodus* в эволюции Coregonidae обособился рано и по своим морфологическим особенностям не может быть выведен ни из одного из рецентных родов. Среди сиговых род *Coregonus* обнаруживает наименее устойчивую структуру и считается поздним дериватом семейства. Морфологическая и экологическая дивергенция рода *Coregonus* связана с проникновением в низинные биотопы и с широким расселением в плиоцене – плейстоцене (Сычевская, 1988).

Б.К. Москаленко, анализируя вопросы происхождения и распространения сиговых рыб Евразии, считал, что «род *Coregonus*, как и все семейство лососевых, сформировался в четвертичное время в период грандиозного оледенения, охватившего не только северную приполярную зону земного шара, но и умеренные широты Европы, Азии и Северной Америки» (Москаленко, 1971: 10).

Известно, что в Байкале обитают два таксона сиговых рыб: байкальский омуль — *Coregonus autumnalis migratorius* и сиг — *Coregonus lavaretus*. Относительно появления в Байкале омуля существует широко распространенное мнение, что он проник сюда из Ледовитоморского бассейна в период третичной трансгрессии океана (Georgi, 1775; Ламакин, 1950; Талиев, 1955; Кожов, 1962).

Данные о низком уровне генетической изменчивости различных популяций байкальского омуля позволили А.М. Мамонтову и В.М. Яхненко (1987) заключить следующее: «Если омуль проник в Байкал в ледниковый или послеледниковый период (Кожов, 1972), то есть около 10–16 тыс. лет назад, то в этом случае полученные значения приобретают определенный смысл» (Мамонтов, Яхненко, 1987: 16) и могут свидетельствовать об относительной стабильности условий среды обитания омуля. Этим исследователям фактически первым удалось доказать относительную молодость байкальского омуля.

В последние годы в литературе появились новые данные молекулярно-биологического анализа, согласно которому байкальский омуль (*Coregonus autumnalis migratorius*) не является подвидом арктического омуля (*Coregonus autumnalis*), а относится к настоящим сигам и входит в состав сложно-комплексного вида *Coregonus lavaretus complex* (Smirnov et al., 2002; Sukhanova et al., 2002a, b). Авторы этих данных отмечают существенное несовпадение морфологических и молекулярно-биологических данных (например, морфологическое сходство байкальского омуля и ирландского поллана — *Coregonus autumnalis migratorius* и *Coregonus autumnalis pollan*). Установлены также существенные морфологические отличия байкальского и арктического омуля. На основе полученных данных было представлено заключение относительно путей эволюции *Coregonus lavaretus complex* в Байкале (Sukhanova et al., 2002b). При этом допускается, что в период плейстоценовых оледенений существовали не затронутые оледенением отдельные районы. Высказывается предположение, что байкальская рифтовая зона служила центром происхождения, расселения и видообразования рода *Coregonus*. Выделяются три так называемые новые эволюционные линии: 1) сизи из верхневв бассейна р. Лены; 2) пыжьяны из бассейна Байкала; 3) омуль и озерные

сиги из озера Байкал. Принимается, что эти три линии аллопатрически дивергировали приблизительно в то же время, что и североамериканская и европейская линии. Линия из верховьев Лены никогда не контактировала с двумя другими линиями (из Байкала и из его бассейна). Последние эволюционировали в отдельных рефугиумах, вероятно, аллопатрически и на протяжении длительного времени; в настоящее время они также существуют изолированно.

Установлено, что байкальский омуль и байкальский речной сиг — наиболее древние филогенетические линии *C. lavaretus*, их отделение от предковой формы произошло 3.4–1.7 млн лет назад (Суханова, 2004).

Хариусовые

Впервые о происхождении хариусовых рыб написал А.Н. Световидов (1936), который, учитывая распределение хариусов по территории Земли, считал, что они расселялись из водоемов Алтае-Саянского горного района. Как было установлено позднее, этому предшествовала стабилизация основных признаков их кариотипа (Макоедов, 1987). Предковая форма хариусов обособилась от основного ствола лососевых рыб раньше других (Викторовский, 1978). Как считает А.Н. Макоедов (1987), у нее сформировался довольно «продвинутый кариотип», близкий к кариотипу современных видов рода *Thymallus*.

Известный исследователь хариусов П.Я. Тугарина (1981), анализируя литературные и собственные данные, пишет о том, что самым древним видом хариусов является монгольский хариус, обитающий и в настоящее время в озерно-речных водоемах Монголии (Дашидорж и др., 1968; Тугарина, Дашидорж, 1972).

Относительно происхождения хариусов, обитающих в Байкале, в литературе можно найти следующее: «Средне-третичный древний Байкал возник сначала в виде одного южного озера, в которое впадала одна река — пра-Селенга, существующая с мезозоя (Обручев, 1929, 1933)» (Тугарина, 1981: 89). Относительно направления стока Селенги существуют разные мнения, но на более древний возраст байкальского направления стока Селенги указывают Н.М. Думитрашко (1948а, б, 1952), С.С. Воскресенский (1957), Н.М. Маринов (1957), Д.Б. Базаров (1960, 1961) (Тугарина, 1981). По мнению П.Я. Тугариной, река пра-Селенга была «важной артерией, соединяющей водоемы Забайкалья и Центральной Монголии с Байкалом» (Тугарина, 1981: 89). Высказывается предположение, что в пра-Селенге вполне мог обитать и прахариус, подобно осетру (Егоров, Иваньев, 1956, 1959; Кожов, 1973). Прахариус южной котловины Байкала затем расселился в среднюю и северную котловины, соединение которых произошло на границе между плиоценом и четвертичным периодом (Думитрашко, 1948а, б, 1952). По мнению В.В. Ламакина (1960), к началу четвертичного периода Байкал принял облик, близкий к современному.

П.Я. Тугарина отмечает, что в течение ледникового периода хариусы сохранялись в Байкале благодаря тому, что реки Селенга и Баргузин не были запружены

ны ледниками, что позволило рыбам нереститься в них. В дальнейшем, в связи со сменой баргузинского стока на енисейский (в межледниковую эпоху), хариусы расселились в бассейне Ангары, и тем самым сформировались два генеративно-речных ствола (древнее селенгинское направление нерестовых миграций и другое направление — более молодое, сформировавшееся в результате образования новой сети рек, возникшей после оледенения).

Д.С. Сендек (2000) на основе результатов кариологических, генетико-биохимических и популяционно-фенетических исследований предложил гипотезу, согласно которой процесс расселения видов в семействе *Thymallidae* был связан с первоначальной дифференциацией хариусов на 4 формы. Первая форма обособилась в системе бессточных озер северо-западной Монголии, вторая дала начало современным популяциям в Европе, третья стала предком для хариусов, обитающих в водоемах Алтая, Саян, в Байкале, в Хубсугуле и в Амуре. Четвертая форма заселила большинство рек Сибири, северо-востока Азии и Аляски. Две последние формы дали начало еще ряду современных форм, таксономический ранг которых в настоящее время однозначно не определен и обсуждается.

Совсем недавно появились новые сведения относительно генезиса байкальских хариусов (Koskinen, 2002; Koskinen et al., 2002). В частности, была выполнена филогенетическая реконструкция, которая базируется на результатах анализа митохондриальной ДНК и микросателлитов (микросателлиты — однолокусные генетические маркеры, представляющие собой короткие tandemные повторы ядерной ДНК). Было высказано предположение, что родословная хариусов формировалась в процессе разделения бассейнов рек и озер. Однако это не подтвердилось для *Thymallus arcticus* из северо-западной Монголии и популяций *T. arcticus* из бассейна р. Енисей. Учитывая известные мнения относительно генезиса хариусов Монголии и Сибири, авторы этих данных пришли к выводу о необходимости ревизии рода *Thymallus*. Они согласны с широко распространенным представлением о том, что монгольский хариус является предком хариусов, распространенных в Центральноазиатском бассейне. К монгольскому фенотипу ближе всего стоит *Thymallus arcticus* из Енисейя. Кроме того, высказывается предположение о существовании рефугиальной популяции сибирского хариуса, которая образовалась в период между формированием монгольского и арктического хариусов; ее обитание приурочено к верховьям Енисейя.

Согласно полученным дендрограммам, эти исследователи пришли к заключению, что в каждом речном бассейне (Амур, Лена, Енисей) имеются свои формы сибирского хариуса. В Байкале также сформировалась своя форма, которая ближе всего стоит к хариусу из бассейна Енисейя (Koskinen et al., 2002). Предлагается 2 сценария появления хариуса в озере Байкал:

1. В плиоцене существовала связь между Байкалом и Леной, и хариус вполне мог проникнуть в Байкал до того, как произошла изоляция этих двух бассейнов; так как не были отмечены микросателлиты ленского хариуса в ДНК байкальского, то высказано предположение, что ленский хариус, вероятнее всего, не

выжил в Байкале из-за того, что в результате колебаний уровня Байкала произошла изоляция его от притоков, в которых он нерестился. Это и привело к вымиранию вида (как указано авторами — без участия в этом процессе похолоданий).

2. Хариус в Байкале до среднего – позднего плейстоцена отсутствовал. Он заселил озеро Байкал в результате появления связи с Енисеем через Ангару. Об этом свидетельствует всплеск его численности в среднем плейстоцене. В голоцене в связи с антропогенным воздействием отмечается спад.

Авторы отмечают, что наиболее реальным временем расселения хариусов можно считать период 325–225 тыс. лет назад (средний плейстоцен).

Учитывая приведенные выше мнения различных исследователей, можно констатировать следующие важные факты происхождения, расселения и формирования фауны хариусов Байкала:

- хариусы произошли в водоемах Северной Азии;
- до настоящего времени сохранился лишь один из наиболее древних представителей этого рода *Thymallus brevirostris* — монгольский хариус;
- относительно времени появления хариусов в Байкале высказываются две точки зрения: первая, что хариус существовал там уже с третичного периода и в это же время он населял пра-Селенгу и пра-Байкал (Тугарина, 1981); вторая — хариус появился в Байкале уже после возникновения связи Байкала с Енисеем (Koskinen et al., 2002).

Щуковые

Центром происхождения семейства Esocidae является Северная Азия (Сычевская, 1975). Предполагают, что в середине олигоцена (30–32 млн лет назад) щуки проникли в Европу. В это же время могла произойти и миграция щук в Северную Америку, что проявляется в весьма специфичной паразитофауне американских щук (Margolis, Arthur, 1979).

Позднее обыкновенная щука (*Esox lucius*) широко распространилась в Европе и вытеснила другие виды европейских и азиатских щук, которые представляли собой олигоцен-миоценовую фауну.

Как известно, семейство Esocidae представлено в водоемах Палеарктики и Неарктики двумя видами: *E. lucius* и *E. reicherti*. Кроме того, в Северной Америке обитают еще 3 вида этого рода — *E. americanus*, *E. masquinongy*, *E. niger* (Берг, 1948; Scott, Crossman, 1973).

Как было отмечено О.Н. Пугачевым (1984), 4 вида паразитов являются общими для щук Евразии и Северной Америки: *Myxidium lieberkuhni*, *Triaenophorus nodulosus*, *T. crassus*, *Raphidascaris acus*. Наибольшее количество специфичных паразитов отмечено у обыкновенной щуки, причем отмечается постепенное обеднение ее паразитофауны с запада на восток. Паразитофауна американских щук в два раза беднее, чем евразийских. Паразитофауна щук Байкала, по сравнению со щукой из Европы, лишена 7 видов паразитов (*Henneguya psorospermica*, *H. ovi-*

perda, *H. schisura*, *Triaenophorus meridionalis*, *Azygia mirabilis*, *Macroderoides flavus*, *Philometra obturans*).

По мнению О.Н. Пугачева (1984), вероятно, в это время начала формироваться специфичная паразитофауна шуковых, которые были представлены несколькими видами в Европе и в Азии. Состав паразитофауны *E. lucius* — европейского происхождения и свидетельствует о том, что ареал шуки сформировался относительно недавно. Как отмечает Е.К. Сычевская (1976), вид *E. lucius* впервые достоверно известен из плиоценовых отложений в Европе и из плейстоценовых — в Северной Америке. В настоящее время считается, что амурская щука (*E. reicherti*) является единственным представителем олигоцен-миоценовой фауны, сохранившимся до наших дней (Сычевская, 1975). Для нее характерна несколько обедненная паразитофауна, что связано, вероятно, с весьма напряженными условиями существования, в которые она попала в условиях юга Дальнего Востока, рассеяясь в олигоцене — миоцене, и где ей пришлось конкурировать с более специализированными хищными рыбами (Стрелков, Шульман, 1971; Пугачев, 1984).

Подводя итог, можно считать, что в озере Байкал обитает щука, которая могла попасть сюда в результате миграций, связанных с периодическими похолоданиями. Возможно, что шуки сохранились в Байкале с олигоцен-миоценового времени, но это предположение маловероятно, так как тогда в Байкале за такой длительный промежуток времени мог бы сформироваться другой вид шуки (как в случае с *E. reicherti* из Амура); этого не произошло. Поэтому в данном случае напрашивается только один вывод: щука озера Байкал — *E. lucius*, которая генетически связана с европейской щукой и заселила воды озера сравнительно недавно.

Карповые

По палеонтологическим данным, первые находки карповых рыб подсемейства Leuciscinae (ельцовые) (роды *Rutilus*, *Leuciscus*, *Pararutilus* и *Tribolodon*) приурочены к Азии (Китай, Казахстан, Алтай, Монголия) и датируются эоценом — ранним-средним олигоценом (Сычевская, 1986; Wang et al., 1981; Zhang et al., 1985). В Европу Leuciscinae смогли проникнуть лишь после исчезновения Тургайского пролива, соединявшего на рубеже эоцена и олигодена Туранское и Западно-Сибирское моря, полностью отделявшие Европу от Азии. В это же историческое время перестало существовать и Западно-Сибирское море (Стратиграфия СССР, 1975; Сычевская, 1986; Jermanska, 1979). Как отмечает Н.Г. Богуцкая (1990), самой древней находкой карповой рыбы в Европе является *Palaeoleuciscus primigenius* Gaudant — она известна из среднего стампия (начала раннего олигодена) Франции (Gaudant, 1977a). Указания на более ранние находки Сурприниде не подтвердились (Paterson, 1967; Obrhelova, 1969). Как предполагается, в начале неогена в Европе и в Северной Азии резко возросло число видов и родов Leuciscinae, и именно в это время заканчивается процесс вытеснения древней пресноводной фауны новой фауной, весьма близкой к современной (Сычевская, 1986), ядро

которой составляли *Leuciscinae*. Как отмечает Н.Г. Богущкая (1990), недостаток палеонтологических данных не позволяет в полной мере проследить пути расселения отдельных групп ельцовых и выделить единый центр их видообразования. Можно только предполагать, что на обширных территориях Европы и Северной Азии происходило мощное видообразование и сравнительно быстрое расселение отдельных групп рыб. Этому способствовала динамика палеогеографических условий на этих территориях — тектоническая активность, усиление контрастности рельефа, осушение крупных площадей, опреснение водоемов). Начиная с раннего миоцена, на пространстве от Западной Европы до Японии отмечено большое число представителей подсемейства *Leuciscinae*. Все они относятся к ныне живущим родам (*Rutilus*, *Leuciscus*, *Scardinius*, *Blicca*, *Alburnoides* и др.) и видам. При этом виды рода *Leuciscus*, составляющие сейчас основу понто-арало-каспийской ихтиофауны, были распространены на восток вплоть до границ Амурской области (Лебедев, 1959; Li, Su, 1962; Oberhlova, 1967, 1969; Сычевская, Лебедев, 1971; Gaudant, 1977a; Tomodo et al., 1977; Rutte, Becker-Platen, 1980; Сычевская, 1980, 1986).

Проникновение карповых (в частности, ельцовых) в Северную Америку произошло через Берингскую сушу. Другая точка зрения, что ельцовые (и другие карповые) могли проникнуть в Северную Америку из Европы через североатлантический сухопутный мост, считается маловероятной, поскольку этот мост перестал существовать уже к началу олигоцена, когда карповых в Европе, по-видимому, еще не было (Богущкая, 1990). Самые древние находки карповых в Северной Америке относятся к миоцену (Uyeno, 1961; Cavender, 1966; Kimmel, 1975; Сычевская, 1976, 1986; Smith, 1981). Считается, что за время существования берингского моста, соединявшего Азию и Америку с конца олигоцена до позднего миоцена, могло наблюдаться несколько волн переселения карповых из Азии (Богущкая, 1990).

Учитывая представленные факты, можно предположить следующий сценарий становления фауны карповых рыб Байкала. Карповые обитали в Байкале с момента становления этой группы в олигоцене – миоцене. Климатические катаклизмы и тектоническая деятельность вполне могли отразиться на процессах расселения рыб в разных направлениях (на запад и восток). Аборигенную фауну карповых рыб Байкала вполне можно отнести к палеарктической, поскольку она не отличается от других водоемов. Она характеризуется исключительно обедненным родовым (4 рода) и видовым составом (6 видов). Фауну их паразитов также можно отнести к широко распространенной у рыб семейства Cyprinidae.

Налимовые

В Байкале обитает единственный пресноводный представитель этого семейства — налим (*Lota lota*) — циркумполярный вид, распространенный в водоемах Палеарктики и Неарктики до 40° с.ш. (Cohen et al., 1990).

Вопрос о происхождении трескообразных рыб подробно рассматривался А.Н. Световидовым (1940, 1948), а происхождение налима — М.А. Тюльпановым (1967).

Центром происхождения трескообразных рыб были моря, расположенные в северной части Атлантического океана и Полярного бассейна, где в настоящее время обитает наибольшее количество видов. Кроме того, известно, что размножение их приходится на холодное время года, что также является доказательством северного происхождения. Таким образом, и предки налима имели центром происхождения Полярный бассейн. Как отмечает А.Н. Световидов (1948), миграции предка налима в более южные широты происходили уже в плиоцене, что доказывается находкой его ископаемых остатков в Австрии (окрестности г. Вены). Предок налима *Lota hulai* — «...единственный представитель ископаемых трескообразных, найденный в пресноводных или солоноватоводных отложениях» (Световидов, 1948: 33). В этой же работе было отмечено, что налимом проник в пресные воды из Полярного бассейна в ледниковое время. Как считает М.А. Тюльпанов (1967), до этого он обитал в прибрежных участках Полярного бассейна, который подвергался опресняющему влиянию впадающих в него рек.

Г.Ю. Верещагин (1940а, б) считал, что существуют три способа расселения животных из моря в континентальные водоемы: 1) активная миграция вверх по рекам; 2) пассивный занос; 3) постепенное опреснение морских водоемов и, как следствие, приспособление организмов и их иммиграция в пресные воды. Г.Ю. Верещагин (1940а, б) и Г.Е. Рябухин (1953) считали, что вселение налима происходило по первому способу, Л.А. Зенкевич (1934) и М.А. Тюльпанов (1967) — по третьему.

По данным Т.И. Привольнева (1967), налимом, наряду с карповыми, щукой и окунем, выдерживает незначительный уровень увеличения солености воды — не более 12‰ — и погибает при весьма незначительной гипотонии крови (Привольнев, 1967: 34).

Д.Н. Талиев (1948, 1955), обсуждая проблемы дивергентной эволюции рогатковидных рыб, считал одной из ее причин влияние хищников, к которым он относил и налима. Это влияние должно было сказываться со времени вселения хищников в Байкал, которое он относит к послеледниковому времени (Талиев, 1955: 471–473).

Е.А. Коряков (1959) считал, что налимом вселился в Байкал в четвертичный период: «Важнейшим событием в истории фауны Байкала, происшедшим на фоне четвертичного оледенения и морских трансгрессий, является проникновение и акклиматизация в Байкале представителей арктического пресноводного (сиговые, налим) и арктического морского (тюлень) фаунистических комплексов, давших Байкалу наиболее ценных и массовых промысловых животных» (Коряков, 1959: 345).

По М.А. Тюльпанову (1967), налимом не мог вселиться в пресные воды в конце третичного периода из-за теплого климата.

В.Н. Сорокин (1976), анализируя литературные данные о геологических и климатических особенностях Сибири в целом и озера Байкал в частности и сопоставляя их с биологическими особенностями налима, высказал предположение, что в систему озера Байкал налим вселился в послеледниковое время (в конце плейстоцена – начале голоцена) по системе Енисей – Ангара.

Окуневые

Как отмечал В.Н. Яковлев (1964), окунеобразные являются морскими вселенцами в пресные воды, и их вселение явилось очень важным этапом в формировании древнетретичной ихтиофауны. Считается, что проникновение окунеобразных в пресные воды началось в раннетретичное время и было особенно интенсивным в период эоценовых трансгрессий. Об этом свидетельствует отсутствие окуневых в ископаемых отложениях мелового периода и находки их в эоценовых отложениях на всех континентах. Однако об эоценовой ихтиофауне из Северной Азии такие данные отсутствуют, за исключением находок *Amiidae*, *Ariidae*, *Catostomidae*. Впервые окуневые появляются в отложениях во второй половине олигоцена и в Европе, и в Азии. Эти сведения позволяют предполагать, что в Байкале окуневые могли обитать с олигоцена.

Рогатковидные

Установлено, что центром происхождения рогатковидных рыб является северная часть Тихого океана (Шмидт, 1904, 1948, 1950; Андрияшев, 1939а, б; Талиев, 1955; Сиделева, 1982, 1993). В настоящее время из этого района известно более полутора десятков семейств и подсемейств *Cottoidei*. Их расселение в пресные воды (в реки и озера Североамериканского и Азиатского континентов и островов Японии) шло из дальневосточных морей. Как показала В.Г. Сиделева (1993), в настоящее время на территории США и Канады обитают 28 видов *Cottoidei*, 19 из них (68%) приурочены к западному побережью, 7 — к восточному. 24 вида принадлежат к роду *Cottus*, 2 — к роду *Triglopsis* и по одному виду — к родам *Clinocottus* и *Leptocottus*. В водоемах Евразии (без Байкала) встречаются 14 видов коттоидных рыб, из них — 2 вида, распространившиеся из Байкала. Все виды относятся к 5 родам: 10 видов — к роду *Cottus* и по одному виду — к родам *Triglopsis*, *Mesocottus*, *Trachidermus*, *Leocottus*. В пресных водоемах Японии обитают 7 видов, 6 из которых относятся к роду *Cottus* и 1 — к роду *Trachidermus*. Несмотря на то, что все указанные рыбы принадлежат к семейству *Cottidae*, в водоемах отдельных континентов сформировалась своеобразная ихтиофауна коттоидных. Общие виды отмечены для Чукотки и Аляски — *Cottus cognatus*, а также для Японии и Китая — *Trachidermus fasciatus*. В Байкале по последним данным насчитывается 33 вида *Cottoidei*, 9 из которых относятся к семейству *Cottidae*, 2 — к сем. *Comephoridae* и 22 — к сем. *Abyssocottidae* (Sideleva, 2001).

Относительно происхождения эндемичных фаун крупных озер (и Байкала в частности) существует 2 точки зрения. Одни исследователи признают, что эта фауна возникла от небольшого числа предковых форм и является автохтонной по своему происхождению (Берг, 1907; Верещагин, 1936; Талиев, 1955; Кожов, 1962, 1973). Другие исследователи (Старобогатов, 1970; Сиделева, 1993; и др.) считают, что эндемичному видообразованию в крупных озерах способствует не только географическая изоляция, но и многократное вселение видов.

Относительно происхождения коттоидных рыб Байкала существует два мнения.

1. Рогатковидные рыбы — это молодая группа, формирование которой на азиатском побережье Тихого океана началось в плиоцене и наиболее интенсивно проходило в четвертичный период, после образования окраинных морей Дальнего Востока. «Исходя из данных геологической истории дальневосточных морей, возникновение японо-охотско-берингоморской фауны Cottidae можно представить лишь в неогене и преимущественно в плиоценовую эпоху, когда море продолжительное время оставалось на Сахалине, Камчатке, Охотском берегу и в Анадырском крае» (Талиев, 1955: 440). В верхнетретичное время могли протекать лишь начальные этапы становления японо-охотско-берингоморской фауны коттид, но «для понимания... появления всего многообразия этих форм и в особенности возникновения среди них автохтонных видов и даже родов, приуроченных в своем распространении лишь к одному из этих морей, неизбежно следует допустить бурную радиацию данной группы Cottidae уже после формирования Японского, Охотского и Берингова морей и их соединения, как между собой, так и с океаном» (Талиев, 1955: 440). П.Ю. Шмидт (1948) назвал Cottidae северными бычками. Несомненно, что их приуроченность к обитанию в умеренных и холодных водах «выработалась исторически и поэтому есть все основания полагать, что становление данного семейства происходило уже в то время, когда воды северной Пацифики значительно охладилась» (Талиев, 1955: 441). Д.Н. Талиев считал, что вся эволюция современных рогатковидных рыб Байкала проходила в морфологических границах современного Байкала в период с конца плиоцена до наших дней. Молекулярно-биологические данные свидетельствуют, что байкальские бычковые рыбы произошли в сравнительно недавний, в геологических масштабах, период времени — 2.5–2 млн лет назад (Slobodyanyuk et al., 1994; Кирильчик и др., 1995; Кирильчик, 1998; Kontula et al., 2003; и др.).

2. Рогатковидные рыбы в Байкале — более древняя группа рыб (Сиделева, 1982, 1993; Sideleva, 2002). В.Г. Сиделева, опираясь на данные В.Н. Яковлева (1964) о том, что вселение окунеобразных в пресные воды началось в нижнетретичное время и было весьма интенсивным в период эоценовых трансгрессий, высказывает предположение о том, что с верхнетретичного периода Cottiformes были распространены и в пресных водах Азии наряду с другими представителями лимнофильной фауны. Со второй половины олигоцена в водоемах Сибири появляется новая фауна, состоящая из сельдевых, карповых и окуневых (Яковлев, 1955; Лебедев, 1960). Некоторое время эти фауны продолжали существовать вместе.

На границе неогена в Евразии произошло изменение состава ихтиофауны, что было связано с возросшей континентальностью климата, приведшей к значительному ухудшению зимних условий в мелководных водоемах и к перемещению фауны в крупные озера с их более постоянным температурным режимом (Яковлев, 1964). По-видимому, в это время коттоидные рыбы заселили относительно глубоководный Байкал. К среднему миоцену древняя фауна исчезает везде, кроме Северной Америки. Причиной гибели могло быть резкое понижение температуры вследствие оледенения. «Но коттоидообразные смогли выжить в Байкале с третичного периода, как выжили губки (Гуреева, 1969), олигохеты (Изосимов, 1972), планарии (Порфирьева, 1970)» (Сиделева, 1982: 131).

Все это позволяет считать, что «с третичного периода ведут свое начало и предки современной глубоководной группы подкаменщиков» (Сиделева, 1982: 131). В начале четвертичного периода в Прибайкалье существовало значительное горное оледенение (Обручев, 1938; Флоренсов, 1978); к тому же тектонические процессы изменили первоначальную конфигурацию озера, и Байкал стал единым водоемом.

В конце третичного – начале четвертичного периода произошло новое проникновение *Cottoidei* в пресные воды. Об этом свидетельствуют находки нескольких видов рода *Cottus* в плиоценовых отложениях северной Канады (Smith, 1975). Морфологически эти виды были близкими к современным видам рода *Cottus*. В.Г. Сиделева считает, что они могли распространиться по рекам Сибири и попасть в Байкал, где заселили прибрежную зону озера. В настоящее время эту группу представляют виды подсемейств *Cottinae* и *Cottocomphorinae*. Эта группа является наиболее прогрессивной и молодой; начало ее формирования относится к плейстоцену.

По мнению В.Г. Сиделевой (1982), начало формирования байкальских *Cottoidei* относится ко второй половине миоцена. Предковые формы современных байкальских рогатковидных рыб, попав в озеро, освоили его прибрежную зону. В дальнейшем формирование эндемичной фауны могло идти в двух направлениях: I — освоение толщи воды и приспособление к пелагическому образу жизни и II — заселение глубоководной зоны Байкала и сохранение донного образа жизни. Попав в Байкал, *Cottoidei* образовали вторичный центр видообразования, который характеризуется возникновением двух эндемичных семейств — *Abyssocottidae* и *Comphoridae*. Предковые формы *Comphoridae* и *Abyssocottidae* возникли также в конце третичного периода при появлении в Байкале больших глубин.

Таким образом, с учетом приведенных литературных данных можно считать, до настоящего времени в литературе отсутствуют гипотезы о происхождении и путях становления современной ихтиофауны озера Байкал. Все известные до настоящего времени сведения о происхождении байкальских рыб относятся к отдельным видам рыб (осетр, налим, омуль, хариус) или группе рогатковидных рыб. Ихтиофауна не рассматривается как единое целое, сформированное в тече-

ние какого-либо исторического времени. Обобщение литературных данных по этому вопросу, а также анализ сведений относительно происхождения и возможных путей расселения рыб, формирующих современную ихтиофауну Байкала, в процессе эволюции, позволили нам сформулировать 3 гипотезы происхождения ихтиофауны озера Байкал.

Первая гипотеза. Базовыми данными для формирования этой гипотезы послужили известные представления о том, что рогатковидные рыбы появились в Байкале в четвертичном периоде (Дорогостайский, 1923; Талиев, 1955), о плейстоценовых заселениях Байкала осетром (Егоров, 1988), налимом (Сорокин, 1976), а также наши предположения, основанные на паразитологических данных, о более позднем проникновении в озеро других элементов ихтиофауны.

В олигоцене – миоцене, когда на большей части нашей планеты господствовал теплый климат, в районе Байкала и в самом Байкале обитали древние осетровые, шуковые, карповые и окуневые рыбы.

В конце миоцена – плиоцене начинается похолодание климата и активизируются геологические процессы, приводящие к изменению гидрографической сети и температурного режима водоемов. В это же время в результате геологических процессов происходит формирование Байкала, очертания которого становятся близкими к современным. Колебания температуры и ее понижение, вероятнее всего, могли привести к гибели теплолюбивой ихтиофауны как в Байкале, так и в водоемах прилежащих территорий. Во время четвертичного оледенения из ледовитоморского бассейна по Лене в Байкал сначала мигрировали предки ледовитоморских бычков, омуля и нерпы. Холодолобивые пресноводные виды рыб — сиг, хариус, таймень, ленок, — которые обитали в горных реках и озерах, заселили Байкал позже, когда реки освободились ото льда. Налим заселился в систему озера Байкал в послеледниковое время (в конце плейстоцена – начале голоцена) по системе рек Енисей – Ангара.

Заселение Байкала представителями бореального равнинного комплекса, вероятно, могло происходить также в плейстоцене – голоцене, когда они, приспособившись к условиям низких температур, стали расселяться с запада на восток (осетр, карповые, шуковые, окуневые). Большие глубины Байкала и низкие температуры в течение четвертичного периода способствовали формированию его как олиготрофного водоема, где доминирующее положение смогли занять рогатковидные рыбы со свойственными им морфологическими и физиологическими особенностями глубоководных рыб, а также холодолобивые лососевидные рыбы. Рогатковидные рыбы смогли реализовать в Байкале (глубоководном водоеме океанического типа) свой «морской» потенциал — способность жить на больших глубинах (Сиделева, 1982). Сиговые рыбы образовали в Байкале несколько эколого-морфологических групп, чему благоприятствовало наличие свободных экологических ниш.

Слабой стороной этой гипотезы, по нашему мнению, является отсутствие данных о составе ихтиофауны на протяжении всего периода существования Бай-

кала и неясность (и даже определенная условность) причин последовательности заселения озера разными фаунистическими элементами.

Вторая гипотеза. В основу второй гипотезы положены широко известные и принимаемые многими исследователями данные В.Г. Сиделевой (1982, 1993) о том, что эндемичная фауна рогатковидных рыб является более древней фауной, обитающей в Байкале с третичного периода, а также представления о древнем происхождении и обитании в районе Байкала осетра (Егоров, 1961) и хариуса (Тугарина, 1981).

В олигоцене – миоцене в Байкале обитали древние осетровые, щуковые, карповые и окуневые рыбы. В это же время его могли заселить и предки керчаковых рыб («с третичного периода ведут свое начало предки современной глубоководной группы подкаменщиков»), которые эволюционировали в самом Байкале и дали эндемичных *Abyssocottidae* и *Comephoridae* (Сиделева, 1982). Позднее в конце третичного – начале четвертичного периода произошло повторное заселение коттоидными рыбами Байкала, которое привело к образованию подсемейств *Cottinae* и *Cottocomephorinae*. Основываясь на данных по экологии байкальских рогатковидных рыб, можно заключить, что в отличие от других рыб им не требуются особые условия обитания — их нерест проходит в озере на каменистых и песчаных грунтах, в холодное время года. Поэтому вполне допустимо, что какие-то из них могли успешно пережить в Байкале геологические и климатические катаклизмы. Вместе с рогатковидными рыбами эти катаклизмы могли пережить и представители теплолюбивой фауны рыб. Заселение Байкала представителями других фаунистических комплексов, вероятно, происходило в другое время, когда появились благоприятные условия.

Во второй гипотезе имеется несколько спорных моментов. Непонятно, почему отсутствуют ископаемые находки древних рогатковидных рыб вне Байкала, подобные находкам щуковых, окуневых, вместе с которыми предки рогатковидных рыб могли выйти в пресные воды. Достоверные находки ископаемых *Cottidae* известны только из плиоцена (Сиделева, 1982).

Отсутствие палеонтологических находок позволяет предположить, что фауна предков *Cottoidei*, скорее всего, была не столь разнообразной в систематическом отношении и, вероятно, немногочисленной по отношению к доминирующим тогда группам рыб. В этом случае можно заключить, что «случайное» попадание такой группы в мелководный Байкал и в прилежащие теплые водоемы, скорее всего, привело бы к естественному уничтожению их многочисленными хищными рыбами, которые в этот период времени успешно доминировали во всех отношениях.

К тому же в это время здесь, вероятнее всего, были широко распространены *Catostomidae* и все ниши просто были заняты.

Наконец, возникает вопрос: как в период миоцена – плиоцена во время катастрофических событий (о которых мы можем только высказывать предположения), приведших к гибели процветающих фаун, древние коттоидные рыбы могли сохраниться в Байкале и ближайших водоемах?

Третья гипотеза. В соответствии с прежними литературными данными (с учетом изложенных здесь замечаний и вопросов) и благодаря появившимся новым сведениям, полученным в разных областях знания, считаем вполне возможным сформулировать синтетическую гипотезу происхождения рыб озера Байкал.

В основу этой гипотезы мы ставим широко известное представление ихтиологов и паразитологов о том, что в процессе эволюции земной поверхности расселялись не виды, принадлежащие к различным систематическим группам организмов, а целые фауны, которые формировались в сходных экологических условиях, эволюционировали и расселялись совместно. Известно, что близкородственные виды могут иметь разные экологические потребности и развиваться и эволюционировать в разных фаунистических комплексах (Яковлев, 1964; Никольский, 1953; Banarescu, 1970, 1992; Гусев, 1955; Шульман, 1958; Стрелков, Шульман, 1971; Пугачев, 1984).

Кроме того, свои рассуждения мы также обосновываем, опираясь на теорию факторов окружающей среды, определяющих существование живых организмов, в трактовке А.С. Мончадского (1958, 1961, 1962). Говоря об эволюции организмов, мы имеем в виду эволюцию, которая осуществляется под воздействием экологических факторов (первично периодические: напряжение солнечной радиации и связанные с ним свет и температура; вторично периодические, формирующиеся под воздействием первично периодических факторов: влажность атмосферы, осадки, состав и количество пищи, факторы водной среды — содержание кислорода, соленость, мутность, вертикальная и горизонтальная циркуляция воды, колебания уровня, скорость течения и др.), приводящих к изменениям ответных приспособительных эколого-физиологических реакций, наследственно закрепляемых в процессе эволюции (Мончадский, 1961).

Фаунистический комплекс представляет собой группу видов, связанных общностью исторической судьбы и (или) длительным существованием в одной географической зоне и, как следствие, обладающих сходными экологическими потребностями (Пугачев, 1990). В трактовке этого понятия не отражены динамические процессы эволюции земной поверхности и климата, влияющие на фаунистические комплексы. Но эти процессы подразумеваются, поскольку дрейф континентов и трансгрессии океанов приводят к смягчению климата, что приводит к «размыванию» широтной зональности (или исчезновению какой-либо зоны), регрессии усиливают континентальность климата и широтную зональность (Ушаков, Ясаманов, 1984). Таким образом, трансгрессии вызывают смешивание фаунистических комплексов, гибель отдельных групп видов и, вероятно, фаун, которые адаптированы к вполне определенным условиям окружающей среды в частности и к условиям географической зоны в целом. В периоды регрессий происходит формирование новых фаунистических комплексов, которые являются производными более древнего фаунистического комплекса. Но, несмотря на гетерогенность фаунистического комплекса, входящие в него организмы объединяет одинаковое отношение к экологическим условиям, в которых они существу-

ют, а также сформированные ценогические связи, основными из которых являются пищевые цепи.

В олигоцене – миоцене на большей территории нашей планеты господствовал теплый климат. В районе Байкала и в самом Байкале обитали представители бореального равнинного фаунистического комплекса — древние осетровые, щуковые, карповые и окуневые рыбы (Яковлев, 1961, 1964; Егоров, 1961; Карасев, 1977).

Климатические изменения, вызванные понижением температуры, а также активизация геологических процессов способствовали тому, что теплолюбивая фауна не смогла приспособиться к изменившимся условиям, одни группы видов погибали, а другие переселялись в более пригодные для них условия (миграция карповых, щуковых на запад и на восток).

Предки современных рогатковидных рыб могли попасть в Байкал через пра-Манзурку в плиоцене – раннем плейстоцене 3.2–1.8 — 0.8 млн лет назад. Основным положительным доводом в пользу этого, прежде всего, является объективный факт — существование стока из Байкала в Лену, которая и тогда впадала в Северный Ледовитый океан. Именно посредством этой связи Cottoidei, возникшие в холодных морях Тихого океана (Охотском) (Дорогостайский, 1923; Шмидт, 1948; Талиев, 1955), могли заселить пресные воды и по ним попасть в Байкал. Сравнительно близкие сроки (2.5–2 млн лет назад) эволюции рогатковидных рыб в Байкале по молекулярно-биологическим данным указывают С.В. Кирильчик с соавторами (1995).

В этот период бореальный равнинный комплекс испытывал определенные трудности (температурные колебания отражались на пищевой базе и условиях размножения рыб). Возможно, что в этот период времени для рогатковидных рыб были довольно благоприятные условия, которые позволили им занять доминирующее положение по отношению к бореальной равнинной фауне рыб. Это позволило некоторым видам подкаменщиков мигрировать в реки, в частности, в Лену, а по ней они смогли попасть в Байкал. Возможно, что за ними последовали и предки байкальского тюленя. В.Д. Пастуховым (1993) были высказаны предположения относительно того, как могло происходить расселение: нерпа и коттоидные рыбы зашли параллельно, или нерпа проникла в Байкал, когда здесь уже существовала достаточно многочисленная фауна рогатковидных и, в частности, голомянковых рыб. В.Д. Пастухов считал, что, вероятнее всего, это происходило по второму сценарию. По нашему мнению, последнее предположение является также более справедливым, поскольку, не будь в Байкале пищи, вряд ли нерпа могла бы здесь выжить. Возможно, что интенсивное выедание нерпой рогатковидных рыб сказалось на их прогрессивной эволюции (Ламакин, 1950, 1952; Талиев, 1955).

Зная об относительных сроках возникновения бореального предгорного и арктического пресноводного комплексов рыб, которые приходятся на неоген и четвертичный период соответственно (Яковлев, 1964), можно предположить, что заселение ими Байкала вполне могло произойти в эти исторические периоды.

Представителями бореального предгорного комплекса являются ленок, таймень, хариус, арктический голец, голяян, для которых материнскими водоемами стали горные реки, возникшие в результате прокладывания русла в горах; для них были характерны быстрое течение, насыщение кислородом воды, низкие температуры. Судя по тому, что в настоящее время фаунистический комплекс паразитов этих рыб фактически не изменился в Байкале (у этих рыб фактически отсутствуют эндемичные виды), можно предположить, что заселение им озера произошло относительно недавно, когда, вероятно, на протяжении длительного исторического времени стали возможны миграции рыб в приустьевые участки рек и в Байкал. В настоящее время нерест этих рыб связан исключительно с реками, а нагуливаются они в Байкале.

Рыбы арктического пресноводного комплекса — омуль, сиг, налим, рыбы семейства Cottidae, — вероятнее всего, заселили Байкал через Енисей и Ангару, то есть также в голоцене, когда озеро сформировалось как олиготрофный водоем и в нем, благодаря благоприятным климатическим изменениям, установились все условия для обитания этих рыб. Наличие свободных ниш, отсутствие конкурентов позволили омулю образовать несколько рас и морфо-экологических группировок.

Заселение Байкала представителями бореального равнинного комплекса также происходило в голоцене, когда изменились температурные условия и сформировался комплекс условий, которые были благоприятны для их обитания.

Таким образом, представленная синтетическая гипотеза позволяет предполагать, что современный облик ихтиофауны Байкала начал формироваться в плиоцене — плейстоцене, когда его заселили предки современных керчаковых рыб, которые являются выходцами из холодных морей Тихого океана, приспособившимися к обитанию в пресных водах. Проникновение их в Байкал происходило благодаря наличию условий, которые способствовали выходу в пресные воды различных элементов морской фауны, включая и предка байкальского тюленя. По нашему мнению, это было одним из проникновений морской фауны в пресные воды, подобное наблюдавшимся на протяжении всей эволюции живой природы. Вероятно, что достаточно большая водность рек в периоды трансгрессий и наличие пищевых ресурсов в этот период благоприятствовали этим процессам. В это время, когда на большей части территории было отмечено похолодание, естественно допустить, что бореальная равнинная фауна могла испытывать определенное угнетение, что позволило в этот период доминировать морской по происхождению фауне Cottoidei. Вероятно, что именно по этим причинам они смогли попасть в Байкал. В процессе эволюции Байкала здесь сформировался байкальский фаунистический комплекс рыб (и других организмов), для которых естественными условиями обитания являются низкие температуры и большие глубины. Заселение Байкала другими группами рыб происходило в более поздний период — в голоцене, когда сформировались фаунистические комплексы рыб (бореальный предгорный и арктический пресноводный) и появилась возможность для заселения ими Байкала. Повышение температуры окружающей среды, удли-

нение теплых сезонов года позволили заселиться в этот водоем и бореальному равнинному комплексу.

Полученные нами данные о современном составе и распределении паразитов рыб, обитающих в озере Байкал, свидетельствуют о том, что она в целом соответствует фаунистическим комплексам рыб, отражая их специфику и определенную целостность (главы 7, 8).

Представленные данные по рыбам, а также по их паразитам в контексте оценки их происхождения и становления в озере Байкал позволят в дальнейшем рассматривать фауну Байкала не только в виде отдельных таксонов, но и как составную часть конкретных фаунистических комплексов, что, по нашему мнению, позволит несколько иначе взглянуть на проблему «несмешиваемости» (Верещагин, 1935).

Предложенная на основе рассмотрения фаунистических комплексов гипотеза происхождения ихтиофауны озера Байкал подтверждает представления Г.Ю. Верещагина о морских и континентальных корнях байкальской фауны.

Гипотеза происхождения и становления паразитофауны рыб озера Байкал

Паразитофауна рыб озера Байкал, как уже было показано (главы 7, 8), представляет собой совокупность нескольких фаунистических комплексов. Для каждого из них характерны вполне определенные адаптации к абиотическим и биотическим факторам окружающей среды.

О.Н. Пугачев (1984), анализируя состав паразитов рыб Северной Азии, приходит к очень важному, на наш взгляд, выводу о том, что современная фауна паразитов рыб — это результат расселений рыб и их паразитов, происходивших в прошлом. Это расселение происходило не за счет проникновения отдельных видов рыб в новые районы, а путем распространения связанных ценотически фаунистических групп.

Как было показано выше, основными факторами, влияющими на распространение водных организмов, являются климатические изменения, в частности, оледенения, трансгрессии и регрессии океанов, тектонические процессы глобального и регионального значения. Все эти факторы в отдельности и в различных сочетаниях формируют или разрушают барьеры, определяющие распространение фаунистических комплексов.

Судя по эволюции отдельных систематических групп рыб, они по-разному реагируют на изменение температурного фактора.

На бореальном равнинном комплексе отрицательно сказывается резкое понижение температуры, а также похолодания, покровные оледенения, трансгрессии и регрессии океана, что требует рассматривать комплекс «дифференцировано для каждой территории» (Пугачев, 1984).

Представители бореального предгорного комплекса очень чувствительны к воздействию горно-долинных оледенений и тектонических движений, под влиянием которых проходило распространение этого комплекса через верховья рек.

Арктический пресноводный комплекс складывался в условиях похолоданий и трансгрессий морей, поэтому только покровные оледенения и значительные повышения температуры служили преградами при распространении видов.

Климат района Байкала и прилежащих территорий развивался в направлении похолодания и континентализации (глава 6); в этих условиях сформировался байкальский фаунистический комплекс, который по температуре воды и окружающим климатическим условиям достаточно близок к бореальному предгорному и арктическому пресноводному комплексам. Наиболее важными климатическими событиями, которые способствовали формированию байкальского фаунистического комплекса в разное историческое время, были (по: Попова, 1969, 1971, 1980; Попова и др., 1989; Литология..., 1972; Белова, 1975, 1985; Кайнозойские..., 1976; Баранова, Бискэ, 1979; Ясаманов, 1982; Фрадкина, Жарикова, 1984; Будыко, 1984; Палеогеографическая..., 1994; Безрукова, 2000; Zubakov, Borzenkova, 1990; Karabanov et al., 1998; и др.):

- конец мела – палеоген — климат, близкий к влажному тропическому и субтропическому;
- олигоцен – миоцен — климат теплый;
- средний миоцен — постепенное снижение температуры и степени увлажнения;
- поздний миоцен – плиоцен — характеризовался многократными чередованиями аридных и гумидных фаз при общем усилении аридизации;
- средний – поздний плейстоцен — отличался климатическими колебаниями, которые приводили к периодическому развитию горно-долинных ледников и межледниковым обстановкам;
- поздний плейстоцен – голоцен — характеризовался чередованием периодов межледниковий и похолоданий различной степени; последнее оледенение на территории Восточной Сибири было 22(23)–14 тыс. лет назад.

Наиболее важные геологические события (по: Мартинсон, 1961; Лут, 1964; Геолого-геофизические..., 1979; Базаров и др., 1981; Попова, 1981; Подражанский, 1982; Мац, 1986; Кононов, Мац, 1986; Кононов, 1986; Попова и др., 1989; Зоненшайн и др., 1993; Бухаров, Фиалков, 1998; Карабанов и др., 2001):

- палеоцен (60 млн лет назад) — начало формирования рифтовой системы;
- поздний олигоцен (25 млн лет назад) — начало образования южной и средней котловин Байкала;
- вторая половина миоцена (10 млн лет назад) — образование северной котловины и формирование Байкала как единого водоема;
- поздний плиоцен (2–1.5 млн лет назад) — образование пра-Манзурского стока Байкала в Лену;

- ранний плейстоцен (700–400 тыс. лет назад) — закрытие пра-Манзурского стока;
- средний плейстоцен — сток вод Байкала через Култучно-Ильчинскую долину в р. Иркут и связь Байкала через Иркут с Енисеем;
- вторая половина позднего плейстоцена — закрытие стока через Иркут в связи с появлением более низко расположенного порога стока в районе современной Ангарской прорези;
- голоцен (18–15 тыс. лет назад) — открытие Ангарского стока.

Как показано выше, в результате исторического развития земной поверхности и климата в Байкале сформировалась современная фауна рыб, которая состоит из представителей 12 семейств, 61 вида и подвида (Sideleva, 2001). Наиболее многочисленная группа представлена рогатковидными рыбами, которых в Байкале известно 33 вида. Другие группы рыб представлены следующим образом: осетровых — 1 вид; лососевых — 3; сиговых — 1 вид, представленный 2 подвидами (озерный и речной сиги), и 1 подвид (байкальский омуль); хариусовых — 1 вид, представленный 2 подвидами или формами (черный и белый байкальские хариусы); щуковых — 1 вид; карповых — 6; вьюновых — 1; окуневых — 1; налимовых — 1.

За исключением представителей эндемичной фауны рогатковидных рыб, все другие рыбы широко распространены в Палерактике и в Неарктике.

Проведенный нами анализ фауны паразитов байкальских рыб позволил констатировать, что в ней преобладают представители бореального равнинного комплекса, хозяевами которых являются щука, карповые рыбы, окунь. Причем в этой группе фактически отсутствуют их собственные эндемичные таксоны паразитов — индикаторы эволюции хозяев (моногонеи, ракообразные, цестоды и др.), что подтверждает наше предположение о недавнем заселении Байкала этой группой рыб, в противоположность мнениям других исследователей, которые склонны поддерживать гипотезу о существовании ее в районе Байкала с олигоцена — миоцена (Карасев, 1977).

Сибирский осетр, голяны и щиповка также лишены эндемичных таксонов паразитов.

Эндемичные таксоны паразитов отмечены в основном у представителей эндемичных таксонов животных — рогатковидных рыб, байкальского омуля, байкальского хариуса, а также у водного млекопитающего — байкальского тюленя.

Следует отметить, что паразиты рогатковидных рыб, развивающиеся с участием промежуточных хозяев, представлены в основном группами, которые являются паразитами лососевидных рыб и налима. Более того, паразиты лососевидных рыб только начинают осваивать рогатковидных рыб в качестве той или иной группы хозяев: цестоды рода *Proteocephalus* не развиваются в этой группе рыб, которые для них являются резервуарными хозяевами; плероцеркоиды дифиллоботриид не формируют у них типичной толстостенной капсулы (цисты) подобно той, что образуется в полости тела лососевидных рыб. Это мы также связываем с недавним проникновением этих рыб в Байкал. *Comphoronema werestschagini*, наиболее

часто встречаемая у налима и рогатковидных рыб, вероятно, попала в Байкал с налимом и через пищевые цепи — бычкам. Этот вид встречен также у налима в р. Амуре (Стрелков, Шульман, 1971), что вряд ли может свидетельствовать о его эндемизме в Байкале и связях исключительно с рогатковидными рыбами.

Рыбы бореального равнинного комплекса предположительно заселяли прибрежно-соровую зону Байкала, когда здесь уже произошли благоприятные для их обитания климатические изменения (возможно, что это происходило многократно). Тем не менее, ими были потеряны некоторые виды паразитов, свойственные этим рыбам в других водоемах (например, в Западной Сибири).

Прежде всего, необходимо выделить следующие важные факты, на которые мы опираемся в своих рассуждениях.

1. В Байкале среди позвоночных животных выделяются несколько групп эндемиков:

- многочисленные эндемичные рогатковидные рыбы с эндемизмом на уровне семейств (Comphoridae, Abyssocottidae);
- подвид арктического омуля — байкальский омуль (*Coregonus autumnalis migratorius*);
- 2 подвида (2 формы) хариусов (*Thymallus arcticus baicalensis* и *T. arcticus brevipinnis*);
- тюлень (*Phoca sibirica*).

2. Именно у этих животных отмечаются эндемичные виды и подвиды паразитов; для паразитов рогатковидных рыб и омуля характерен видовой и подвидовой ранг эндемизма; для паразитов хариуса — подвидовой. У других рыб эндемичные паразиты не отмечены.

Эти данные, по нашему мнению, являются доказательством того, что именно предки рогатковидных рыб, омуля, хариуса были первыми рыбами, заселившими Байкал. Они нашли здесь очень благоприятные для них условия обитания (свободные ниши, отсутствие конкурентов). Это позволило им дивергировать, причем степень дивергенции определилась конкретными сроками их заселения котловины Байкала.

Фауны паразитов бореального равнинного, бореального предгорного и арктического пресноводного фаунистических комплексов претерпели весьма незначительные изменения (в целом в сторону некоторого обеднения), что может также являться доказательством недавнего проникновения этих фаун в Байкал.

Эндемизм паразитов рыб Байкала в целом соответствует уровню вида и подвида, что позволяет высказать предположение об относительно недавнем заселении рогатковидными и лососевидными рыбами Байкала; эндемизм хозяев и паразитов в Байкале, по нашему мнению, связан с экологической дифференциацией рыб в связи с наличием свободных ниш. Эндемичные байкальские пиявки (*Baicalobdella* и *Codonobdella*) не являются исключительно паразитами рогатковидных рыб, они отмечены также на гаммаридах, что допускает их вторичный переход на бентосных рыб (бычки, осетр).

Среди паразитов со сложным жизненным циклом эндемичные таксоны в Байкале весьма малочисленны и представлены двумя эндемичными подвидами: скребнем *Echinorhynchus salmonis salmonis* и нематодой *Contraecaecum osculatum baicalensis*, причем существование этих подвигов признается не всеми паразитологами.

Таким образом, можно констатировать, что

- рогатковидные рыбы одними из первых заселили озеро Байкал (в плиоцене);
- эндемизм их паразитов на уровне вида, большая часть которых представлена группами с простым жизненным циклом (простейшие, ракообразные) свидетельствует о том, что за время доголоценовой истории Байкал мало заселялся другими рыбами, а значит, и паразитами;
- заселение Байкала рыбами других фаунистических комплексов проходило в плейстоцене – голоцене и привело к формированию новых ценогических связей, в которые вошли паразиты этих фаунистических комплексов. Рогатковидные рыбы стали участвовать в жизненных циклах паразитов лососевидных рыб (*Proteocephala*

Таблица 260

Геохронологическая таблица (по Мац и др., 2001) и возможные датировки заселения оз. Байкал рыбами, принадлежащими различным фаунистическим комплексам

Эра	Периоды	Эпоха	Длительность, млн лет	Фаунистические комплексы рыб
К А Й С К А Я	Четвертичный	Голоцен	0.01	АП, БР
		Поздний плейстоцен	0.13	
		Средний плейстоцен		
		Ранний плейстоцен		0.45
		Эоплейстоцен	0.75	
К А Й Н О З О	Неоген	Поздний плиоцен	1.6	Б, БП, БР
		Ранний плиоцен	3.5	
		Поздний миоцен	5.4	БР
		Средний миоцен	24	
		Ранний миоцен		
К А Й С К А Я	Палеоген	Олигоцен	66	
		Эоцен		
		Палеоцен		

Примечание. Фаунистические комплексы: БР — бореальный равнинный, БП — бореальный предгорный, АП — арктический пресноводный, Б — байкальский.

lus exiguus, *Echinorhynchus salmonis*, *Crepidostomum farionis* и др.), птиц (*Diphyllobothrium dendriticum*, *D. ditremum*, *Diplostomum spathaceum* и др.) и нерпы (*Contracaecum osculatum baicalensis*) в качестве резервуарных, промежуточных и даже окончательных хозяев паразитов.

Все приведенные выше данные можно обобщить и представить в следующем виде (табл. 260).

К оценке возраста паразитарных систем озера Байкал

Паразитарная система представляет собой систему, объединяющую паразита на разных фазах развития и популяции хозяев (Беклемишев, 1945; Контримавичус, 1982; Балашов, 1991). Выделяют двухчленные (паразит – хозяин), трехчленные (паразит – промежуточный хозяин – окончательный хозяин) и многочленные паразитарные системы (паразит – несколько постоянно чередующихся промежуточных хозяев – окончательный хозяин). Паразитарные системы бывают простые и сложные. В простых паразитарных системах участвуют по одной популяции паразита и хозяина, в сложных — несколько популяций.

В.Л. Контримавичус (1982), определяя значение паразитов в экосистемах, подчеркивает, что паразиты выполняют стабилизирующую функцию, которая выработалась в процессе длительной эволюции экосистем и «осуществляется оптимально в зрелых экосистемах» (Контримавичус, 1982: 298). Значение паразитов в эволюции экосистем фактически не изучено. Возможно, что воздействие паразитов на экосистему осуществляется через паразитарные системы, которые связывают сообщества организмов, формирующих экосистему.

Байкал является древнейшим озером, его возраст разными исследователями оценивается в 60–10 млн лет (Мац и др., 2001; Гольдберг и др., 2001). Поэтому в связи с выдвигаемыми гипотезами было важно оценить возраст его паразитарных систем.

С.А. Беэр (1997) считает, что в изучении процессов эволюции паразитарных систем следует выделять несколько весьма важных этапов. Среди них — ретроспективный анализ паразитарных систем, ареалов паразитов и очагов паразитов; анализ рецентных эколого-биологических популяционных особенностей и ландшафтной приуроченности паразитов и их хозяев, а также роли социальных факторов, определяющих формирование территориальной «мозаики» паразитозов; прогнозирование изменений состояния паразитарных систем и очагов отдельных паразитарных заболеваний.

До настоящего времени в литературе отсутствовали исследования, касающиеся оценки возраста паразитарных систем озера Байкал. Известна только одна публикация, в которой высказывается предположение о том, что паразит байкальской нерпы *Contracaecum osculatum baicalensis* мог попасть в озеро 5–2 млн лет назад, когда предок байкальского тюленя проник в Байкал из северного бассей-

Таблица 261

Видовой состав организмов, формирующих паразитарную систему
Contracaecum osculatum baicalensis оз. Байкал

Первый промежуточный хозяин	
<i>Macrohectopus branickii</i> (?)	Гарпактициды
Вторые промежуточные хозяева	
<i>Bathrachocottus nikolskii</i> — жирная широколобка	<i>Procottus gurwicii</i> — карликовая широколобка
<i>Cottocomephorus grewingkii</i> — желтокрылка	<i>P. major</i> — большая широколобка
<i>C. inermis</i> — длиннокрылка	<i>P. jeittelesii</i> — красная широколобка
<i>Paracottus knerii</i> — каменная широколобка	<i>Cyphocottus megalops</i> — горбатая широколобка
<i>Leocottus kesslerii</i> — песчаная широколобка	<i>Neocottus termalis</i> — тепловодная широколобка
<i>Comephorus baicalensis</i> — большая голомянка	<i>Coregonus autumnalis migratorius</i> — байкальский омуль
<i>C. dybowski</i> — малая голомянка	<i>Thymallus arcticus</i> — сибирский хариус
<i>Abyssocottus gibbosus</i> — белая широколобка	<i>Brachymystax lenok</i> — ленок
<i>A. korotneffi</i> — малоглазая широколобка	<i>Hucho taimen</i> — таймень
<i>Limnocottus bergianus</i> — плоская широколобка	
<i>L. godlewskii</i> — крапчатая широколобка	
<i>L. griseus</i> — темная широколобка	
<i>L. pallidus</i> — узкая широколобка	
Окончательный хозяин	
<i>Phoca sibirica</i> — байкальский тюлень	

Примечание. Использованы данные публикаций: В.Е. Судариков, К.М. Рыжиков (1951), В.А. Догель и др. (1949), В.А. Догель, И.И. Боголепова (1957), В.Е. Заика (1965), С.Л. Делямуре и др. (1982), Д.-С.Д. Жалцанова и др. (1981), А.П. Гладыш и др. (1981), «Динамика...» (1991) и др.; наши материалы.

на (Amelio et al., 1995). Паразитарная система *Contracaecum osculatum baicalensis* представлена нами в следующей схеме (табл. 261, рис. 303). Эта схема в целом отражает ранее высказанные предположения относительно жизненного цикла этого паразита (Судариков, Рыжиков, 1951) и отличается только уточнением количества видов промежуточных хозяев. Кроме того, считаем необходимым сделать уточнение относительно первых промежуточных хозяев этого паразита, которыми могут быть не только макрогектопус, но и многочисленные донные гаммариды, входящие в рацион рогатковидных рыб. Считаем, что в процессе эволюции этой паразитарной системы Cottoidei были «первыми» вторыми промежуточными хозяевами *Contracaecum osculatum baicalensis*, а лососевидные рыбы включились в нее только в голоцене.

Большие глубины Байкала способствовали тому, что в нем сформировались паразитарные системы, подобные морским и океаническим (Русинек, 1987; Русинек, Дзюба, 2002). Cottoidei смогли реализовать здесь свой морской потенциал (морфологические и физиологические особенности), успешно эволюциониро-

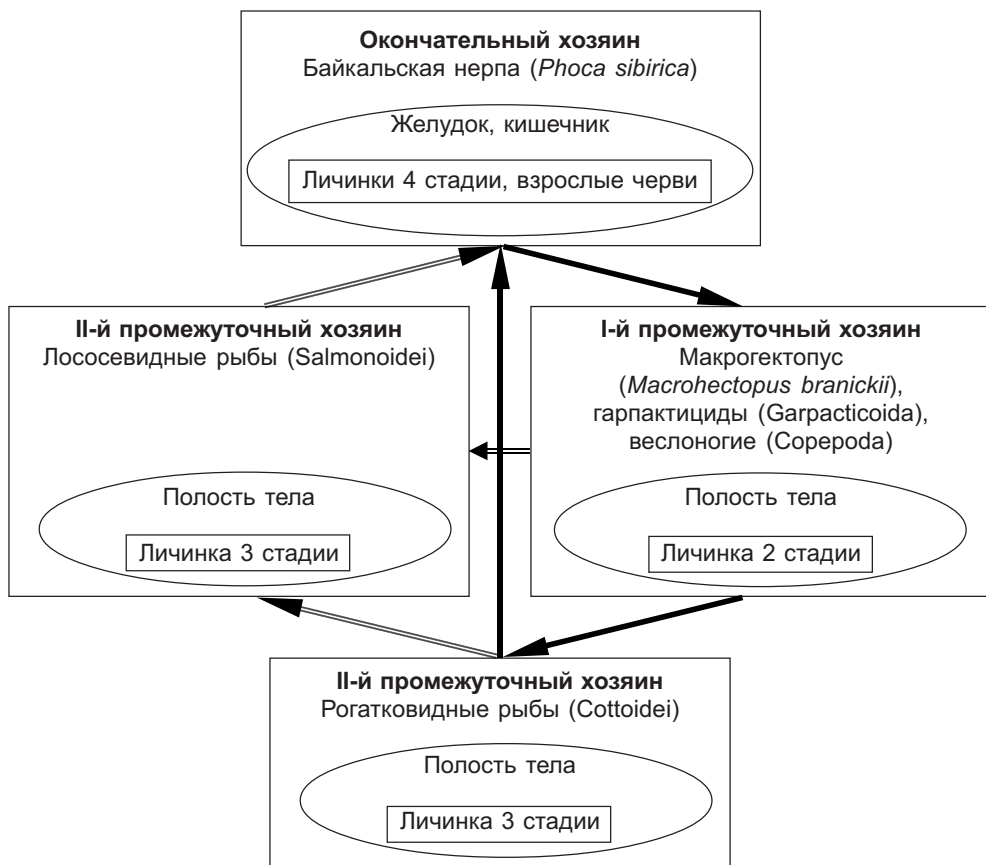


Рис. 303. Схема жизненного цикла *Contracaecum osculatum baicalensis* в оз. Байкал.

вав в различных направлениях, в соответствии с экологическими особенностями Байкала, что позволило им выполнять роль промежуточных и резервуарных хозяев паразитов со сложными жизненными циклами — цестод, трематод, нематод.

Так, паразит чайковых птиц и млекопитающих *Diphyllobothrium dendriticum* в Байкале развивается при участии планктонных ракообразных, которыми питаются рыбы-планктофаги и молодь рыб. Кроме того, этот вид паразитирует в лососевидных рыбах, которые могут получать его не только через зоопланктон, но и от молоди рыб, входящих в состав рациона лососевидных рыб. Это — сложная и многочленная паразитарная система. *D. dendriticum* приурочен к умеренным и холодным широтам и довольно широко распространен в Голарктике до 40° с.ш. Выявляется его явная приуроченность к лососевидным рыбам как вторым промежуточным хозяевам (Делямура и др., 1985) (табл. 262, рис. 304).

Таблица 262

Видовой состав животных, формирующих паразитарную систему чаечного лентеца *Diphyllobothrium dendriticum* в оз. Байкал

Первые промежуточные хозяева	
<i>Epischura baicalensis</i>	<i>Macrocyclops albidus</i>
<i>Cyclops kolensis</i>	<i>Mesocyclops leuckarti</i>
<i>Eucyclops serrulatus</i>	<i>Diaptomus incongruens</i>
Резервуарные хозяева	
<i>Bathrachocottus nikolskii</i> — жирная широколобка	<i>Limnocottus bergianus</i> — плоская широколобка
<i>Cottocomephorus grewingkii</i> — желтокрылка	<i>L. godlewskii</i> — крапчатая широколобка
<i>C. inermis</i> — длиннокрылка	<i>L. griseus</i> — темная широколобка
<i>Paracottus knerii</i> — каменная широколобка	<i>L. pallidus</i> — узкая широколобка
<i>Leocottus kesslerii</i> — песчаная широколобка	<i>Cyphocottus megalops</i> — горбатая широколобка
<i>Comephorus baicalensis</i> — большая голомянка	<i>Neocottus termalis</i> — тепловодная широколобка
<i>C. dybowski</i> — малая голомянка	<i>Procottus gurwici</i> — карликовая широколобка
<i>Abyssocottus gibbosus</i> — белая широколобка	<i>P. major</i> — большая широколобка
<i>A. korotneffi</i> — малоглазая широколобка	<i>P. jeittelesii</i> — красная широколобка
<i>Asprocottus herzenscheini</i> — шершавая широколобка	
<i>A. abyssalis</i> — глубоководная широколобка	
Вторые промежуточные хозяева	
<i>Coregonus autumnalis migratorius</i> — байкальский омуль	<i>Thymallus arcticus</i> — сибирский хариус
<i>C. lavaretus</i> — сиг	<i>Brachymystax lenok</i> — ленок
	<i>Hucho taimen</i> — таймень
Окончательные хозяева	
<i>Gavia stellata</i> — краснозобая гагара	<i>Hydroprogne caspia</i> — чеграва
<i>G. arctica</i> — чернозобая гагара	<i>Mergus serrator</i> — длинноносый крохаль
<i>Podiceps auritus</i> — красношейная поганка	<i>M. merganser</i> — большой крохаль
<i>P. nigricollis</i> — черношейная поганка	<i>Corvus corax</i> — ворон
<i>P. cristatus</i> — большая поганка, или чомга	<i>Corvus corone</i> — черная ворона
<i>Milvus migrans</i> — черный коршун	Хищные млекопитающие (лисица <i>Vulpes vulpes</i> , собака <i>Canis familiaris</i> и др.)
<i>Larus argentatus</i> — серебристая чайка	<i>Phoca sibirica</i> — байкальский тюлень (?)
<i>L. canus</i> — сизая чайка	Человек
<i>L. ridibundus</i> — озерная чайка	

Примечание. Использованы данные публикаций: А.А. Скворцов, Ф.Ф. Талызин (1940), Т.П. Чижова (1947, 1951), В.А. Догель и др. (1949), В.А. Догель, И.И. Боголепова (1957), Т.П. Чижова, П.Б. Гофман-Кадошников (1960), В.Е. Заика (1965), Т.М. Тимошенко, О.Т. Русинек (1988, 2000), А.А. Майборода и др. (1990), Т.М. Тимошенко (1990), «Динамика...» (1991) и др.; наши материалы.

Следует подчеркнуть, что рыбоядные птицы являются основными окончательными хозяевами *D. dendriticum*. При этом доминирующая роль принадлежит серебристой чайке *Larus argentatus* (Тимошенко, 1990). Существование на Байкале природного очага дифиллоботриоза было доказано исследованиями Т.П. Чижовой и П.Б. Гофман-Кадошников (1960). Позднее очаг детально был описан

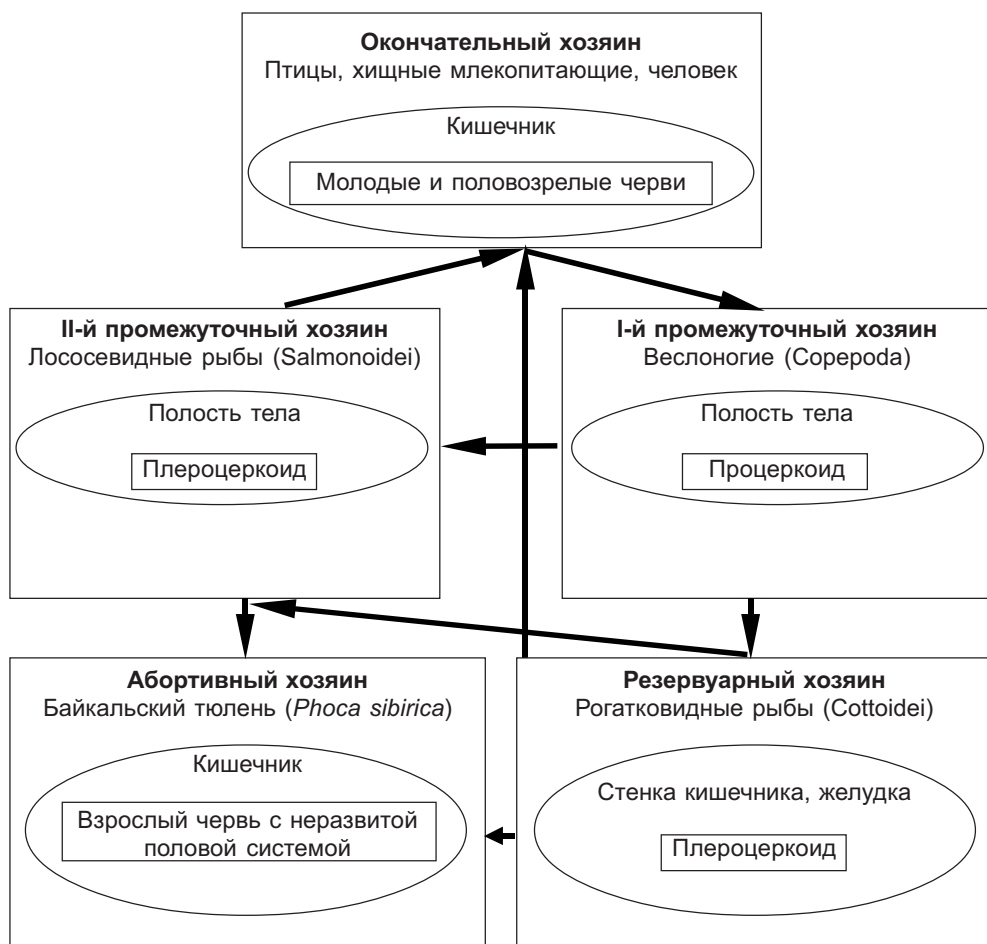


Рис. 304. Схема жизненного цикла *Diphyllobothrium dendriticum* в оз. Байкал.

А.А. Майбородой с коллегами (1990). По данным этих исследователей, дефинитивными хозяевами *D. dendriticum* являются серебристая чайка, черный коршун, ворона, ворон, лисица и человек. Кроме того, незначительную роль в циркуляции этого паразита выполняют сизая и озерная чайки, которые, так же как и серебристая чайка, питаются омулем — основным промежуточным хозяином паразита (Пронин, 1981; Тимошенко, 1989, 1990; Некрасов, 2000; Пронин, Санжиева, 2001; Грачев, 2002).

На данный момент можно констатировать, что в состав паразитарной системы *D. dendriticum* в Байкале входят рыбоядные птицы и человек, промежуточными хозяевами являются лососевидные рыбы, резервурными — рогатковидные рыбы, среди которых отмечены рыбы, ведущие как пелагический, так и прибреж-

но-пелагический и донный образ жизни (Пронин, Санжиева, 2001; Русинек, Дзюба, 2002) (часть 2 данной работы).

Возникает вопрос: за какой исторический промежуток времени могла сформироваться такая паразитарная система, и когда человек мог включиться в нее?

Для того чтобы ответить на эти и другие, связанные с ними вопросы, мы обратились к теории перелетов птиц.

Историческими причинами миграций птиц являются сезонные изменения условий их жизни. Перелеты отмечены только там, где имеется смена сезонов года, которая определяет и изменения условий жизни организмов (Михеев, 1969). Считается, что в среднем и позднем эоцене птицы уже были представлены большинством из ныне существующих отрядов летающих птиц (Коблик, 2001) и что перелеты могли возникнуть в то время, поскольку на территории современной Палеарктики уже хорошо были выражены сезоны года. Современный характер миграции приняли уже в неогене. В плейстоцене в связи с похолоданиями перелеты птиц в Палеарктике сдвинулись к югу, их протяженность увеличилась у одних видов и, вероятно, уменьшилась у других. В голоцене пути миграций вновь сместились к северу, как, в частности, показывает реконструкция, проведенная В.И. Забелиным (2001) для водоплавающих птиц. Это было связано, с одной стороны, с аридизацией климата в Центральной Азии, а с другой стороны, с формированием птичьего населения в современных северных тундрах после окончания последнего оледенения. Вероятно, подобное явление происходило и в предыдущих плейстоценовых климатических циклах. В голоцене оптимальные районы обитания большинства видов циклически смещались, прежде всего, в направлении север – юг (Кривенко, 1991).

А.В. Михеев (1969) считает, что нецелесообразно для объяснения современных перелетов птиц привлекать события ледникового периода и более ранних геологических эпох. «Вековое постоянство» пролетных путей и зимовок, передающихся по наследству, является ошибочным теоретическим представлением. Миграционные пути и зимовки постоянны лишь настолько, насколько постоянны экологические условия обитания (Дементьев, Спангенберг, 1949; Михеев, 1969; и др.). У многих птиц высокая степень территориального консерватизма взрослых особей сочетается со столь же высокой дисперсией молодых особей и отсутствием их привязанности к местам рождения (Соколов, 1991). Таким образом, механизмы формирования перелетов очень динамичны. В то же время общее направление миграции, несомненно, закрепляется в популяции на генетическом уровне (Boehning-Gaese et al., 1998; Wiltshcko, Wiltshcko, 1999). Птицы способны к реализации врожденной миграционной программы в случае возникновения благоприятных экологических условий, с одной стороны, и адаптации к создающимся условиям — с другой.

О быстром изменении ареалов многих видов птиц в Прибайкалье, в том числе водоплавающих и околородных, свидетельствуют исследования последних десятилетий (Мельников, 1998; Мельников, Дурнев, 1999; и др.). Рост среднегодо-

вых температур в Палеарктике и увеличение засушливости в ее аридной зоне вызывает периодические выселения ряда околородных птиц (в частности, чайковых и куликов) из степной зоны в лесостепь и в южную тайгу. Некоторым видам удалось сформировать здесь гнездовые группировки, в том числе и в Байкальском регионе. Ареалы видов, предпочитающих теплообеспеченные местообитания, сдвигаются к северу. Это относится не только к водным птицам, но и к степным, не имеющим прямых связей с водной средой (Фефелов, 1998). Скорость расселения вида может составлять десятки и сотни километров за столетие. Быстрота изменения миграционных маршрутов птиц в Прибайкалье также получила ряд подтверждений за последние годы. Так, для чайковых птиц путь пролета вдоль верховий р. Ангары приобрел важное значение лишь в 1970-х гг., после возникновения Иркутского и Братского водохранилищ; по-видимому, определенную роль сыграла и адаптация чаек к урбанизированному ландшафту (Липин и др., 1979; Богородский, 1989). В настоящее время на этом участке реки за сезон мигрируют десятки тысяч чаек (Мельников, 1997).

Учитывая данные теории перелетов птиц, можно предположить, что современные мощные пролетные пути на Байкале сформировались при наступлении благоприятных климатических условий послеледниковья. В Прибайкалье такой климатический оптимум в голоцене приходится на 9–5.5 тыс. лет назад (Гранина и др., 1993; Безрукова и др., 2002). В этот же период здесь должны были появиться и многочисленные гнездовые группировки птиц, связанные с водой.

К этому времени в Байкале (согласно нашей синтетической гипотезе происхождения рыб в Байкале) широко распространился и предок современного омуля, численность которого позволила рыбоядным птицам выбрать Байкал в качестве постоянного материнского водоема. Лососевидные рыбы стали выполнять роль второго промежуточного хозяина *D. dendriticum*. Омуль, в силу экологических особенностей обитания в Байкале (весенне-летние концентрации омуля у берегов, связанные с пищевыми миграциями) (Мишарин, 1958), стал основным пищевым объектом чайковых птиц, в первую очередь серебристой чайки, что сохранилось и до настоящего времени (Скрябин, Размахнина, 1979; Пыжьянов, Тупицын, 1998). Поэтому он стал заражаться *D. dendriticum* более других рыб. Так, по данным Т.М. Тимошенко (1990), в 1985 г. зараженность омуля лентцем составила 76%, а индекс обилия — 3.6 экз. Следует подчеркнуть, что у омуля отмечена менее выраженная реакция на лентеца по сравнению, например, с хариусом, который не является его обязательным вторым промежуточным хозяином (Пронина, Пронин, 1988). В озере Хубсугул, где доминирует хариус *Thymallus arcticus nigriscens* и ему, вероятно, принадлежит основная роль в циркуляции *D. dendriticum*, уровень реакции хозяина на паразита соответствует таковому у байкальского омуля: он также снижен (Пронина, Пронин, 1988).

Рогатковидные рыбы включились в жизненный цикл *D. dendriticum* в связи с их питанием зоопланктоном и собственной молодью (желтокрылка *Cottocomephorus grewingkii*, длиннокрылка *C. inermis*, большая и малая голомянки *Come-*

phorus baicalensis и *C. dybowski*), а другие, донные виды бычков, вероятно, также могут получать их, поедая молодь рыб (Тугарина, 1968; Коряков, 1972; Волкова, 1979). Этому способствовали уже сформированные ценотические связи в глубоководной экосистеме Байкала. Рогатковидные рыбы в разной степени подвержены инвазии *D. dendriticum*. Так, виды сем. Comerphoridae (голомянковые) заражены на 24% с интенсивностью заражения 1–4 экз. и индексом обилия 0.4 экз. В сем. Cottidae (керчаковые) эти показатели составляют соответственно 12%, 1–5 экз., 0.35 экз.; в сем. Abyssocottidae (глубоководные широколобки) — соответственно 15%, 1–7 экз., 0.27 экз. Можно предполагать, что с периода климатического оптимума происходит включение рогатковидных рыб в жизненный цикл *Diphyllbothrium dendriticum*, когда уже была высока и численность омуля, и численность рыбадных птиц, то есть в водоеме было большое количество инвазионного начала для его распространения по пищевым цепям.

Согласно классификации хозяев Р.С. Шульца и Е.В. Гвоздева (1972), нерпу следует считать абортным хозяином для *D. dendriticum*. Лентец попадает к ней после поедания рыбы, но половой зрелости не достигает. Очевидно, что нерпа сравнительно недавно включилась в эту паразитарную систему и между тюленем и паразитом не сформировались прочные экологические связи.

Человек оказался более перспективным, по сравнению с нерпой, хозяином для *D. dendriticum*, поскольку в его организме паразит развивается и при этом вызывает довольно сильную реакцию, особенно у детей (Майборода и др., 1990). Последнее обстоятельство может свидетельствовать о сравнительно недавнем включении человека в жизненный цикл паразита.

Таким образом, можно утверждать, что очаг дифиллоботриоза на Байкале возник во время климатического оптимума голоцена, когда в Прибайкалье сформировались благоприятные условия для обитания рыбадных птиц — основных окончательных хозяев лентца. Этому способствовало становление к периоду климатического оптимума байкальской ихтиофауны с большой численностью омуля.

Включение человека в жизненный цикл *D. dendriticum* было возможно только при включении рыбы в состав пищевых объектов древнего человека. Представленную нами синтетическую гипотезу о происхождении ихтиофауны озера Байкал мы сопоставили с имеющимися в литературе археологическими данными и сведениями о хозяйственной деятельности человека, селившегося по берегам Байкала. Мы обратились к этим исследованиям не случайно, а для того, чтобы понять, когда человек мог включиться в паразитарную систему *Diphyllbothrium dendriticum*, в которой он играет роль одного из окончательных хозяев.

Известно, что рыболовство как самостоятельная отрасль хозяйства древнего общества Сибири возникло не сразу (Эверстов, 1988). Следы рыболовецкой деятельности человека обнаруживаются в конце плейстоцена. Наиболее ранними ее признаками являются кости и чешуя рыб, сохранившиеся в культурных горизонтах палеолитических стоянок (в очагах и около них, а также внутри жилых ком-

плексов) вместе с костями животных. Важно подчеркнуть, что специфические орудия лова не были обнаружены (Эверстов, 1988).

По данным В.В. Свирина (1976), побережье Байкала интенсивно заселялось первобытным человеком в период мезолита, то есть 14(12)–7 тыс. лет назад. В это время на ранних этапах развития человеческого общества на территории Прибайкалья начинает складываться новый хозяйственный уклад, характеризующийся широким использованием природных ресурсов и, в первую очередь, освоением его водных богатств. В конце мезолита (6 тыс. лет назад) на Байкале развивается сетевое рыболовство, о чем свидетельствуют находки сетевых рыболовных грузил из плоских галек. Кроме того, в этот период люди применяли новые орудия лова в виде ловушек, запоров, морд (Рыболовство..., 1991).

В неолитическую эпоху, во время климатического оптимума голоцена (6800 ± 4610 лет назад), рыболовство как специализированная отрасль хозяйства распространилось по всей Сибири, за исключением заполярных окраин. Традиционные способы лова, такие как сетевой, колющий и крючковый (гарпуны, остроги), а также ловушки стационарного типа получили в это время широкое развитие. Известно, что в это время также увеличилось количество рубящих орудий, что связывается с изготовлением плавательных средств (плоты, лодки-долбленки), которое существенно сказалось на развитии рыболовства (Эверстов, 1988).

Согласно современным данным, побережье Байкала начало интенсивно осваиваться древним человеком в голоцене, однако некоторые археологи считают, что это — лишь следствие недостаточной археологической изученности территории (Леви и др., 1999). В настоящее время уже известно несколько археологических пунктов доголоценового возраста. Это Курлинский комплекс местонахождений на Северном Байкале, где зафиксированы находки сартанского времени, самая ранняя из которых датирована радиоуглеродным методом $24\ 060 \pm 5700$ лет назад; датировки вышележащих отложений — $14\ 150 \pm 960$ лет назад, $13\ 160 \pm 350$ лет назад, $15\ 200 \pm 1250$ лет назад (Шмыгун, Филиппов, 1982; Стратиграфия..., 1990). Известен и еще ряд пунктов, но они требуют дальнейших исследований (Горюнова, Свинин, 1995; Воробьева, Медведев, 1998).

Остатки ихтиофауны и орудия рыболовства зафиксированы пока только в культуросодержащих отложениях голоценового возраста (Горюнова, 1982; Стратиграфия..., 1990).

Таким образом, с начала голоцена на побережье Байкала достоверно установлена ловля рыбы человеком. В настоящее время нет достоверных сведений о том, с какого времени древний человек стал вылавливать омуля, поскольку до сих пор нет опубликованных данных по видовому составу рыб с мест стоянок. При этом отмечается присутствие орудий, которые традиционно связывают с рыболовством: гарпунов, крючков, стерженьков от составных рыболовных крючков, независимо от того, есть ли на древних местах стоянок человека остатки ихтиофауны (Горюнова и др., 2005).

Использование ихтиоресурсов древним человеком в Прибайкалье отмечается

уже в конце позднего плейстоцена. Вопрос периодического использования ихтиоресурсов палеолитическим человеком обсуждался в литературе (Эверстов, 1988). В Прибайкалье в конце плейстоцена и в раннем голоцене вылавливались: осетр *Acipenser baerii*, таймень *Hucho taimen*, щука *Esox lucius*, сиг *Coregonus* sp. Резкое изменение состава ихтиофауны отмечается в интервале 7.9–7.8 – 6.4–6.2 тыс. лет назад, когда в составе выловленной рыбы появляется хариус. Повышенное содержание ихтиофауны в рационе питания отмечается и для раннеолитической китойской культуры (Цепкин, 1966, 1995; Вебер, Линк, 2001; Вебер и др., 2004).

К.Г. Леви с соавторами (1999), анализируя и сопоставляя природные и культурные процессы, которые могли иметь место на побережье Байкала в позднеледниковье и послеледниковье, приходят к выводу, что здесь отмечено весьма небольшое количество археологических объектов доголоценового возраста. При этом они не склонны в полной мере связывать такое положение только с климатическими факторами или недостаточной археологической изученностью региона. Это, по нашему мнению, в какой-то степени находит свое подтверждение в гипотезе происхождения и становления ихтиофауны озера Байкал.

Описанная археологами ситуация, согласно нашей гипотезе, возможно, связана с отсутствием в Байкале в доголоценовый период достаточного количества доступной для человека рыбы. Поэтому вполне естественно, что он селился в более отдаленных от побережья Байкала местах, где занимался охотой (Бердникова, 1993, 1997 и др.).

В конце плейстоцена – голоцене, когда Байкал стал заселяться рыбами бореального предгорного, арктического пресноводного и бореального равнинного комплексов, человек стал селиться на берегах Байкала, постепенно осваивая и развивая рыбный промысел. Птицы также стали селиться по берегам Байкала, поскольку большое количество рыбы позволило им гнездиться, выкармливать птенцов и нагуливаться перед отлетом на зимовку. Можно предположить, что именно птицы «показали» человеку места скопления омуля в различные сезоны года. К периоду температурного оптимума голоцена, когда численность омуля в Байкале достигла большого количества, человек стал использовать различные эффективные орудия лова, которые обеспечивали ему достаточное количество пищи в течение года.

Таким образом, можно считать, что наша гипотеза формирования ихтиофауны в озере Байкал не расходится с археологическими данными об использовании ихтиоресурсов человеком в голоцене, когда в Байкале появилось большое количество рыбы, которую можно было добывать. Интенсивное освоение человеком водных ресурсов Байкала началось в период температурного оптимума голоцена, когда омуль, вероятно, стал наиболее многочисленным видом байкальских рыб и человек, используя более эффективные орудия для лова рыбы, стал добывать его в течение года.

Остановимся на предполагаемом происхождении и экологии основного окончательного хозяина *D. dendriticum* на Байкале — серебристой чайки *Larus*

argentatus mongolicus Sushkin, 1925*. Этот подвид населяет внутриконтинентальные водоемы юга Восточной Сибири, Монголии и сопредельных территорий. Байкал и Хубсугул, крупнейшие озера региона, представляют собой географический центр его распространения и служат основными гнездовыми резерватами (Пыжьянов, 1997).

На основании исследования ДНК сделан вывод, что *L. a. mongolicus* образовался не ранее чем 200–300 тыс. лет назад в результате экспансии небольшой популяции серебристых чаек в Центральную Азию с севера Центральной или Восточной Сибири (Liebers et al., 2001). Мы также полагаем, что этот подвид формировался в районе Байкальского рифта или несколько южнее; Байкал мог играть важную или даже первоочередную роль в этом процессе.

Подвид *L. a. mongolicus* консервативен в выборе и в сохранении мест гнездовых поселений. Его филопатрия имеет очень высокие показатели: на среднем Байкале 93% выживших взрослых особей возвращаются в свою колонию, а 95% выживших молодых птиц — на гнездовье в район рождения (Пыжьянов, 1998).

Хотя это прежде всего рыбоядная птица, ее пищевой спектр чрезвычайно широк и динамичен (Скрябин, Размахнина, 1978; Мельников, 1992). В современном питании вида на Байкале 88–96% по объему составляют рыбы, в том числе омуль — 40–62%, широколобковые *Cottoidei* летом — около 5% (весной желтокрылка составляет до 28%), другие рыбы — 20% (Скрябин, Размахнина, 1978). Однако широко используется ряд дополнительных кормов, особенно летом: млекопитающие (до 10%), насекомые (до 3%). Эти данные были получены до того, как в дельте Селенги чайки стали активно поедать яйца и птенцов уток: процесс стал массовым в конце 1970-х годов (Мельников, Лысиков, 1983). У молодых птиц насекомые составляют до 17%, столько же — мелкие млекопитающие. На озере Хубсугул в Монголии в начале лета в рационе преобладает хубсугульский хариус (до 50%); позднее он теряет свое значение, и основным кормом становятся саранчовые (около 70%) и грызуны (Скрябин и др., 1981; Сумьяа, Скрябин, 1989). Все формы серебристой чайки (в широком понимании вида) характеризуются эврифагией и иногда практически не связаны с рыбой (Зубакин, 1988). Питание птиц — самый мощный фактор биотических связей, ассоциированный не с фаунистическими комплексами рыб, а с биологическими и экологическими возможностями добывания этого корма тем или иным видом птиц. Тесная трофическая и паразитарная связь между серебристой чайкой и двумя названными видами байкальских рыб — следствие плейстоценовой или голоценовой адаптации омуля и желтокрылки к обитанию в Байкале, вследствие чего чайка получила постоянный кормовой ресурс.

Другие виды птиц (Некрасов, 2000), у которых зарегистрирован *D. dendriticum*, также питаются его промежуточными и резервуарными хозяевами. У сизой

* В настоящее время нет единого мнения о таксономическом статусе серебристой чайки, в том числе подвида *L. a. mongolicus* (Степанян, 1990; Liebers et al., 2001, Yesou, 2002). В.А. Зубакин (1988) рассматривает серебристую чайку как вид *sensu lato*.

чайки на Байкале омуль, хариус и рогатковидные рыбы составляют существенную часть рациона. В питании озерной чайки, преимущественно насекомоядного вида, хариус весной составляет до 6% объема; омуль и рогатковидные в ее корме зарегистрированы не были (Скрябин, Размахнина, 1979), но в определенных условиях, несомненно, могут потребляться ею в пищу. Поганки, хотя и питаются преимущественно водными беспозвоночными, регулярно ловят мелкую рыбу, особенно чомга (Подковыров, 2000). Ворон, ворона и коршун поедают погибшую рыбу и отходы рыбного промысла. Присутствие таких рыбоядных видов, как чеграва, крохали и гагары, в списке окончательных хозяев лентеца закономерно. Перечисленные виды птиц, за исключением сизой и озерной чаек, имеют на Байкале невысокую численность в местах скопления рыбы, а некоторые из них, например чеграва, появились здесь только в середине XX века (Фефелов и др., 2001). Они не могут играть большой роли в циркуляции *D. dendriticum*.

Включение серебристой чайки в качестве главного окончательного хозяина в паразитарную систему *D. dendriticum*, существующую на Байкале в настоящее время, по-видимому, произошло в голоцене. В то же время нельзя исключать, во-первых, что чайка и предок байкальского омуля могли быть членами паразитарной системы лентеца в более ранний период, но в других водоемах, а во-вторых, что в Байкале эта система могла возникать в предыдущие климатические эпохи плейстоцена неоднократно.

Согласно литературным данным, состав паразитов 96 видов птиц Байкала, обследованных паразитологическими методами, включает 300 видов гельминтов (Некрасов, 2000). Среди них отсутствуют эндемичные таксоны. У рыб проходят личиночную фазу развития только 35 видов паразитов птиц (рис. 305). Среди птичьих паразитов заносные виды преобладают над аборигенными; так, из 45 видов гельминтов сизой чайки *Larus canus* 27 видов (60%) обнаружены во взрослых фазах весной, то есть принесены из других регионов (Тупицын и др., 1994). Вышесказанное может свидетельствовать о сравнительно недавнем времени заселения современной фауны птиц побережья Байкала, и это не привело к формированию паразитарных систем, специфичных для этого озера.

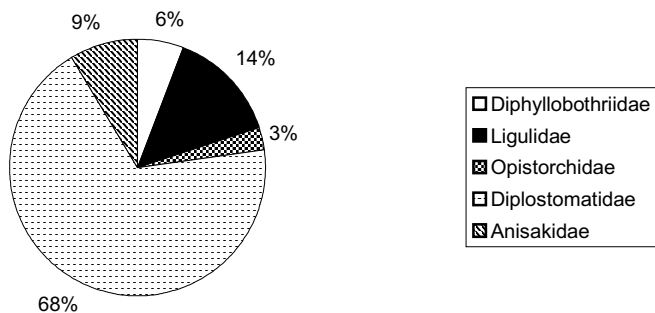


Рис. 305. Соотношение групп паразитов птиц, жизненный цикл которых на личиночных фазах развития проходит в рыбах.

Ряд исследователей (Безрукова и др., 1991; Гранина и др., 1993; Хурсевич и др., 2001; Лихошвай, 2004; Grachev et al., 1998), оценивая различные природные процессы, высказали предположение о том, что пелагическое сообщество Байкала, отдельные представители которого имеют древнюю эволюционную историю, могло сформироваться около 11 тыс. лет назад.

Данный вывод подтверждает наше предположение относительно времени появления в Байкале омуля. Он мог успешно адаптироваться только при наличии хорошей кормовой базы, которая, вероятно, и была к этому времени сформирована благодаря благоприятным условиям.

Сравнение наших данных с результатами исследований по оценке возраста различных групп рыб позволило нам отметить следующее:

- время появления рогатковидных рыб в Байкале по молекулярно-биологическим данным оценивается 2.5–2 млн лет назад (поздний плиоцен – ранний плейстоцен). Это было время, наиболее благоприятное с точки зрения возможностей проникновения рыб через реку пра-Манзурку, которая соединяла Байкал и р. Лену;
- рогатковидные рыбы принесли в Байкал некоторых паразитов, которые могли сохраниться в Байкале с тех времен. Вероятно, что такими видами могли быть *Myxidium perniciosum*, *Dactylogyrus colonus*, а также паразиты рода *Gyrodactylus*, которые эволюционировали и дали несколько эндемичных видов.

Эволюция рода *Myxidium* идет с мелового периода и связана с морскими водоемами. О примитивности *Myxidium perniciosum*, паразитирующего в желчном пузыре у бычковых рыб, свидетельствуют большие размеры плазмодия, в котором развиваются споры. Прогрессивная эволюция группы идет по пути увеличения плавучести спор (Шульман и др., 1997). Отмеченные у рогатковидных также эндемичные виды, относящиеся к родам *Muxobolus*, *Muxobilatus* и *Henneguya*, вероятнее всего, являются недавно образовавшимися видами. По С.С. Шульману с соавторами (1997), эволюция этих родов сравнительно молода и связана со средним – поздним плейстоценом — голоценом.

Специфичных дактилогирид и гиродактилид Cottoidei вполне могли занести в Байкал, и здесь у них сформировались эндемичные виды.

Специфичный паразит жабр рыб Байкала *Salmincola cottidarum*, по предположению З.П. Кабаты и Е.А. Корякова (1974), наиболее близок к паразиту даватчана *S. edwardsii*.

Остальные виды паразитов (скребни, нематоды) — представители бореального предгорного и арктического пресноводного комплексов, — освоив промежуточных хозяев, по пищевым цепям попадают в рогатковидных рыб.

Таким образом, мы считаем, что наиболее древними паразитарными системами в Байкале являются эндемичные паразитарные системы, связанные с рогатковидными рыбами.

Период заселения Байкала рыбами бореального предгорного и арктического пресноводного комплексов приходится на плейстоцен – голоцен. Эти рыбы отличаются специфичной паразитофауной с очень узкой приуроченностью к хозяе-

вам. Их паразитофауна в Байкале практически не изменилась по сравнению с горными водоемами, в которых она формировалась. Отмечается только образование 2 эндемичных подвидов паразитов (*Salmincola thymalli baicalensis*, *Echinorhynchus salmonis baicalensis*).

Свободные ниши позволили омулю, сигу и хариусу эволюционировать и образовать подвиды. Омуль образовал также 3 эколого-морфологические группы: пелагическую, прибрежную и придонно-глубоководную. Кроме того, у этого вида сформировались расы, приуроченные к местам нереста рыб.

Относительно представителей бореального равнинного комплекса мы считаем, что заселение ими прибрежно-соровой зоны Байкала происходило в сравнительно недавний период времени — при стабилизации температурного режима, что привело к потеплению и формированию благоприятных для обитания условий (поздний плейстоцен – голоцен). Поэтому их паразитофауна практически не претерпела изменений по сравнению с водоемами Западной Сибири, откуда они могли расселяться.

Часть IV

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПАРАЗИТОВ РЫБ ОЗЕРА БАЙКАЛ

Молекулярно-генетические исследования паразитов рыб озера Байкал находятся на самых первых этапах. Нами получены данные о нуклеотидных последовательностях 5'-концевого участка 18S рРНК 10 видов цестод и 2 видов ракообразных. Но уже первые результаты показали их безусловную важность, информативность и определили перспективы дальнейшего проведения таких исследований.

На рис. 306–309 представлены нуклеотидные последовательности паразитов рыб из озера Байкал, полученные в данной работе. Рис. 313 и 314 построены на их основе и в определенной степени отражают филогенетические связи байкальских паразитов с родственными видами.

Анализ представителей рода *Cyathocephalus*

Для проведения сравнительного анализа нуклеотидных последовательностей, кодирующих 18S рРНК, нуклеотидная последовательность байкальского *Cyathocephalus truncatus* была использована для поиска близкородственных последовательностей в базе нуклеотидных данных, содержащей последовательности, депонированные в следующих банках: GenBank, EMBL, DDBJ и PDB. Всего было охвачено 2 966 887 последовательностей (общей длиной 13 504 363 242 буквы). Поиск осуществлялся на сайте <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/BLAST> с помощью программы BLASTN 2.2.10.

Поскольку полученная последовательность покрывает только 5'-концевой мажорный домен рибосомной РНК, мы также использовали поиск по таксономиче-

Diphyllobothrium dendriticum

GATCCTGCCAGTAGTCATATGCTGTCTCAAAGATTAAGCCATGCATGTCTAAGTGACG 60
 CCTTCATACGGTGAACCCGGAATGGCTCATTAAATCAGCTATGGTTATTGGATCATA 120
 CCGTTAAATGGATAACTGTAATAACTCTAGAGCTAATACATGCCCGAAGCCCTGACCG 180
 CGAGGGAATGGGTGCACCTATTAGATCAGAAGCCAACCAAGTAGTGCTCTCGCTTTCGG 240
 GTGGGAGCTCCGCTGCCTGTCTGCTTCTGGTGACTCTGGATAATTGTTACAGATCGCAG 300
 TCGGCCCTTGGCTCGGCACGGGCTCTCAAATGTCTGCCCTATCAACTTTCGATGGTAGG 360
 TGACCTGCCATACATGGTGATAACGGGTAACGGGAATCAGGGTTCGATTCCGGAGAGGG 420
 AGCCTGAGAAACGGCTACCACTTCCAAGGAGGCAGCAGGCGCAAAATCCCACTCCC 480
 AGTACGGGGAGGTGGTGACGAAAAATACCGATGCGGGACTTTATTGAGGCTCCGTAAT 540
 GGAATGAGTGAATCTAAATCCTTTCACGAGGATCAATTGGAGGGCAAGTCTGGTCCAG 600
 CAGCCGC 607

Triaenophorus nodulosus

ATATGCTGTCTCAAAGATTAAGCCATGCATGTCTAAGTGACGCTTTATACGGTGAAA 60
 CCGGGAATGGCTCATTAAATCAGCTATGGTTACTGGATCGTACCCGTTAAATGGATAAC 120
 TGTAATAACTCTAGAGCTAATACATGCACGAAGCCCTGACCCGCAAGGGAATGGGTGCA 180
 CTTATTAGATCAGAAGCCAACCAAGGTGCCGGTCGAAGACTGGTGCCTGCTGTGTTCTG 240
 GTGACTCTGGATAAATTGTTACAGATCGCAGTCGGCCCTTGAAGTCGGCGACGGTCCCTCAA 300
 ATGCTGCCCTATCAACTTTCGATGGTAGTGATCTGCCCTACCATTGGTATAACGGGTAA 360
 CGGGGAATCAGGGTTCGATTCCGGAGAGGGAGCCGTGAGAAACGGCTACCACTTCCAAGGG 420
 AGGCAGCAGGCGCGCAAAATACCACTCCCAAGTACGGGGAGGTGGTGACGAAAAATACCG 480
 ATCGGGGACTCCCAAACGAGGCTCCGTAATCGGAATGAGTGAATATAAATCCTTTACG 540
 AGGATCAATTGGAGGGCAAGTC 562

Eubothrium crassum

CCTGGTTGATCCTGCCAGTAGTCATATGCTGTCTCAAAGATTAAGCCATGCATGTCTCA 60
 GTGCACCCCTTAACACGGTGAACCCGGAATGGCTCATTAAATCAGCTATGGTTTACAGG 120
 ACCGCTATTGTTAAATGGATAACTGTAATAACTCTAGAGCTAATACATGCAACTATGCC 180
 TGACCCGCAAGGGGATGGGTGCACTTATTAGATCAGAAGCCAACCGGCATCGTTCGCAA 240
 GGCCTGGTGTCTGTTGTTTCTGGTGAAGTCTGGATAAATTGTACAGATCGCAGTCGGCC 300
 TGAGTCGGCGACGGGTCTTCAAATGTCTGCCCTATCAACTTTCGATGGTAGGTGACCTG 360
 CCTACCATTGGTGAATACGGGTAACGGGGAATCAGGGTTCGATTCCGGAGAGGGAGCTGA 420
 GAAACGGCTACCACTTCCAAGGGAGGCAGCAGGCGCAAAATACCACTTCCAGTACGG 480
 GGAGGTGGTGACGAAAAATACCGATGCGGGCTCCGAAATGAGGCTCCGTAATCGGAATG 540
 AGTGAACATAAATCCTTTCACAAAGGATCAATTGGAGGGCAAGTCTGGTCCAGCAGCCG 600
 C 601

Рис. 306. Нуклеотидные последовательности, кодирующие 5'-концевую область 18S рРНК 3 видов цестод из оз. Байкал, принадлежащих к семействам *Diphyllobothriidae* и *Triaenophoridae* (отряд *Pseudophyllidea*).

ской принадлежности изучаемого вида на том же сайте в разделе «Таксоному». Эта работа позволила собрать все данные о нуклеотидных последовательностях 18S рРНК *C. truncatus*.

В банке данных было найдено 6 последовательностей, имеющих отношение к 18S рРНК *C. truncatus* (табл. 263).

Вся информация была внесена в таблицу 264. Согласно обобщенным данным было установлено, что в случае с *C. truncatus* мы имеем информацию, полученную тремя независимыми группами исследователей. Обнаруженные одноименные последовательности были выравнены по гомологичным позициям. Полученный набор выравненных последовательностей, включая наши данные, представлен на рис. 310. Сравнительным попарным анализом последовательностей в выравненном наборе данных было установлено, что среди четырех представителей *C. truncatus* из разных источников имеются три переменные группы: *C. truncatus*-1 и *C. truncatus*-2 входят в первую группу (1) и, стало быть, являются идентичными на доступных участках сравнения; *C. truncatus*-3 входит во вторую груп-

Ligula intestinalis

TGCTTGTCTCAAAGATTAAGCCATGCATGTCTAAGTGCACGCCTTCATACGGTGAACCGG	60
CGAATGGCTCATTAAATCAGCTATGGTTATTGGATCATACCCGTTAAATGGATAAATCTGT	120
AATAACTCTAGAGCTAATACATGCCCGAAGCCCTGACCCGCGAGGGAATGGGTGCACTT	180
ATTAGATCAGAAGCCAAACAGGTAGTGTCTCTCGCTTTCCGGTGGGAGCTCCGCTGCCT	240
GTCGTCCTTCTGGTACTCTGGATAAATGTTACAGATCGCAGTGGCCTTGGCTCGGCGA	300
CGGGTCCTTCAAATGTCTGCCCTATCAACTTTCGATGGTAGGTGACCTGCCTACCATGGT	360
GATAACCGGTAACGGGGAATCAGGGTTCGATTCCGGAGAGGGAGCTGAGAAACGGCTAC	420
CACCTTCAAAGGAGGAGCAGCAGGCGCAAAATACCCACTCCAGTACGGGAGGTGGTGA	480
CGAAAAATACCGATCGGGACTCTATTGAGGCTCCGTAATCGGAATGAGTGAACCTAA	540
ATCCTTTACGAGGATCAATTGGAGGGCAAGTC	573

Schistocephalus nemachili

ATATGCTTGTCTCAAAGATTAAGCCATGCATGTCTAAGTGCACGCCTTCATACGGTGA	60
CCGCGAATGGCTCATTAAATCAGCTATGGTTATTGGATCATACCCGTTAAATGGATAAC	120
TGTAAATAACTCTAGAGCTAATACATGCCCGAAGCCCTGACCCGCGAGGGAATGGGTGCA	180
CTTATTAGATCAGAAGCCAAACAGGTAGTGTCTCTCGCTTTCCGGTGGGAGCTCCGCTG	240
CCTGTGCTCCTTCTGGTACTCTGGATAAATGTTACAGATCGCAGTGGCCTTGGCTCGG	300
CGACGGTCTTCAAATGTCTGCCCTATCAACTTTCGATGGTAGGTGACCTGCCTACCAT	360
GGTGATAACGGGTAACGGGGAATCAGGGTTCGATTCCGGAGAGGGAGCTGAGAAACGGC	420
TACCACCTTCAAAGGAGGAGCAGCAGGCGCAAAATACCCACTCCAGTACGGGAGGTGG	480
TGACGAAAAATAMCGATCGGGACTCTATTGAGGCTCCGTAATCGGAATGAGTGAAC	540
TAAATCCTTTACNAGGATCAATTGGAGGGCAAG	574

Cyathocephalus truncatus

CCTGGTTGATCCTGCCAGTAGTGCATATGCTTGTCTCAAAGATTAAGCCATGCATGTCTAA	60
GTGCACGCCCTTATACCGTGAACCGCGGAATGGCTCATTAAATCAGCTATGGTTATTGG	120
ATCGTACCCGTTAAATGGATAAATCAACTCTAGAGCTAATACATGCCACGATGCC	180
TGACCCCGAAGGGAATGGGTGCACTTATTAGATCAGAAGCCAAACCGAGTGTGGTGCCTC	240
AGTGCACTGGTGTCTTGTGTCTGGTACTCTGGATAAATGTTACAGATCGCAGTGG	300
GCCTTGAGTGTGGGCGACGGGTCTTCAAATGTCTGCCCTATCAACTTTCGATGGTAGGTGA	360
CCTGCCATCATGGTTATTACGGGTAACGGGGAATCAGGGTTCGATTCCGGAGAGGGAGC	420
CTGAGAAACGGCTACCACTTCTAAGGAGGAGCAGCAGGCGCAAAATACCCACTCCCGT	480
ACGGGAGGTGGTGACGAAAAATACCGATCGGGACTCTTGAACGAGGCTCCGTAATCGG	540
AATGAGTGAACCTAAATCTTTACGAGGATCAATTGGAGGGCAAGTCTGGTGCAGCA	600
GCCGC	605

Рис. 307. Нуклеотидные последовательности, кодирующие 5'-концевую область 18S рРНК 3 видов цестод из оз. Байкал, принадлежащих к семейству Diphyllobothriidae (отряд Pseudophyllidea): *Ligula intestinalis* и *Schistocephalus nemachili* — и к семейству Acrobothriidae (отряд Spathebothriidae): *Cyathocephalus truncatus*.

пу (2), и полученная нами на материале из оз. Байкал последовательность *C. truncatus*-В — в третью группу (3).

Для дальнейшего анализа был выбран участок выравненного набора данных, на котором все четыре последовательности перекрываются. Для удобства из первой варибельной группы был взят только один представитель *C. truncatus*-1, поскольку в 5'-области он больше перекрывается с остальными последовательностями, чем *C. truncatus*-2.

Таким образом, новый укороченный набор данных охватывал 425 нуклеотидных позиций с координатами 45 (начало) и 469 (конец) (рис. 310). На данном участке обнаружены 6 варибельных позиций с координатами 50, 216, 217, 218, 234 и 364 (рис. 310).

На основе попарного сравнительного анализа была построена матрица различий (табл. 264). Максимальное различие было обнаружено между *C. truncatus*-1 и *C. truncatus*-3, минимальное между *C. truncatus*-1 и *C. truncatus* из озера Байкал.

Proteocephalus exiguus

ATATGCTTGTCTCAAAGATTAAGCCATGCATGTCTCAGTGCACGCCCTTTATACGGTGAAА 60
 CCGCГААТGGCTCATTAAATCAGCTATGGTTATTGGATCATACCCGTTAAATGGATAAC 120
 TGTAAААCTCTAGAGCTAATACATGCCATTATGCCCTGACCCTCACGGGAATGGGTGCA 180
 CTATTAGATCAGAAGCCAACCGGTACCGGCCGAAAGGCAGTGCATGTTGACCTTTGGT 240
 GACTCTGGATAAТTGTACAGATCGCAGTCGGCCTTGAGTCGGCGACGGGTCTTCAAAT 300
 GTCTGCCCTATCAACTTTTCGATGGTAGGTGACCTGCCTACCATGGTGATAACGGGTAAACG 360
 GGAATCAGGGTTTCGATTCCGGAGAGGGAGCCTGAGAAACGGCTACCACTTCCAAGGGAG 420
 GCAGCAGGCGCGCAAATТАССACTCCCACTCCAGTAGGGGAGGTGGTGACGAAAAATACCGATG 480
 CGGGACTCTTAAСGAGGCTCCGTAATCGGAATGAGTGAACATAAACTCTTTCACGAGGA 540
 TCAATTGGAGGGCAAGTC 558

Proteocephalus percae

TATGCTTGTCTCAAAGATTAAGCCATGCATGTCTCAGTGCACGCCCTTTATACGGTGAAC 60
 CGCGAATGGCTCATTAAATCAGCTATGGTTATTGGATCATACCCGTTAAATGGATAAC 120
 GTAAААCTCTAGAGCTAATACATGCCATTATGCCCTGACCCTCACGGGAATGGGTGCAC 180
 TTATTAGATCAGAAGCCAACCGGTACCGGCCGAAAGGCAGTGCATGTTGACCTTCTGGT 240
 ACTCTGGATAAТTGTТACAGATCGCAGTCGGCCTTGAGTCGGCGACGGGTCTTCAAATG 300
 TCTGCCCTATCAACTTTTCGATGGTAGGTGACCTGCCTACCATGGTGATAACGGGTAAACGG 360
 GGAATCAGGGTTTCGATTCCGGAGGGAGCCTGAGAAACGGCTACCACTTCCAAGGGAGGC 420
 AGCAGGCGCGCAAATТАССACTCCCACTCCAGTAGGGGAGGTGGTGACGAAAAATACCGATG 480
 GGGACTCTTAAСGAGGCTCCGTAATCGGAATGAGTGAACATAAACTCTTTCACGAGGAT 540
 CAATTGGAGGGCAAGTC 557

Proteocephalus thymalli

ATATGCTTGTCTCAAAGATTAAGCCATGCATGTCTCAGTGCACGCCCTTTATACGGTGAAА 60
 CCGCГААТGGCTCATTAAATCAGCTATGGTTATTGGATCATACCCGTTAAATGGATAAC 120
 TGTAAААCTCTAGAGCTAATACATGCCATTATGCCCTGACCCTCACGGGAATGGGTGCA 180
 CTATTAGATCAGAAGCCAACCGGTACCGGCCGAAAGGCAGTGCATGTTGACCTTTGGT 240
 GACTCTGGATAAТTGTТACAGATCGCAGTCGGCCTTGAGTCGGCGACGGGTCTTCAAAT 300
 GTCTGCCCTATCAACTTTTCGATGGTAGGTGACCTGCCTACCATGGTGATAACGGGTAAACG 360
 GGAATCAGGGTTTCGATTCCGGAGAGGGAGCCTGAGAAACGGCTACCACTTCCAAGGGAG 420
 GCAGCAGGCGCGCAAATТАССACTCCCACTCCAGTAGGGGAGGTGGTGACGAAAAATACCGATG 480
 CGGGACTCTTAAСGAGGCTCCGTAATCGGAATGAGTGAACATAAACTCTTTCACGAGG 540
 ATCAATTGGAGGGCAAGTC 559

***Proteocephalus pronini* (Хубсугул)**

TGCTTGTCTCAAAGATTAAGCCATGCATGTCTCAGTGCACGCCCTTTATACGGTGAACCGG 60
 CGAATGGCTCATTAAATCAGCTATGGTTATTGGATCATACCCGTTAAATGGATAACTGT 120
 AATAACTCTAGAGCTAATACATGCCATTATGCCCTGACCCTCACGGGAATGGGTGCACTT 180
 ATTAGATCAGAAGCCAACCGGTACCGGCCGAAAGGCAGTGCATGTTGACCTTCTGGTGAC 240
 TCTGGATAAТTGTТACAGATCGCAGTCGGCCTTGAGTCGGCGACGGGTCTTCAAATGTC 300
 TGCCCTATCAACTTTTCGATGGTAGGTGACCTGCCTACCATGGTGATAACGGGTAAACGGGG 360
 AATCAGGGTTTCGATTCCGGAGAGGGAGCCTGAGAAACGGCTACCACTTCCAAGGGAGGCA 420
 GCAGGCGCGCAAATТАССACTCCCACTCCAGTAGGGGAGGTGGTGACGAAAAATACCGATGCG 480
 GGACTCTTAAСGAGGCTCCGTAATCGGAATGAGTGAACATAAACTCTTTCACGAGGATC 540
 AATTGGAGGGCAAGTC 556

Рис. 308. Нуклеотидные последовательности, кодирующие 5'-концевую область 18S рРНК 4 видов цестод рода *Proteocephalus* (отряд Proteocephalidea) из оз. Байкал и Хубсугул.

На основе выявленных различий была построена дендрограмма (рис. 311), характеризующая степень сходства (или различия) между обнаруженными генотипами внутри вида *C. truncatus*. Чтобы оценить спенность различий внутри анализируемой группы, в сравнительный анализ была введена последовательность, которая оказалась максимально близка к представителям *C. truncatus*. Этим представителем оказался вид *Spathelothrium simplex*. Максимальное различие между ним и представителями группы *C. truncatus* оказалось равным 10, а минимальное — 7. Таким образом, максимальное различие внутри группы *C. truncatus* приближается к минимальному различию в сравнительном анализе с *Spathelothrium simplex*.

Salmincola thymalli

ATATGCTTGTCTCAAAGATTAAGCCATGCATGTCTAAGTACAAGCCTTTTAAAGGTGAAA 60
 CCGCGAATGGCTCATTAATAACACACCTAATAATACTGGATATTACAGTACTTGGATAAC 120
 TGGCGTAATCTGGAGCTAATACATGCATTCAAGCTCTGAACCTACGTGAAGAGCGCTTT 180
 TATTAGATCAAAACCAAACGCTTACGGCGTACACTTGGTGACTCTGAATAACTTTTTCG 240
 TGATCGTATGGCTTATGCCGACGACGTATCCTTCTAAGGTGTGCCCTATCAACTGTCTGA 300
 CTGTGGCATAGACGCCACACAGTGGTTTTGACGGGTAACGGGAATTAGGGTTCGATTCCG 360
 GAGAGGGAGCCTGAGAACCGGTACCCTTCTACGGAAGGAGCAGGCACGCAAAATACC 420
 CACTGGTCTGAAGACCGAGGTAGTGACGAAAAATAACGATACCCGACTCATCCGAGGCCG 480
 GTAATCGGAATGAGTACACTTTAAATCCTTTAACGAGGAACCATTTGGAGGGCAAGTC 537

Basanistes briani

ATATGCTTGTCTCAAAGATTAAGCCATGCATGTCTAAGTACAAGCCTTTTAAAGGTGAAA 60
 CCGCGAATGGCTCATTAATAACACACCTAATAATACTGGATATTACAGTACTTGGATAAC 120
 TGGCGTAATCTGGAGCTAATACATGCATTCAAGCTCTGAACCTACGTGAAGAGCGCTTT 180
 TATTAGATCAAAACCAAACGCTTACGGCGTACTCTTGGTGACTCTGAATAACTTTTTCG 240
 TGATCGTATGGCTTATGCCGACGACGTATCCTTCTAAGGTGTGCCCTATCAACTGTCTGA 300
 CTGTGGCATAGACGCCACACAGTGGTTTTGACGGGTAACGGGAATTAGGGTTCGATTCCG 360
 GAGAGGGAGCCTGAGAACCGGTACCCTTCTACGGAAGGAGCAGGCACGCAAAATACC 420
 CACTGGTCTGAAGACCGAGGTAGTGACGAAAAATAACGATACCCGACTCATCCGAGGCCG 480
 GTAATCGGAATGAGTACACTTTAAATCCTTTAACGAGGAACCATTTGGAGGGCAAG 535

Рис. 309. Нуклеотидные последовательности, кодирующие 5'-концевую область 18S рРНК ракообразных семейства Lernaerodidae (отряд Соперода) из оз. Байкал.

Таблица 263

Характеристика последовательностей *Cyathocephalus truncatus*, использованных в сравнительном анализе

Название вида, авторы данных, год	Длина, н.о.	Номер доступа в банке	Стадия развития паразита	Хозяин паразита
<i>C. truncatus</i> -1, Mariaux, 1998	432	Z98311	Взрослая	Не указан
	474	Z98312	Взрослая	
	276	Z98313	Взрослая	
<i>C. truncatus</i> -2, Littlewood, Olson, 2000	1986	AJ287493	Не указана	<i>Salmo trutta</i>
<i>C. truncatus</i> -3, Dezfuli et al., 2001	1422	AJ315132	Взрослая	<i>Salmo trutta</i>
	350	AJ315133	Взрослая	

Примечание. н.о. — нуклеотидное основание.

Таблица 264

Вариабельные нуклеотидные позиции (слева) и количество различий между ними (справа), обнаруженные при попарном сравнении нуклеотидных последовательностей, кодирующих 5'-концевую область 18S рРНК цестоды *Cyathocephalus truncatus*

50	216	217	218	234	364*	Генотип**	(1)	(2)
G	T	C	A	G	A	(1) <i>C. truncatus</i> -1		
A	C	G	A	A	T	(2) <i>C. truncatus</i> -3	5	
A	T	C	G	G	T	(3) <i>C. truncatus</i> -B	3	4

Примечание. * — номер позиции на рис. 310; ** — генотип представлен нуклеотидными буквами только в вариабельных позициях. Генотип составлен по данным, представленным на рис. 310.

C. truncatus-3	CAGTAGTCATATGCTTGTCTCAGAGATTAAGCCATGCATGTCTAAGTGCACGCCTTTATACGGTGAACCGCGAATGGCTCATTAAATCAGCTATGGTTT	100
C. truncatus-2	-----GGCTCATTAAATCAGCTATGGTTT	
C. truncatus-1	-----AGTGCGCCCTTTATACGGTGAACCGCGAATGGCTCATTAAATCAGCTATGGTTT	
C. truncatus-B	-----GTCAATATGCTTGTCTCAAAGATTAAGCCATGCATGTCTAAGTGCACGCCTTTATACGGTGAACCGCGAATGGCTCATTAAATCAGCTATGGTTT	
C. truncatus-3	ATTGGATCGTACCCTGTTAAATGGATAACTGTAACTCTAGAGCTAATACATGCCACGATGCCCTGACCCGCAAGGAAATGGGTGCACCTATTAGATCA	200
C. truncatus-2	ATTGGATCGTACCCTGTTAAATGGATAACTGTAACTCTAGAGCTAATACATGCCACGATGCCCTGACCCGCAAGGAAATGGGTGCACCTATTAGATCA	
C. truncatus-1	ATTGGATCGTACCCTGTTAAATGGATAACTGTAACTCTAGAGCTAATACATGCCACGATGCCCTGACCCGCAAGGAAATGGGTGCACCTATTAGATCA	
C. truncatus-B	ATTGGATCGTACCCTGTTAAATGGATAACTGTAACTCTAGAGCTAATACATGCCACGATGCCCTGACCCGCAAGGAAATGGGTGCACCTATTAGATCA	
C. truncatus-3	GAAGCCAACCGAGTGCAGTGCCTCAGTGCATAGTGCTTGTTCCTTGGTGACTCTGGATAATTTTACAGATCGCAGTGCCTTGGTGCAGTGC	300
C. truncatus-2	GAAGCCAACCGAGTGCAGTGCCTCAGTGCATAGTGCTTGTTCCTTGGTGACTCTGGATAATTTTACAGATCGCAGTGCCTTGGTGCAGTGC	
C. truncatus-1	GAAGCCAACCGAGTGCAGTGCCTCAGTGCATAGTGCTTGTTCCTTGGTGACTCTGGATAATTTTACAGATCGCAGTGCCTTGGTGCAGTGC	
C. truncatus-B	GAAGCCAACCGAGTGCAGTGCCTCAGTGCATAGTGCTTGTTCCTTGGTGACTCTGGATAATTTTACAGATCGCAGTGCCTTGGTGCAGTGC	
C. truncatus-3	CGGGTCTTCAAATGTCTGCCCTAACCTTTCGATGGTAGTGCCTGCCACCTGGTTATTACGGGTAACCGGGGAATCAGGGTTCGATTCCGGAGAG	400
C. truncatus-2	CGGGTCTTCAAATGTCTGCCCTAACCTTTCGATGGTAGTGCCTGCCACCTGGTTATTACGGGTAACCGGGGAATCAGGGTTCGATTCCGGAGAG	
C. truncatus-1	CGGGTCTTCAAATGTCTGCCCTAACCTTTCGATGGTAGTGCCTGCCACCTGGTTATTACGGGTAACCGGGGAATCAGGGTTCGATTCCGGAGAG	
C. truncatus-B	CGGGTCTTCAAATGTCTGCCCTAACCTTTCGATGGTAGTGCCTGCCACCTGGTTATTACGGGTAACCGGGGAATCAGGGTTCGATTCCGGAGAG	
C. truncatus-3	GGAGCCTGAGAAACCGCTACCACTTCTAAGGAGGACAGCAGCCGCGCAAAATACCACCTCCGGTACCGGGAGGTGGTGACGAAAAATACCATGCGGGGA	500
C. truncatus-2	GGAGCCTGAGAAACCGCTACCACTTCTAAGGAGGACAGCAGCCGCGCAAAATACCACCTCCGGTACCGGGAGGTGGTGACGAAAAATACCATGCGGGGA	
C. truncatus-1	GGAGCCTGAGAAACCGCTACCACTTCTAAGGAGGACAGCAGCCGCGCAAAATACCACCTCCGGTACCGGGAGGTGGTGACGAAAAATACCATGCGGGGA	
C. truncatus-B	GGAGCCTGAGAAACCGCTACCACTTCTAAGGAGGACAGCAGCCGCGCAAAATACCACCTCCGGTACCGGGAGGTGGTGACGAAAAATACCATGCGGGGA	
C. truncatus-3	CTCTTGAACGAGGCTCGAATCGGAATGAGTGAACCTTAAATCTTTCACGAGGATCAATTTGAGGGCAAGTCTGGTGCCAGCAGCCGGTAACTCCA	600
C. truncatus-2	CTCTTGAACGAGGCTCGAATCGGAATGAGTGAACCTTAAATCTTTCACGAGGATCAATTTGAGGGCAAGTCTGGTGCCAGCAGCCGGTAACTCCA	
C. truncatus-B	CTCTTGAACGAGGCTCGAATCGGAATGAGTGAACCTTAAATCTTTCACGAGGATCAATTTGAGGGCAAGTCTGGTGCCAGCAGCCGGTAACTCCA	
C. truncatus-3	GCTCCAAATAGCTATATAAAGTGTCTGCAGTAAAAAGCTCGTAGTGGATCTCGGTATCATTTGGTGCCTATCTTGGCTGTTGTGCTTGGGTGT	700
C. truncatus-2	GCTCCAAATAGCTATATAAAGTGTCTGCAGTAAAAAGCTCGTAGTGGATCTCGGTATCATTTGGTGCCTATCTTGGCTGTTGTGCTTGGGTGT	
C. truncatus-3	CAGTTTTCTTAGTGTGACTGTCTCGAGTGTAGCATGTTGAGTGGTGTGGTAGCGGTGCACCTTTTAGCCATGCTGTGGTGCATAACCCACAGGTGT	800
C. truncatus-2	CAGTTTTCTTAGTGTGACTGTCTCGAGTGTAGCATGTTGAGTGGTGTGGTAGCGGTGCACCTTTTAGCCATGCTGTGGTGCATAACCCACAGGTGT	
C. truncatus-3	AGCCGGGTGCAGGCGGTGCTCTGCAACAGTAGGGTCCGTCCGCTGTTGCATGCCAAGAATGCCCTCAAAGGTGTCCAGGGCGGATGGCAGCTT	900
C. truncatus-2	AGCCGGGTGCAGGCGGTGCTCTGCAACAGTAGGGTCCGTCCGCTGTTGCATGCCAAGAATGCCCTCAAAGGTGTCCAGGGCGGATGGCAGCTT	
C. truncatus-3	TACTTTGAACAAATTTGAGTGCTCAAAACAGCCGATGGTTCCTGAAAAGTTTGCATGAAATAAGGAAATAGGACTTCGGTCTATTTTGTGGTGTTC	1000
C. truncatus-2	TACTTTGAACAAATTTGAGTGCTCAAAACAGCCGATGGTTCCTGAAAAGTTTGCATGAAATAAGGAAATAGGACTTCGGTCTATTTTGTGGTGTTC	
C. truncatus-1	-----GATGTTGCTGAAAAGTTTGCATGAAATAAGGAAATAGGACTTCGGTCTATTTTGTGGTGTTC	
C. truncatus-3	GGATCCGAAGTAAATGATCAAAAGAGACAGCCGGGACGTTTGTATGGTCGCTAGAGGTGAAATTCATGGACCGTAGCCAGACAAATAAAGCGAAAGC	1100
C. truncatus-2	GGATCCGAAGTAAATGATCAAAAGAGACAGCCGGGACGTTTGTATGGTCGCTAGAGGTGAAATTCATGGACCGTAGCCAGACAAATAAAGCGAAAGC	
C. truncatus-1	GGATCCGAAGTAAATGATCAAAAGAGACAGCCGGGACGTTTGTATGGTCGCTAGAGGTGAAATTCATGGACCGTAGCCAGACAAATAAAGCGAAAGC	
C. truncatus-3	ATTCTGCAAGCATGTTTTATTGACCATGAGCGAAAGTCAAGGCTCGAAGCATCAGATACCGTCTAGTTCGACCTAAACGATGCCAACTGACGA	1200
C. truncatus-2	ATTCTGCAAGCATGTTTTATTGACCATGAGCGAAAGTCAAGGCTCGAAGCATCAGATACCGTCTAGTTCGACCTAAACGATGCCAACTGACGA	
C. truncatus-1	ATTCTGCAAGCATGTTTTATTGACCATGAGCGAAAGTCAAGGCTCGAAGCATCAGATACCGTCTAGTTCGACCTAAACGATGCCAACTGACGA	
C. truncatus-3	TCCGTGGTGTAGTATAAACCACTCCCAACGGGCACTCCCGGAAACCTTAAAGTCTTTGGGTTCCGGGGGAAGTATGGTTGCAAGCTGAAACTTAA	1300
C. truncatus-2	TCCGTGGTGTAGTATAAACCACTCCCAACGGGCACTCCCGGAAACCTTAAAGTCTTTGGGTTCCGGGGGAAGTATGGTTGCAAGCTGAAACTTAA	
C. truncatus-1	TCCGTGGTGTAGTATAAACCACTCCCAACGGGCACTCCCGGAAACCTTAAAGTCTTTGGGTTCCGGGGGAAGTATGGTTGCAAGCTGAAACTTAA	
C. truncatus-3	AGGAATTGACGGAAGGGCCACACAGGAGTGGAGCTTGGCCTTAAATCGACTCAACCGGAAAACTCACC CGCCGGACACTGTGAGGATGTGACAGA	1400
C. truncatus-2	AGGAATTGACGGAAGGGCCACACAGGAGTGGAGCTTGGCCTTAAATCGACTCAACCGGAAAACTCACC CGCCGGACACTGTGAGGATGTGACAGA	
C. truncatus-1	AGGAATTGACGGAAGGGCCACACAGGAGTGGAGCTTGGCCTTAAATCGACTCAACCGGAAAACTCACC CGCCGGACACTGTGAGGATGTGACAGA	
C. truncatus-3	TTGATAGCTCTTTCTTGATT	1500
C. truncatus-2	TTGATAGCTCTTTCTTGATTAGTGTGTTGGTGTGCATGCGCCTTCTTAGTGGTGGAGCGATTGTCTGGTTAATTCGGTAACGAACGAGACTCTAGC	
C. truncatus-1	TTGATAGC-----	
C. truncatus-2	CTGCTAATTAGTGCAGCTGCTCTGTTCTGTGTAGTGGCCTTTCAGTGAAGTCCCAATTTAGCTCTACTACTAATGGTGCATTTGTGATCGGTA	1600
C. truncatus-2	CTCTTGTGTGCTGTTGAGCGGTAGCTGTGTTGGTGGTGTGTTGAGTGAAGTCTTACTTCGGTTCGGGCACTGGTTACTCTTAGAGG	1700
C. truncatus-3	-----GGGCCGACGCGCTCAATGACGTTGCCAACGAGT	1800
C. truncatus-2	GACAGCCGGAAGAAGCCGACGAATGAGCAATAACAGGCTGTGATGCCCTAGATGTCGGGCGCCGACGCGGCTACAATGACGTTGCCAACGAGT	
C. truncatus-1	-----GACGTTGCCAACGAGT	
C. truncatus-3	CTGATCTTCTAGCCGAAAGGGTGGGTAACCTGGTCAATCCCGTCATGACAGGATCGGGCTTGGAAATGTTCCCGCTGAACGAGGAATCTCTAGTA	1900
C. truncatus-2	CTGATCTTCTAGCCGAAAGGGTGGGTAACCTGGTCAATCCCGTCATGACAGGATCGGGCTTGGAAATGTTCCCGCTGAACGAGGAATCTCTAGTA	
C. truncatus-1	CTGATCTTCTAGCCGAAAGGGTGGGTAACCTGGTCAATCCCGTCATGACAGGATCGGGCTTGGAAATGTTCCCGCTGAACGAGGAATCTCTAGTA	
C. truncatus-3	AGTGAAGTCAAGGAGGGCCACACAGGAGTGGAGCTTGGCCTTAAATCGACTCAACCGGAAAACTCACC CGCCGGACACTGTGAGGATGTGACAGA	2000
C. truncatus-2	AGTGAAGTCAAGGAGGGCCACACAGGAGTGGAGCTTGGCCTTAAATCGACTCAACCGGAAAACTCACC CGCCGGACACTGTGAGGATGTGACAGA	
C. truncatus-1	AGTGAAGTCAAGGAGGGCCACACAGGAGTGGAGCTTGGCCTTAAATCGACTCAACCGGAAAACTCACC CGCCGGACACTGTGAGGATGTGACAGA	
C. truncatus-3	GCCATTTAGCAGTGTCCGTAAGGTAGCTTCTGCTGACAGGTGCTGAGAAGATGACCAAACTGATCATTAGAGGAAGTAAAAAGTCTGAACCAAGGTTTCC	2100
C. truncatus-2	GCCATTTAGCAGTGTCCGTAAGGTAGCTTCTGCTGACAGGTGCTGAGAAGATGACCAAACTGATCATTAGAGGAAGTAAAAAGTCTGAACCAAGGTTTCC	
C. truncatus-1	GCCATTTAGCAGTGTCCGTAAGGTAGCTTCTGCTGACAGGTGCTAAGAAGATGACCAAACTGATCATTAGAGGAAGTAAAAAGTCTGAACCAAGGTTTCC	

Рис. 310. Набор выравненных нуклеотидных последовательностей, кодирующих 18S рРНК *Cyathocephalus truncatus*: *C. truncatus-1*, *C. truncatus-2*, *C. truncatus-3* (см. табл. 263) и *C. truncatus-B* (Байкал, наши данные). Нуклеотидные последовательности *C. truncatus-1* и *C. truncatus-3* являются комбинацией соответственно трех и двух последовательностей, покрывающих отдельные домены 18S рРНК (см. табл. 263).

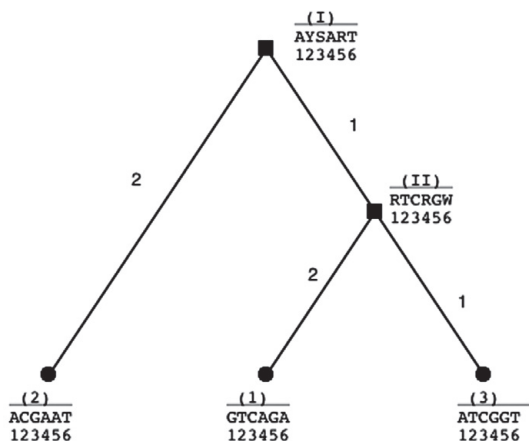


Рис. 311. Дендрограмма, построенная по матрице различий (см. табл. 264) между генотипами: (1) — *Cyathocephalus truncatus*-1, (2) — *C. truncatus*-3, (3) — *C. truncatus*-B (Байкал). Кружками обозначены современные генотипы, квадратами — предковые генотипы (I) и (II). Цифры под генотипами обозначают порядковый номер варибельной позиции и соответствуют координатам: 50, 216, 217, 218, 234, 364. Цифры на веточке обозначают количество замен на данную веточку.

Известно, что два рода *Cyathocephalus* и *Spathebothrium* входят в состав одного отряда Spathebothriidea, но принадлежат к разным семействам Acrobothriidae и Spathebothriidae. В итоге мы имеем минимальное различие на уровне семейств, равное 7. Наличие различий внутри анализируемой группы представителей *C. truncatus* дает нам основание говорить, что в этом случае мы имеем дело с представителями как минимум разных видов. Полученные данные ставят перед систематиками задачу выявления таксономических признаков, которые позволяют описать данных представителей как самостоятельные виды.

Анализ представителей рода *Eubothrium*

Для проведения сравнительного анализа нуклеотидных последовательностей, кодирующих 18S рРНК представителей рода *Eubothrium*, нуклеотидная последовательность байкальского *E. crassum* была использована для поиска близкородственных последовательностей в базе нуклеотидных данных, содержащей последовательности, депонированные в следующих банках: GenBank, EMBL, DDBJ и PDB. Всего было охвачено 2 938 105 последовательностей (общей длиной 13 470 522 075 букв). Поиск осуществлялся на сайте: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/BLAST> с помощью программы BLASTN 2.2.10.

По гомологии с нашей последовательностью в банке были найдены две одноименные (*Eubothrium crassum*) и одна относящаяся к виду *Eubothrium salvelini* (см. табл. 265). Кроме того, по таксономической принадлежности из банка были извлечены 2 нуклеотидные последовательности *Eubothrium crassum*, кодирующие 18S рРНК и не перекрывающиеся по гомологии с нашей. Эти 2 последовательности в совокупности с третьей, имеющей гомологичное перекрывание с нашей последовательностью, были получены одним автором, из одного образца и покрывают разные участки 18S рРНК с образованием разрывов между ними. Мы объединили эти три последовательности в одну под названием *E. crassum*-1 (табл. 265), чтобы сравнить ее с другой (*E. crassum*-2), имеющей гомологичное перекрывание со всеми тремя участками.

Обнаруженные одноименные последовательности были выравнены по гомологичным позициям. Полученный набор выравненных последовательностей, включая байкальский *E. crassum*, представлен на рис. 312. Сравнительным попарным анализом последовательностей в выравненном наборе данных было установлено, что среди трех представителей *E. crassum* из разных источников мы имеем три разные последовательности. В таблице 266 приведены данные по вариации

Таблица 265

Характеристика последовательностей 18S рРНК рода *Eubothrium*, использованных в сравнительном анализе

Название вида, автор данных, год	Длина, н.о.	Номер доступа в банке	Стадия развития паразита	Хозяин паразита
<i>E. crassum</i> -1, Mariaux, 1998	432 474 263	Z98401 Z98402 Z98403	Взрослая Взрослая Взрослая	Не указан
<i>E. crassum</i> -2, Littlewood, 2000	2054	AJ287509	Не указана	<i>Salmo trutta</i>
<i>E. salvelini</i> , Kodedova et al., 2000	2099	AF267291	Не указана	<i>Salvelinus alpinus</i>

Примечание. н.о. — нуклеотидное основание.

Таблица 266

Вариабельные нуклеотидные позиции (слева) и количество различий между ними (справа), обнаруженные при попарном сравнении нуклеотидных последовательностей, кодирующих 5'-концевую область 18S рРНК цестоды *Eubothrium crassum*

188	227	294	1330*	Генотип	(1)	(2)	(3)
A	A	A	G	(1) <i>E. crassum</i> -1	0	2	3+?
G	A	A	A	(2) <i>E. crassum</i> -2	1	0	2+?
G	G	C	N	(3) <i>E. crassum</i> -B	3	2	0

Примечание. * — координата вариабельной позиции согласно рис. 312. Буква N обозначает отсутствие данных по этой вариабельной позиции.

<i>E. crassum</i> -1	-----TCAGTGCACGCCTTAACACGGTGAACCCGGAATGGCTCATTAATACAG	100
<i>E. crassum</i> -2	TGATCCCTGCAGTAGTCATATGCTTGTCTCAAGATTAAGCCATGCATGCTCAGTGCACGCCTTAACACGGTGAACCCGGAATGGCTCATTAATACAG	
<i>E. crassum</i> -B	-----GTCATATGCTTGTCTCAAGATTAAGCCATGCATGCTCAGTGCACGCCTTAACACGGTGAACCCGGAATGGCTCATTAATACAG	
<i>E. crassum</i> -1	CTATGGTTTACAGGACCTACTTGTAAATGGATAACTGTAATAACTTAGAGCTAATACATGCAACTATGCCCTGACCCGCAAGGGAAATGGTGCACCT	200
<i>E. crassum</i> -2	CTATGGTTTACAGGACCTACTTGTAAATGGATAACTGTAATAACTTAGAGCTAATACATGCAACTATGCCCTGACCCGCAAGGGAAATGGTGCACCT	
<i>E. crassum</i> -B	CTATGGTTTACAGGACCTACTTGTAAATGGATAACTGTAATAACTTAGAGCTAATACATGCAACTATGCCCTGACCCGCAAGGGAAATGGTGCACCT	
<i>E. crassum</i> -1	ATTAGATCAGAAGCCAACCGGCATCAGTGCAGGCTGGTGTCTGTTGTTTTCTGGTACTTGGATAAATGTTACAGATCGCAGTCGGCCATGAGTC	300
<i>E. crassum</i> -2	ATTAGATCAGAAGCCAACCGGCATCAGTGCAGGCTGGTGTCTGTTGTTTTCTGGTACTTGGATAAATGTTACAGATCGCAGTCGGCCATGAGTC	
<i>E. crassum</i> -B	ATTAGATCAGAAGCCAACCGGCATCAGTGCAGGCTGGTGTCTGTTGTTTTCTGGTACTTGGATAAATGTTACAGATCGCAGTCGGCCATGAGTC	
<i>E. crassum</i> -1	GGCGACGGTCTTCAAATGCTGCCATCAACTTTCATGTTAGGTGACCTGCTACCATGGTATAACGGTAAACGGGGAATCAGGGTTCGATTTCCG	400
<i>E. crassum</i> -2	GGCGACGGTCTTCAAATGCTGCCATCAACTTTCATGTTAGGTGACCTGCTACCATGGTATAACGGTAAACGGGGAATCAGGGTTCGATTTCCG	
<i>E. crassum</i> -B	GGCGACGGTCTTCAAATGCTGCCATCAACTTTCATGTTAGGTGACCTGCTACCATGGTATAACGGTAAACGGGGAATCAGGGTTCGATTTCCG	
<i>E. crassum</i> -1	GAGAGGGAGCCTGAGAAGCGCTACCCTTCAAGGGAGGAGCAGGCGCAAAATACCCACTTCCAGTACGGGAGGTGGTGTG-----	500
<i>E. crassum</i> -2	GAGAGGGAGCCTGAGAAGCGCTACCCTTCAAGGGAGGAGCAGGCGCAAAATACCCACTTCCAGTACGGGAGGTGGTGTGAGGAAAAATCCGATG	
<i>E. crassum</i> -B	GAGAGGGAGCCTGAGAAGCGCTACCCTTCAAGGGAGGAGCAGGCGCAAAATACCCACTTCCAGTACGGGAGGTGGTGTGAGGAAAAATCCGATG	
<i>E. crassum</i> -2	CGGGCTCCGAAATGAGGCTCCGTAATCGGAATGAGTGAACATAAATCCTTACAAGGATCAATGGAGGGCAAGTCTGGTGCAGCAGCCGGGTAA	600
<i>E. crassum</i> -B	CGGGCTCCGAAATGAGGCTCCGTAATCGGAATGAGTGAACATAAATCCTTACAAGGATCAATGGAGGGCAAGTCTG	
<i>E. crassum</i> -2	CTCCAGCTCCAATAGCTATATAAAGTTGCTGCAGTAAAAAGCTCGTAGTTGATGCTCGGTACTCTCAATCATTGGGGCTTGGCCCTA	700
<i>E. crassum</i> -2	TGTTGTCATGGTCTTCCCTGTATCATAGTGTGGTCTCGGGTTGGCGAGGACGGTGTCACTTTCAGCCATGTCTGTGGATAATCCCGCAGG	800
<i>E. crassum</i> -2	TGCGGGCAGTGACAGGCGGTGCCATGCTGCTGAGGCTCGTGGCTGCTTCATGCCCTTGGATGCCCTCAAAGGTTGTCTGTTGGCCATGGCAC	900
<i>E. crassum</i> -1	-----CTGTTGCTGAAAAGTTTTGTCATGGAATAATGGAATAGGACTTCGGTTCATTTCTGTTGGTT	1000
<i>E. crassum</i> -2	GTTTACTTTGAACAAATTTGAGTGCTCAACACAGGCGCTGTTGCTGAAAAGTTTTGTCATGGAATAATGGAATAGGACTTCGGTTCATTTCTGTTGGTT	
<i>E. crassum</i> -1	TTCGGATCCGAAGTAATGATCAAAAGAGACAAGCGGGGACGTTTGTATGGCTGCCTAGAGGTGAAATTTGGACCTAGCCAGACAGACTAAAGCGAA	1100
<i>E. crassum</i> -2	TTCGGATCCGAAGTAATGATCAAAAGAGACAAGCGGGGACGTTTGTATGGCTGCCTAGAGGTGAAATTTGGACCTAGCCAGACAGACTAAAGCGAA	
<i>E. crassum</i> -1	AGCATTCGTCAAGCATGTTTTTATTGACCATGAGCGAAGTCAGAGGCTCAAGACGATCAGATACCGTCTAGTTCGACCATAAACGATACCAACTGA	1200
<i>E. crassum</i> -2	AGCATTCGTCAAGCATGTTTTTATTGACCATGAGCGAAGTCAGAGGCTCAAGACGATCAGATACCGTCTAGTTCGACCATAAACGATACCAACTGA	
<i>E. crassum</i> -1	CGATCCGTGGTGTAGAATTTAAACCTTCTCACGGGACGTCCTCCGGGAAACCATTAAGTCTATGGTTCGGGGGGAAGTATGTTTCAAAGCTGAACT	1300
<i>E. crassum</i> -2	CGATCCGTGGTGTAGAATTTAAACCTTCTCACGGGACGTCCTCCGGGAAACCATTAAGTCTATGGTTCGGGGGGAAGTATGTTTCAAAGCTGAACT	
<i>E. crassum</i> -1	TAAAGAAATGACGGAAAGGACACCCAGGATGGAGCTCGGGCTTAATTTGACTCAACGGGAAAACTCACCGGGCCGACACTAGGATTTGAC	1400
<i>E. crassum</i> -2	TAAAGAAATGACGGAAAGGACACCCAGGATGGAGCTCGGGCTTAATTTGACTCAACGGGAAAACTCACCGGGCCGACACTAGGATTTGAC	
<i>E. crassum</i> -1	AGATTGAAAGC-----	1500
<i>E. crassum</i> -2	AGATTGAAAGCTTTTCTTGTATTTGGTATTGGTGGTGCATGCCCTTCTAGTTGGTGGAGCGATTGTCTGGTTAATTCGGATAACGAACGAGACTCC	
<i>E. crassum</i> -2	AACCTGTAATTAGTTCCTCTGCCACTGTATCTGTGCAGTGAGCGTTGCCGATTCGCTCTTACCGCTCCACGGTCCGGCGCTAGTATGGTGAAGT	1600
<i>E. crassum</i> -2	GACGGGATCGAAAGTTGAGTTTGCAGTCTGCTAGTGTGTTGCGGTTGCTTGAAGTGGGATGGTGGCGCTAAGCTCCGGGTACGGCCAGTGTCT	1700
<i>E. crassum</i> -1	-----GGCG	1800
<i>E. crassum</i> -2	ACTTCTTAGAGGGACAAGCGGGGAGAACCAGCAAAATGAGCAATAACAGGTCTGTGATGCCCTTAGATGTCGGGGCCGACGGCCCTACAATGGCG	
<i>E. crassum</i> -1	GTGGCAACGAGTCTGACCTTCTGGCCGAAAGGGTTGGGCAACTGGTCAATCACCCTCATGACAGGGAATCGGGGCTTGGAAATGTTCCCCGTGAACGAG	1900
<i>E. crassum</i> -2	GTGGCAACGAGTCTGACCTTCTGGCCGAAAGGGTTGGGCAACTGGTCAATCACCCTCATGACAGGGAATCGGGGCTTGGAAATGTTCCCCGTGAACGAG	
<i>E. crassum</i> -1	GAAATCCTAGTAAGTGAAGTATAAGTTCGCGCTGATTACGCTCCTGCCCTTTGTACACACCGCCCTGCTACTACCGATTGAATGGTTTAGTAAGGT	2000
<i>E. crassum</i> -2	GAAATCCTAGTAAGTGAAGTATAAGTTCGCGCTGATTACGCTCCTGCCCTTTGTACACACCGCCCTGCTACTACCGATTGAATGGTTTAGTAAGGT	
<i>E. crassum</i> -1	CCTTGGATTGGCAGGATTGCAGCCGCAAGGCTCAGACGGTGTGAGAAG	2049
<i>E. crassum</i> -2	CCTTGGATTGGCAGGATTGCAGCCGCAAGGCTCAGACGGTGTGAGAAG	

Рис. 312. Набор выравненных нуклеотидных последовательностей, кодирующих 18S рНК *Eubothrium crassum*: *E. crassum*-1, *E. crassum*-2, зарегистрированных в банке нуклеотидных данных, и *E. crassum*-B (байкальского). Нуклеотидная последовательность *E. crassum*-1 является комбинацией трех последовательностей, покрывающих отдельные домены 18S рНК (см. табл. 265).

бельным позициям, обнаруженным в полученном наборе выравненных последовательностей.

В правой части таблицы расположена матрица различий, построенная по варибельным позициям. Нижняя левая часть матрицы включает в себя данные по трем варибельным позициям, которые обнаружены на участке перекрывания

всех трех последовательностей. Еще одна варибельная позиция появляется между *E. crassum*-1 и *E. crassum*-2 на участке гена, где данные по байкальскому *E. crassum* отсутствуют. Последнее обстоятельство отражено в верхней правой части матрицы: между первыми двумя последовательностями количество различий увеличивается на единицу, а значения для байкальской дополняются знаком +?, поскольку данные отсутствуют, но предполагаются большие значения различий. Очевидно, что наличие различий по такому консервативному гену, как ген 18S рРНК, может говорить нам о наличии продолжительной репродуктивной изоляции и, стало быть, о наличии разных видов, которым принадлежат эти последовательности. Если привести количество различий из таблицы 266 к длине участка, на котором они были обнаружены (рис. 312), то получим процент различий между сравниваемыми представителями вида, который можно использовать для оценки степени родства между ними. Как видно из расчетов, байкальский *E. crassum* дальше всех удалился от одноименной группы паразитов в эволюционном плане: максимально от *E. crassum*-1 (0.7% различий) и минимально от *E. crassum*-2 (0.4%) против 0.2% между самими европейскими представителями *E. crassum*. Естественно, более точные цифры можно получить после получения полного сиквенса гена 18S рРНК. Тем не менее, уже сейчас эти организмы можно рассматривать как представителей разных видов.

Чтобы понять, насколько обнаруженные различия на молекулярном уровне существенны для наших выводов, мы сравнили представителей *E. crassum* с представителем другого вида этого же рода — *E. salvelini*. Результаты такого сравнения внесены в таблицу 267. Как видно из таблицы, максимальное различие обнаруживается у *E. salvelini* с нашим байкальским видом *E. crassum* и минимальное — с *E. crassum*-1.

Таблица 267

Матрица различий (%) между представителями рода *Eubothrium* при попарном сравнении

	<i>E. crassum</i> -2	<i>E. crassum</i> -B	<i>E. salvelini</i>
<i>E. crassum</i> -1	0.2	0.7	0.3
<i>E. crassum</i> -2	—	0.4	0.7
<i>E. crassum</i> -B	—	—	0.9

Анализ представителей рода *Proteocephalus*

В результате проведения сравнительно-морфологического и молекулярно-генетического анализа цестод рода *Proteocephalus* из озера Байкал и озера Хубсугул был описан новый вид *P. pronini* — паразит косоогольского хариуса (Русинек, Кузнецов, 2002). При сравнении нуклеотидных последовательностей протеоцефа-

люсов хариуса из Байкала и Хубсугула была выявлена одна варибельная позиция 276, по которой вид *P. thymalli* из озера Хубсугул отличался от байкальского вида. Учитывая высокую эволюционную консервативность гена и отсутствие полиморфизма по данному локусу, был сделан вывод о том, что в Хубсугуле у хариуса паразитирует другой вид рода *Proteocephalus*.

Для проведения сравнительного анализа нуклеотидных последовательностей, кодирующих 18S рРНК представителей рода *Proteocephalus*, нуклеотидная последовательность байкальского *Proteocephalus exiguus* (рис. 308) была использована для поиска близкородственных последовательностей в базе нуклеотидных данных, депонированных в следующих банках: GenBank, EMBL, DDBJ и PDB. Всего было охвачено 2 938 105 последовательностей (общей длиной 13 470 522 075 букв). Поиск осуществлялся на сайте: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/BLAST> с помощью программы BLASTN 2.2.10.

По гомологии с нашей последовательностью в банке были найдены две последовательности, принадлежащие *Proteocephalus exiguus* и *Proteocephalus percae*, одноименные нашим байкальским видам *P. exiguus*-В и *P. percae*-В соответственно, и одна, принадлежащая виду *Proteocephalus tetrastomus*, максимально близкая байкальским протеоцефалидам (табл. 268).

Описанные в таблице 268 последовательности были выравнены по гомологичным позициям с последовательностями байкальских протеоцефалид и хубсугульского *Proteocephalus pronini* (рис. 308). Парным сравнительным анализом последовательностей в выравненном наборе данных, охватившим 559 нуклеотидных позиций, была построена матрица различий, данные которой занесены в таблицу 269. В матрицу не вошли данные по *P. percae*-В, поскольку последовательность *P. percae*-В оказалась идентичной последовательности байкальского *P. exiguus*-В и, следовательно, процент различий между ними равен 0. Для выявления различий между этими видами необходимо будет получить дополнитель-

Таблица 268

Характеристика последовательностей гена, кодирующего 18S рРНК представителей рода *Proteocephalus*, использованных в сравнительном анализе с байкальскими видами

Название вида, автор данных, год	Длина, н.о.	Номер доступа в банке	Стадия развития паразита	Хозяин паразита, география
<i>P. exiguus</i> , Kralova et al., 1997	1934	X99976	Взрослая	<i>Parasalmo mykiss irideus</i> , Словакия
<i>P. percae</i> , Skerikova et al., 2001	1040	AF335509	Стробила	<i>Perca fluviatilis</i> , Швейцария
<i>P. tetrastomus</i> , Skerikova et al., 2001	1041	AF335510	Стробила	<i>Hypomesus transpacificus nipponensis</i> Озеро Сува, Япония

Примечание. н.о. — нуклеотидное основание.

Таблица 269

Матрица различий (%) между представителями рода *Proteocephalus*, полученная при попарном сравнении последовательностей, описанных в табл. 268 и на рис. 308

Название	№	1	2	3	4	5
<i>P. exiguus</i>	1					
<i>P. percae</i>	2	0.4				
<i>P. exiguus</i> -B	3	0.2	0.2			
<i>P. pronini</i>	4	0.5	0.5	0.4		
<i>P. thymalli</i>	5	0.4	0.4	0.2	0.2	
<i>P. tetrastomus</i>	6	0.7	0.7	0.5	0.5	0.4

ные данные по гену 18S рРНК (в нашем случае мы сравниваем участок, составляющий примерно четвертую часть от полного размера гена). Как видно из таблицы, европейские протеоцефалиды *P. exiguus* и *P. percae* отличаются друг от друга и от наших одноименных видов. И еще больше они отличаются от байкальского *P. thymalli* и хубсугульского *P. pronini*. При этом японский *P. tetrastomus* наиболее близок байкальскому *P. thymalli* и максимально удален от европейских в данной группе сравнения. Возможно, такие родственные отношения обусловлены географическим положением анализируемых видов и их хозяевами.

Задачей следующего этапа в изучении байкальских видов *Proteocephalus* будет накопление молекулярных данных, необходимых для значимой дифференциации их как отдельных, самостоятельных видов и выявление их зоогеографических связей.

Учитывая представленные гипотезы и предполагаемые возрастные оценки паразитарных систем, можно наметить следующее направление исследований паразитов байкальских рыб. Полученные молекулярно-генетические данные по отдельным группам паразитов позволяют в дальнейшем рассматривать их в качестве базовых данных, которые, с одной стороны, помогут оценить процессы и скорости видообразования у паразитических организмов в условиях изолированных экосистем, а с другой стороны, учитывая предположения о том, что горные водоемы Восточной Сибири являются центром возникновения отдельных групп рыб, можно считать, что их генотип в Байкале является некоторым базовым генотипом, который мог изменяться в дальнейшем в связи с эволюцией отдельных организмов, как хозяев, так и самих паразитов, а также в связи с процессами расселения ихтиофаун по территории планеты. Кроме того, мы убеждены, что сопоставление этих данных с результатами молекулярно-биологических исследований по рыбам — хозяевам паразитов позволит более однозначно проверить представленные гипотезы и оценить, когда происходило формирование современного состава ихтио- и паразитофауны Байкала. Подобного рода исследования мы считаем весьма важными, поскольку они помогут более глубокому пониманию эволюционных процессов, происходящих в природе.

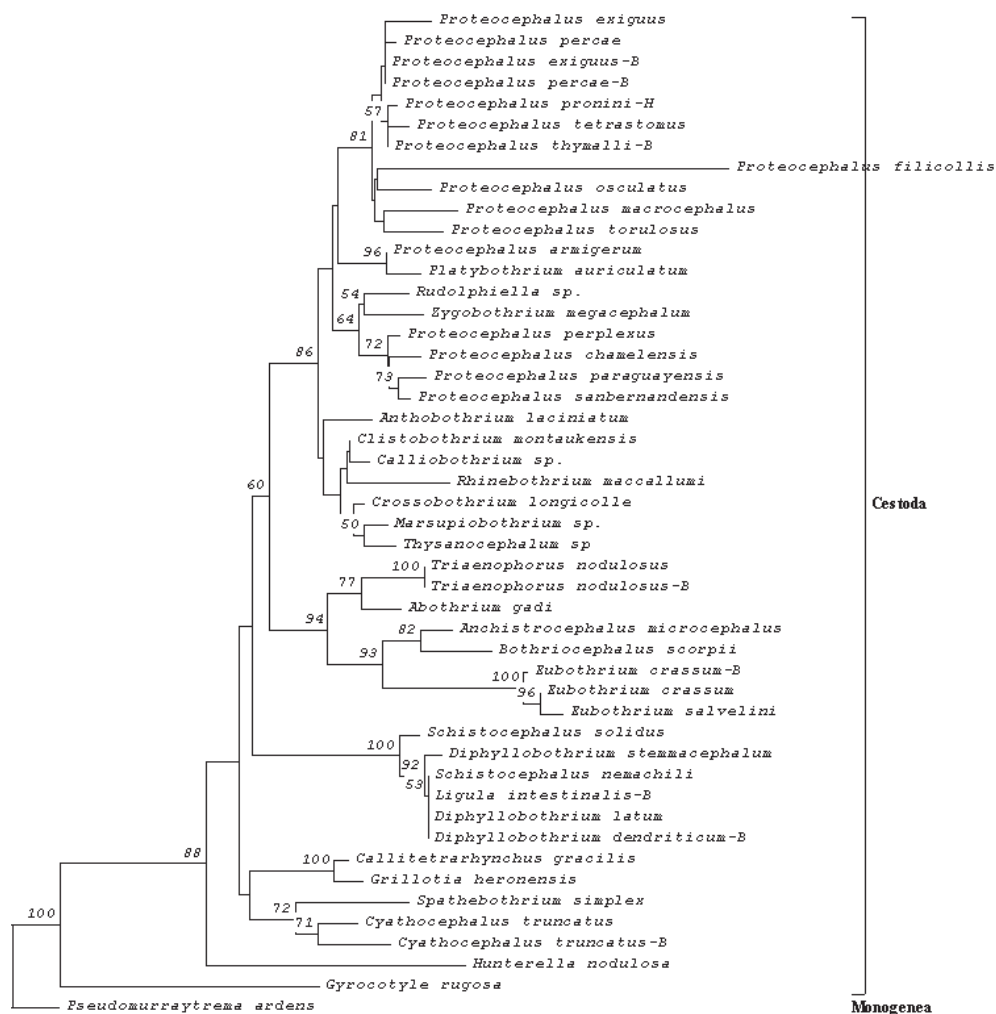


Рис. 313. Консенсусное филогенетическое древо, построенное на основе сравнительного анализа рНК между представителями Cestoda. Числа выражают вероятность появления групп видов, стоящих справа по древу от этих чисел, в бутстреп-анализе (Felsenstein, 1985) (байкальские виды — В, хубсугульские — Н).

Следует подчеркнуть, что наряду с природными процессами активное воздействие на функционирование экосистем оказывает человеческая деятельность. Существенный прессинг ее особенно сказывается на рыбах, которые являются объектом промысла человека. Как отмечал А.Г. Скрябин (1997), в связи с существенным антропогенным влиянием (зарегулирование водоемов, загрязнение и

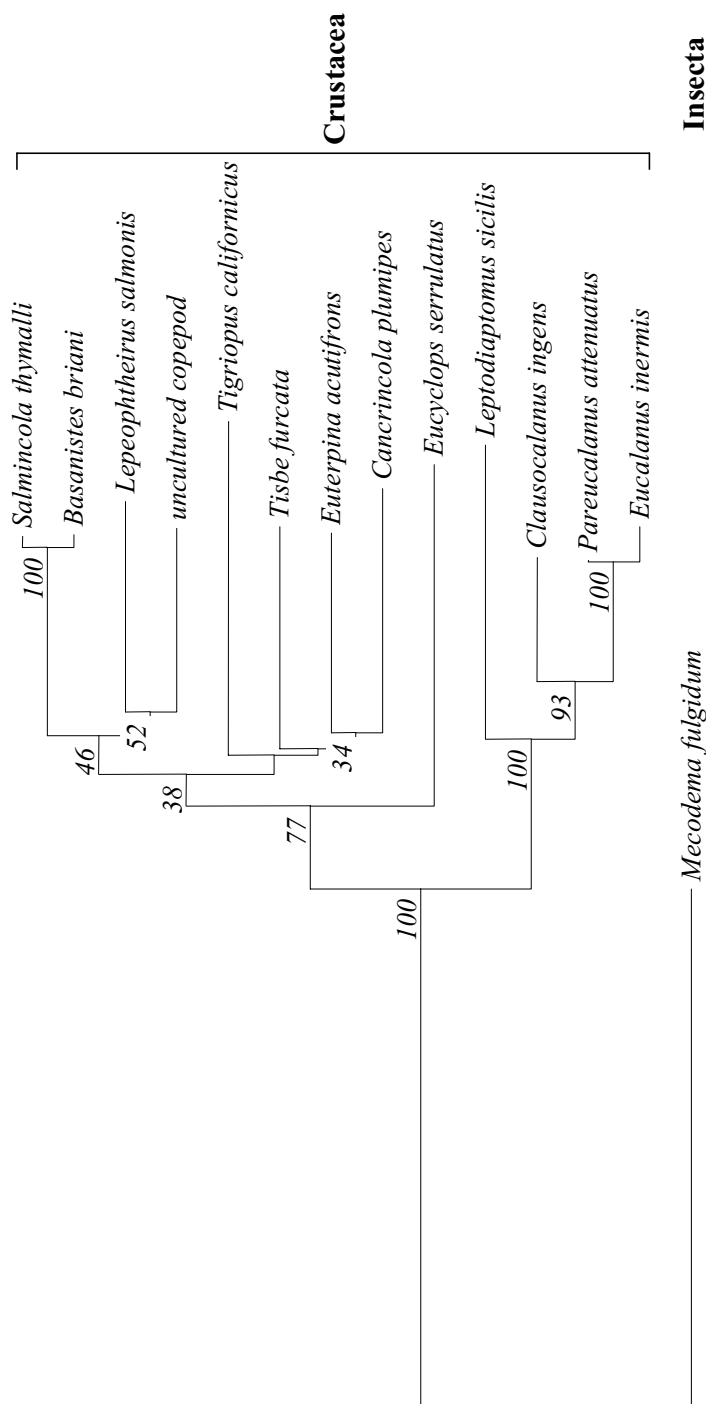


Рис. 3.14. Консенсусное филогенетическое древо, построенное на основе сравнительного анализа рРНК между представителями Arthropoda. Числа выражают вероятность появления групп видов, стоящих справа по древу от этих чисел, в бутстреп-анализе (Felsenstein, 1985). Древо содержит 2 вида байкальских паразитических ракообразных: *Salmincola thymalli* и *Basanistes briani*.

другие формы хозяйственной деятельности в бассейнах) в водоемах «нарушается исторически сложившееся видовое разнообразие и, как следствие, устойчивость ихтиоценозов» (Скрябин, 1997: 3). При сохранении современных тенденций изменения природной обстановки — в ихтиоценозах Восточной Сибири сократится количество реофильных популяций рыб: лососевидных, рогатковидных, реофильных видов карповых за счет расширения зоны обитания лимнофильных видов — щуковых, карповых, вьюновых, окуневых (Скрябин, 1997). А эти процессы приведут к перестройке экосистем, которая выражается в изменении видового состава рыбного населения (исчезновение даватчана в Байкале, снижение численности тайменя, ленка, осетра, подрыв нерестовых популяций рыб) (Воронцов, 1993; Скрябин, 1997; Сиделева, 2004), а значит, и их паразитов, которые являются регуляторами гомеостаза экосистем (Румянцев, 1998, 2001).

В Байкале сформировались уникальные эндемичные паразитарные системы, которые связаны с рогатковидными рыбами, а также сравнительно молодые, но очень сложные паразитарные системы, сходные с морскими и океаническими. Полученные данные свидетельствуют об относительной молодости ихтио- и паразитарных сообществ экосистемы Байкала, а значит, по нашему мнению, об ее хрупкости и уязвимости в связи с тем, что она сформировалась в условиях низких температур воды и больших глубин. Проведенный анализ позволяет нам высказать предположение о том, что нарушение функционирования элементов ее структуры может привести к уничтожению олиготрофной экосистемы Байкала и ее изменению в направлении эвтрофирования (Румянцев, 1996) в условиях активной человеческой деятельности в этом регионе.

Представленные обобщенные данные по паразитам, а также оценка мнений об их происхождении и становлении в озере Байкал, дают возможность в дальнейшем рассматривать фауну Байкала как составную часть более общих фаунистических комплексов, что, по нашему мнению, позволит иначе взглянуть на проблему несмешиваемости байкальской и сибирской фаун.

Таким образом, можно считать, что завершился длительный этап сбора и систематизации данных о составе паразитов рыб Байкала. По сравнению с первой ревизией (Догель и др., 1949; Догель, Боголепова, 1957) видовой состав паразитов увеличился в 4 раза. В настоящее время имеются сведения о паразитофауне 47 видов рыб Байкала. Эти результаты были получены благодаря исследованиям многих специалистов, среди которых ведущее место занимают Э.М. Ляйман, В.А. Догель, И.И. Боголепова, К.В. Смирнова, В.Е. Заика, Н.М. Пронин.

Несмотря на ценные результаты, полученные в ходе изучения паразитов рыб озера Байкал, остается немало важных нерешенных вопросов:

- отсутствуют данные по паразитофауне целого ряда редких видов рыб, обитающих в озере Байкал: *Salvelinus alpinus erythrinus* — даватчана, *Bathrachocottus talievi* — широколобки Талиева, *Cottocomephorus alexandrae* — северобайкальской широколобки, *Abyssocottus elochini* — елохинской широколобки, *Asprocottus korjakovi* — шершавой широколобки Корякова, *A. k. minor* — карликовой шерша-

вой широколобки Корякова, *Cyphocottus eurystomus* — ширококрылой широколобки, *Procottus gotoi* — широколобки Гото;

- остаются неизвестными филогенетические отношения между эндемичными и неэндемичными таксонами паразитов;
- отсутствуют обоснования эндемизма кровепаразитов рыб, основные этапы жизненных циклов которых проходят в пиявках;
- не проведена оценка направленности и скоростей эволюции паразитов рыб Байкала с использованием классических и современных методов исследований;
- нет данных о характере адаптаций паразитов-интродуцентов к новым условиям обитания.

Наконец, в условиях усиливающейся антропогенной нагрузки на природу Сибири очень важно продолжить исследования паразитов рыб и байкальского тюленя как индикаторов состояния экосистемы Байкала в целом и популяций их хозяев в частности.

Разработка этих вопросов в будущем позволит глубже оценить роль паразитических организмов в процессах функционирования экосистемы Байкала и других водных экосистем.

ВЫВОДЫ

1. Рыбы озера Байкал являются хозяевами более обширной, чем полагали ранее, фауны паразитов. Паразитофауна 47 видов и подвидов рыб озера Байкал, 11 из которых обследованы впервые, представлена 255 видами и подвидами паразитов, которые относятся к 13 типам: Kinetoplastida, Polymastigota, Sporozoa, Microspora, Muxozoa, Ciliophora, Cnidaria, Plathelminthes, Nemathelminthes, Acanthocephales, Annelida, Mollusca, Arthropoda — и 18 классам беспозвоночных: Kinetoplastidea — 16, Diplomonadea — 2, Coccidea — 5, Microsporea — 3, Muxosporea — 46, Phyllopharyngea — 2, Oligopharyngea — 28, Protozoa incertae sedis — 1, Hydrozoa — 1, Monogenea — 52, Amphilinida — 1, Cestoda — 26, Trematoda — 29, Aspidogastrea — 1, Nematoda — 13, Acanthocephala — 7, Hirudinea — 4, Bivalvia — 2, Crustacea — 15; также отмечены грибы — 1 вид. Среди паразитов байкальских рыб доминируют виды, развивающиеся без промежуточных хозяев (63%): простейшие, моногенеи, пиявки и ракообразные. Впервые для Байкала указано 24 вида паразитов; у новых рыб-хозяев отмечено 157 видов паразитов. Паразитофауна аборигенных рыб состоит из 240 видов и подвидов, в том числе 37 эндемичных; паразитофауна рыб-вселенцев включает 48 видов и подвидов.

2. В инфра- и компонентных сообществах паразитов рыб Байкала доминируют автогенные виды. Инфрасообщества паразитов большинства видов рыб в Байкале являются слабо сбалансированными и обедненными (индекс Бергера – Паркера > 0.5 , выравненность видов по обилию < 0.5 , индекс Бриллюэна < 1). Наибольшее разнообразие и сбалансированность сообществ характерны для хищных рыб (ленка, тайменя, хариуса, щуки, окуня). Наиболее разнообразными в Байкале являются компонентные сообщества паразитов ельца, плотвы и песчаной широколобки (индекс Шеннона = 2.4), каменной (2.2) и крапчатой (2.3) широколобки, обыкновенного гольяна (2.1), налима и узкой широколобки (1.9), окуня (1.8), язя (1.8). Компонентные сообщества паразитов других рыб в Байкале имеют низкие показатели биологического разнообразия (индекс Шеннона = 0.5–1.05; индекс Симпсона приближается к 1).

3. Согласно оригинальной классификации компонентных сообществ паразитов рыб, основанной на соотношении количества видов-специалистов и видов-генералистов, выделены 5 вариантов зрелых и 2 варианта незрелых сообществ.

4. Компонентные паразитарные сообщества литоральной зоны Байкала являются незрелыми (обедненными и слабо сбалансированными), а паразитарные сообщества сублиторальной, профундальной и псевдоабиссальной зон — зрелыми сообществами. Компонентные сообщества паразитов рыб-бентофагов и хищников являются зрелыми, а у планктофагов они незрелые. У рыб сем. Cyprinidae компонентные сообщества паразитов зрелые. У рыб сем. Coregonidae и Cottidae — незрелые компонентные сообщества. Компонентные сообщества паразитов рыб

бореального равнинного и бореального предгорного фаунистических комплексов являются зрелыми, а байкальского и арктического пресноводного — незрелыми сообществами.

5. Зоогеографическое районирование паразитов рыб Байкала соответствует зоогеографическому распределению их хозяев. По фаунистическим комплексам удалось распределить 185 таксонов, или 72.5% всей фауны паразитов: бореальный равнинный комплекс представлен 79 видами и подвидами, байкальский — 37, бореальный предгорный — 27, арктический пресноводный — 30, сино-индийский равнинный — 12.

6. Байкальский фаунистический комплекс паразитов представлен двумя группами: собственно байкальской и небайкальской. Последняя группа в своем происхождении связана с паразитами лососевидных рыб бореального предгорного и арктического пресноводного фаунистических комплексов и лишена узкоспецифичных паразитов, в отличие от первой группы.

7. Современная интродукция новых видов рыб и привнесение их паразитов в Байкал привели к изменению состава природных фаунистических комплексов. Озеро заселили рыбы и паразиты сино-индийского равнинного, арктического пресноводного и бореального равнинного фаунистических комплексов. Рыбы-интродуценты во всех фаунистических комплексах Байкала стали играть роль промежуточных и окончательных хозяев паразитов.

8. На основании теории фаунистических комплексов Г.В. Никольского, а также классических и современных представлений по эволюции рыб озера Байкал предложена синтетическая гипотеза формирования ихтиофауны Байкала. Согласно этой гипотезе, ихтиофауна озера Байкал сформировалась из фаунистических комплексов, которые проникли в озеро разное время в плиоцене – голоцене (2.5–2 млн – 18–14 тыс. лет назад).

9. Гипотеза происхождения паразитофауны рыб озера Байкал основана на теории зоогеографического районирования паразитов рыб В.А. Догеля и может быть сформулирована таким образом: в формировании паразитофауны рыб Байкала участвовали различные фаунистические комплексы, которые в настоящее время представлены 5 комплексами паразитов (байкальским, бореальным равнинным, бореальным предгорным, арктическим пресноводным, сино-индийским равнинным).

ЛИТЕРАТУРА

- Абакумов В.А. 1964. Гипотетическая биофациология *Asipenseridae* // Тр. молодых ученых / ВНИРО. М.: ВНИРО. С.5–19.
- Алексеев С.С. 1983. Морфоэкологическая характеристика ленков (*Salmonidae*, *Brachymystax*) из бассейна Амура и р. Уды // Зоол. журн. Т.62, вып.7. С.1057–1067.
- Алексеев С.С. 1985. Симпатрические формы ленка (род *Brachymystax*) из бассейна Витима // Биол. науки. Зоология. № 3. С.41–48.
- Алексеев С.С., Дудник Ю.И. 1989. Ленки *Brachymystax lenok* из рек острова Сахалин и его фенетические отношения с ленками из водоемов материковой части Дальнего Востока // Вопр. ихтиол. Т.17, вып.2. С.328–330.
- Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. 1985. К вопросу о морфологии и распространении двух форм ленка *Brachymystax* Gunther (*Salmonidae*) в бассейне Лены // Вопр. ихтиол. Т.25, вып.1. С.68–73.
- Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. 2001. Первая находка арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex в бассейне Алдана и ее значение для понимания истории расселения гольцов в Восточной Сибири // Вопр. ихтиол. Т.41, вып.4. С.465–480.
- Алексеев С.С., Кириллов А.Ф., Самусенок В.Н. 2003. Распространение и морфология острорылых и тупорылых ленков рода *Brachymystax* (*Salmonidae*) Восточной Сибири // Вопр. ихтиол. Т.43, вып.3. С.311–333.
- Алексеев С.С., Мина М.В., Кондрашов А.С. 1986. Параллельные клины как результат встречного расселения особей и замещения признаков: анализ ситуации в роде *Brachymystax* (*Salmonidae*, *Salmoniformes*) // Зоол. журн. Т.65, вып.2. С.227–234.
- Алимов А.Ф. 2000. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука. 147 с.
- Андряшев А.П. 1939а. Очерк зоогеографии и присхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. Л.: Изд-во ЛГУ. 188 с.
- Андряшев А.П. 1939б. Об анфиоцифическом (японо-орегонском) распространении морской фауны в северной части Тихого океана // Зоол. журн. Т.18, вып.2. С.181–195.
- Аникиева Л.В., Малахова Р.П., Иешко Е.П. 1983. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л.: Наука. 167 с.
- Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. 1998 / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука. 220 с.
- Аношко П.Н., Дзюба Е.В., Наумова Е.Ю. 1998. Изменения морфометрических признаков и трофического статуса у голомянок *Comephorus dybowskii* Korotneff и *C. baicalensis* (Pallas) (*Cottoidei*, *Comephoridae*) оз. Байкал в процессе роста // Состояние водных ресурсов и перспективы их использования: Матер. науч. чтений. Томск. С.144.
- Аношко П.Н., Ханаев И.В. 2000. К систематике рода *Cottocomephorus*: проблема подвида *C. grewingkii alexandrae* Taliev (*Cottidae*). Иркутск. 19 с.
- Арсланов Х.А., Куренкова Е.И. 1975. Радиоуглеродные датировки позднелолитических стоянок бассейна Десны // Бюл. Комис. по изуч. четвертич. периода. № 44.
- Артюхин Е.Н., Андронов А.Е. 1990. Морфобиологический очерк зеленого осетра (*Asipenser medirostris* Chondrostei, *Asipenseridae*) из реки Тумнин (Датта) и некоторые аспекты экологии и зоогеографии осетровых // Зоол. журн. Т.69, № 12. С.81–90.
- Архипов С.А., Волкова В.С. 1994. Геологическая история, ландшафты и климаты плейстоцена Западной Сибири. Новосибирск: НИЦ ОИГГМ СО РАН. 105 с.
- Асхаев М.Г. 1944. Байкальский налим и его промысел. Иркутск. 32 с.

- Асхаев М.Г. 1958а. Налим // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск. С.386–388.
- Асхаев М.Г. 1958б. Окунь // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск. С.381–385.
- Асхаев М.Г. 1958в. Новые породы рыб в водоемах бассейна Байкала // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск. С.420–428.
- Асхаев М.Г. 1961. Акклиматизация амурского сазана в водоемах бассейна озера Байкала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та. 17 с.
- Асхаев М.Г. 1969. Итоги акклиматизации промысловых рыб в водоемах юга Восточной Сибири // Вопросы рыбного хозяйства Восточной Сибири. Иркутск. С.80–87.
- Асхаев М.Г., Ельцова В.Н. 1972. К акклиматизации сазана в некоторых водоемах Забайкалья // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск. С.217–218.
- Афанасьев А.Г., Пронин Н.М., Топорков И.Г. и др. 1981. Экология, болезни и разведение байкальского омуля. Новосибирск: Наука. 228 с.
- Ахмеров А.Х. 1956. Паразитофауна амурского сазана и ее эпизоотологическое значение // Тр. Всерос. науч.-исслед. ин-та пруд.-рыб. хоз-ва. Т.8. С.206–218.
- Ахмеров А.Х. 1959. Скребни рыб Амура // Тр. ГелАН СССР. Т.9. С.23–44.
- Ахмеров А.Х. 1960. Микроспоридии рыб бассейна реки Амура // Рыб. хоз-во внутр. водоемов ЛатвССР. Т.5. С.239–308.
- Ахмеров А.Х. 1961. К познанию фауны трематод рыб бассейна р. Амура // Тр. ГелАН СССР. Т.11. С.22–31.
- Ашурова М. 1973. Зоогеографический анализ паразитофауны Тибетской провинции Нагорно-Азиатской подобласти // Зоол. журн. Т.52, вып.11. С.1602–1606.
- Базаров Д.Б. 1960. Краткий геоморфологический очерк северо-восточной части селенгинской Даурии // Краеведческий сборник. Вып.5. Улан-Удэ. С.26–43.
- Базаров Д.Б. 1961. О древнем возрасте байкальского направления стока рек Селенгинского среднегорья // Материалы по геологии и полезным ископаемым Бурятской АССР. Вып.7. Улан-Удэ. С.77–93.
- Базаров Д.-Д.Б. 1968. Четвертичные отложения и основные этапы развития рельефа Селенгинского среднегорья. Улан-Удэ: Бурят. кн. изд-во. 166 с.
- Базаров Д.-Д.Б., Резанов И.Н., Будаев Р.Д., Иметхенов А.Б. 1981. Геоморфология Северного Прибайкалья и Станового нагорья. М.: Наука. 197 с.
- Базикалова А.Я. 1945. Амфиподы озера Байкал // Тр. Байк. лимнол. ст. Т.11. 440 с.
- Базикалова А.Я. 1962. Систематика, экология и распространение родов *Micruropus* Stebbing и *Pseudomicruropus* nov. gen. (Amphipoda, Gammaridae) // Систематика и экология ракообразных Байкала. Тр. Лимнол. ин-та СО АН СССР. Т.2(22), ч.1. С.3–140.
- Базикалова А.Я., Вилисова И.К. 1959. Питание бентосоядных рыб Малого Моря // Тр. Байк. лимнол. ст. АН СССР. Т.17. М.; Л. С.382–497.
- Байкал. Атлас. 1993. М.: Федеральная служба геодезии и картографии. 160 с.
- Балашов Ю.С. 1991. Значение идей В.Н. Беклемишева о паразитарных системах и жизненных схемах видов в развитии паразитологии // Паразитология. Т.25, вып.3. С.185–195.
- Балданова Д.Р. 1998. Скребни рода *Echinorhynchus* (Acanthocephala: Echinorhynchidae) в бассейне озера Байкал: экологическая и морфологическая изменчивость: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ. 18 с.
- Балданова Д.Р., Пронин Н.М. 2001а. Скребни (тип Acanthocephala) Байкала. Новосибирск: Наука. 157 с.
- Балданова Д.Р., Пронин Н.М. 2001б. Скребни (тип Acanthocephala) Байкала. Новосибирск: Наука. С.432–440.

- Банина Н.Н. 1976. Апиосомы как паразитические организмы // Изв. ГосНИОРХ. Т.105. С.58–68.
- Баранова Ю.П., Бискэ С.Ф. 1979. Результаты биостратиграфических исследований третичных континентальных толщ Северо-Восточной Азии и корреляция их с континентальными отложениями сопредельных территорий // Континентальные третичные толщи Северо-Востока Азии. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. С.163–195.
- Бауер О.Н. 1948а. Паразиты рыб реки Енисей // Изв. ВНИОРХ. Т.27. С.97–156.
- Бауер О.Н. 1948б. Паразиты рыб реки Лены // Изв. ВНИОРХ. Т.27. С.157–174.
- Бауер О.Н., Никольская Н.П. 1948. К познанию паразитов рыб реки Анадырь // Изв. ВНИОРХ. Т.27. С.175–176.
- Безрукова Е.В. 2000. Растительность и климат юга Восточной Сибири в позднем неоплейстоцене и голоцене (по данным непрерывных байкальских разрезов): Автореф. ... дис. д-ра геогр. наук. Иркутск. 45 с.
- Безрукова Е.В., Абзаева А.А., Вершинин К.Е., Крапивина С.М. 2002. История распространения лесной растительности на восточном побережье озера Байкал в позднеледниковье и голоцене // География и природные ресурсы. № 2. С.68–74.
- Безрукова Е.В., Богданов Ю.А., Вильямс Д.Ф. и др. 1991. Глубокие изменения экосистемы северного Байкала в голоцене // Докл. АН СССР. Т.321, № 5. С.1032–1037.
- Беклемишев В.Н. 1928. Организм и сообщество // Тр. Биол. НИИ и биол. ст. при Пермском гос. ун-те. Т.1, вып.2–3. С.127–149.
- Беклемишев В.Н. 1959. Популяции и микропопуляции паразитов и нидиколов // Зоол. журн. Т.38, вып.8. С.1128–1137.
- Беклемишев В.Н. 1960. Пространственная и функциональная структура популяций // Бюл. МОИП, отд. биол. Т.65, вып.2. С.41–50.
- Беклемишев В.Н. 1970 (1945). О принципах сравнительной паразитологии в применении к кровососущим членистоногим // Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М. С.250–260.
- Бекман М.Ю. 1984. Глубоководная фауна амфипод // Систематика и эволюция беспозвоночных Байкала. Новосибирск: Наука. С.114–123.
- Белова В.А. 1975. История развития растительности котловин Байкальской рифтовой зоны. М.: Наука. 142 с.
- Белова В.А. 1985. Растительность и климат позднего кайнозоя юга Восточной Сибири. Новосибирск: Наука. 160 с.
- Берг Л.С. 1900. Рыбы Байкала // Ежегодник Зоол. музея Акад. наук Сиб. Т.5. С.326–372.
- Берг Л.С. 1905. Рыбы Туркестана // Научные результаты Аральской экспедиции. СПб. 261 с. (Изв. Туркест. отд. Рус. геогр. о-ва. Т.4.)
- Берг Л.С. 1907. Рыбы бассейна Амура // Зап. АН СССР. Т.24, № 9. 270 с.
- Берг Л.С. 1928. О происхождении северных элементов в фауне Каспийского моря // Докл. АН СССР. Сер.А. № 7. С.107–112.
- Берг Л.С. 1936. Подотряд Esocoidei (Pisces) // Изв. Биол. ин-та Перм. гос. ун-та. Т.10, вып.9/10. С.385–388.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод и сопредельных стран. Т.1. М.; Л.: Изд-во АГ СССР. 468 с.
- Берг Л.С. 1949а. Рыбы пресных вод и сопредельных стран. Т.2. М.; Л.: Изд-во АГ СССР. С.469–925.
- Берг Л.С. 1949б. Рыбы пресных вод и сопредельных стран. Т.3. М.; Л.: Изд-во АГ СССР. С.930–1370.
- Бердникова Н.Е. 1993. Некоторые особенности размещения керамических местонахождений в нижнем течении р. Белой // Исторический опыт освоения восточных районов России: Тез. докл. и сообщ. междунар. конф. Владивосток. С.75–79.

- Березовский А.И. 1927. К изучению байкальского омуля // Докл. АН СССР. Сер.А. № 21. С.353–358.
- Беседнов Л.Н., Кучеров А.Н. 1972. К систематическому положению ленков рода *Brachymystax* р. Иман // Зоол. проблемы Сибири: Матер. IV совещ. зоологов Сибири. М. С.220–221.
- Безр С.А. 1997. Генезис и важнейшие этапы эволюции паразитарных систем некоторых описанных торхид // Экологическое и таксономическое разнообразие паразитов. М. С.8–23.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т.2. М.: Мир. 477 с.
- Биологический энциклопедический словарь. 1986 / Гл. ред. М.С. Гиляров. М.: Сов. энциклопедия. 831 с.
- Бирштейн Я.А. 1985. Генезис пресноводной, пещерной и глубоководной фаун. М.: Наука. 247 с.
- Богданов Б.Э. 2000. Экология реофильных видов подкаменщиков (Cottidae) в водоемах байкальской рифтовой зоны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск. 18 с.
- Богданов Б.Э. Матвеев А.Н., Книжин И.Б., Самусенок В.П. 2001. Некоторые данные об эколого-этологических особенностях размножения трех реофильных видов подкаменщиков (Cottidae) водоемов Байкальского региона // Тр. каф. зоологии позвоночных Иркут. гос. ун-та (Юбилейный вып., посвящ. 80-летию каф. зоологии позвоночных). Т.1. Иркутск. С.194–204.
- Богданов Б.Э., Меньшова Н.В. 1999. К биологии большеголовой широколобки *Batrachocottus baicalensis* (Dybowski) в акватории Ушканьих островов // Эколого-географические проблемы Байкальского региона: Сб. тр. молодых ученых. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. гос. ун-та. С.113–120.
- Богданова Е.А. 1957. Паразиты сига и омуля озера Байкал // Изв. ВНИОРХ. Т.42. С.100–106.
- Боголепова И.И. 1950. Моногенетические сосальщики рыб Байкала // Докл. АН СССР. Т.72, № 1. С.229–239.
- Богородский Ю.В. 1989. Птицы южного Предбайкалья. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та. 208 с.
- Богущая Н.Г. 1990. Особенности изменчивости некоторых признаков алтайских османов в связи с диагностикой видов рода *Oreoleuciscus* (Cyprinidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т.222. С.110–131.
- Богущая Н.Г. 1998а. Подсемейство Leuciscinae // Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука. С.54–74.
- Богущая Н.Г. 1998б. Подсемейство Surgininae // Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука. С.91–92.
- Богущая Н.Г. 1998в. Семейство Lotidae // Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука. С.110–111.
- Болонев Е.М. 1989. Динамика зараженности ротана-головешки цестодой *Nippotaenia mogurndae* в дельте реки Селенги // Биопродуктивность, охрана и рациональное использование сырьевых ресурсов рыбохозяйственных водоемов Восточной Сибири. Тез. докл. регион. конф. (29–30 марта, 1989 г., г. Улан-Удэ). Улан-Удэ. С.15–16.
- Болонев Е.М., Пронин Н.М. 2000. Структура гильдий гельминтов кишечного тракта и возрастная динамика зараженности окуня // Проблемы общей и региональной паразитологии. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. с.-х. акад. С.50–62.
- Болонев Е.М., Пронин Н.М., Дугаров Ж.Н. 2002. Ротан — амурский «завоеватель» в Байкальском регионе. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. науч. центра СО РАН. 44 с.
- Бочарова Т.А. 1977. Паразитофауна водоемов Васюганья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск. 27 с.
- Будько М.И. 1984. Эволюция биосферы. Л.: Гидрометеиздат. 488 с.
- Бухаров А.А., Фиалков В.А. 1996. Геологическое строение дна Байкала. Взгляд из «Пайсиса». Новосибирск: Наука. 117 с.

- Быкова Э.В. 1957. Данные о составе пищи и накормленности голомянок в южном Байкале // Докл. III конф. молодых науч. работников Вост.-Сиб. фил. АН СССР. Иркутск. С.78–80.
- Быховская-Павловская И.Е. 1969. Паразитологическое исследование рыб. Л.: Наука. 107 с.
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. 121 с.
- Быховская-Павловская И.Е., Кулакова А.П. 1987. Класс Трематоды — Trematoda // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Паразитические многоклеточные. Т.2. Ч.1. Л.: Наука. С.77–198.
- Быховский Б.Е. 1957. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.; Л. 509 с.
- Васильева Е.Д. 1988. Переописание, морфо-экологическая характеристика и распространение *Cobitis granoei* (Teleostei, Cobitidae) // Зоол. журн. Т.67, № 7. С.1025–1036.
- Васильева Е.Д. 1995. Об отсутствии каспийской шиповки *Sabanejewia caspia* (Cobitidae) в бассейне Северного Каспия // Вопр. ихтиол. Т.35, вып.6. С.822–824.
- Вебер А., Бэтгинджер Р., Андерсон Д., Вамфорд Ф., Буш А., Каченбэрг М.А., Шурр Т. 2004. Неолит и бронзовый век Предбайкалья: некоторые теоретические и методологические проблемы // Вестник ИргТУ. № 4(20). С.15–24.
- Вебер А.В., Линк Д.В. 2001. Неолит Прибайкалья: итоги и перспективы изучения // Археология, этнография и антропология Евразии. № 1. С.135–146.
- Вейнберг Е.В. 2001. Спонгиофауна озера Байкал в позднем плиоцене (по материалам исследования кернa скв. VLP-9601) // Геология и геофизика. Т.42, № 1–2. С.130–137.
- Величко А.А. 1989. Природный процесс в плейстоцене. М.: Наука. 255 с.
- Величко А.А., Кононов Ю.М., Фаустова М.А. 1994. Последнее оледенение земли в позднем плейстоцене // Природа. № 7. С.63–67.
- Величко А.А., Куренкова Е.И., Грибченко Ю.Н. 1990. Ландшафтные изменения и особенности заселения Северной Евразии в позднем плейстоцене // Хроностратиграфия палеолита Северной, Центральной и Восточной Азии и Америки: Докл. междунар. симп. Новосибирск. С.80–87.
- Верещагин Г.Ю. 1930. К вопросу о происхождении и истории фауны и флоры Байкала // Тр. Ком. по изучению оз. Байкал. Т.3. С.77–116.
- Верещагин Г.Ю. 1935. Два типа биологических комплексов Байкала // Тр. Байк. лимнол. ст. АН СССР. Т.6. С.199–212.
- Верещагин Г.Ю. 1936. Основные черты вертикального распределения динамики водных масс на Байкале // Акад. В.И. Вернадскому к 50-летию научной и педагогической деятельности: Сб. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С.1208–1230.
- Верещагин Г.Ю. 1940а. Происхождение и история Байкала, его фауны и флоры // Тр. Байк. лимнол. ст. АН СССР. Т.10. С.73–239.
- Верещагин Г.Ю. 1940б. Теоретические вопросы, связанные с разработкой проблемы происхождения и истории Байкала // Тр. Байк. лимнол. ст. Т.10. С.7–66.
- Верещагин Г.Ю. 1949. Байкал. М.: Географгиз. 227 с.
- Викторовский Р.М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М.: Наука. 110 с.
- Висманис К.О., Ломакин В.В., Ройтман В.А., Семенова М.К., Трофименко В.Я. 1987. Тип Нематгельминты — Nematelminthes // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Паразитические многоклеточные. Т.3. Ч.2. Л.: Наука. С.199–339.
- Владимиров В.И. 1946. Форель из диатомовых отложений плиоцена Армении // Докл. АН АрмССР. Т.6.
- Волгин М.В. 1962. Морфологические особенности леща, акклиматизированного в озере Убинском // Вопр. ихтиол. Т.2, вып.1. С.97–101.
- Волерман И.Б., Конторин В.В. 1983. Биологические сообщества рыб и нерпы в Байкале. Новосибирск: Наука. 248 с.

- Волкова Л.А. 1979. Доступность кормового зоопланктона байкальскому омулю и бычку желтокрылке в зависимости от концентрации, освещенности и способа питания рыб // Проблемы экологии Прибайкалья (Тез. докл. к респ. совещ.). Т.1. Иркутск. С.179–180.
- Воробьева Г.А., Медведев Г.И. 1998. Низкие террасы долин рек Байкало-Енисейской Сибири и оз. Байкал // Генезис рельефа. Новосибирск: Наука. Сиб. предприятие РАН. С.144–153.
- Воронов М.Г. 1993. Эколого-биологические основы повышения эффективности воспроизводства омуля в р. Селенге в современных условиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 18 с.
- Воскресенский С.С. 1957. Основные черты четвертичной истории Юго-Западного Прибайкалья // Ледниковый период на территории европейской части СССР и Сибири. М. С.422–441.
- Галазий Г.И., Кузмин М.И., Лут Б.Ф. 1999. О возрасте впадины Байкала (на основе оценки поступающего в нее взвешенного и растворенного вещества) // География и природные ресурсы. Вып.1. С.10–15.
- Галактионов К.В., Добровольский А.А. 1984. Опыт популяционного анализа жизненных циклов трематод на примере микрофалид группы «Pigmaeus» (Trematoda: Microphalidae) // Эколого-паразитологические исследования северных морей. Апатиты: Изд-во Карел. фил. АН СССР. С.8–41.
- Гвоздев Е.С. 1950. Материалы по паразитофауне рыб озера Маркакуль // Изв. АН КазССР. Вып.8. С.208–225.
- Геолого-геофизические и подводные исследования оз. Байкал. 1979. М.: Ин-т океанол. АН СССР. 13 с.
- Герасев П.И. 1998. Семейство Tetraonchidae (Monogenea): состав и положение среди моногеней // Паразитология. Т.32, вып.6. С.544–552.
- Герасев П.И. 2004. Филогенетический анализ семейства Tetraonchidae (Platyhelminthes: Monogenea) // Паразитология. Т.38, вып.5. С.426–437.
- Гладыш А.П., Пронин Н.М., Жалцанова Д.-С.Д. 1984. Многолетние изменения биологических показателей и зараженности байкальской нерпы // Вопросы развития рыбного хозяйства в бассейне озера Байкал. Л. С.92–100.
- Гольдберг Е.Л., Федорин М.А., Грачев М.А., Золотарев К.В., Хлыстов О.М. 2001. Геохимические индикаторы изменений палеоклимата в осадках озера Байкал // Геология и геохимия. Т.42, № 1–2. С.76–86.
- Горюнова О.И. 1982. Бескерамические комплексы многослойного поселения Берлога // Палеолит и мезолит юга Сибири. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та. 202 с.
- Горюнова О.И., Свинин В.В. 1995. Ольхонский район: Материалы к Своду памятников истории и культуры Иркутской области: (Историко-культурное наследие Иркутской области: Археология). Ч.1: Остров Ольхон. Иркутск: Арком. 140 с.
- Горюнова О.И., Секерин А.П., Новиков А.Г. 2005. Нефрит из погребений могильника Сарминский Мыс (оз. Байкал) // Социогенез в Северной Азии: Сб. науч. тр. Ч.1. Иркутск: Изд-во ИрГТУ. С.70–74.
- Гранина Л.З., Грачев М.А., Карабанов Е.Б. и др. 1993. Аккумуляция биогенного кремнезема в донных отложениях Байкала // Геология и геофизика. Т.34, № 10/11. С.149–160.
- Грачев М.А. 2002. О современном состоянии экологической системы озера Байкал. Новосибирск: Изд-во СО РАН. С.125–127.
- Гроссгейм В.А. 1975. Палеогеография // Палеогеновая система. М.: Недра. С.457–472.
- Губанов Н.М., Находкина О.С., Однокурцев В.А. 1972а. Паразитофауна рыб Колымо-Индигирской низменности // Рыбохозяйственное освоение озер бассейна Средней Колымы. Якутск. С.140–148.
- Губанов Н.М., Находкина О.С., Однокурцев В.А. 1972б. К формированию фауны моногенетических сосальщиков рыб Виллойского водохранилища // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск: Наука. С. 71–72.

- Губанов Н.М., Находкина О.С., Попов И.Е., Куличкин И.Р. 1973. Паразитофауна рыб водоемов Кольмской и Индигирской низменностей // Материалы по экологии и численности животных Якутии. Якутск. С.111–124.
- Гундризер А.Н. 1975. Рыбы Тувинской АССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск. 48 с.
- Гуреева М.А. 1969. Размножение и развитие байкальских губок сем. *Lubomirskiidae*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 24 с.
- Гурова Л.А., Пастухов В.Д. 1974. Питание и пищевые взаимоотношения пелагических рыб и нерпы Байкала. Новосибирск: Наука. 186 с.
- Гусев А.В. 1955. Моногенетические сосальщики рыб системы реки Амур // Тр. ЗИН АН СССР. Т.19. С.171–198.
- Гусев А.В. 1967. Итоги и перспективы изучения моногенетических сосальщиков (*Monogenoidea*) пресных вод СССР // Зоол. журн. Т.46, вып.11. С.1630–1640.
- Гусев А.В. 1973. Моногенеи пресноводных рыб Индии и анализ мировой фауны группы: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л. 31 с.
- Гусев А.В. 1978. *Monogenoidea* пресноводных рыб. Принципы систематики, анализ мировой фауны и ее эволюция // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. Т.28. С.96–198.
- Гусев А.В. 1983. Методика сбора и обработки материалов по моногенейм, паразитирующим у рыб. Л.: Наука. 47 с.
- Гусев А.В. 1985. Класс *Monogenea* // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Паразитические многоклеточные. Т.2. Ч.1. Л.: Наука. С.10–250.
- Гусев А.В., Пугачев О.Н. 1985. Отряд *Tetraonchidea* // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Паразитические многоклеточные. Т.2. Ч.1. Л.: Наука. С.253–268.
- Дашидорж А., Дулмаа А., Цэнд-Аюуш. 1968. Новая форма монгольского хариуса из бассейна р. Кобдо // Изв. АН МНР. Улан-Батор. С.38–44
- Девяткин Е.В. 1981. Кайнозой Внутренней Азии. М.: Наука. 180 с.
- Десямура С.Л., Попов В.Н., Михалев Е.С. 1982. Гельминтофауна байкальской нерпы // Морфофизиологические и экологические исследования байкальской нерпы. Новосибирск: Наука. С.99–122.
- Десямура С.Л., Скрябин А.С., Сердюков А.М. 1985. Дифиллоботрииды — ленточные гельминты человека, млекопитающих и птиц. М.: Наука. 199 с.
- Демин А.Н. 1971. Из истории развития рыбного промысла на Еравнинских озерах // Изв. Биол.-геогр. НИИ при Иркут. ун-те. Вып.24. С.160–166.
- Демин А.Н. 1973. Рыбы и биологические основы интенсификации рыбного хозяйства Еравнинских озер (Бурятская АССР): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск. 20 с.
- Демшин Н.И. 1978. О биологии *Khawia japonensis* (Caryophyllidea: Cestoda) — паразита амурского сазана // Паразитология. Т.12, вып.6. С.493–496.
- Демшин Н.И. 1985. Постэмбриональное развитие *Nippotaenia mogurndae* (Nippotaeniidea: Nippotaeniidae) // Паразитология. Т.19, вып.1. С.39–43.
- Джалилов У.Д., Пугачев О.Н. 1985. Зоогеографический анализ паразитофауны рыб Нагорно-Азиатской подобласти // Паразитология. Т.19, вып.6. С.417–423.
- Джиллер П. 1988. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир. 184 с.
- Динамика зараженности животных гельминтами. 1991 / Под ред. В.Ж. Цыренова. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. науч. центра. 201 с.
- Догель В.А. 1933. Проблемы исследования паразитофауны рыб. Методика и проблематика ихтиопаразитологических исследований // Тр. Ленингр. о-ва естествоисп. Т.62, вып.3. С.247–268.
- Догель В.А. 1938. Некоторые итоги работ в области паразитологии // Зоол. журн. Т.17, вып.5. С.889–904.
- Догель В.А. 1939. Влияние акклиматизации рыб на распространение рыбных эпизоотий // Изв. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т.21. С.51–64.

- Догель В.А. 1954. Профилактические мероприятия при акклиматизации рыб // Тр. совещ. по пробл. акклиматизации рыб и корм. беспозвоночных. Т.3. С.135–141.
- Догель В.А. 1958. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб // Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: Изд-во ЛГУ. С.9–54.
- Догель В.А. 1962. Общая паразитология. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 464 с.
- Догель В.А., Ахмеров А.Х. 1952. Паразитические ракообразные рыб Амура // Учен. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук. Т.141, вып.28. С.268–294.
- Догель В.А., Боголепова И.И. 1957. Паразитофауна рыб Байкала // Тр. Байк. лимнол. ст. Т.15. М.: Изд-во АН СССР. С.427–464.
- Догель В.А., Боголепова И.И., Смирнова К.В. 1949. Паразитофауна Байкала и ее зоогеографическое значение // Вестн. Ленингр. ун-та. № 7. С.13–34.
- Донец З.С. 1979. Зоогеографический анализ миксоспоридий южных водоемов СССР // Тр. ЗИН АН СССР. Т.86. С.65–90.
- Донец З.С., Шульман С.С. 1973. О методах исследования Mухосporidia (Protozoa, Cnidosporidia) // Паразитология. Т.7, вып.3. С.191–193.
- Доровских Г.Н. 1988. Распределение паразитов на жабрах красноперки // Паразитология. Т.22, вып.1. С.76–83.
- Доровских Г.Н. 1990. Распределение паразитов на жабрах плотвы // 9-е Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. Л.: Наука. С.35–36.
- Доровских Г.Н. 1996. Структура паразитофауны *Phoxinus phoxinus* (L.) с позиций концепции А.В. Жирмунского и В.И. Кузмина // Паразитологические проблемы больших городов. СПб. С.31.
- Доровских Г.Н. 1998. Структура паразитофауны *Phoxinus phoxinus* в связи с размерами паразитов // Всерос. науч. конф. «Взаимоотношения паразита и хозяина»: Тез. докл. М. С.21.
- Доровских Г.Н. 1999. Структура сообществ ихтиопаразитов в водоемах с разной степенью загрязнения // Материалы междунар. совещ. «Жизнь и факторы биогенеза». Ижевск. С.56–58.
- Доровских Г.Н. 2000а. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейна рек северо-востока Европейской России. Пиявки (Hirudinea), моллюски (Mollusca), раки (Crustacea), паукообразные (Arachnida) // Паразитология. Т.34, вып.2. С.158–163.
- Доровских Г.Н. 2000б. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейна рек северо-востока Европейской России. Цестоды (Cestoda) // Паразитология. Т.34, вып.5. С.441–446.
- Доровских Г.Н. 2000в. Паразитофауна атлантического лосося (*Salmo salar*) бассейнов рек северо-востока Европейской части России // Междунар. конф. «Атлантический лосось (биология, охрана и воспроизводство)». Петрозаводск. С.22–23.
- Доровских Г.Н. 2001. Теоретические и методические подходы к изучению компонентных сообществ паразитов пресноводных рыб // Биоразнообразие Европейского Севера. Междунар. конф.: Тез. докл. Петрозаводск. С.57–58.
- Доровских Г.Н. 2002. Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока Европейской части России: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Сыктывкар. 51 с.
- Доровских Г.Н., Голикова Е.А. 2001. Сезонная динамика структуры компонентного сообщества ихтиопаразитов // Междунар. конф. «Биологические эффекты малых доз ионизирующей радиации и радиоактивное загрязнение среды». Сыктывкар. С.195–196.
- Дорогогайский В.Ч. 1923. К систематике хариусов Байкальского бассейна // Тр. Иркут. о-ва естествоиспыт. Т.1, вып.1. С.75–79.
- Дрягин П.А., Пирожников П.П., Покровский В.В. 1969. Вопросы филогении сиговых — Coregoninae // Восьмая СУСПБР (ноябрь, 1969). Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР. С. 90–92.
- Дрягин П.А., Пирожников П.Я., Покровский В.В. 1969. Полиморфизм сиговых рыб (Coregonidae) и его биологическое и рыбохозяйственное значение // Вопр. ихтиол. Т.9, вып.1. С.14–25.

- Дугаров Ж.Н. 1993. Гостальная изменчивость трематод рода *Phyllodistomum* из рыб оз. Байкал // Паразиты и болезни рыб и гидробионтов Ледовитоморской провинции: (Тез. докл. IV симп.). Улан-Удэ: Бурят. ин-т биол. СО РАН. С.11–12.
- Дугаров Ж.Н. 1996. Экология и морфологическая изменчивость марит *Phyllodistomum umblae* и *Phyllodistomum folium* (Trematoda: Gorgoderidae) паразитов рыб бассейна оз. Байкал: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск. 15 с.
- Дугаров Ж.Н. 2001. Аспидогастры (Plathelminthes: Aspidogastrea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т.1. Озеро Байкал. Кн.1. Новосибирск: Наука. С. 228–229.
- Дульбеева И.Г. 1990. Микропатоморфологические изменения у беззубки при заражении партенитами *Rhipidocotyle illense* (Ziegler, 1813) // Паразиты и болезни гидробионтов ледовитоморской провинции. Новосибирск: Наука. С.114–117.
- Думитрашко Н.В. 1948а. Молодость и древность рельефа Юго-Восточной Сибири // Тр. Ин-та геогр. АН СССР. Вып.39. С.21–39.
- Думитрашко Н.В. 1948б. Основные вопросы геоморфологии и палеографии Байкальской горной области // Тр. ин-та геогр. АН СССР. Т.102, вып.1. С.75–141.
- Думитрашко Н.В. 1952а. История байкальской впадины и ее развитие в четвертичном периоде // Материалы по четвертичному периоду СССР. Вып.3. М. С.196–203.
- Думитрашко Н.В. 1952б. Геоморфология и палеография Байкальской горной области // Тр. Ин-та геогр. АН СССР. Т.60. С.3–189.
- Дыбовский Б.И. 1876. Рыбы оз. Байкал // Изв. Сиб. отд. Рус. геогр. о-ва. Т.7, № 1–2. С.1–25.
- Егоров А.Г. 1961. Байкальский осетр. Улан-Удэ: Бурят. кн. изд-во. 167 с.
- Егоров А.Г. 1988. Перспективы воспроизводства осетровых рыб в водоемах Восточной Сибири и Дальнего Востока // Исследование рыб Восточной Сибири: (Сб. научн. тр.). Иркутск. С.7–18.
- Егоров А.Г., Асхаев М.Г., Карасев Г.Л. 1965. Биологические обоснования акклиматизации амурского сазана в системе Ивано-Арахлейских озер // Вестн. науч. информ. Забайк. отд-ния Геогр. о-ва СССР. Чита. № 4. С.83–87.
- Егоров А.Г., Иваньев Л.Н. 1956. Ископаемый осетр Забайкалья // Природа. С.112.
- Егоров А.Г., Иваньев Л.Н. 1959. Костные остатки осетров из плейстоценовых отложений на территории Бурятской АССР // Вопр. ихтиол. Вып.12. С.70–74.
- Екимова И.В. 1976. Эколого-географический анализ паразитов рыб реки Печоры // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск: Средне-Урал. кн. изд-во. С.50–68.
- Еловенко В.Н., Данилов В.И. 1980. К паразитофауне ротана *Perccottus glehni* Dyb. в Хабаровском рыбхозе // Рыбное хоз-во. Вып.8. М. С.192–194.
- Ельцова В.Н. 1972. Питание акклиматизируемых и туводных рыб и их пищевые взаимоотношения в водоемах Забайкалья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск. 20 с.
- Ермоленко А.В. 1992. Паразиты рыб пресноводных водоемов континентальной части бассейна Японского моря. Владивосток. 236 с.
- Ермоленко А.В., Беспрозванных В.В., Шедько С.В. 1998. Фауна паразитов лососевых рыб (Salmonidae, Salmoniformes) Приморского края. Владивосток: ДальНаука. 88 с.
- Жалцанова Д.-С.Д. 1992. Гельминты млекопитающих бассейна озера Байкал. М.: Наука. 203 с.
- Жалцанова Д.-С.Д., Пронин Н.М., Гладыш А.П., Брыкова Л.Н. 1981. Межгодовые и возрастные изменения зараженности байкальской нерпы нематодой *Contraecaecum osculatum baicalensis* // Паразитология. Т.15, вып.3. С.240–245.
- Забелин В.И. 2001. К истории становления пролетных путей водоплавающих и околоводных птиц в верхнем плейстоцене – голоцене Западной Сибири и Западной Монголии // Казарка (Бюл. рабочей группы по гусеобразным Северной Евразии). М. С.39–45.

- Заика В.Е. 1961а. Дополнение к списку микроспоридий рыб Байкала // Конф. молодых науч. сотр., посвящ. памяти Г.Ю. Верещагина: Тез. докл. Иркутск. С.12–13.
- Заика В.Е. 1961б. К вопросу об эндемизме паразитов рыб озера Байкал // Докл. АН СССР. Т.141, № 1. С.236–239.
- Заика В.Е. 1964. Паразиты рыб озера Байкал и реки Селенги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 21 с.
- Заика В.Е. 1965. Паразитофауна рыб озера Байкал. М.: Наука. 107 с.
- Зенкевич Л.А. 1933. Некоторые моменты зоогеографии Полярного бассейна в связи с вопросом о его палеогеографическом прошлом // Зоол. журн. Т.12, вып.4. С.411–419.
- Золотухин С.Ф., Семенченко А.Ю., Беляев В.А. 2000. Таймени и ленки Дальнего Востока России. Хабаровск. 128 с.
- Зоненшайн Л.П., Казьмин В.Г., Кузьмин М.И. и др. 1993. Геология дна Байкала, изученная с подводных аппаратов «Пайсис» // Докл. РАН. Геология. Т.330, № 1. С.84–88.
- Зубакин В.А. 1988. Серебристая чайка *Larus argentatus* Pontoppidan 1763 // Птицы СССР. Чайковые. М.: Наука. С.126–146.
- 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.
- Изосимов В.В. 1972. Малощетинковые черви сем. Lumbriculidae // Тр. Лимнол. ин-та СО АН СССР. Новосибирск: Наука. Ч.1, вып.1. С.3–126.
- Кабата З.П., Коряков Е.А. 1974. Морфологическая изменчивость *Salmincola cottidarum* Messjatzeff (Copepoda: Lernaeopodidae) — паразита бычков // Паразитология. Т.8, вып.4. С.306–311.
- Казаков Б.Е., Ройтман В.А., Перевертин К.А. 1997. Анализ разнообразия видовых совокупностей гельминтов пищеварительного тракта окуня (*Perca fluviatilis*) в озерах Карелии // Экологическое и таксономическое разнообразие паразитов. М.: Изд. Ин-та паразитол. РАН. С.51–56. (Тр. Ин-та паразитол. РАН. Т.41.)
- Кайнозойские коры выветривания и осадочные формации Западного Прибайкалья. 1976 / Павлов С.Ф., Кашик С.А., Ломоносова Т.К. и др. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 154 с.
- Калягина Н.Ф., Соболев В.И., Соболева Л.Н., Стерлягова М.А. 1984. Частиковые рыбы озера Байкал, их продукция и хозяйственное значение // Вопросы развития рыбного хозяйства в бассейне озера Байкал. Л.: Промрыбвод. С.87–91. (Сб. науч. тр. ГосНИИОРХ.)
- Камбуров Г.Г. 1967. К динамике ленточных червей рыб Киевского водохранилища // Проблемы паразитологии. Киев. С.468–471.
- Карабанов Е.Б., Прокопенко А.А., Кузьмин М.И., Вильямс Д.Ф., Гвоздков А.Н., Кербер Е.В. 2001. Оледенения и межледниковья Сибири — палеоклиматическая запись из озера Байкал и ее корреляция с западно-сибирской стратиграфией (эпоха прямой полярности Брюнес) // Геология и геофизика. Т.42, № 1–2. С.48–63.
- Карантонис Ф.Э., Кириллов Ф.Н., Мухомедияров Ф.Б. 1956. Рыбы среднего течения р. Лены // Тр. Ин-та биол. ЯФ АН СССР. Вып.2. С.3–144.
- Карасев Г.Л. 1965. Биологическое обоснование акклиматизации байкальского омуля в озере Арахлей // Изв. Забайк. отд-ния Геогр. о-ва СССР. Т.1, вып.2. Чита. С.41–49.
- Карасев Г.Л. 1972. Некоторые итоги и задачи рыбоводно-акклиматизационных работ в Забайкалье // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск. С.243–244.
- Карасев Г.Л. 1973. Биологическое обоснование интродукции пеляди в Еравно-Харгинскую систему озер // Тез. конф. молодых ученых и специалистов СибрыбНИИПроект. Тюмень. С.54–57.
- Карасев Г.Л. 1974а. Реконструкция фауны рыб в водоемах Забайкалья // Вопр. ихтиол. Т.14, вып.2(85). С.191–210.

- Карасев Г.Л. 1974б. К биологическому обоснованию акклиматизации пеляди в водоемах Бурятской АССР // Матер. совещ. по рыбо-мелиоративным мероприятиям, направленным на ускоренное восстановление запасов в бассейне оз. Байкал. Улан-Удэ. С.119–122.
- Карасев Г.Л. 1977. Проблемы исторического формирования ихтиофауны Байкальского рифта и прилежащих территорий Северной Азии // Рыбы и рыбное хозяйство Восточной Сибири. Улан-Удэ. С.142–174. (Тр. Байкал. отд-ния СибрыбНИИпроект. Т.1, вып.1.)
- Карасев Г.Л. 1987. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука. 296 с.
- Карасев Г.Л., Попова В.Д. 1968. Амурский сазан и лещ в бассейне Лены // Матер. 20 науч. конф. Читинского пед. ин-та. Чита. С.135–137.
- Карасев Г.Л., Шкатулова А.П. 1976. Особенности питания, роста и размножения пеляди, акклиматизируемой в Забайкалье // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л.: Минрыбхоз СССР. С.44–45.
- Карасев Г.Л., Шкатулова А.П. 1977. Питание и пищевые взаимоотношения местных и акклиматизируемых рыб в Еравно-Харгинских озерах // Рыбы и рыбное хозяйство Восточной Сибири. Улан-Удэ: Бурят. кн. изд-во. С.55–82.
- Картушин А.И. 1958. Биология сибирской плотвы, ельца, язя и карася в системе озера Байкал // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск. С.334–380.
- Картушин А.И. 1966. Частиковые рыбы озерно-соровой системы Байкала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск. 24 с.
- Кеннеди К. 1978. Экологическая паразитология. М.: Мир. 230 с.
- Кириллов Ф.Н. 1972. Рыбы Якутии. М.: Наука. 360 с.
- Кирильчик С.В. 1998. Молекулярная эволюция митохондриального гена цитохрома b коттоидных рыб озера Байкал: филогенетическая реконструкция: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 18 с.
- Кирильчик С.В., Слободянюк С.Я., Беликов С.И., Павлова М.Е. 1995. Филогенетические взаимоотношения среди 16 видов подкаменщиковых рыб оз. Байкал на основе анализа нуклеотидной последовательности фрагмента гена цитохрома b митохондриальной ДНК // Молекулярная биология. Т.29, вып.4. С.817–825.
- Кифа М.И. Морфология двух форм ленка (род *Brachymystax*, сем. Salmonidae) из бассейна Амура и их систематическое положение // Зоогеография и систематика рыб. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР. С.142–156.
- Коблик Е.А. 2001. Разнообразие птиц (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). В 4-х ч. М.: Изд-во Моск. ун-та. 1518 с.
- Кожов М.М. 1947. Животный мир озера Байкал. Иркутск: ОГИЗ. С.3–303.
- Кожов М.М. 1954. Вертикальное распределение планктона и планктоноядных рыб оз. Байкал // Вопр. ихтиол. Вып.2. С.7–20.
- Кожов М.М. 1962. Биология озера Байкал. М. 315 с.
- Кожов М.М. 1973. Становление и пути эволюции фауны озера Байкал // Проблемы эволюции. Т.3. Новосибирск: Наука. С.5–30.
- Кожов М.М., Мишарин К.И. 1958. Основные пути развития рыбного хозяйства в бассейне озера Байкал // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск: Кн. изд-во. С.724–735.
- Кожов М.М., Томилов А.А. 1949. О новых находках байкальской фауны вне Байкала // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. Т.1. С.224–227.
- Коновалов С.М. 1971. Дифференциация локальных стад нерки. Л: Наука. 224 с.
- Кононов Е.Е. 1993. Высокие террасы озера Байкал // Геология и геофизика. Т.34, № 10. С.201–209.
- Кононов Е.Е., Мац В.Д. 1986. История формирования стока вод Байкала // Изв. высш. учеб. заведений. Геология и разведка. № 6. С.91–98.
- Контримавичус В.Л. 1982. Современные проблемы экологической паразитологии // Журн. общ. биол. Т.43, № 6. С.764–774.

- Коренченко Е.А. 1993. Первые сведения о биологии *Philonema sibirica* (Nematoda: Philometridae) — полостного паразита сиговых рыб // Паразитология. Т.27, вып.5. С.385–390.
- Коряков Е.А. 1959. Об одной из причин несмешиваемости байкальской фауны в связи с вопросом об ее реконструкции // Биологические основы рыбного хозяйства. Томск. С.345–350.
- Коряков Е.А. 1964. Биология, ресурсы и хозяйственное значение голомянок // Исследования по ихтиофауне Байкала. М.; Л.: Наука. С.3–74.
- Коряков Е.А. 1972. Пелагические бычковые Байкала. М. 155 с.
- Коряков Е.А., Сиделев Г.Н. 1976. Бычки-подкаменщики (Cottidae) из озера Агата плато Путорана // Вопр. ихтиол. Т.16, вып.3(98). С.553–555.
- Коряков Е.С. 1958. Бычкообразные рыбы Байкала // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск: Кн. изд-во. С.389–419.
- Котляков В.М., Лориус К. 1993. Климат поздней ледниковой эпохи по данным Антарктического ледяного керна // Докл. АН. Сер. геогр. № 6. С.5–20.
- Котляков В.М., Лориус К. 1997. Данные глубокой скважины на станции «Восток» характеризуют два полных климатических цикла // Изв. РАН. Сер. геогр. № 2. С.8–23.
- Кошелев Б.В. 1978. Экология размножения рыб. М.: Наука. 309 с.
- Красная книга Бурятской АССР. 1988 / Редкол. А.И. Плотников и др. Улан-Удэ: Бурят. кн. изд-во. С.199–209.
- Кривенко В.Г. 1991. Водоплавающие птицы и их охрана. М.: Агропромиздат. 272 с.
- Кузмич В.Н. 1971. Питание промысловых рыб Ивано-Арахлейских озер (Забайкалье): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск. 28 с.
- Кузнецов К.Д. 1995. Филогенетический анализ турбеллярий озера Байкал, основанный на сравнении 5'-концевых последовательностей гена 18S рибосомной РНК: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: Изд-во ИЦИГ. 17 с.
- Кулаковская О.П., Коваль В.П. 1973. Паразитофауна рыб бассейна Дуная. Киев. 211 с.
- Лавренко Е.А. 1981. О растительности плейстоценовых перигляциальных степей // Ботан. журн. Т.66, вып.3. С.313–327.
- Ламакин В.В. 1950. Геологические и климатологические факторы эволюции органического мира в Байкале // Бюл. комис. по изучению четвертичного периода. № 15. С.44–63.
- Ламакин В.В. 1952. Ушканьи острова и проблемы происхождения Байкала. М.: География. 199 с.
- Ламакин В.В. 1960. Байкал в четвертичном периоде // Чтения памяти Л.С. Берга, 1956–1959. М.: Л. Вып.4–7. С.144–191.
- Лебедев В.Д. 1959. Неогеновая фауна пресноводных рыб Зайсанской впадины и Западно-Сибирской низменности // Вопр. ихтиол. Т.12. С.28–69.
- Лебедев В.Д. 1960. Остатки окуня *Perca fluviatilis* L. в четвертичных отложениях Северо-Востока Сибири // Вопр. ихтиол. Вып.14. С.63–65.
- Леванидов В.Я. 1951. К вопросу о питании ленка (*Brachymystax lenok* Pallas) в предгорных притоках Амура // Зоол. журн. Т.30, вып.1. С.73–77.
- Леванидов В.Я. 1969. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура. 242 с. (Изв. ТИНРО. Т.67.)
- Левы К.Г., Бердникова Н.Е., Горюнова О.И. 1999. Динамика некоторых природных и культурных процессов в позднеледниковые и послеледниковые на побережьях Байкала // Геохимия ландшафтов, палеоэкология человека и этногенез. Улан-Удэ. С.47–49.
- Линдберг Г.У. 1955. Четвертичный период в свете биогеографических данных. Л. 334 с.
- Линдберг Г.У. 1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. М. 548 с.
- Линдберг Г.У. 1986. Влияние изменений уровня океана на развитие крупных озер // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т.154. С.5–8.
- Липин С.И., Сонин В.Д., Дурнев Ю.А. 1979. О синантропизации чаек (*Laridae*) в Восточной Сибири // Экология птиц бассейна озера Байкал. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та. С.91–100.

- Литвинов А.Г. 1993. Экология ротана-головешки (*Perccottus glehni* Dyb.) в бассейне озера Байкал и его влияние на промысловых рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 25 с.
- Литвинов А.Г., Пронин Н.М. 1990. Распространение и некоторые экологические последствия вселения ротана-головешки *Perccottus glehni* Dyb. в водоемах озера Байкал // Экологические проблемы охраны живой природы: Тез. докл. Всесоюз. конф. Т.2. М. С.209–210.
- Литология третичных отложений впадин юго-западной части Байкальской рифтовой зоны. 1972 / Мазиллов В.Н., Ломоносова Т.К., Климанова В.Н. и др. М.: Наука. 120 с.
- Лихошвай Е.В. 2004. Эволюция диатомовых водорослей рода *Aulacoseira* Thwaites в озере Байкал: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск: ЦСБС СО РАН. 32 с.
- Логачев Н.А. 1974. Саяно-Байкальское Становое нагорье // Нагорья Прибайкалья и Забайкалья. М.: Наука. С.16–162.
- Лукин Е.И. 1976. Пиявки пресных и солоноватых вод // Фауна СССР. Нов. сер. № 109. Л.: Наука. 484 с.
- Лут Б.Ф. 1964. Геоморфология дна Байкала и его берегов. М.: Наука. С.5–123.
- Ляйман Э.М. 1933. Паразитические черви озера Байкал // Тр. Байк. лимнол. ст. Т.4. С.5–98.
- Майборода А.А., Тимошенко Т.М., Казакова А.А. и др. 1990. К изучению природного очага дифиллоботриоза в проливе Малое Море оз. Байкал // Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. Новосибирск: Наука. С.135–140.
- Макоеев А.Н. 1987. Проблема стабильности признаков карิโอ типа хариусовых рыб // Цитология. Т.29. С.490–496.
- Мамонтов А.М., Яхненко В.М. 1987. Биохимический полиморфизм омуля // Морфология и экология рыб. Новосибирск: Наука. С.9–19.
- Мамонтов А.М., Яхненко В.М. 1995. Морфологическая и генетико-биологическая оценка популяционной дифференциации байкальского озерно-речного сига *Coregonus lavaretus pidschian* (Coregonidae) // Вопр. ихтиол. Т.35, № 2. С.175–181.
- Маринов Н.А. 1957. Стратиграфия МНР. М. 268 с.
- Маркевич А.П. 1950. Методика и техника паразитологического обследования рыб. Киев: Изд-во Киевского ун-та. 24 с.
- Мартинсон Г.Г. 1961. Мезозойские и кайнозойские моллюски континентальных отложений сибирской платформы Забайкалья и Монголии. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 332 с. (Тр. Байк. лимнол. ст.)
- Мартинсон Г.Г. 1976. Роль Л.С. Берга в решении проблемы происхождения фауны Байкала // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. № 2. С.108–110.
- Масарновский А.Г., Скрыбин Н.Г. 1979. Гельминтологическая характеристика чаек Северного Байкала // Зоопаразитология бассейна оз. Байкал. Улан-Удэ. С.28–37.
- Матвеев А.Н. 2001. Рыбы // Флора и фауна водоемов и водотоков Байкальского заповедника. М. С.56–65. (Флора и фауна заповедников.)
- Матвеев А.Н., Матвеева Е.Н. 2000. Рыбы // Флора и фауна водоемов и водотоков Баргузинского заповедника. М. С.149–158. (Флора и фауна заповедников.)
- Матвеев А.Н., Пронин Н.М., Самусенок В.П. 1996. Экология тайменя водоемов бассейна озера Байкал // Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце XX столетия. Иркутск: Изд-во ИГУ. С.86–104.
- Матвеева Е.Н., Матвеев А.Н. 1990. Сравнительный анализ паразитофауны ленка // Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. Новосибирск: Наука. С.69–74.
- Мац В.Д. 1986. Кайнозой Байкальской впадины: Дис. ... д-ра геол.-минер. наук. Т.1. Иркутск. 523 с.
- Мац В.Д., Уфимцев Г.Ф., Мандельбаум М.М. 2001. Кайнозой Байкальской рифтовой впадины. Строение и геологическая история. Новосибирск: Изд-во СО РАН, Филиал «ГЕО». 249 с.
- Мельников Ю.И. 1992. Трофические стратегии и хищничество у серебристой чайки // Серебристая чайка: распространение, систематика, экология. Ставрополь: Пед. ин-т. С.103–105.

- Мельников Ю.И. 1997. Позднеосенний пролет крупных чаек в верхнем Приангарье // Вестн. Иркут. гос. с.-х. акад. Вып.3. С.34–36.
- Мельников Ю.И. 1998. Динамика границы ареала белошеюй крачки *Chlidonias hybrida* в Восточной Сибири // Рус. орнитол. журн. Экспресс-вып. № 40. С.19–24.
- Мельников Ю.И., Лысыков С.И. 1983. О хищничестве чайковых птиц на южном Байкале // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т.88, вып.5. С.21–28.
- Микаилов Т.К., Ибрагимов Ш.Р. 1980. Экология и зоогеография паразитов рыб водоемов Ленкоранской природной области. Баку: Элм. 113 с.
- Миллер Р. 1969. Четвертичные пресноводные рыбы Северной Америки // Четвертичный период в США. Т.2. М.: Мир. С.174–192.
- Мина М.В. 1986. Микроэволюция рыб. М.: Наука. 207 с.
- Митенев В.К. 1973. Паразитофауна рыб пресноводных водоемов Кольского полуострова: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 23 с.
- Митенев В.К. 1974. К эколого-географическому анализу фауны паразитов рыб Кольского полуострова // Тр. ПИНРО. Вып.21. С.134–141.
- Митенев В.К., Шульман Б.С. 1984. Эколого-географический анализ паразитофауны европейского хариуса *Thymallus thymallus* (L.) (Thymallidae) в разных частях его ареала // Вопр. ихтиол. Т.24, вып.5. С.843–854.
- Митрофанов В.П. 1959. К систематике ленка из оз. Марка-Куль // Сб. работ по ихтиологии. Вып.2. Алма-Ата: Ин-т зоол. АН КазССР. С.265–267.
- Михеев А.В. 1969. Происхождение перелетов птиц Палеарктики // Журн. общ. биол. Т.30, № 1. С.72–79.
- Мишарин К.И. 1947. Байкальские сиги // Изв. Биол.-геогр. НИИ при Иркут. гос. ун-те. Т.10, вып.1. Иркутск. С.22–65.
- Мишарин К.И. 1958. Байкальский омуль // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск: Кн. изд-во. С.130–287.
- Мишарин К.И., Шутило Н.В. 1971. Таймень, его морфология, биология и промысел // Изв. Биол.-геогр. НИИ при Иркут. гос. ун-те им. А.А. Жданова. Т.24. Иркутск. С.58–105.
- Мончадский А.С. 1958. Классификация факторов окружающей среды // Зоол. журн. Т.37, вып.5. С.680–692.
- Мончадский А.С. 1961. Понятие о факторах в экологии // Зоол. журн. Т.40, вып.9. С.1299–1303.
- Мончадский А.С. 1962. Экологические факторы и принципы их классификации // Журн. общ. биол. Т.23, № 5. С.370–380.
- Москаленко Б.К. 1971. Сиговые рыбы Сибири. М.: Пищепром. 182 с.
- Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 181 с.
- Некрасов 2000. А.В. Гельминты диких птиц бассейна озера Байкал. Улан-Удэ. 55 с.
- Некрасов А.В., Пронин Н.М., Дугаров Ж.Н. 2001. Трематоды (Plathelminthes: Trematoda) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т.1. Озеро Байкал. Кн.1. Новосибирск: Наука. С.271–304.
- Несов Л.А., Казнышкин М.Н. 1983. Новые осетры мела и палеогена СССР // Современные проблемы палеоихтиологии. М.: Наука. С.68–76.
- Никольский Г.В. 1947. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении их анализа для зоогеографии // Зоол. журн. Т.26, вып.3. С.221–232.
- Никольский Г.В. 1951. О методике зоогеографических исследований // Вопр. географии. № 24. С.263–274.
- Никольский Г.В. 1953. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении их анализа для зоогеографии // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л. С.65–76.
- Никольский Г.В. 1956. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР. 551 с.
- Новиков А.С. 1966. Рыбы реки Колымы. М.: Наука. 134 с.

- Норенко Д.С. 1984. Перспективы развития рыбного хозяйства в бассейне озера Байкал // Вопросы развития рыбного хозяйства в бассейне озера Байкал: Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Л.: Промрыбвод. Вып.211. С.17–24.
- Обручев В.А. 1929. Селенгинская Даурия. Л. 205 с.
- Обручев В.А. 1933. Хребты Яблоновый и Становой по новым данным // За индустриализацию Советского Востока. Кн.2. М. С.5–32.
- Обручев В.А. 1938. Геология Сибири. Т.3. М. С.781–1357.
- Однокурцев В.А. 1979. Паразитофауна рыб // Биология Вилуйского водохранилища. Новосибирск: Наука. С.217–245.
- Одум Ю. 1975. Основы экологии. М.: Мир. 740 с.
- Одум Ю. 1986. Экология. Т.1. М.: Мир. 328 с.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1984. Т.1. Паразитические простейшие. Л.: Наука. 428 с.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1985. Т.2. Ч.1. Паразитические многоклеточные. Л.: Наука. 425 с.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1987. Т.2. Ч.2. Паразитические многоклеточные. Л.: Наука. 583 с.
- Осадчий С.С. 1993. Новое подтверждение гипотезы И.Д. Черского о высоких трансгрессиях Байкала // Байкал и естествознание за 100 лет. Иркутск: ИНЦ СО РАН. С.102–114.
- Осинов А.Г. 1993. Встречное расселение, вторичный контакт и видообразование у ленков рода *Brachymystax* (Salmonidae, Salmoniformes) // Генетика. Т.29, № 4. С.654–669.
- Ошмарин П.Г. 1965. К фауне гельминтов промысловых животных Бурятии // Паразитические черви домашних и диких животных. Владивосток. С.209–212.
- Павловский Е.Н. 1937. Учение о биоценозах в приложении к некоторым паразитологическим проблемам // Изв. АН СССР. Биол. сер. Вып.4. С.1388–1422.
- Палеогеографическая основа современных ландшафтов. 1994. М.: Наука. 205 с.
- Палеолимнические реконструкции (Байкальская рифтовая зона). 1989 / С.М. Попова, В.Д. Мац, Г.П. Черняева и др. Новосибирск: Наука. 111 с.
- Пантелеев К.Н. 1927. Озеро Котокель // Бурятоведение. № 2–3.
- Пастухов В.Д. 1993. Нерпа Байкала. Новосибирск: Наука. 271 с.
- Петрушевский Г.К. 1954. Изменение паразитофауны рыб в связи с их акклиматизацией // Тр. проблемных и тематич. совещ. Зоол. ин-та АН СССР. VII совещ. по паразитол. проблемам. Т.4. С.29–38.
- Петрушевский Г.К. 1958. Изменение паразитофауны рыб при их акклиматизации // Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: Изд-во ЛГУ. С.256–266.
- Петрушевский Г.К., Бауер О.Н. 1953. Влияние акклиматизации рыб на их паразитофауну // Изв. Всесоюз. ин-та озер. и речного рыб. хоз-ва. Т.32. С.259–273.
- Петрушевский Г.К., Мосевич М.В., Шупаков И.Г. 1948. Фауна паразитов рыб Оби и Иртыша // Изв. ВНИОРХ. Т.27. С.67–96.
- Пирожников П.Л., Дрягин П.А., Покровский В.В. 1975. О таксономическом ранге и филогении сиговых (Coregonidae, Pisces) // Изв. ГосНИОРХ. Т.104. С.5–17.
- Подковыров В.А. 2000. Очерк по биологии гагар и поганок юга Восточной Сибири // Орнитологические исследования в России. Вып.2. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. ун-та. С.120–147.
- Подковыров В.А., Некрасов А.В., Пыжьянов С.В. 1991. Большая поганка в Чивыркуйском заливе озера Байкал // Экология и фауна птиц Восточной Сибири. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. науч. центра. С.140–147.
- Подлесный А.В. 1958. Рыбы Енисея, условия их обитания и использование // Изв. ВНИОРХ. Т.44. С.97–178.
- Подражанский А.М. 1982. Вижу дно Байкала. Л.: Гидрометеоздат. 151 с.

- Полянский Ю.И. 1958. Зоогеографическая характеристика паразитофауны морских рыб Советского Союза // Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. С.231–246.
- Попова О.А., Андреев В.Л., Макарова Н.П., Решетников Ю.С. 1993. Изменчивость морфометрических показателей речного окуня *Perca fluviatilis* L. в пределах ареала // Биология речного окуня. М.: Наука. С.4–55.
- Попова С.М. 1969. Кайнозойские моллюски юга Восточной Сибири как показатели возраста и условий накопления осадков // Вопросы малакологии Сибири. Томск. С.78–80.
- Попова С.М. 1971. Кайнозойские континентальные моллюски Сибири, юга Советского Дальнего Востока и сопредельных территорий Монголии // Геология и геофизика. № 9. С.23–30.
- Попова С.М. 1981. Кайнозойская континентальная малакофауна юга Сибири и сопредельных территорий (систематический состав, биостратиграфия, история малакофауны, палеолимнология). М.: Наука. 187 с.
- Попова С.М., Мац В.Д., Черняева Г.П. и др. 1989. Палеолимнологические реконструкции (Байкальская рифтовая зона). Новосибирск: Наука. 111 с.
- Порфирьева Н.А. 1970. Об эндемичном видообразовании у байкальских дендроцелид (*Tricladida*, *Paludicola*) // Зоол. журн. Т.49, вып.10. С.1456–1464.
- Потакуев Я.Г. 1954. Питание и пищевые взаимоотношения планктоноядных рыб озера Байкал: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск. 14 с.
- Правдин И.Ф. 1954. Сиги водоемов Карельской АССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 324 с.
- Привольнев Т.И. 1967. К вопросу о присхождении лососевых и сиговых в свете физиологических данных // Изв. ВНИОРХ. Т.62. С.31–38.
- Пронин Н.М. 1966. Паразитофауна рыб водоемов Чарской котловины // Учен. зап. Чит. гос. пед. ин-та. Чита. С.120–159.
- Пронин Н.М. 1974. Акклиматизация рыб в бассейне озера Байкал и паразитарный фактор: Матер. Совещ. по рыбоводно-мелиоративным мероприятиям, направленным на ускорение восстановления рыбных запасов в бассейне озера Байкал (Улан-Удэ. 23–25 августа 1973 г.). Улан-Удэ. С.111–118.
- Пронин Н.М. 1975. Паразитофауна селенгинского стада байкальского осетра // Зоологические исследования в Забайкалье: Тр. Бурят. ин-та естеств. наук БФФ СО АН СССР. Улан-Удэ. С.58–61.
- Пронин Н.М. 1976. Паразитофауны и болезни рыб // Природные условия и ресурсы Прихубсугулья. М.: Недра. С.317–326.
- Пронин Н.М. 1977. Акклиматизационно-интродукционные работы в бассейне озера Байкал и изменения паразитологической ситуации // Новое в борьбе с инвазионными болезнями рыб в условиях промышленного рыбоводства. Тез. докл. Всесоюз. совещ. по инвазионным болезням рыб 31 октября – 4 ноября 1977 г. М.: ВАСХНИЛ. С.80–82.
- Пронин Н.М. 1981. Паразиты и болезни омуля // Экология, болезни и разведение байкальского омуля. Новосибирск: Наука. С.114–159.
- Пронин Н.М. 1982. Об экологических последствиях акклиматизационных работ в бассейне озера Байкал // Биологические ресурсы Забайкалья и их охрана. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. фил. СО АН СССР. С.3–18.
- Пронин Н.М. 1984. Паразиты и паразитарные болезни рыб бассейна озера Байкал // Вопросы развития рыбного хозяйства в бассейне озера Байкал: Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Л. С.92–100.
- Пронин Н.М. 1994. Паразиты и болезни рыб // Экология озера Гусиное. Улан-Удэ. С.124–134.
- Пронин Н.М. 2001а. Новая категория и новая таксономическая группа (Amphipoda) хозяев нематоды *Philonema sibirica* и особенности ее гостально-пространственного распределения в

- озере Байкал // Исследования фауны водоемов Восточной Сибири (Сб. науч. тр.). Иркутск. С.55–61.
- Пронин Н.М. 2001б. Полимаситоготы (Mastigophora: Polymastigota) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т.1. Озеро Байкал. Кн.1. Новосибирск: Наука. С.129.
- Пронин Н.М. 2001в. Микроспоридии (Microsporidia) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т.1. Озеро Байкал. Кн.1. Новосибирск: Наука. С.151–153.
- Пронин Н.М. 2001г. Паразитические инфузории (Ciliophora): Циртостоматы (Cyrstostomata), Гименостоматы (Hymenostomata), Перитрихи (Peritricha) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т.1. Озеро Байкал. Кн.1. Новосибирск: Наука. С.165–173.
- Пронин Н.М. 2004. Экология паразитов гидробионтов бассейна озера Байкал и структура паразитарных систем: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Улан-Удэ: Бурятский госуниверситет. 74 с.
- Пронин Н.М., Крицкая У.А. 2001. Спорозои (Sporozoa): Грегарины (Gregarinea) и кокцидии (Coccidea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т.1. Озеро Байкал. Кн.1. Новосибирск: Наука. С.147–150.
- Пронин Н.М., Литвинов А.Г. 1994. Характеристика видового состава рыб // Экология озера Гусиное. Улан-Удэ. С.93–99.
- Пронин Н.М., Милс Э.А. 2001. Экзоты — биологическое загрязнение озера Байкал и Великих озер: сравнительные аспекты и уроки // XIII съезд Гидробиол. о-ва РАН. Т.1. Калининград. С.26–27.
- Пронин Н.М., Пронина С.В., Бурдуковская Т.Г. 1999. Паразитические ракообразные (Crustacea: Soropoda) водоемов бассейна Байкала // Биоразнообразие Байкальской Сибири. Новосибирск: Наука. С.144–159.
- Пронин Н.М., Пронина С.В., Бурдуковская Т.Г. 2004. Паразитические ракообразные // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т.1. Озеро Байкал. Кн.2. Новосибирск: Наука. С.845–853.
- Пронин Н.М., Ринчино В.Л., Кудряшов А.С., Бекман М.Ю. 1986. О промежуточных хозяевах цестоды *Syathocephalus truncatus* в водоемах Байкало-Ангарского бассейна // Тр. ГелАН СССР. Т.34. М.: Наука. С.72–79.
- Пронин Н.М., Санжиева С.Д. 2001. Цестоды (Plathelminthes: Cestoda) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т.1. Озеро Байкал. Кн.1. Новосибирск: Наука. С.242–270.
- Пронин Н.М., Селгеби Д.Х., Литвинов А.Г., Пронина С.В. 1998. Сравнительная экология и паразитофауна экзотических вселенцев в Великие озера мира: ротана-головешки (*Perccottus glehni*) в оз. Байкал и ерша (*Gymnocephalus cernuus*) в оз. Верхнее // Сиб. экол. журн. Т.5, № 5. С.397–406.
- Пронин Н.М., Тармаханов Г.Д., Русинек О.Т. 1985. Влияние теплых вод Гусиноозерской ГРЭС на паразитофауну окуня и щуки // Гидробиология и гидропаразитология Прибайкалья и Забайкалья. Новосибирск: Наука. С.30–44.
- Пронин Н.М., Тимошенко Т.М., Некрасов А.В. 1989. Численность и распределение чайковых птиц озера Байкал и их роль в природном очаге дифиллоботриоза // Всесоюз. совещ. по проблемам кадастра и учета животного мира. Уфа. С.321–323.
- Пронин Н.М., Тугарина П.Я. 1971. Сравнительный анализ паразитофауны байкальских хариусов // Исследования гидробиологического режима водоемов Восточной Сибири. Иркутск. С.76–81.
- Пронин Н.М., Шигаев С.Ш. 1977. Паразитофауна щуки озера Гусиное // Тр. Бурят. ин-та естеств. наук СО АН СССР. Вып.18. Улан-Удэ. С.45–55.

- Пронина С.В., Пронин Н.М. 1988. Взаимоотношения в системах гельминты-рыбы. М.: Наука. 176 с.
- Пронина С.В., Пронин Н.М. 2001. Микроспоридии (Muxosporaea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т.1. Озеро Байкал. Кн.1. Новосибирск: Наука. С.130–146.
- Пронина С.В., Пронин Н.М. 2002. Новые виды микроспоридий (Muxosporaea: Spidsporidia) от голомянок (*Cotephorus* spp.) озера Байкал // Паразитология. Т.36, вып.4. С.327–330.
- Пронина С.В., Пронин Н.М., Зубин А.А., Кудряшов А.С. 1992. Исследование зараженности байкальских подкаменщиковых рыб (Cottoidei) плероцеркоидами *Diphyllobothrium dendriticum* // Паразитология. Т.26, вып.1. С.53–61.
- Пугачев О.Н. 1980. Генезис паразитофауны лососевых рыб Евразии // Паразитология. Т.14, вып.5. С.403–410.
- Пугачев О.Н. 1984. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии. Л.: Наука. 155 с.
- Пугачев О.Н. 1990. Зоогеографические особенности паразитофауны рыб Ледовитоморской провинции // Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. Новосибирск: Наука. С.5–15.
- Пугачев О.Н. 1997. Сравнительный анализ паразитарных сообществ щуки и речного гольяна // II Съезд Паразитол. о-ва при РАН: Тез. докл. СПб. С.83–85.
- Пугачев О.Н. 1999а. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 50 с.
- Пугачев О.Н. 1999б. О возможном природном очаге филометраза османа (Cyprinidae: *Oreoleuciscus humilis*) в Гобийском озере Бон-Цаган-Нур // Проблемы природной очаговости. СПб. С.207–221.
- Пугачев О.Н. 2000. Паразитарные сообщества речного гольяна (*Phoxinus phoxinus* L.) // Паразитология. Т.34, вып.3. С.196–209.
- Пугачев О.Н. 2002а. Паразитарные сообщества и нерест рыб // Паразитология. Т.36, вып.1. С.3–10.
- Пугачев О.Н. 2002б. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии: Книдарии, Моногенеи, Цестоды. СПб.: Наука. 248 с.
- Пыжьянов С.В. 1997. Серебристая чайка на Байкале. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. пед. ун-та. С.1–70.
- Пыжьянов С.В. 1998. Механизмы поддержания численности локальных группировок и плотности населения у факультативно-колонизальных чайковых птиц: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Иркутск: ИГУ. 38 с.
- Пыжьянов С.В., Тупицын И.И. 1998. Серебристая чайка (*Larus argentatus mongolicus*): динамика пространственной структуры в стабильных и нестабильных условиях // Проблемы сохранения биоразнообразия. Новосибирск: Наука. С.93–99.
- Решетников Ю.С., Богущая Н.Г., Васильева Е.Д., Дорофеева Е.А., Насека А.М., Попова О.А., Савваитова К.А., Сиделева В.Г., Соколов Л.И. 1997. Список рыбообразных и рыб пресных вод России // Вопр. ихтиол. Т.37, вып.6. С.723–771.
- Решетников Ю.С. 1975. О систематическом положении сиговых рыб // Зоол. журн. Т.54, вып.11. С.1656–1671.
- Решетников Ю.С. 1979. О связях сиговых рыб Сибири и Северной Америки // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука. С.48–73.
- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука. 301 с.
- Решетников Ю.С. 1983. О числе видов, центрах возникновения и центрах расселения сиговых рыб // Лососевые Карелии. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР. С.4–15.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Соколов Е.А. и др. 2002. Атлас пресноводных рыб России. Т.2. М.: Наука. С.144–214.

- Ройтман В.А. 1963. Гельминтофауна рыб бассейна реки Зей и ее эколого-географическая характеристика: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 18 с.
- Ройтман В.А. 1996. Нетрадиционный подход к изучению многовидовых совокупностей паразитов // Вопросы популяционной биологии паразитов. М.: Изд. Ин-та паразитол. РАН. С.99–108.
- Ройтман В.А., Казаков Б.Е., Перевертин К.А., Цейтлин Д.Г. 1997. Разнообразие и комбинаторно-вариационное изучение многовидовых совокупностей гельминтов в желудочно-кишечном тракте щук (*Esox lucius*) из озер Карелии и Рыбинского водохранилища // Экологическое и таксономическое разнообразие паразитов. М.: Изд. Ин-та паразитол. РАН. С.130–141. (Тр. Ин-та паразитол. РАН. Т.41.)
- Ройтман В.А., Наумова А.М. 1967. Материалы к гельминтофауне рыб бассейна реки Лены // Сб. работ по гельминтофауне рыб и птиц. М. С.49–61. Деп. в ВМНИТИ. № 16267.
- Рубан Г.И. 1998. О структуре вида сибирского осетра *Acipenser baerii* Brandt (Acipenseridae) // Вопр. ихтиол. Т.38, вып.3. С.307–327.
- Рубан Г.И. 1999. Сибирский осетр *Acipenser baerii* Brandt (структура вида и экология). М.: ГЕОС. 233 с.
- Румянцев Е.А. 1996. Эволюция фауны паразитов рыб в озерах. Петрозаводск. 187 с.
- Румянцев Е.А. 2002. Фауна паразитов рыб Онежского и Ладожского озер (черты сходства и различия) // Паразитология. Т.36, вып.4. С.310–315.
- Румянцев Е.А., Иешко Е.П., Шульман Б.С. 1999. Формирование фауны паразитов европейского хариуса (*Thymallus thymallus*) // Паразитология. Т.33, вып.2. С.136–143.
- Русинек О.Т. 1987. О цестодах рода *Proteocephalus* — паразитах рыб озера Байкал // Паразитология. Т.21, № 2. С.127–133.
- Русинек О.Т. 1989а. Цикл развития *Proteocephalus thymalli* (Cestoda: Proteocephalidae) — паразита сибирского хариуса озера Байкал // Паразитология. Т.23, вып.6. С.518–523.
- Русинек О.Т. 1989б. О цикле развития *Nippotaenia mogurndae* (Cestoda, Nippotaeniidae) — паразита ротана-головешки из дельты реки Селенги // Биопродуктивность, охрана и рациональное использование сырьевых ресурсов рыбохозяйственных водоемов Восточной Сибири. Улан-Удэ. С.60–62.
- Русинек О.Т. 1990. Анализ становления жизненных циклов и формирование фауны Proteocephalidea // Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. Новосибирск: Наука. С.149–167.
- Русинек О.Т. 1995. Паразиты пелагических бычковых рыб // Атлас и определитель пелагиобионтов Байкала с краткими очерками по их экологии. Новосибирск: Наука. С.541–581.
- Русинек О.Т. 1999а. Паразитофауна *Limnocottus griseus* (Cottoidei: Abyssocottidae) из озера Байкал // Паразитология. Т.33, вып.2. С.144–148.
- Русинек О.Т. 1999б. Морфология *Philonema sibirica* (Nematoda: Philometridae) из озера Байкал // Паразитология. Т.33, вып.5. С.453–458.
- Русинек О.Т. 2000. Кольчатые черви // Флора и фауна водоемов и водотоков Баргузинского заповедника. Аннотированные списки видов. М. С.130–131. (Флора и фауна заповедников. Вып. 91.)
- Русинек О.Т. 2001а. Моногенеи (Plathelminthes: Monogenea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т.1. Озеро Байкал. Кн.1. Новосибирск: Наука. С.230–239.
- Русинек О.Т. 2001б. Паразитические нематоды (Nemathelminthes: Nematoda) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т.1. Озеро Байкал. Кн.1. Новосибирск: Наука. С.321–328.
- Русинек О.Т. 2001в. Тип Ресничные — Ciliophora. Класс кругоресничные — Peritricha // Флора и фауна водоемов и водотоков Байкальского заповедника. Аннотированные списки видов. М. С.69. (Флора и фауна заповедников. Вып.92.)

- Русинек О.Т. 2001г. Класс Трематоды — Trematoda Rudolphi, 1808 // Флора и фауна водоемов и водотоков Байкальского заповедника. Аннотированные списки видов М. С.73–74. (Флора и фауна заповедников. Вып. 92.)
- Русинек О.Т., Бакина М.П., Никольский А.В. 1997. Паразитологические исследования байкальской эпишуры *Epischura baicalensis* Sars (Crustacea: Temoridae) // Гидробиол. журн. Т.33, № 6. С.56–67.
- Русинек О.Т., Дзюба Е.В. 2002. Паразитофауна большой и малой голомянок озера Байкал // Паразитология. Т.36, вып.3. С.231–239.
- Русинек О.Т., Жданова Н.В., Фаркова Н.Н. 2001. Тип Круглые черви — Nematelminthes. Класс Круглые черви — Nematoda Rudolphi, 1808 // Флора и фауна водоемов и водотоков Байкальского заповедника. Аннотированные списки видов. М. С.75–76. (Флора и фауна заповедников. Вып. 92.)
- Русинек О.Т., Ключевская А.А. 2001. Класс Ленточные черви — Cestoda Rudolphi, 1808 // Флора и фауна водоемов и водотоков Байкальского заповедника. Аннотированные списки видов. М. С.71–72. (Флора и фауна заповедников. Вып. 92.)
- Русинек О.Т., Кузнецов К.Д. 2001. Морфология крючьев сколекса и геносистематика *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda: Pseudophyllidea) из озера Байкал // Паразитология. Т.35, вып.2. С.98–104.
- Русинек О.Т., Кузнецов К.Д. 2002а. Протеоцефалидеи озер Байкал и Хубсугул (морфология и молекулярная биология) // Проблемы цестодологии: Сб. науч. тр. Вып.2. СПб. С.221–231.
- Русинек О.Т., Кузнецов К.Д. 2002б. Сравнительный морфологический и геносистематический анализ *Proteocephalus thymalli* (Cestoda: Proteocephalidae) — паразита хариусов из озер Хубсугул и Байкал // Паразитология. Т.36, вып.1. С.71–78.
- Русинек О.Т., Русинек Е.В. 2000. Паразиты рыб // Флора и фауна водоемов и водотоков Баргузинского заповедника. Аннотированные списки видов. М. С.158–177. (Флора и фауна заповедников. Вып. 91.)
- Русинек О.Т., Русинек Е.В. 2001а. Тип Книдоспоридии — Cnidosporidia // Флора и фауна водоемов и водотоков Байкальского заповедника. Аннотированные списки видов. М. С. 66–69. (Флора и фауна заповедников. Вып. 92.)
- Русинек О.Т., Русинек Е.В. 2001б. Тип Членистоногие — Arthropoda // Флора и фауна водоемов и водотоков Байкальского заповедника. Аннотированные списки видов. М. С.77–79. (Флора и фауна заповедников. Вып. 92.)
- Русинек О.Т., Русинек Е.В. 2001в. Тип кольчатые черви — Annelida. Класс Пиявки — Hirudinea Lamarck, 1818 // Флора и фауна водоемов и водотоков Байкальского заповедника. Аннотированные списки видов. М. С.30–32. (Флора и фауна заповедников. Вып. 92.)
- Русинек О.Т., Русинек Е.В., Ключевская А.А., Кожуховская М.А. 2001. Тип Скребни — Acanthocephales // Флора и фауна водоемов и водотоков Байкальского заповедника. Аннотированные списки видов. М. С.76–77. (Флора и фауна заповедников. Вып. 92.)
- Рыболовство и морской промысел в эпоху мезолита — раннего металла в лесной и лесостепной зоне Восточной Европы. 1991. Л.: Наука. С.233–236.
- Рыбы Монгольской Народной Республики. 1983. М.: Наука. С.124–132.
- Рябухин Г.Е. 1953. Происхождение Байкала // Бюл. МОИП. Т.28, вып.5. С.55–70.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Медведева Е.Д. 1977. Даватчан *Salvelinus alpinus erythrinus* (Georgi) // Вопр. ихтиол. Т.17, вып.2(103). С.203–219.
- Санжиева С.Д., Некрасов А.В. 1993. Многолетняя динамика зараженности дифиллоботридами серебристой чайки Чивыркуйского залива (оз. Байкал) // Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. науч. центра. С.27.
- Световидов А.Н. 1936. Европейско-азиатские хариусы (Genus *Thymallus* Cuv.) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т.3. Л. С.188–301.

- Световидов А.Н. 1940. О географическом распределении тресковых и других семейств отряда Gadiformes // Бюл. МОИП. Т.49(1). С.50–60.
- Световидов А.Н. 1948. Трескообразные // Фауна СССР. Рыбы. Т.9, вып.4. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 221 с.
- Свинин В.В. 1976. У истоков рыболовства на Байкале // Изв. Вост.-Сиб. отд. Геогр. о-ва СССР. Т.69. С.154–176.
- Сендек Д.С. 2000. Филогенетический анализ сиговых рыб сем. Coregonidae методом белкового электрофореза: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 34 с.
- Сиделева В.Г. 1982. Сейсмодатированная система и экология байкальских подкаменщиц рыб. Новосибирск: Наука. 152 с.
- Сиделева В.Г. 1985. Карликовые формы у *Abyssocottus korotneffi* Berg // Новое о фауне Байкала. Вып.1. Новосибирск: Наука. С.83–85.
- Сиделева В.Г. 1993. Эндемичная ихтиофауна Байкала, ее происхождение и условия существования: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 40 с.
- Сиделева В.Г. 1995. Пелагические Cottoidei // Атлас и определитель пелагиобионтов Байкала (с краткими очерками по их экологии). Новосибирск: Наука. С.523–538.
- Сиделева В.Г. 1998. Подотряд Cottoidei — рогатковидные // Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука. С.149–158.
- Сиделева В.Г. 1999. Новый вид эндемичного для Байкала рода *Bathrachocottus* (Cottidae) // Вопр. ихтиол. Т.39, вып.2. С.149–154.
- Сиделева В.Г. 2002. Ихтиофауна гидронта (бухта Фролиха, озеро Байкал) с описанием нового вида рода *Neocottus* (Abyssocottidae) // Вопр. ихтиол. Т.42, вып.2. С.274.
- Сиделева В.Г. 2004. Рыбы (Pisces) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т.1: Озеро Байкал. Кн.2. Ч.5. Новосибирск: Наука. С.1023–1050.
- Сиделева В.Г., Природина В.П., Ханаев И.В. 1995. Хромосомные наборы донных байкальских коттоидных рыб (Cottoidei) с замечаниями о кариологической продвинутости в связи с батиметрическим распределением // Вопр. ихтиол. Т.35, вып.6. С.796–803.
- Скворцов А.А., Тальзин Ф.Ф. 1940. Цикл развития малого лентеца (*Diphyllobothrium minus* Cholodk.) // Докл. АН СССР. Т.27, № 6. С.619–621.
- Скрябин А.Г. 1969. Биология байкальских сигов. М.: Наука. 112 с.
- Скрябин А.Г. 1997. Экология и морфология рыб Восточной Сибири: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Иркутск. 38 с.
- Скрябин Н.Г. 1977. Экология серебристой и сизой чаек на Байкале // Экология птиц Восточной Сибири. Иркутск. С.4–36.
- Скрябин Н.Г., Размахнина О.В. 1978. Питание чаек и крачек Байкала // Роль птиц в биоценозах Восточной Сибири. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та. С.4–50.
- Скрябин Н.Г., Размахнина О.В. 1979. Роль основных кормов в питании чаек и крачек Байкала // Экология птиц бассейна оз. Байкал. Иркутск. С.77–90.
- Скрябин Н.Г., Размахнина О.В., Сумья Д. 1981. Характеристика питания серебристой чайки на озере Хубсугул // Природные условия и ресурсы Прихубсугулья: Тр. Сов.-Монг. комплексной Хубсугульской экспедиции. Вып.9. Иркутск: Иркут. гос. ун-т. С.140–149.
- Скрябина Е.С. 1966. Гельминтофауна сибирского осетра (*Acipenser baeri* Brandt) рек Енисея и Лены // Гельминты животных Северных районов СССР. М.: Наука. С.169–182. (Тр. ГелАН. Т.17.)
- Скрябина Е.С. 1974. Гельминты осетровых рыб. М.: Наука. 162 с.
- Слугина З.В., Старобогатов Я.И. 1999. Атлас и определитель двустворчатых моллюсков озера Байкал. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 144 с.
- Смирнов В.В. 1980. Структура и продукционные возможности ихтиоценозов // Грамнинские озера в зоне влияния БАМ. Новосибирск: Наука. С.74–81.

- Смирнов В.В., Шумилов И.П. 1974. Омули Байкала. Новосибирск: Наука. 160 с.
- Соболев В.И., Соболева Л.Н. 1979. К биологии амурского сазана оз. Байкал // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск. С.224–225.
- Соколов Л.В. 1991. Филопатрия и дисперсия птиц. Л.: ЗИН АН СССР. 233 с.
- Соколов Л.И. 1998. Сем.2. Acipenseridae Bonaparte, 1832 — осетровые // Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука. С. 19–23.
- Солдатов В.К. 1915. Исследование осетровых Амура // Материалы к познанию русского рыболовства. М. Т.3, вып.15. С.96–128.
- Сорокин В.Н. 1976. Налим озера Байкал. Новосибирск: Наука. 144 с.
- Спасский А.А., Ройтман В.А. 1958. *Salmonchus skrjabini* gen. nov. sp. nov. (Monogenoidea) — новый паразит лососевых рыб // Тр. ГЕЛАН к 80-летию академика К.И. Скрабина. М.: Наука. С.354–359.
- Стариков П.С. 1977. Голомянки Байкала. Новосибирск: Наука. 95 с.
- Старобогатов Я.И. 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. Л.: Наука. 371 с.
- Степанян Л.С. 1990. Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука. 728 с.
- Стратиграфия, палеогеография и археология юга Средней Сибири: К XIII Конгрессу ИНКВА (КНР, 1991). 1990 / Отв. ред. Г.И. Медведев, Н.А. Савельев, В.В. Свинин. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та. 165 с.
- Стрелков Ю.А. 1963. О таксономии *Tetraonchus Deisin*, 1858 // Изв. ГосНИОРХ, Т.54. С.130–136.
- Стрелков Ю.А., Шульман С.С. 1964. Итоги работ Амурской ихтиопаразитологической экспедиции 1957–1959 гг. // Вопр. ихтиол. Т.4, вып.1. С.162–177.
- Стрелков Ю.А., Шульман С.С. 1971. Эколого-фаунистический анализ паразитов рыб Амура // Паразитологический сборник. Т.25. С.196–305.
- Судариков В.Е., Рыжиков К.М. 1951. К биологии *Contraeaecum osculatum baicalensis* — нематоды байкальской нерпы // Тр. ГЕЛАН СССР. Т.55. С.59–66.
- Сумья Д., Скрабин Н.Г. 1989. Птицы Прихубсугулья. МНР. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та. С.1–199.
- Суханова Л.В. 2004. Молекулярно-филогенетическое исследование байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: Ин-т цитол. и генетики. 17 с.
- Сычевская Е.К. 1975. Ископаемые щуковидные СССР и Монголии. М.: Наука. 115 с.
- Сычевская Е.К. 1976. Роль Берингийской суши в расселении щуковидных // Берингия в кайнозое. Владивосток. С.242–258.
- Сычевская Е.К. 1980. Отряд Cypriniformes // Ископаемые костистые рыбы СССР. М.: Наука. С.50–62.
- Сычевская Е.К. 1983. История формирования ихтиофауны Монголии и проблемы фаунистических комплексов // Рыбы Монгольской Народной Республики. М: Наука. С.225–250.
- Сычевская Е.К. 1986. Пресноводная палеогеновая ихтиофауна СССР и Монголии. М.: Наука. 157 с. (Тр. Палеонтол. ин-та МНР.)
- Сычевская Е.К. 1988. Происхождение сиговых в свете исторического развития лососевидных (Salmoidea) // Биология сиговых рыб. М.: Наука. С.17–28. (Сб. науч. тр. ИЭМЭЖ.)
- Сычевская Е.К. 1989. Пресноводная ихтиофауна неогена Монголии. М.: Наука. С.100–124. (Тр. Палеонтол. ин-та МНР.)
- Сычевская Е.К., Лебедев В.Д. 1971. Пресноводная неогеновая ихтиофауна котловины Больших озер // Фауна мезозоя и кайнозоя западной Монголии // Совместная Сов.-Монг. науч.-исслед. экспедиция: Тр. Вып.3. М.: Наука. С.49–57.
- Талиев Д.Н. 1935. Новые формы бычков из Байкала // Тр. Байк. лимнол. ст. АН СССР. Т.6. С.59–68.

- Талиев Д.Н. 1942. Налим и голомянка — сырьевые ресурсы для получения рыбьего жира // В помощь предприятиям. № 3–4. Иркутск. С.12–16.
- Талиев Д.Н. 1946. Предки байкальских *Cottoidei* в Ципо-Ципиканских озерах (система р. Витима, бассейн Лены) // Докл. АН СССР. Т.2, № 8. С.743–746.
- Талиев Д.Н. 1948. К вопросу о причинах и темпах дивергентной эволюции байкальских *Cottoidei* // Тр. Байк. лимнол. ст. Т.12. С.107–158.
- Талиев Д.Н. 1955. Бычки-подкаменщики Байкала (*Cottoidei*). М.; Л.: Изд-во АН СССР. 603 с.
- Тармаханов Г.Д., Некрасов А.В., Жаткамбаева Д. 1990. Сравнительный анализ фауны диплосомид моллюсков, рыб и водоплавающих птиц бассейна оз. Байкал // Паразиты и болезни гидробионтов ледовитоморской провинции. Новосибирск: Наука. С.107–111.
- Тархова Ю.Н. 1962. Материалы по внутривидовой изменчивости песчаной широколобки // Краткие сообщ. Бурят. компл. НИИ. Вып.3. Улан-Удэ. С.101–118.
- Тахтеев В.В. 2000. Очерки о бокоплавах озера Байкал (систематика, сравнительная экология, эволюция). Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та. 355 с.
- Тимошенко Т.М. 1990. Гельминты чайковых птиц оз. Байкал и структура природного очага дифиллоботриоза: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата. 17 с.
- Тимошенко Т.М., Русинек О.Т. 1988. О первых промежуточных хозяевах *Diphyllobothrium dendriticum* // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. 3-й Всесоюз. конф. 3–10 сент. 1988. Иркутск. С.33.
- Тимошенко Т.М., Русинек О.Т. 2000. Жизненный цикл чаечного лентеца в условиях озера Байкал // Бенедикт Дыбовский. Новосибирск. С.74–80.
- 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. Т.1. Озеро Байкал. Кн.1. Новосибирск: Наука. С.16–73.
- Титова С.Д. 1965. Паразиты рыб Западной Сибири. Томск: Изд-во ТГУ. 115 с.
- Топорков И.Г. 1979. Некоторые задачи организации рационального рыбного хозяйства на оз. Байкал // Проблемы экологии Прибайкалья. 1. Продуктивность водных экосистем. Иркутск. С.231–232.
- Трофименко В.Я. 1969. Гельминтофауна рыб пресных вод Азиатской субарктики: Автореф. дис. канд. ... биол. наук. М. 15 с.
- Трофименко В.Я. 1974. Новые данные о нематодах родов *Cottocomephoronema* и *Comephoronema* — паразитах налима // Тр. ГеЛАН СССР. Т.24. С.199–207.
- Тугарина П.Я. 1968. Питание и рост молоди бычка-желтокрылки (*Cottocomephorus grewingki* Dyb.) // Вопр. ихтиол. Т.8, вып.3(50). С.542–551.
- Тугарина П.Я. 1981. Хариусы Байкала. Новосибирск: Наука. 281 с.
- Тугарина П.Я., Дашидоржи А. 1972. Монгольский хариус *Thymallus brevirostris* Kessler из бассейна реки Дзабхан // Вопр. ихтиол. Т.12, вып.5. С.843–856.
- Тупицын И.И., Тимошенко Т.М., Сафронова О.В. 1994. Биоценологические связи сизой чайки в дельте реки Селенги (Южный Байкал) // Оценка состояния водных и наземных экологических систем: Экологические проблемы Прибайкалья. Новосибирск: Наука. С.149–154.
- Тюльпанов М.А. 1967. К истории проникновения налима в пресные воды // Проблемы экологии. Томск. Т.1. С.185–197.
- Тютрина Л.И. 1988. К вопросу о биологическом загрязнении ихтиоценоза оз. Байкал // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. конф. Иркутск 5–10 сентября 1988 г. Ч.3. Иркутск. С.149.
- Уиттекер Р. 1980. Сообщества и экосистемы / Под ред. Т.А. Работнова. М.: Прогресс. 327 с.
- Устюжанина-Гурова Л.А. 1971. Питание и пищевые взаимоотношения пелагических рыб // Лимнология придельтовых пространств Байкала (Селенгинский район). Л.: Наука. С.267–278.

- Ушаков С.А., Ясаманов Н.А. 1984. Дрейф материков и климаты Земли. М.: Мысль. 206 с.
- Фефелов И.В. 1998. Появления новых видов птиц в Прибайкалье и их интерпретация // Рус. орнитол. журн. Экспресс-вып. № 49. С.10–16.
- Фефелов И.В., Тупицын И.И., Подковыров В.А., Журавлев В.Е. 2001. Птицы дельты Селенги: Фаунистическая сводка. Иркутск: Вост.-Сиб. изд. компания. 320 с.
- Финогенова С.П. 1967. Новые виды нематод (Nematoda) из амурских рыб // Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука. Т.43. С.93–98.
- Флеров К.К., Беляева Е.И., Янковская Н.М. и др. 1974. Зоогеография палеогена Азии. М.: Наука. 302 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т.146.)
- Флоренсов Н.А. 1978. История озера // Проблемы Байкала. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. С.9–17.
- Флоринская А.А. 1976. Паразиты и болезни рыб Братского фодоохранилища // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск: Средне-Урал. кн. изд-во. С.27–42.
- Фрадкина А.Ф., Жарикова Л.П. 1984. Выделение отложений времени климатического оптимума миоцена на Северо-Востоке СССР по палинологическим данным // Проблемы современной палинологии. Новосибирск: Наука. С.136–139.
- Хайбулаев К.Х. 1971. Новые виды трипаносом крови Каспийского моря // Паразитология. Т.5, вып.6. С.551–555.
- Хайбулаев К.Х. 1979. О роли пиявок в жизненном цикле кровепаразитов рыб // Паразитология. Т.4, вып.1. С.13–17.
- Хамнуева Т.Р. 1997. Динамика зараженности окуня трипаносомами в зависимости от возраста и длины хозяина // Экологически эквивалентные виды гидробионтов в Великих озерах мира: Тез. докл. симп. Улан-Удэ. С.66.
- Хамнуева Т.Р. 1998. Зараженность кровепаразитами (Tripanosomatidae) подкаменщичковых рыб озера Байкал // Паразиты в природных комплексах и рисковые ситуации. Новосибирск. С.113–114.
- Хамнуева Т.Р. 1999. Сезонная динамика зараженности окуня (*Perca fluviatilis*) жгутиконосцами *Tripanosoma percae* // Биология на пороге XXI века. Улан-Удэ. С.74.
- Хамнуева Т.Р. 2001. Разнообразие и экология кинетопластид (Kinetoplastida: Kinetoplastidea) паразитов рыб озера Байкал: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 19 с.
- Хамнуева Т.Р., Пронин Н.М. 2001. Кинетопластиды (Kinetoplastida: Kinetoplastidea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т.1. Озеро Байкал. Кн.1. Новосибирск: Наука. С.122–128.
- Хибино К., Хорие Ш. 1993. Палинологические исследования изменений растительности после последнего ледникового периода на озере Кизаки, префектура Нагано // История озера Бива. Новосибирск: Наука. С.255–265.
- Хисарова Г.Д. 1974. Ископаемые судаки Казахстана // Вестн. АН КазССР. № 6. С.74–76.
- Хотеновский И.А. 1974. Методика изготовления препаратов диплозооносов // Зоол. журн. Т.53, вып.7. С.1079–1080.
- Хурсевич Г.К., Карабанов Е.Б., Прокопенко А.А., Вильямс Д.Ф., Кузьмин М.И., Феденя С.Я., Гвоздков А.Н., Кербер Е.В. 2001. Детальная диатомовая биостратиграфия осадков озера Байкал в эпоху Брюнес и климатические факторы видоразнообразия // Геология и геофизика. Т.42, № 1. С.108–129.
- Цепкин Е.А. 1966. Фауна рыб голоцена азиатской части СССР (по археологическим данным): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Изд-во МГУ. 16 с.
- Цепкин Е.А. 1995. Изменения промысловой фауны рыб континентальных водоемов Восточной Европы и Северной Азии в четвертичном периоде // Вопр. ихтиол. Т.35, вып.1. С.3–18.

- Черепанов В.В. 1962. Паразитофауна амурских рыб, акклиматизированных в бассейне Байкала // Зоол. журн. Т.61, № 10. С.1568–1571.
- Черепанов В.В. 1966. Паразиты и болезни молоди омуля и хариуса из естественных и искусственных водоемов бассейна Байкала // Изв. СО АН СССР. № 14. Сер. биол.-мед. наук. Вып.1. С.116–119.
- Черешнев И.А. 1996. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток: ДальНаука. 195 с.
- Черешнев И.А. 1998. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: ДальНаука. 130 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: ДальНаука. 495 с.
- Черняев Ж.А. 1971. Некоторые данные о размножении и развитии малой голомянки *Comephorus dybowskii* // Вопр. ихтиол. Т.11, вып.5. С.820–831.
- Чиждова Т.П. 1947. Дифиллоботрииды чаек и некоторых млекопитающих Байкала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 18 с.
- Чиждова Т.П. 1951. О дифиллоботридах чаек на Байкале // Зоол. журн. Т.30, вып.3. С.217–223.
- Чиждова Т.П., Гофман-Кадошников П.Б. 1960. Природный очаг дифиллоботриоза на Байкале и его структура // Мед. паразитол. и паразитарные болезни. Т.29, вып.2. С.687–692.
- Шапошникова Г.Х. 1968. Сравнительно-морфологический анализ сигов Советского Союза // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т.46. С.207–256.
- Шапошникова Г.Х. 1976. История расселения сигов рода *Coregonus* // Зоогеография и систематика рыб. Л.: Наука. С.54–67.
- Шапошникова Г.Х. 1977. История расселения сиговых полиморфного вида и некоторые соображения о его внутривидовой дифференциации // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: Наука. С.78–86.
- Шедько С.В., Гинатулина Л.К. 1993. Рестрикционный анализ митохондриальной ДНК двух форм ленка *Brachymystax lenok* (Pall.) и тайменя *Hucho taimen* (Pall.) // Генетика. Т.29, № 5. С.799–807.
- Шигин А.А. 1976. Метацеркарии рода *Diplostomum* фауны СССР // Паразитология. Т.10, вып.4. С.346–351.
- Шигин А.А. 1996. Биологическое разнообразие и микротопическое распределение глазных гельминтов у пресноводных рыб // Вопросы популяционной биологии паразитов. М.: Изд. Ин-та паразитол. РАН. С.131–149.
- Шмидт П.Ю. 1904. Рыбы восточных морей // Науч. результаты Корейско-Сахал. экспедиции Рус. геогр. о-ва 1900–1901 гг. СПб.: Изд-во Рус. геогр. о-ва. С.1–466.
- Шмидт П.Ю. 1948. Рыбы Тихого океана. Очерк современных теорий и воззрений на распространение и развитие фауны рыб Тихого океана. М.: Пищепромиздат. С.3–124.
- Шмидт П.Ю. 1950. Рыбы Охотского моря // Тихоокеан. ком. АН СССР. Т.6. С.1–370.
- Шмыгун П.Е., Филиппов А.К. 1982. Нижний комплекс стоянок Курла // Материальная культура древнего населения Восточной Сибири. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та. С.15–24. (Сб. науч. тр.)
- Штегман Б.К. 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. Т.1, вып.2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С.1–156.
- Штейн Г.А. 1979. Паразитические инфузории (Peritricha, Urceolariidae) некоторых рыб озера Байкал // Морфология и экология инфузорий, фораминифер и аканторий. С.36–47. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т.85.)
- Штейн Г.А. 1984. Подотряд Mobilina // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т.1. Л.: Наука. С.321–381.
- Шульман С.С. 1954. Обзор фауны паразитов осетровых рыб СССР // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. Т.72, вып.4. С.184–231.

- Шульман С.С. 1962. Muxosporidia // Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. М.; Л.: Наука. С.47–130.
- Шульман С.С. 1966. Микоспоридии фауны СССР. Л.: Наука. 508 с.
- Шульман С.С., Добровольский А.А. 1977. Паразитизм и смежные с ним явления // Паразитологический сборник. Т.27. С.230–248.
- Шульман С.С., Донец З.С., Ковалева А.А. 1997. Класс микоспоридий мировой фауны. СПб.: Наука. 578 с.
- Шульман С.С., Заика В.Е. 1964. Кокцидии рыб озера Байкал // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. № 8, вып.2.
- Шульман С.С., Шульман-Альбова Р.Е. 1953. Паразиты рыб Белого моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 199 с.
- Шульман С.С., Янковский А.В. 1984. Тип Ресничные — Ciliophora // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л.: Наука. Т.1. С.252–280.
- Шульц Р.С., Гвоздев Е.В. 1972. Основы общей гельминтологии. Т.2. М.: Наука. 519 с.
- Эверстов С.И. 1988. Рыболовство в Сибири. Каменный век. Новосибирск: Наука. 142 с.
- Эпштейн В.М. 1987. Тип Кольчатые черви — Annelida // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Паразитические многоклеточные. Т.3. Ч.2. Л.: Наука. С.340–372.
- Юхименко С.С. 1972. Методика обследования носовых полостей молоди рыб // Паразитология. Т.6, вып.1. С.83–84.
- Яковлев В.Н. 1955. Пресноводные рыбы из плиоценовых отложений Иртыша // Бюл. МОИП. Сер. биол. Т.60, вып.4.
- Яковлев В.Н. 1961. Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование // Вопр. ихтиол. Т.1, вып.2. С.209–220.
- Яковлев В.Н. 1964. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб // Вопр. ихтиол. Т.4, вып.1(30). С.10–32.
- Яковлев В.Н. 1977. Филогенез осетрообразных // Очерки по филогении и систематике рыб и бесчелюстных. М.: Наука. С.152–177.
- Ясаманов Н.А. 1982. К вопросу о глобальных изменениях температурного режима земной поверхности в кайнозое // Изв. АН СССР. Сер. геол. № 10. С.106–110.
- Almodovar A., Machordom A., Suarez J. 2000. Preliminary results from characterization of the Iberian Peninsula sturgeon based on analysis of the mtDNA cytochrome b // Bol. Inst. Esp. Oceanogr. Vol.16(1–4). P.17–27.
- Amelio S.D., Matiucci S., Paggi L., Koie M., Podvyaznaya I., Pugachev O., Rusinek O., Timoshkin O., Nascetti G. 1995. Taxonomic rank and origin of *Contracaecum osculatatum baicalensis* Mozgovoi and Ryjkov, 1950, parasite of *Phoca sibirica* from Lake Baikal, with data on its occurrence in fish hosts // 4th Internat. Symp. of Fish Parasitology. P.27.
- Amin O.M. 1982. Acanthocephala // Synopsis and Classification of Living Organisms / Ed. S.P. Parker. New York. P.933–940.
- Arlt T. 1907. Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt. Ein Beitrag zur vergleichenden Erdgeschichte. Leipzig: Engelmann. 730 S.
- Arlt T. 1938. Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt. Ein Beitrag zur vergleichenden Erdgeschichte. Berlin: Borntraeger. 1005 S.
- Artyukhin E.N. 1995. On biogeography and relationships within genus *Acipenser* // Sturgeon Quarterly. Vol.3(2). P.6–8.
- Baldanova D.R., Kritskaya U.A., Pronin N.M. 2000. Gammarids of Lake Baikal basin as intermediate hosts of helminths // Ecological Parasitology on the Turn of Millennium. SPb. P.70–71.
- Banarescu P. 1970. Remarks of the genus *Xenocypris* (Pisces, Cyprinidae) with description of a new subspecies // Rev. Roum. Biol. Zool. Vol.15, No.6. P.395–402.

- Banarescu P. 1992. A critical updated checklist of Gobioninae (Pisces, Cyprinidae) // Trav. Mus. Hist. Natur. «Cirigore Antipa». Vol.32. P.303–330.
- Barnard J. 1961. Gammaridean Amphipoda from depths of 400 to 6000 meters // Galatea Rep. Vol.5. P.23–128.
- Bemis W., Findeis E., Grande L. 1997. On overview of Acipenseriformes // Environ. Biol. Fish. Vol.48. P.25–71.
- Berg L.S. 1904. Zur Systematik der Acipenseriden // Zool. Anz. Vol.21, No.22. S.665–667.
- Birstein V.J., De Salle R. 1998. Molecular phylogeny of Acipenseridae // Molec. Phylogenet. Evol. Vol.5, No.1. P.141–155.
- Birstein V.J., Hanner R., De Salle R. 1997. Phylogeny of the Acipenseriformes: Cytogenetic and molecular approaches // Environ. Biol. Fish. Vol.48. P.127–155.
- Boehning-Gaese K., Gonzalez-Guzmaan L.I., Brown J.H. 1998. Constraints on dispersal and the evolution of the avifauna of the Northern Hemisphere // Evol. Ecol. Vol.12. P.767–783.
- Bolonev E.M., Pronin N.M., Dugarov Zh.N., Sokol'nikov Yu.A. 2002. Modern natural habitat of Amur sleeper in Baikal region // Ecologically Equivalent and Exotic Aquatic Species Great and Large Lakes of the World (2nd Internat. Symp., Ulan-Ude, Russia, Aug. 27–31, 2002). Ulan-Ude. P.70–71.
- Bush A.O., Aho O.M., Kennedy C.R. 1990. Ecological versus phylogenetic determinants of helminth parasite community richness // Evol. Ecol. Vol.4. P.1–20.
- Bush A.O., Holmes J.C. 1986. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: Patterns of association // Canad. J. Zool. Vol.64. P.132–142.
- Cavender T. 1966. Systematic position of the Northern American Eocene fishes «*Leuciscus*» rosei Hussakov // Copeia. No.2. P.311–320.
- Cohen D.M., Inada T., Iwamoto T., Scialabba N. 1990. Gadiform fishes of the world (order Gadiformes). An annotated and illustrated catalogue of cods, hakes, grenadiers and other gadiform fishes known to date // FAO species catalogue / Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome. Vol.10. 442 p. (FAO Fisheries Synopsis. Vol.10, No.125.)
- De Vos T., Dick T.A. 1989. Differentiation between *Diphyllobotrium dendriticum* and *D. latum* using isozymes, restriction profiles and ribosomal gene probes // Syst. Parasitol. Vol.13. P.161–166.
- Dezfuli B.S., Capuano S., Conglu L. 2002. Identification of life cycle stages of *Cyathocephalus truncatus* (Cestoda: Spathebothriidae) using molecular techniques // J. Parasitol. Vol.88(3). P.632–634.
- Dobson A., Roberts M. 1994. The population dynamics of parasitic helminth communities // Parasitology. Vol.109. P.97–108.
- Dumeril A.H.A. 1870. Histoire naturelle des poissons, ou Ichthyologie generale. Paris. Vol.2. 624 p.
- Eastman J.T. 1977. The pharyngeal bones and teeth of catostomid fishes // Amer. Midland Nat. Vol.97. P. 68–88.
- Ergens R. 1971a. The species of the genus *Tetraonchus* Diesing, 1858 (Monogenea) recovered from fishes of Mongolia // Folia Parasitol. Vol.18, No.2. P.139–148.
- Ergens R. 1971b. Systematic problems of the family Tetraonchidae (Monogenoidea) // Folia Parasitol. Vol.18. P.191–192.
- Ergens R. 1973. Notes on *Gyrodactylus cobitis* Bychowsky, 1933 (Gyrodactylidae: Monogenoidea) // Folia Parasitol. Vol.20, No.2. P.169–173.
- Esch G.W., Kennedy C.R., Bush A.O. 1988. Pattern in helminth communities in freshwater fish in Great Britain: alternative strategies // Parasitology. Vol.96. P.519–532.
- Felsenstein J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // Evolution. Vol.39. P.783–791.
- Findeis E.K. 1993. Osteology of the North American shovelnose sturgeons *Scaphirhynchus platyrhynchus* Rafinesque 1820, with comparisons to other Acipenseridae and Acipenseriformes: Ph.D. Thesis. Amherst: Univ. Massachusetts. 444 p.

- Findeis E.K. 1997. Osteology and phylogenetic relationships of recent sturgeons // Environ. Biol. Fish. Vol.48. P.73–126.
- Gasowska M. 1960. Rodsaj *Coregonus* L. w swietle nowej cechy systematycznej-kszaltu I proporcji os maxillare I os supramaxillar // Ann. Zool. Pol. Acad. Nauk. Vol.18, No.26. S.471–513.
- Gaudant J. 1977. Nouvelles observations sur l'ichthyofaune stampienne d'Oberdorf (Canton de Soleure) // Ecol. Geol. Helv. T.70. P.789–809.
- Georgi I.G. 1775. Bemerkungen einer Reise im Russischen Reich im Jahre 1772. Bd.1. Berlin. 970 S.
- Grachev M.A., Vorobyova S.S., Likhoshway Ye.V., Goldberg E.L., Ziborova G.A., Levina O.V., Khlystov O.M. 1998. A high-resolution diatom record of the palaeoclimates of East Siberia for the last 2.5 My from Lake Baikal // Quaternary Sci. Rev. Vol.17. P.1101–1106.
- Grande L. 1980. The paleontology of the Green River Formation, with a review of the fish fauna Wyoming // Geol. Surv. Bull. No.63. P.1–134.
- Grande L., Bemis W. 1996. Interrelationships of Acipenseriformes, with comments on «Chondrostei» // Interrelationships of Fishes / Eds. M.L.J. Stiassny, L.R. Parenti, G.D. Jonson. New York: Acad. Press. P.85–115.
- Gyllensten U. 1989. Direct sequencing of in vitro amplified DNA // PCR Technology. Principles and Applications for DNA Amplification. New York: Stockton Press. P.45–60.
- Himberg K.L.M. 1970. A systematic and zoogeographic study of some worth European coregonids // Biology of Coregonid Fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba Press. P.219–250.
- Holcik J. (ed.). 1989. The Freshwater Fishes of Europe. Vol.1, pt 2. Weisbaden: AULA-Verl. 469 p.
- Holmes J.C. 1961. Effects of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis dubius* (*Acanthocephala*). I. General effects and comparison with crowding // J. Parasitol. Vol.47. P.209–216.
- Holmes J.C. 1990. Helminth communities in marine fishes // Parasite Communities: Pattern and Processes / Eds. G.W. Esch, A.O. Bush, J.M. Aho. London: Chapman and Hall. P.101–130.
- Holmes J.C., Bonney R.E., Pacala S.W. 1979. Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach // Ecology. Vol.60. P.512–520.
- Holmes J.C., Price P.W. 1980. Parasite communities: the roles of phylogeny and ecology // Syst. Zool. Vol.29. P.203–213.
- Holmes J.C., Price P.W. 1986. Communities of parasites // Community Ecology: Patterns and Processes. Oxford: Blackwell Scientific. P.186–213.
- Janovy J.Jr., Clopton R.E., Percival T.J. 1992. The role of ecological and evolutionary influences in providing structure to parasite species assemblages // J. Parasitol. Vol.78b, No.4. P.630–640.
- Jermanska A. 1979. Susswasserfische des alteren Tertiars von Europa // Wiss. Beitr. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg. No.5. S.67–76.
- Jin F. 1995. Late Mesozoic Acipenseriformes (Osteichthyes: Actynopterigii) in Central Asia and their biogeographical implications // 6th Symp. Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota. Short Papers / Eds. A. Sun, Y. Wang. Beijing: China Ocean Press. P.15–22.
- Jin F., Tian Y., Deng S. 1995. An early fossil sturgeon (Acipenseriformes, Peipiaosteidae) from Fegning of Habei, China // Vertebr. Palasiatica. Vol.33. P.1–16.
- Jukes T.H., Cantor C.R. 1969. Evolution of protein molecules // Mammalian Protein Metabolism. New York: Academic Press. P.21–132.
- Kabata Z. 1969. Revision of the genus *Salmincola* Wilson, 1915 (Copepoda: Lernaeopodidae) // J. Fish. Res. Board Canada. Vol.26. P.2987–3041.
- Kabata Z. 1979. Parasitic Copepoda of British Fishes. London. 1600 p.
- Karabanov E.V., Prokopenko A.A., Williams D.F., Colman S.M. 1998. Evidence from Lake Baikal from Siberian Glaciation during oxygen-isotope substage 5d // Quaternary Res. Vol.50. P.46–55.

- Kennedy C.R. 1990. Helminth communities in freshwater fishes: structured communities or stochastic assemblages? // Parasite Communities: Pattern and Processes / Eds. G.W. Esch, A.O. Bush, J.M. Aho. London: Chapman and Hall. P.131–156.
- Kennedy C.R. 1995. Richness and diversity of macroparasite communities in tropical eels *Anguilla reinhardtii* in Queensland, Australia // Parasitology. Vol.111. P.233–245.
- Kennedy C.R., Bush A.O. 1994. The relationship between pattern and scale in parasite communities: stranger in a strange land // Parasitology. Vol.109. P.187–196.
- Kennedy C.R., Bush A.O., Aho J.M. 1986. Patterns in helminth communities: why are birds and fish different? // Parasitology. Vol.93. P.205–215.
- Kennedy C.R., Guegan J.-F. 1994. Regional versus local helminth parasite richness in British freshwater fish: saturated or unsaturated parasite communities? // Parasitology. Vol.109. P.175–185.
- Kennedy C.R., Guegan J.-F. 1996. The number of niches in intestinal helminth communities of *Anguilla anguilla*: are there enough spaces for parasites? // Parasitology. Vol.113. P.293–302.
- Khursevich G.K., Karabanov E.V., Williams D.F., Kuzmin M.I., Prokopenko A.A. 2000. Evolution of freshwater diatoms within the Baikal rift zone during the Late Cenozoic // Lake Baikal / Ed. K. Minoura. P.146–153.
- Kimmel P.G. 1975. Fishes of the Miocene-Pliocene Deer Butte Formation, Southeast Oregon // Univ. Michig. Mus. Paleontol. Pap. Paleontol. Vol.14. P.69–87.
- Kodedova I., Dolezel D., Brouckova M., Jirku M., Hypsa V., Lukes J., Scholz T. 2000. On the phylogenetic positions of the Caryophyllidea, Pseudophyllidea and Proteocephalidea (Eucestoda) inferred from 18S rRNA // Internat. J. Parasitol. vol.30, No.10. P.1109–1113.
- Kontula T., Kirilchik S., Vainola R. 2003. Endemic diversification of monophyletic cottoid fish species flock in Lake Baikal explored with mtDNA sequencing // Molec. Phylogenet. Evol. Vol.27. P.143–155.
- Koskinen M. 2002. Genetic studies of population history and contemporary microevolution in grayling (*Thymallus*: Salmonidae): Acad. Diss. Helsinki. 29 p.
- Koskinen M.T., Knizhin I., Primmer C.R., Schlotterer C., Weiss S. 2002. Mitochondrial and nuclear DNA phylogeography of *Thymallus* spp. (grayling) provides evidence of ice-age mediated environmental perturbations in the world's oldest body of fresh water, Lake Baikal // Molec. Ecol. Vol.11, No.12. P.2599–2611.
- Kral'ova I., Van de Peer Y., Jirku M., Van Ranst M., Scholz T., Lukes J. 1997. Phylogenetic analysis of a fish tapeworm, *Proteocephalus exiguus*, based on the small subunit rRNA gene // Molec. Biochem. Parasitol. Vol.84, No.2. P.263–266.
- Kukla G. 1987. Loess stratigraphy in Central China // Quaternary Sci. Rev. Vol.6. P.191–219.
- Kuznedelov K.D., Timoshkin O.A. 1993. Phylogenetic relationships of Baikalian species of Prorhynchidae turbellarian worms as inferred by partial 18S rRNA gene sequence comparisons // Molec. Marine Biol. Biotechnol. Vol.2. P.300–307.
- Lake Baikal. 1998 / Eds. O.M. Kozhova, L.R. Izmet'eva. Leiden: Backhugs Publishers. 447 p.
- Lattin G. 1967. Grundriss der Zoogeographie. Iena: Fischer Verlag. 602 p.
- Leong T.S., Holmes J.C. 1981. Communities of metazoan parasites in open water fishes of Cold Lake, Alberta // J. Fish. Biol. Vol.18. P.693–713.
- Li Sze-Chung. 1966. On a new subspecies of freshwater trout *Brachymystax lenok tsinlingensis*, from Taipaishan, Shensi, China // Acta Zool. Sin. Vol.3, No.1. P.203–215.
- Liebers D., Helbig A.J., de Knijff P. 2001. Genetic differentiation and phylogeography of gulls in the *Larus cachinnans-fuscus* group (Aves: Charadriiformes) // Molec. Ecol. Vol.10. P.2447–2462.
- Litwin R.J., Smoot J.P., Durika N.J., Smith G.I. 1999. Calibrating Late Quaternary terrestrial climate signals radiometrically dated pollen evidence from the southern Sierra Nevada, USA // Quaternary Sci. Rev. Vol.18. P.1151–1171.

- Liu H. 1963. The discovery of double-armored herrings from Itu, Hupei // *Vertebr. Palasiatica*. Vol.7, No.1. P.31–37.
- Liu H., Su T. 1962. Pliocene fishes from Yüshe Basin Shansi // *Vertebr. Palasiatica*. Vol.3, No.1. P.1–47.
- Logatchev N.A. 1993. History and geodynamics of Lake Baikal Rift in the context of the Eastern Siberia Rift system: a review // *Bul. Centr. Rech. Explor.-Prod. Elf Aquitaine*. Vol.17, No.2. P.353–370.
- Lotz J.M., Font W.F. 1985. Structure of enteric helminth communities in two populations of *Eptesicus fiscus* (*Chiroptera*) // *Canad. J. Zool.* Vol.63. P.2969–2978.
- Lotz J.M., Font W.F. 1994. Excess positive associations in communities of intestinal helminths of bats: A rekind null hypothesis and a test of the facilitation hypothesis // *J. Parasitol.* Vol.103. P.127–138.
- Ludwig A., May B., Debus L., Jenneckens I. 2000. Heteroplasmy in the mtDNA control region of sturgeon (*Acipenser*, *Huso* and *Scaphirhynchus*) // *Genetics*. Vol.156. P.1933–1947.
- Mangerud J., Dokken T., Hebbeln D. et al. 1998. Fluctuations of the Svalbard-Barents sea ice sheet during the last 150 000 years // *Quaternary Sci. Rev.* No.17. P.11–42.
- Margolis L., Arthur J.B. 1979. Synopsis of the parasites of fishes of Canada. 270 p. (Bull. Fish. Res. Board Canada. No.199.)
- Mariaux J. 1998. A molecular phylogeny of the Eucestoda // *J. Parasitol.* Vol.84, No.1. P.114–124.
- Mats V.D. 1993. The structure and development of the Baikal rift depression // *Earth Sci. Rev.* Vol.34. P.81–118.
- Matveev A.N., Pronin N.M., Samusenok V.P., Bronte Ch.R. 1998. Ecology of Siberian taimen *Hucho taimen* in the Lake Baikal basin // *J. Great Lakes Res.* Vol.24, No.4. P.905–916.
- May R.M. 1971. Patterns in multi-species communities // *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. Oxford: Blackwell. P.197–227.
- Mayden R.L., Kuhajda B.R. 1996. Systematics, taxonomy, and conservation status of the endangered Alabama sturgeon, *Scaphirhynchus suttkusi* Williams and Clemmer (Actinopterygii, Acipenseridae) // *Copeia*. P.241–275.
- Mcmanud J., Oppo W., Cullen J. 1996. A 0.5-million-year record of millennial scale climate variability in the North Atlantic // *Science*. No.273. P.971–975.
- Mori T. 1930. On the freshwater fishes from the Tumen River, Korea, with description of new species // *J. Chosen Nat. Hist. Soc.* No.11. P.39–49.
- Murray V. 1989. Improved double-stranded DNA sequencing using the linear polymerase chain reaction // *Nucl. Acids Res.* Vol.21. P.88–89.
- Nalbant T. 1993. Some problems in the systematics of the genus *Cobitis* and its relatives (Pisces, Ostariophysi, Cobitidae) // *Rev. Roum. Biol. Ser. Biol. Anim.* Vol.38, No.2. P.101–110.
- Nalbant T., Holcik J., Pivnicka K. 1970. A new loach, *Cobitis granoei olivai* ssp. n. from Mongolia, with some remarks on the *Cobitis elongata-bilseli-macrostigma* group (Pisces, Ostariophysi, Cobitidae) // *Vestn. Ceskoslov. Spolecn. Zool.* Vol.34, No.2. P.149–167.
- Nelson E.M. 1949. The opercular series of the Catostomidae // *J. Morphol.* Vol.85, No.3. P.559–567.
- Obrhelova N. 1967. Cyprinoidei (Pisces) aus dem Hangenden des miozänen Braunkohlenflöses Nordböhmens // *Palaeontographica. Ser. A. Bd 126*. S.141–179.
- Obrhelova N. 1969. Die Karpentfische Cyprinoidei im tschechoslowakischen Süßwassertertiär // *Casop. Miner. Geol.* Bd 14, No.1. S.39–52.
- Olson P.D., Littlewood D.T., Bray R.A., Mariaux J. 2001. Interrelationships and evolution of the tapeworms (Platyhelminthes: Cestoda) // *Molec. Phylogenet. Evol.* Vol.19, No.3. P.443–467.
- Patterson C. 1967. Teleostei // *The Fossil Record / Eds. W.B. Harland et al.* London: Geol. Soc. P.564–666.
- Politov D.V., Bickham J.W., Patton J.C. 2004. Molecular phyleography of Palearctic and Nearctic ciscoes // *Ann. Zool. Fenn.* Vol.41. P.13–23.

- Politov D.V., Gordon N.Y., Makhrov A.A. 2002. Genetic identification and taxonomic relationships of six Siberian *Coregonus* species // Arch. Hydrobiol. Spec. Iss. Adv. Limnol. Vol.57. P.21–34.
- Pronin M. 1998. List of parasites // Lake Baikal. Evolution and Biodiversity / Eds. O.M. Kozhova, L.R. Izmet'eva. Leiden: Backhugs Publishers. P. 417–447.
- Pronin N.M. 2002. Diversity and phylogenetic issues of parasites in Lake Baikal fish // Ancient Lakes: Speciation, Development in Time and Space, Natural History (3rd Internat. Symp., Irkutsk, Russia, 2–7 Sept., 2002). Novosibirsk: Nauka. P.138.
- Pugachev O.N. 2000a. Infracommunities structure and composition // Internat. Symp. «Ecological Parasitology on the Turn of Millennium». SPb. P.26–27.
- Pugachev O.N. 2000b. Infracommunities structure and composition // Bull. Scand. Soc. Parasitol. Vol.10, No.2. P.49–54.
- Pugachev O.N. 2001. Parasites of lenok, *Brachymystax lenok* (Salmonidae), and their communities // New Contributions to Freshwater Fish Research. SPb. P.207–219. (Proc. Zool. Inst. RAS. Vol.287.)
- Ramrath A., Zolitschka B., Wulf S. et al. 1999. Late Pleistocene climatic variations as recorded in two Italian maar lakes // Quaternary Sci. Rev. Vol.18. P.977–992.
- Rohling E.J., Fenton M., Jorissen F.J. et al. 1998. Magnitudes of sea-level lowstands of the past 500,000 years // Nature. No.394. P.162–165.
- Rusinek O.T., Bakina M.P., Nikolski A.V. 1996. Natural infection of the calanoid crustacean *Epischura baicalensis* by procercoids of *Proteocephalus* sp. in Lisvenichnyi Bay, Lake Baikal // J. Helminthol. Vol.70. P.237–247.
- Rusinek O., Kuznedelov K., Rusinek E. 2000. Preliminary data on nucleotide sequences of 18S rDNA of two species of crustacean parasites from Lake Baikal // Bull. Scand. Soc. Parasitol. Vol.10, No.2. P.128.
- Rusinek O.T., Kuznedelov K.D., Kritskaya U.A., Rusinek E.V., Klyuchevskaya A.A. 2000. Morphology and gene systematics of some cestode species of the order Pseudophyllidea fish and birds parasites in Lake Baikal // Biodiversity and Dynamics of Ecosystems in North Eurasia. Vol.1, pt 3–4. Novosibirsk. P.95–96.
- Rutte E., Backer-Platen J. 1980. Cypriniden-Schlundzähne (Pisces) aus dem Känozoikum der Türkei // Newslett. Stratigr. Bd 8, No.3. S.119–122.
- Saitou N., Nei M. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // Molec. Biol. Evol. Vol.4. P.406–425.
- Scott W.B., Crossman E.J. 1973. Freshwater Fishes of Canada. 966 p. (Bull. Fish. Res. Board Canada. Vol.184.)
- Sideleva V.G. 2001. List of fishes from Lake Baikal with descriptions of new taxa of cottoid fishes // New Contributions to Freshwater Fish Research. SPb. P.45–80. (Proc. Zool. Inst. RAS. Vol.287.)
- Sideleva V.G. 2002. Hypothesis of fish speciation in Lake Baikal // Ancient Lakes: Speciation, Development in Time and Space, Natural History (3rd Internat. Symp., Irkutsk, Russia, 2–7 Sept., 2002). Novosibirsk: Nauka. P.169.
- Skerikova A., Hypsa V., Scholz T. 2001. Phylogenetic analysis of European species of *Proteocephalus* (Cestoda: Proteocephalidae): compatibility of molecular and morphological data, and parasite-host coevolution // Internat. J. Parasitol. Vol.31, No.10. P.1121–1128.
- Slobodyanyuk S.Ja., Pavlova M.E., Kirilchik S.V., Novitskii A.V. 1994. The evolutionary relationships of two families of cottoid fishes of Lake Baikal (East Siberia) as suggested by analysis of mtDNA // J. Molec. Evol. Vol.40. P.392–399.
- Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S. 2002. Stability of spatial and temporal structure of the pelagial and species formation in Baikal // Ancient Lakes: Speciation, Development in Time and Space, Natural History (3rd Internat. Symp., Irkutsk, Russia, 2–7 Sept., 2002). Novosibirsk: Nauka. P.174.
- Smith G.R. 1981. Late Cenozoic freshwater fishes of North America // Annu. Rev. Ecol. Syst. Vol.12. P.163–169.

- Smith S.H. 1957. Evolution and distribution of the Coregonids // J. Fish. Res. Board Canada. Vol.14, No.4. P.599–604.
- Sokolov L.I., Vasil'ev V.P. 1989. *Acipenser baeri* Brandt, 1869 // The Freshwater Fishes of Europe. General Introduction to Fishes Acipenseriformes. Vol.1/2. Wiesbaden: AULA-Verlag. P.263–284.
- Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Knizhin I.B., Matveev A.N., Sokolov A.V., Shimisu I. 2002a. Evolution of the *Coregonus lavaretus* complex in the Baikal Rift zone: a preliminary molecular-biological study // Ancient Lakes: Speciation, Development in Time and Space, Natural History (3rd Internat. Symp., Irkutsk, Russia, 2–7 Sept., 2002). Novosibirsk: Nauka. P.182.
- Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S., Kiril'chik S.V., Shimisu I. 2002b. Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* Georgi as a part of *C. lavaretus* complex (as revealed by mtDNA survey and confirmed by using nuclear DNA marker) // Ancient Lakes: Speciation, Development in Time and Space, Natural History (3rd Internat. Symp., Irkutsk, Russia, 2–7 Sept., 2002). Novosibirsk: Nauka. P.183.
- Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S., Kiril'chik S.V., Griffiths D., Belikov S.I. 2002c. The taxonomic position of the Lake Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi), as revealed by sequence analysis of the mtDNA cytochrome b gene and control region // Arch. Hydrobiol. Spec. Iss. Adv. Limnol. Vol.57. P.97–106.
- Sun J., Ding Zh., Liu T. et al. 1999. 580.000 year environmental reconstruction from aeolian deposits at the Mu Us Desert margin, China // Quaternary Sci. Rev. Vol.18. P.1351–1364.
- Tomodo Y., Kodera H., Nakajima T., Yasuno T. 1977. Fossil freshwater fishes from Japan // Tiscigarcuronsju. No.14. P.221–243.
- Tzedakis P.C., Andrieu V., Beaulieu J.-L. et al. 1997. Comparison of terrestrial and marine records of changing climate of the last 500,000 years // Earth Planet. Sci. Lett. No.150. P.171–176.
- Uyeno T. 1961. Late Cenozoic cyprinid fishes from Idaho with notes on other fossil minnows in North America // Pap. Michig. Acad. Sci. Arts Lett. Vol.46. P.329–344.
- Valtonen E.T., Julkunen M. 1995. Influence of the transmission of parasites from prey fishes on the composition of the parasite community of a predatory fish // Canad. J. Fish. Aquatic Sci. Vol.52. P.233–245.
- Van de Peer Y., De Wachter R. 1994. TREECON for Windows: a software package for the construction and drawing of evolutionary trees for the Microsoft Windows environment // Comp. Appl. Biosci. Vol.10. P.569–570.
- Vasil'ev V.P., Vasil'eva E.D. 1994. The karyological diversity in spined loaches from genera *Cobitis* and *Sabonejewia* // Fishes and Their Environment: VIII Congr. Soc. Eur. Ichthyol. Oviedo. P.67.
- Wang Jiangke, Li G., Wang Jinsan. 1981. The Early Tertiary fossil fishes from Sanshui and its adjacent basin, Guangdong // Palaentol. Sinica. N. Ser. No.22. P.1–90.
- Weitzman S.N. 1960. The systematic position of Piton's presumed characid fishes from the Eocene of Central France // Stanford Ichthyol. Bull. Vol.3. P.114–123.
- Whittaker R.H. 1975. Communities and Ecosystems. 2nd ed. New York: Macmillan. 387 p.
- Wiltshcko R., Wiltshcko W. 1999. Das Orientierungssystem der Vögel. II. Zugorientierung // J. Ornithol. Bd 140, Hf.3. S.273–308.
- Zhang M., Zhou J., Qin D. 1985. Tertiary fish fauna from coastal regions of Bahai Sea // Mem. Inst. Vertebr. Palaeontol. Acad. Sinica. No.17. P.1–60.
- Zheng Z., Lei Z.-Q. 1999. A 400.000 year record of vegetational and climatic changes from a volcanic basin, Leizhou Peninsula, southern China // Quaternary Sci. Rev. Vol.145. P.339–362.
- Zubakov V.A., Borzenkova I.I. 1990. Global palaeoclimate of the Late Cenozoic. Amsterdam: Elsevier. 472 p. (Developments in Palaeontology and Stratigraphy. Vol.12.)

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ПАРАЗИТОВ И СВОБОДНОЖИВУЩИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

- Abothrium gadi* 17
Acanthobdella peledina 46, 69, 86, 100, 102
Acanthocephala 327, 520
Acanthocephala gen. sp. 82, 100, 247, 315, 326, 336, 340, 452
Acanthocephales 327, 520
Acanthocephalli sp. 126
Acanthocephalus anguillae 119
A. lucii 119, 129
A. tenuirostris 162
Acanthogammarus victorii 241, 451
Achtheres 88, 453
A. percarum 190, 192, 337, 453, 454
Acrobothriidae 506, 510
Acrolichanus auriculatum 28, 29, 334, 448, 449
Allocreadium baueri 162
A. isoporum 118, 125, 126, 128, 129, 131–135, 137, 141, 142, 144, 159, 160, 162, 164–166, 169, 190, 201, 215, 237, 335, 340, 351, 374, 448, 449
A. laymani 192
A. markewitschi 162
A. transversale 137, 145, 152, 170
Amphicotylidae 17
Amphilina 31
A. foliacea 28–31, 33, 39, 333, 445–447
A. japonica 33
Amphilinida 327, 416, 446, 520
Amphipoda 70
Anchistrocephalus microcephalus 17
Ancylodiscooides parasiluri 355
Ancyrocephalidae 445
Ancyrocephalus brachus 144
A. curtus 359, 360
A. paradoxus 136, 191
A. percae 191
Anisakis sp. 162
Annelida 327, 520
Anodonta cygnea 162
A. c. sedakovi 119, 129, 192
A. sedakovi 138
Anthobothrium laciniatum 18
Apharingostrigea cornu 170
Apiosoma 441
A. amoebae 117, 136, 144, 160, 168, 191
A. baicalensis 237, 331, 339, 341, 438
A. baueri 127, 144, 151, 168, 191
A. campanulatum 117, 144, 168, 176, 191, 331, 356, 438
A. carpelli 176
A. conica 144, 191
A. doliaris 151
A. incertum 144, 237, 331, 339, 438
A. kesslerii 232, 331, 339, 341, 438
A. longiciliaris 144, 151, 176
A. lopuchinae 151
A. megamiconucleatum 117, 183, 331, 438
Apiosoma miniciliatum 144
A. minimiconucleatum 117
A. mucusani 232, 331, 339, 341, 438
A. paracotti 237, 331, 339, 341, 438
A. peculiariformis 144
A. phoxini 144
A. piscicolum 136, 151, 168, 331, 438
A. robusta 144
A. thymalli 99, 101, 331, 438
A. uschkani 331, 339, 341, 438
Apiosoma sp. 66, 99, 101, 117, 136, 176, 190, 191, 201, 210, 211, 215, 218, 219, 223, 224, 229, 232, 237, 287, 292, 301, 305, 307, 315, 326, 327, 331, 339, 351, 358, 438
Arachnida 416
Argulus coregoni 360
A. foliaceus 119, 138, 162, 170, 184, 192
Arthropoda 16, 17, 327, 517, 520
Ascarophis skrjabini 29, 30, 46, 48, 56, 63, 66, 85, 99, 102, 184, 219, 229, 237, 336, 340, 450, 451
Aspidogaster conchicola 374
Aspidogastrea 416, 520
Asymphylogaster markewitschi 128, 162, 170

- A. tincae* 137, 162
Azygia lucii 45, 85, 118, 162, 183, 192, 335, 448, 449
A. mirabilis 474
A. robusta 41, 45, 48, 54, 56, 57, 60, 85, 102, 118, 181, 183, 335, 448, 449
- Baicalobdella* 488
B. cottidarum 219, 229, 236, 237, 336, 340, 341, 453
B. torquata 29–31, 39, 119, 200–202, 215, 219, 229, 237, 336, 340, 341, 453, 468
Baicalotrema polymorphum 201, 211, 214, 215, 219, 224, 229, 237, 253, 261, 266, 285, 287, 292, 301, 305, 315, 326, 334, 340, 448
Basanistes 88, 453, 454
B. briani 17, 41, 42, 46, 54, 102, 337, 454, 455, 517
B. woskoboynikovi 46, 56, 57, 337, 454, 455
Bipolarina 441
Bivalvalida 441
Bivalvia 327, 416, 455, 520
Bosmina longirostris 241
Bothriocephalus opsariichthydis 219, 224, 229, 334, 340, 446
B. scorpii 17
Bothriocephalus sp. 99, 219, 224, 229, 334, 340, 446
Brachyphallus crenatus 183
Brandtia lata 236
Bucephalus polymorphus 118, 128, 137, 162, 169, 192, 334, 448
Buldowskia sp. 360
Bunodera luciopercae 102, 118, 128, 137, 162, 183, 190, 192, 334, 448, 449
- Calanoida 261
Calanus pacificus
Calliobothrium sp. 18
Callitetrarhynchus gracilis 18
Camallanus lacustris 85, 118, 128, 162, 184, 192, 196, 199
C. truncatus 118
Cancrincola plumipes 18
Capriniana piscium 85, 117, 191, 330, 438
Capriniana sp. 66, 99, 101, 136, 191, 307, 330, 351, 438
Carinogammarus pulchellus 241
C. rhodophthalmus 241
C. seidlitzii 241
Caryophyllaeides fennica 125, 127, 129, 137, 159–161, 167, 169, 333, 445–447
Caryophyllaeus laticeps 137, 161, 333, 445–447
Caryophyllidea 446
Caudomyxum 442
C. cristatum 181, 441
C. nanum 183, 329, 440
Cauloxenus 88
Centrocestus armatus 170
Ceratomyxidae 441
Cestoda 17, 327, 416, 516, 520
Cestodes gen. sp. 99, 126
Chilodonella hexasticha 169
C. piscicola 160
Chilodonella sp. 99
Chironomidae 356
Chloromyxum 442
C. carassii 168
C. coregoni 69, 70, 85, 90
C. cristatum 160
C. cyprini 167, 168, 329, 440
C. dubium 181, 183, 329, 440
C. esocinum 116, 117, 329, 440
C. fluviatile 134, 136, 151, 160, 329, 440
C. legeri 160
C. mucronatum 181, 183, 329, 440
C. thymalli 96–99, 101, 329, 440, 442
Ciliophora 327, 520
Clistohtrium montaukensis 18
Clausocalanus ingens 18
Cnidaria 327, 520
Cnidosporida 327
Coccidea 327, 520
Coccidiida 416
Codonobdella 488
C. truncata 253, 257, 261, 262, 285, 291, 292, 296, 300, 301, 305, 327, 336, 340, 341, 453
Colletopterum ponderosum sedakovi 100, 102, 337, 455
Colletopterum sedakovi 350, 351
Comephoronema werestschagini 46, 99, 102, 181, 184, 200, 201, 210, 211, 215, 219, 224, 229, 230, 232, 236, 237, 242, 243, 246, 247, 251, 278–281, 285–287, 291, 292, 295, 296, 300, 301, 305, 310, 315, 326, 335, 340, 450, 451, 487

- Contracaecum microcephalum* 162
C. osculatum 46, 351
C. o. baicalensis 26, 41, 42, 46, 64–66, 68, 70, 71, 77, 82–85, 90, 96–99, 102, 181, 182, 184, 210, 211, 215, 218, 219, 223, 224, 229, 230, 232, 236, 237, 242, 243, 246, 247, 251, 253, 257, 261, 286, 287, 291, 292, 295, 296, 300, 301, 305, 318, 322–327, 336, 340, 341, 350, 377, 450, 489–492
Contracaecum sp. 46, 360
Copepoda 70, 508
Coregonicola 88, 453
C. baicalensis 286, 287, 305, 337, 340, 342, 454, 455
C. orientalis 69, 86, 90
Corynosoma semerme 69, 184
C. strumosum 69
Costia necatrix 168, 360
Crepidostomum farionis 29, 30, 45, 48, 65, 66, 79, 82–85, 97–99, 101, 183, 201, 215, 219, 224, 229, 230, 232, 236, 237, 247, 251, 252, 257, 261, 266, 285, 291, 292, 295, 296, 305, 335, 340, 448, 449, 490
C. metoecus 45, 101
Crepidostomum sp. 60
Crossobothrium longicolle 18
Crustacea 17, 327, 416, 520
Cryptobia acipenseris 33
C. branchialis 176
C. cotti 219, 224, 229, 270, 285, 287, 292, 305, 307, 328, 339, 341, 439
C. litoralis 219, 229, 328, 339, 341, 439
C. litoralis percae 191, 328, 341, 439
C. lomakini baicalensis 219, 229, 237, 328, 339, 341, 439
C. zaikai 206, 215, 287, 296, 305, 307, 323, 326, 328, 339, 341, 439
Cryptobia sp. 206, 215, 232, 328, 339, 439
Cryptobia sp. 2 237, 328, 339, 439
Cryptorhynchus pusillus 169
Crypturopus inflatus 236
Cucullanus lebedevi 8, 29–31, 33, 39, 336, 449–451
C. sphaerocephalus 29, 31, 33, 336, 449–451
C. truttiae 31, 46, 60, 85, 99, 102, 336, 450, 451
Cyathocephalidae 17
Cyathocephalus 504, 510
C. truncatus 17, 18, 41, 43, 45, 48, 56, 60, 64–66, 69, 77, 82–85, 97–99, 101, 118, 128, 161, 183, 191, 237, 334, 340, 445–447, 504–510
Cyclopoida 261
Cyclops kolensis 217, 241, 346, 446, 493
C. vicinus 446
Cyclozoninae 31
Cyrtostomata 416
Cystidicola farionis 41, 42, 46, 49–52, 54, 56, 58, 61–63, 65, 66, 69, 79, 82–85, 96–99, 102, 118, 336, 449, 450, 451
Cystidicoides ephemeridarum 46, 85
C. tenuissima 102, 184, 192
Cystobranchnus mammilatus 184
Cystoospioida 31
Cystoopsis acipenseris 33
Dactylogyridae 442
Dactylogyridea 456
Dactylogyryus 155
D. alatus 127, 136, 332, 443, 444
D. a. f. major 161
D. a. f. minor 161, 332, 443, 444
D. anchoratus 169
D. arcuatus 169
D. auriculatus 8, 367, 368, 370, 379, 444
D. baueri 8, 167, 169, 171–174, 332, 443, 444
D. borealis 117, 143, 144, 146–151, 332, 443–445
D. colonus 218, 219, 227, 229, 253–258, 261, 262, 266–275, 277, 278, 281–287, 290–296, 298–307, 310, 311, 313–315, 318, 326, 332, 339, 341, 405, 411, 443–445, 502
D. cordus 134, 136, 332, 444
D. crassus 169
D. crucifer 159–161, 332, 443, 444
D. dulkeiti 8, 167, 169, 171, 332, 443, 444
D. extensus 374
D. formosus 8, 167, 169, 171, 332, 443, 444
D. inexpectatus 8, 167, 169, 171, 332, 443, 444
D. intermedius 169, 171, 332, 443, 444
D. micracanthus 161
D. nanus 161
D. nasalis 127, 161
D. phoxini 143, 144, 148, 332, 443
D. ramulosus 127, 134, 136, 161, 332, 444
D. rarissimus 161
D. similis 127, 136, 161
D. sphyrna 161

- D. suecicus* 161
D. tuba 125, 127, 136, 161, 332, 444
D. vastator 169, 374
D. wegeneri 169
D. yinwenyingae 127
Daphnia longispina 241
Dermocystidium lenoki 44
D. percae 190, 191, 332, 439
D. salmonis 191
Dermocystidium sp. 44
Deropristidae 31
Desmidocercella numidica 192
Diaptomus 361
D. incongruens 361, 493
Dicylbothriidae 31, 442
Dicylbothrium armatum 29–31, 33, 36–39, 333, 442–444
Digramma interrupta 134, 137, 169, 334, 446, 447
Diphyllbothriidae 17, 505, 506
Diphyllbothrium dendriticum 8, 17, 41, 42, 45, 56, 57, 64–66, 69, 76–78, 82–85, 90, 97–99, 101, 181–183, 200–202, 210, 211, 215, 219, 223, 224, 227, 229, 230, 232, 236, 237, 242, 243, 245–247, 251, 253, 256, 257, 259, 261–263, 266, 285–287, 291, 292, 300, 301, 305–307, 310, 314, 315, 318, 322, 323, 326, 333, 340, 345, 346, 446, 447, 490, 492–494, 496, 497, 499, 500, 501
D. ditremum 41, 42, 54, 56, 57, 63, 64, 66, 69, 70, 76–78, 82–86, 99, 101, 200–202, 210, 211, 215, 219, 223, 224, 227, 229, 230, 232, 242, 243, 245, 251, 307, 322, 323, 326, 333, 346, 446, 447, 490
D. latum 18, 118, 183, 191
D. minus 65
D. stemmacephalum 17
D. strictum 65
Diphyllbothrium sp. 45, 58, 201, 211, 215, 224, 229, 243, 333, 340, 446
Diplocotyle olrikii 69, 85
Diplomonadea 327, 416, 520
Diplostomulum sp. 1 360
Diplostomum 354
D. chromatophorum 101, 128, 129, 137, 170, 181, 183, 335, 358, 373, 374, 448
D. commutatum 101, 128, 137, 145, 149, 152, 161, 166, 167, 335, 448
D. flexicaudatum 128
D. gasterostei 197, 198, 199
D. helveticum 64, 66, 101, 128, 129, 137, 161, 335, 448
D. huronensis 161
D. indistinctum 128
D. mergi 101, 137, 161, 170, 335, 448
D. paracaudum 128, 137, 335, 448
D. paraspathaceum 64, 66, 98, 101, 128, 129, 137, 161, 170, 183, 192, 335, 346, 448
D. phoxini 145, 148, 149, 152, 158
D. pungiti 358
D. rutili 101, 128, 129, 137, 161, 183, 335, 358, 373, 374, 448
D. spathaceum 29–31, 36, 83–85, 97, 101, 114–116, 118, 123, 125, 128, 132, 134, 135, 137, 145, 152, 160, 161, 167, 170–172, 181, 183, 190, 192, 230, 232, 335, 340, 350, 351, 356, 358, 367, 368, 374, 448, 490
D. volvens 128, 137, 181, 184, 190, 197–199, 335, 350, 351, 448
D. yogoenum 128, 192
Diplostomum sp. 45, 66, 79, 99, 101, 118, 145, 149, 335, 448
Diplozooidae 442
Diplozoon paradoxum 134, 137, 159, 161, 169, 183, 333, 374, 442–444
Diptera 356, 450
Discocotyle sagittata 70, 85, 90, 101
Echinochasmus milvi 170
Echinorhynchus borealis 29, 30, 41, 43, 46, 66, 67, 83, 84, 86, 102, 116, 118, 129, 159, 162, 181, 182, 184, 190, 192, 200, 201, 206, 215, 219, 229, 230, 232, 236–240, 247, 253, 257, 261, 266, 270–273, 278, 281, 285–287, 291, 292, 301, 305, 313–318, 322, 323, 326, 327, 336, 340, 350, 351, 451, 452
E. clavula 46, 100
E. cryophilus 46
E. gadi 184
E. rutili 31
E. salmonis 29–31, 41, 46, 54, 56, 63, 64, 66, 69, 70, 83, 84, 86, 97, 98, 100, 102, 116, 118, 129, 138, 162, 184, 192, 200, 201, 214, 215, 219, 229, 230, 232, 236, 237, 242, 243, 247, 251, 253, 257, 261, 270, 274, 285–287, 291, 292, 295, 296, 300, 301, 305, 318, 326, 336, 340, 350, 351, 373, 374, 451, 452, 490

- E. s. baicalensis* 82, 86, 90, 102, 119, 192, 201, 206, 211, 215, 219, 224, 229, 232, 237, 247, 270, 285, 287, 305, 307, 323, 326, 336, 340, 341, 452, 503
E. s. salmonis 86, 90, 102, 118, 184, 192, 201, 215, 219, 224, 229, 232, 247, 287, 305, 336, 340, 451, 452, 489
E. truttiae 84, 86, 100, 102, 118, 336, 452
Echinorhynchus sp. 60
Echinostoma revolutum 137, 192
Echinostoma sp. 360
Echinostomatidae gen. sp. 1 360
Echiuropus macronichus 241
Eimeria carpelli 144, 151, 201, 215, 232, 307, 328, 339, 360, 439
E. esoci 117, 328, 439
E. leucisci 136, 328, 341, 439
E. percae 191, 328, 439
Eimeria sp. 29, 31, 99, 328, 439
Eoacanthocephala 416
Ephemeroptera 450
Epischura baicalensis 217, 241, 346, 446, 493
Epistylis lwoffi 191
E. kronverci 144
E. nympharum 232, 331, 339, 438
Epistylis sp. 237, 307, 331, 339, 438
Ergasilidae 453
Ergasilus 453
E. briani 46, 97, 102, 129, 134, 138, 143, 145, 152, 159, 162, 167, 170, 192, 336, 360, 453, 454
E. sieboldi 66, 86, 116, 119, 125, 126, 129, 138, 159, 160, 162, 167, 170, 184, 192, 336, 350, 351, 374, 453, 454
Eubothrium 510, 513
E. acipenserinum 33
E. crassum 17, 41, 45, 56, 57, 60, 64, 66, 69, 83–85, 181–183, 334, 346, 349, 446, 447, 510–513
E. rugosum 183, 188, 189
E. salvelini 17, 45, 511, 513
Eucalanus inermis 18
Eucyclops serrulatus 18, 361, 493
Eudiplozoon nipponicum 169, 374
Eulimnogammarus cyanoides 451
E. gerstaeckeri 241
E. verrucosus 236, 252, 451
Eusporina 441
Eustrongylides excisus 145
Eustrongylides sp. 45, 192
Euterpina acutifrons 18
Exorchis oviformis 355
Gangesia parasiluri 351, 379
Glugea anomala 183, 307, 328, 339, 439
G. fennica 183, 328, 439
Glugea sp. 29, 31, 329, 439
Gmelinoides fasciatus 236, 252, 373, 451
Grillotia heronensis 18
Gyrocotyle rugosa 17
Gyrodactylidae 442, 445
Gyrodactylus 155, 179, 502
G. anudarini 175, 176, 333, 444
G. aphyae 150, 151, 333, 443, 445
G. asiaticus 44
G. baicalensis 200–202, 205, 206, 210–212, 215, 219, 223, 224, 227, 229, 230, 232, 236, 237, 266, 270, 274, 278, 281–292, 300, 301, 304–307, 333, 339, 341, 443–445
G. brachymystacis 45
G. bychowskianus 210–212, 215, 218, 219, 223, 224, 229, 286, 287, 291, 292, 305, 333, 339, 341, 443–445
G. carassii 127, 137, 161, 169
G. cernuae 118, 191
G. comephori 242–248, 250, 251, 333, 340, 341, 412, 443–445
G. decorus 118
G. s. elegans 8, 367, 444
G. glehni 359, 360
G. gussevi 351, 443, 445
G. laevis 127, 137
G. lenoki 8, 41, 44, 53, 333, 443, 445
G. llewellyni 151
G. longiradix 161, 191
G. longoacuminatus 169
G. l. f. minor 169
G. lotae 8, 181–183, 333, 443, 444
G. lucii 116, 118, 191, 333, 443, 444
G. macracanthus 176, 333
G. macronichus 144, 152, 443–445
G. magnificus 8, 150, 151, 333, 443, 445
G. medius 169
G. pannonicus 8, 150, 151, 333, 443, 445
G. perccotti 356, 358–360, 443, 445
G. phoxini 8, 118, 144, 150, 152, 333, 443, 445
G. prostae 127, 137, 161, 444
G. scardinii 161

- G. sibiricus* 8, 175, 176, 178, 333, 443, 445
G. sprostonae 371–374, 376, 443
G. taimeni 8, 45, 51, 52, 56, 57, 63, 333, 443–445
G. thymalli 101
G. vimbi 127
G. yukhimenkoi 176
Gyrodactylus sp. 57, 58, 152, 333, 444
Gyrodactylus sp. 3 176
- Haplosporidea 416
Hebesoma violentum 360, 365
Hemiclepis marginata 119, 170, 184
Hemiophrys macrostoma 191
Henneguya 442, 502
H. alekseevi 359, 360
H. bayerii 243, 330, 339, 341, 440
H. cerebralis 96–99, 101, 330, 440
H. creplini 191
H. cutanea 160, 330, 440
H. donecae 168
H. lobosa 116, 117, 159, 190, 330, 440
H. oviperda 117, 473
H. psorospermica 117, 190, 191, 330, 440, 473
H. schisura 117, 474
H. zschokkei 44, 64–66, 68, 69, 82–85, 330, 440, 442
Hexamita truttae 66, 85, 98, 99, 101, 134, 136, 183, 329, 438
Hexamita sp. 85, 90, 206, 210, 211, 215, 219, 229, 287, 305, 329, 339, 438
 Hirudinea 327, 416, 520
Hoferellus 442
H. carassii 167, 168, 171
H. cyprini 8, 330, 440
Hunterella nodulosa 17
 Hydrozoa 327, 520
 Hymenostomatida 416
Hysteromorpha triloba 128, 137, 161
- Ichthyobronema hamulatum* 46, 184, 192, 201, 211, 215, 219, 224, 229, 232, 237, 242, 243, 247, 287, 291, 292, 300, 301, 305, 310, 336, 340, 450, 451
I. orthocephalum 46
Ichthyocotylurus erraticus 45, 66, 85, 99, 102, 335, 448
I. pileatus 85, 118, 128, 137, 145, 152, 162, 192, 230, 232, 286, 287, 291, 292, 305, 335, 340, 448
I. platycephalus 128, 137, 162, 170, 192
I. variegatus 118, 190, 192, 196, 199, 335, 358, 448
Ichthyocotylurus sp. 118, 335, 448
Ichthyocotylurus sp. 1 360
Ichthyophthirius multifiliis 66, 67, 117, 127, 144, 167, 169, 176, 183, 330, 373, 374, 438
Isoparorchis hypselobagri 170
- Juga* 53, 58
- Khawia parva* 169
K. rossitensis 169, 333, 445–447
K. sinensis 8, 372–374, 376, 378, 379, 445–447
 Kinetoplastida 327, 416, 520
 Kinetoplastidea 327, 520
- Lecithaster gibbosus* 69
Lepeophtheirus salmonis 18
Leptodiptomus sicilis 18
Leptotheca 441
L. subsphaerica 64–66, 68, 70, 97, 99, 101, 329, 341, 440
Lernaea cyprinacea 170, 360
L. elegans 374
 Lernaeopodidae 17, 88, 89, 453, 454, 508
Ligula columbi 176, 334, 446
L. intestinalis 17, 45, 118, 128, 134, 137, 144, 152, 159–161, 169, 232, 236, 237, 334, 340, 446, 447, 506
 Ligulidae 17
Limnodrilus 379
 Lubomirskiidae 427
- Macrocylops albidus* 493
Macroderoides flavus 474
Macrohectopus branickii 63, 65, 241, 491
Macroperiopus sp. 236
Marsupiobothrium sp. 18
Mesocyclops crassus 361
M. leuckarti 361, 493
Metagonimus 58, 354
M. katsuradai 170
M. yokogawai 170, 176, 360
 Microspora 327, 520
 Microsporea 327, 520
 Microsporidea 416
 Microsporidia gen. sp. 44

- Micruropus ciliodorsalis* 252, 373, 451
M. litoralis 236
M. minutus 236
M. possolskii 252, 373, 451, 452
M. wahlі 236, 241
Mollusca 327, 520
Monogenea 18, 327, 416, 520
Myxidiidae 68, 441
Myxidium 419, 441, 502
M. lieberkuhni 116, 117, 329, 440, 473
M. macrocapsulare 8, 117, 143, 144, 150, 151, 154, 329, 440
M. omuli 66, 68, 70, 329, 341, 440–442
M. perniciosum 205, 206, 210, 211, 215, 218, 219, 223, 224, 229, 230, 232, 242, 243, 246, 247, 250, 262, 266, 270, 274, 278, 281, 285, 287, 291, 292, 295, 296, 300, 301, 305–307, 310, 314, 315, 318, 326, 329, 339, 341, 440, 441, 502
M. pfeifferi 136, 144, 159, 160, 183, 190, 191, 329, 440
M. rhodei 127, 136, 144, 160, 168, 329, 358, 440
M. rimskykorsakowi 358–360, 440
M. truttae 44
Myxobilatidae 442
Myxobilatus 442, 502
M. baicalensis 200, 201, 210, 211, 215, 218, 219, 223, 224, 229, 230, 232, 236, 237, 257, 261, 266, 270, 274, 278, 285–287, 291, 292, 300, 301, 305–307, 314, 315, 318, 322, 323, 326, 329, 339, 341, 440, 441
M. paragasterostei 134, 136, 200, 201, 215, 219, 229, 230, 232, 307, 329, 339, 341, 440, 441
Myxobolidae 442
Myxobolus 442, 502
M. albovae 136
M. alienus 117
M. arcticus 101
M. bramae 125, 127, 134, 136, 143, 144, 151, 160, 330, 440
M. carassii 127, 134, 136, 168, 330, 440
M. cycloides 181, 183, 330, 440, 441
M. cyprini 8, 167, 168, 171, 330, 440
M. cyprinicola 160
M. dispar 125, 127, 136, 160, 168, 330, 440
M. diverscapsularis 160
M. dogieli 168
M. donecae 127, 136
M. elegans 144
M. ellipsoides 44, 127, 160, 168, 191
M. improvisus 168
M. intimus 160, 330, 440
M. korjakovi 243, 330, 339, 341, 440
M. lobosa 191
M. lomi 8, 143, 144, 150, 151, 175–177, 330, 356, 440, 442
M. macrocapsularis 8, 136, 160, 167, 168, 171, 175–177, 330, 440
M. mülleri 56, 57, 97, 99, 101, 125, 127, 129, 136, 143, 144, 150, 151, 154, 160, 167, 168, 171, 175–177, 181, 183, 190, 191, 296, 330, 350, 351, 440
M. mülleriformis 136, 183
M. musculi 117, 136, 160, 168
M. nemecezi 127, 136
M. neurobius 101
M. obesus 127, 160
M. oviformis 168
M. permagnus 168, 191
M. pseudodispar 127, 160, 440
M. spatulatus 237, 330, 339, 341, 440
M. talievi 200, 201, 205, 206, 210, 211, 215, 218, 219, 223, 224, 229, 230, 232, 236, 237, 257, 261, 262, 281, 285–287, 291, 292, 296, 300, 301, 305–307, 314, 315, 322, 323, 326, 327, 330, 339, 341, 440, 441
M. thymalli 101
M. wasjugani 160, 442
Myxobolus sp. 44, 66, 84, 85, 99, 101, 151, 160, 330, 351, 358, 374, 441
Myxosoma 442
M. anurum 116, 117, 191, 329, 440
M. dujardini 117, 127, 134, 136, 151, 160, 175–177, 329, 440
M. perccotti 359, 360
M. phoxinacea 144
Myxosomatidae 442
Myxosporea 416, 441, 520
Myxosporidia 327
Myxozoa 520
Nanophyetus 58
N. salmincola 53, 54, 61, 62
N. s. schikhobalowi 45

- Nemathelminthes 327, 520
 Nematoda 327, 416, 520
 Nematoda gen. sp. 57, 374
 Nematodes gen. sp. 100, 126
Nematomorpha sp. 152
Neoechinorhynchus crassus 46, 85, 102, 184
N. rutili 29, 30, 46, 60, 69, 85, 102, 116, 118, 128, 129, 135, 138, 143, 145, 149, 150, 152, 159, 160, 162, 170, 184, 192, 336, 451, 452
Neoergasilus japonicus 138, 162
Neomyxobolus sp. 360
Nippotaenia mogurndae 8, 356, 358–362, 364–366, 378, 379, 446
Nitzschia sturionis 33
N. superba 33
 Nitzschiinae 31

 Oligohymenophorea 327
 Oligopharyngea 520
Opisthorchis felineus 128, 137, 162
Orientocreadium pseudobagri 170, 360
Ornithodiplostomum scardinii 128
 Ostracoda 451

 Palaeoacanthocephala 416
Pallasea baikali 236
P. cancelloides 451
P. cancellus 451
Paracanthocephalus curtus 360
P. tenuirostris 118, 129, 138, 145, 170, 184, 360
Paracaryophyllaeides gotoi 176
Paracoenogonimus ovatus 118, 128, 137, 162, 170, 192, 360
Paradicybothrium pacificum 33
Paradicybothrium sp. 33
Paradiplozoon homoin 161
Paradiplozoon Megan 127
Paraergasilus 453
P. rylovi 29–31, 100, 134, 138, 162, 184, 337, 453, 454
Parasymphylodora markewitschi 137, 152
Paratrichodina alburni 151
P. incisa 101, 117, 144, 161, 331, 438
Pareucalanus attenuatus 18
Pellucidhaptor 155
P. merus 143, 144, 148, 150, 151, 153, 155, 332, 443–445

P. rogersi 136
 Peritricha 416, 441
Philometra abdominalis 162
P. obturans 118, 474
P. rischta 128, 138, 150, 152, 155, 156, 158, 162, 336, 449, 450, 451
P. sanguinea 170
Philometra sp. 162, 167, 170, 336, 450
Philometra sp. 1 360
Philometroides parasiluri 360
P. sanguinea 170
Philonema sibirica 46, 66, 69, 70, 85, 100, 102, 242, 243, 251, 336, 340, 449, 450, 451
Phyllostomum conostomum 449
P. dogieli 374
P. elongatum 85, 128, 137, 144, 152, 162, 169
P. folium 118, 128, 134, 137, 139, 140, 143, 144, 159, 162, 167, 169, 192, 232, 334, 340, 350, 351, 373, 374, 376, 377, 379, 448, 449
P. megalorchis 85, 183
P. pseudofolium 192
P. umblae 65, 66, 83–86, 97, 98, 101, 334, 448, 449
 Phyllopharyngea 327, 520
Piscicola geometra 29, 46, 66, 119, 129, 138, 162, 170, 184, 192, 336, 351, 360, 452, 453
P. multistriata 30
P. respirans 46
 Piscicolidae 452
 Plagiorchidae gen. sp. 1 176
 Plagiorchidae gen. sp. 2 360
 Plathelminthes 16, 17, 327, 520
Platybothrium auriculatum 17
 Platysporina 442
Pleistophora acerina 191
Plesiogammarus rhodophthalmus 241
Poekilogammarus araneolus 241
P. rostratus 241
P. surkaczewi 241
 Polymastigota 327, 520
Polypodium hydriforme 29–31, 33, 39, 332
Pomphorhynchus laevis 138, 162, 170, 192
Posthodiplostomum brevicaudatum 118, 128, 170, 192
P. cuticola 128, 137, 161
Prosobothrium armigerum 18
 Proteocephalidae 17

- Proteocephalidea* 17, 421, 446, 507
Proteocephalus 413, 487, 507, 513, 514, 515
P. cernuae 192
P. chamelensis 18
P. dubius 192
P. esocis 118
P. exiguus 17, 18, 41, 45, 48, 50, 56, 60, 64–67, 69, 70, 74–80, 83–86, 90, 92–95, 99, 101, 152, 194, 200–212, 214, 215, 217–219, 221–225, 227, 229, 230, 232–235, 242, 243, 246, 247, 251, 257, 258, 260–266, 274, 285–287, 291, 292, 300, 301, 305–309, 315, 318, 319, 321, 326, 327, 334, 340, 346–349, 379, 405, 410, 446, 447, 489, 514, 515
P. filicollis 18
P. longicollis 82, 85, 90, 99, 101, 219, 224, 229, 334, 340, 446, 447
P. macrocephalus 18
P. osculatus 18
P. paraguayensis 18
P. percae 17, 18, 190, 192, 195, 196, 199, 334, 446, 447, 514, 515
P. perplexus 18
P. pronini 17, 513, 514, 515
P. sanbernardensis 18
P. tetrastomus 18, 514, 515
P. thymalli 17, 96–99, 101, 104–106, 109, 112–115, 334, 446, 514, 515
P. torulosus 17, 128, 135, 137, 161, 334, 446, 447
Proteocephalus sp. 45, 57, 58, 60, 82, 99, 118, 126, 128, 181–183, 219, 229, 247, 334, 340, 351, 446
Protozoa gen. sp. 99
Protozoa incertae sedis 327, 520
Pseudocapillaria salvelini 41, 45, 54, 85, 102, 138, 145, 150, 152, 162, 170, 184, 192, 336, 450
P. tomentosa 45, 128
Pseudocapillaria sp. 45
Pseudomurraytrema ardens 18
Pseudophyllidea 17, 251, 446, 505, 506
Pseudotracheliaestes 88
P. soldatovi 33, 468
P. stellatus 33
Pygidiopsis sp. 170, 176

Raphidascaris acus 45, 66, 79, 85, 99, 102, 115, 116, 118, 119, 123–125, 128, 133, 134, 137, 141–143, 145, 150–152, 155, 157–160, 162, 170, 175, 176, 178–181, 184, 185, 190, 192, 230, 232, 287, 305, 336, 340, 350, 351, 358, 360, 378, 449–451, 473
Raphidascaris sp. 69
Rhabdochona coronocauda 377
R. denudata 85, 128, 138, 162
R. oncorhynchi 46
Rhinebothrium maccallumi 17
Rhipidocotyle campanula 118, 128, 137, 162, 334, 448
Rhipidocotyle illense 169, 192
Rudolphiella sp. 17

Salmincola 88, 89, 453, 454
S. coregonorum 69, 86, 90, 337, 454, 455
S. cottidarum 88, 89, 201, 205, 206, 215, 218, 219, 223, 224, 227, 229, 230, 232, 236, 237, 262, 266, 285, 291, 292, 300, 301, 305–307, 310, 314, 315, 318, 323, 326, 337, 340, 341, 454, 455, 502
S. edwardsii 89, 502
S. extensus 66, 68, 69, 83, 84, 86, 337, 454, 455
S. extumescens 64–66, 68, 69, 77, 79, 83, 84, 86, 89, 337, 454, 455
S. lotae 184
S. salmonicus 57, 58
S. strigatus 66, 68, 337, 454, 455
S. thymalli 17, 89, 96–98, 100, 102, 337, 454, 455, 517
S. t. baicalensis 102, 337, 342, 454, 455, 503
Salmonchus 41
S. ergensi 8, 41, 44, 48, 53, 332, 443, 445
S. grumosus 69, 70
S. gvosdevi 44
S. huchonis 8, 56, 57, 63, 332, 443, 445
S. lenoki 41, 42, 44, 48, 50, 54, 332, 443, 445
S. pseudolenoki 8, 41, 44, 48, 53, 332, 443, 445
S. pseudoroymani 44
S. rogersi 41, 44, 48, 50–52, 332, 443, 445
S. roymani 41, 44, 48, 56, 57, 332, 443, 445
S. skrjabini 8, 44, 56, 63, 332, 443, 445
S. spasskyi 44, 56, 57, 62, 333, 443, 445
Salmonchus sp. 44
Salvelinema salmincola 46
Saprolegnia sp. 66, 67, 328
Schistocephalus nemachili 17, 232, 237, 334, 340, 446, 506

- S. solidus* 17, 42, 45, 183, 230, 232, 237, 334, 340, 446
Scyphydia sp. 219, 229, 315, 326, 330, 339, 438
Silurodiscoides 350
S. curvilamellis 350–353, 355, 379, 443, 445
S. infundibulovagina 350, 351, 443, 445
S. magnicirrus 350, 351, 443, 445
S. mediacanthus 350, 351, 355, 443, 445
S. obscurus 350, 351, 443, 445
S. varicus 350, 351, 443, 445
Silurodiscoididae 442
Sinanodonta fukadai 176, 180
Spathebothriidae 510
Spathebothriidea 506, 510
Spathebothrium 510
S. simplex 18, 507
Sphaerospora 441
S. cristata 181, 183, 329, 440
S. minuta 117
S. pectinacea 191, 329, 440
S. rota 44, 136, 175–177, 329, 341, 440
Sphaerospora sp. 160, 329, 441
Sphaerosporidae 441
Sphaerostomum bramae 118, 128, 137, 170
S. globiporum 128, 137, 145, 152
Spongillidae 427
Sporozoa 327, 520
Strigeidae gen. sp. 66, 335, 448
Strigeidae gen. sp. 1 170
- Tetrahymena pyriformis* 41, 44, 53
Tetracotyle intermedia 335, 448
Tetraonchidae 41, 442
Tetraonchus 41, 419
T. borealis 96–99, 101, 110, 112–115, 332, 443, 445
T. monenteron 115–117, 119, 121–123, 332, 442–444
Thelohanellus 442
T. carassii 442
T. dogieli 168
T. fuhrmanni 136, 159, 160, 330, 367, 440
T. oculileucisci 127, 136, 160
T. pyriformis 127, 136, 160, 168, 175, 176, 330, 440
Thelohania peponoides 359, 360
Thynnascaris squali 128, 138
Thynnascaris sp. 69, 102
- Thysanocephalum* sp. 17
Tigriopus californicus 18
Tisbe furcata 18
Tracheliastes 88, 453
T. polycolpus 125, 129, 134, 138, 159, 162, 337, 453, 454
Trematoda 327, 416, 520
Trematoda gen. sp. 232, 335, 340, 448
Triaenophoridae 17, 505
Triaenophorus amurensis 169
T. crassus 45, 65, 66, 69, 84, 85, 101, 118, 183, 334, 446, 447, 473
T. meridionalis 474
T. nodulosus 17, 41, 42, 45, 53, 66, 69, 85, 99, 101, 115, 116, 118, 119, 123, 127, 134, 137, 143, 144, 150, 152, 159, 161, 181, 183, 185, 187–191, 200, 201, 210, 211, 215, 218, 219, 223, 224, 229, 230, 232, 236, 237, 242, 243, 246, 247, 251, 253, 257, 261–263, 266, 274, 278, 285–287, 291, 292, 295, 296, 300, 301, 305–307, 314, 315, 318, 326, 334, 340, 346, 350, 351, 356, 358, 446, 447, 473
T. orientalis 360
Trichodina 441
T. acuta 127, 169, 191
T. baicalensis 201, 215, 218, 219, 223, 224, 229, 230, 232, 237, 287, 292, 295, 296, 301, 305–307, 315, 322, 323, 326, 331, 339, 341, 438
T. californica 44
T. carassii 136, 331, 438
T. cottocomephori 219, 229, 331, 339, 341, 438
T. dali 117
T. domerguei 44, 69, 117, 127, 134, 136, 159, 169, 183, 191, 327, 350, 351
T. d. baicalensis 101
T. d. domerguei 143, 144, 160, 175, 176, 232, 237, 315, 326, 331, 339, 438
T. esocis 117, 331, 438
T. intermedia 117, 160, 167, 169, 331, 356, 438
T. meridionalis 117, 127, 161, 169
T. mira 144
T. mutabilis 127, 136, 144, 169, 191, 360
T. nemachili 151, 438
T. nigra 117, 127, 136, 144, 161, 169, 176, 190, 331, 360, 438
T. pediculus 127, 161, 169
T. percarum 190

- T. reticulata* 117, 127, 161, 169
T. rostrata 127, 161
T. tenuiformis 201, 215, 232, 237, 331, 339, 341, 438
T. tumifaciens 117
T. urinaria 116, 117, 183, 190, 191, 232, 331, 339, 438
Trichodina sp. 44, 66, 67, 99, 101, 144, 151, 331, 351, 358, 360, 374, 438
Trichodina sp. 3 360
Trichodinella epizootica 117, 127, 136, 161, 169, 176, 191, 331, 438
T. lotae 183
Trichodinella subtilis 169, 176
Trichophria sp. 339
Trichoptera 356
Tripartiella copiosa 438
T. lata 117
T. pediculus 117
Tripartiella sp. 44, 331
Trypanosoma amurensis 232, 328, 339, 439
T. anura 33
T. carassii 101, 176, 191, 232, 328, 339, 439
T. dogieli 126, 127, 328, 439
T. magna 237, 281, 285, 301, 305, 328, 339, 341, 439
T. percae 191, 328, 439
T. schulmani 117, 328, 439
T. winitschenkae 168
Trypanosoma sp. 191, 266, 285, 292, 305, 315, 328, 339, 439
Trypanosoma sp. 1 117, 326, 328, 439
Trypanosoma sp. 2 176, 328, 439
Tylodelphys clavata 45, 85, 102, 118, 128, 137, 145, 152, 162, 170, 184, 190, 192, 335, 448
Unionicola crassipes 192
Unionidae gen. sp. 162, 232, 337, 340, 455
Wardia schulmani 442
Zchokkella 441
Z. nova 125, 127, 134, 136, 160, 168, 329, 440
Zygobothrium megacephalum 17

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РЫБ, ПТИЦ И МЛЕКОПИТАЮЩИХ

- Abramis brama* 377
A. b. orientalis 8, 13, 367–370
Abyssocottidae 14, 250, 252, 327, 328–342,
386, 387, 396, 397, 409–412, 435, 445,
453, 455, 477, 479, 481, 488, 497
Abyssocottus 260, 261
A. elochini 14, 260, 518
A. gibbosus 14, 252, 253–256, 261, 491, 493
A. korotneffi 14, 256–261, 491, 493
Acerina 436
Acipenser 33, 34, 467
A. baerii 13, 27–30, 32, 33, 35–39, 341, 467,
499
A. b. baerii 27
A. b. baicalensis 27
A. b. stenorrhynchus 27
A. brevirostrum 467
A. fulvescens 442, 467
A. gueldenstaedtii 35, 467
A. japonicum
A. naccarii 35, 467
A. persicus 35, 467
A. ruthenus 467
Acipenseridae 13, 27, 28, 34, 36, 328–337, 342,
386, 387, 389, 410, 411, 436, 444, 447,
449, 467
Acipenseriformes 13, 29, 34, 467
Alburnoides 475
Amia 465
Amiidae 462, 477
Amyzon 464
Ariidae 477
Aspius 436
Asprocottus 284, 285
A. abyssalis 7, 14, 262–265, 285, 493
A. herzensteini 14, 266–269, 285, 493
A. intermedius 7, 14, 270–273, 285
A. korjakovi 11, 14, 518
A. korjakovi minor 14, 518
A. minor 14
A. parmiferus 7, 14, 274–277, 285
A. platycephalus 7, 14, 277–280, 285
A. pulcher 8, 14, 281–285
Barbatula toni 11, 17
Batrachocottus 214–217
B. baicalensis 14, 199–204, 215
B. multiradiatus 14, 205–209, 215, 217
B. nikolskii 14, 209–215, 491, 493
B. talievi 11, 14, 518
Blicca 436, 475
Brachymystax 445, 469
B. bikinensis 469
B. lenok 13, 17, 40–44, 47–54, 341, 444, 455,
491, 493
B. tumensis 48, 53, 54
Canis familiaris 493
Carassius 436, 447
C. auratus gibelio 13, 167, 168, 171–174
Carpiodes 464
Catostomidae 462, 463, 465, 466, 477, 481
Catostomus 464
Centralasia 463
Chondrostei 34
Chondrosteidae 34, 467
Clinocottus 477
Cobitidae 13, 175, 328–337, 342, 386, 387,
394, 410, 411, 463
Cobitis melanoleuca 13, 175–180, 341, 445
C. m. olivai 175
Comephoridae 14, 240, 250, 328–342, 386,
387, 396, 410–412, 435, 444, 445, 477,
479, 481, 488, 497
Comephorus 241, 250
C. baicalensis 14, 240–246, 491, 493, 496
C. dybowski 14, 240, 241, 245–250, 491, 493,
497
Coregonidae 13, 63, 68, 84, 214, 328–337, 341,
342, 344, 386, 387, 390, 391, 410, 411,
452, 455, 469, 470, 520
Coregonus 68, 81, 452, 455, 469, 470
C. albula 11
C. autumnalis 63, 67, 68, 69, 81, 470
C. a. migratorius 13, 17, 63–67, 71–74, 76–80,
341, 406, 470, 488, 491, 493

- C. a. pollan* 470
C. lavaretus 13, 81–86, 88, 89, 407, 470, 471, 493
C. lavaretus complex 63, 470
C. l. baicalensis 81, 83, 84, 91, 92, 94
C. l. pidschian 81, 87, 88
Coregonus peled 8, 13, 345–348, 377
Coregonus sp. 499
Corvus corax 493
C. corone 493
Cottidae 14, 199, 250, 328–342, 386, 387, 395, 410–412, 435, 445, 453, 455, 461, 477, 478, 481, 484, 497, 520
Cottiformes 478
Cottinae 435, 479, 481
Cottinella 327
C. bouleengeri 14, 327
Cottocomephorinae 435, 479, 481
Cottocomephorus 200, 228–230
C. alexandrae 11, 14, 518
C. grewingkii 14, 17, 63, 217–222, 228, 229, 341, 491, 493, 496
C. inermis 14, 17, 223–229, 491, 493, 496
Cottoidei 11, 40, 65, 338, 339, 404, 413, 417, 435, 462, 477, 479, 481, 483, 484, 491, 500, 502
Cottus 477, 479
C. cognatus 477
Cycleptus 464
Cyphocottus eurystomus 14, 519
C. megalops 14, 304, 306–309, 491, 493
Cyprinidae 13, 125, 327–337, 342, 344, 386, 387, 394, 395, 410, 411, 413, 444, 447, 449, 452, 454, 459, 464, 474, 475, 520
Cypriniformes 13, 463
Cyprinus 444, 447
C. carpio haematopterus 13, 370, 372–377

Diplomystinae 465
Diptychus dybowskii 214

Elasmobranchia 89
Eleotrididae 344
Erimyzon 464
Esocidae 13, 115, 119, 328–337, 342, 386, 387, 392, 410, 411, 436, 444, 449, 459, 464, 473
Esox 447, 448
E. americanus 115, 473

E. lucius 13, 17, 115–117, 119–124, 442, 444, 447, 473, 474, 499
E. masquinongy 115, 473
E. niger 115, 473
E. reicherti 115, 442, 473, 474
Eusalmo 466

Gadiformes 13
Gavia arctica 493
G. stellata 493
Gobio 436
G. gobio cynocephalus 11
Gobioninae 463

Hiodontidae 462, 465
Holostei 467
Hucho 57, 445
H. hucho 55
H. (Paleolox) larsoni 469
H. taimen 13, 17, 55–62, 444, 445, 455, 491, 493, 499
Huso 33
H. dauricus 33
Hydroprogne caspia 493
Hypomesus transpacificus nipponensis 514

Larus argentatus 493
L. a. mongolicus 499, 500
L. canus 493, 501
L. ridibundus 493
Leobergia 463
Leocottus 477
L. kesslerii 14, 230–234, 341, 491, 493
L. k. arachlensis 230
L. k.i gussinensis 230
Leptocottus 477
Leucichthys 469
Leuciscinae 463, 474, 475
Leuciscus 474, 475
L. idus 13, 125–127, 130–133
L. leuciscus baicalensis 13, 134–141, 341
Limnocottus 304, 305
L. bergianus 14, 286–290, 305, 342, 455, 491, 493
L. godlewskii 14, 290–294, 305, 491, 493
L. griseus 14, 295–299, 305, 491, 493
L. pallidus 14, 299–303, 305, 491, 493
Liobergia 436
Lota hulai 475

- L. lota* 13, 181–183, 185–189, 475
Lotidae 13, 181, 328–337, 342, 386, 387, 393,
410, 411
Lucioperca 436
- Mergus merganser* 493
M. serrator 493
Mesocottus 477
Milvus migrans 493
Minytrema 464
Mongoloperca 463
Moxostoma 464
Myxocyprinus 465
- Neocottus termalis* 8, 11, 15, 310–313, 491, 493
N. werestschagini 15
Notogobio 463
- Odontobutidae 14, 410
Oncorhynchus nerka 114
Opsariichthys 463
Oreoleuciscus 155, 444
- Palaeoleuciscus primigenius* 474
Paleonisci 34
Paleonisciformes 34
Paracottus knerii 14, 235–240, 341, 491, 493
P. k. putorania 235
Pararutilus 474
Parasalmo mykiss irideus 514
Parasilurus asotus 13, 349–355, 377, 445
Peipiaosteidae 34, 467
Perca 436
P. fluviatilis 13, 17, 189–191, 193–198, 341,
447, 514
Percottus glenii 14, 344, 356–366, 445
Percidae 13, 189, 328–337, 342, 386, 387, 392,
393, 410, 411, 449, 454, 459, 463, 464
Perciformes 13
Phoca sibirica 26, 42, 488, 491, 493
Phoxinus 155, 444
P. percunurus 8, 13, 142–150
P. phoxinus 13, 150–158, 445
Podiceps auritus 493
P. cristatus 493
P. nigricollis 493
Polyodon 34
Polyodontidae 34
Procottus 325, 326, 327
- P. gotoi* 11, 15, 325, 519
P. gurwicii 8, 15, 318–321, 326, 491, 493
P. jeittelesii 15, 313–317, 326, 491, 493
P. major 8, 15, 321–326, 491, 493
Prosopium 469
Pseudalburnus 463
- Rutilus* 436, 474, 475
R. rutilus 13, 17, 158–160, 163–166, 444
- Salmo trutta* 508, 511
Salmonidae 13, 40, 57, 60, 63, 84, 328–337,
341, 342, 385–387, 390, 410, 411, 436, 445
Salmoniformes 13, 60, 69, 452
Salmonoidei 57, 69, 70, 84, 436, 447, 449
Salvelinus 89, 452, 469
S. alpinus 511
S. a. erythrinus 89, 469, 518
Scaphirhynchus 34
Scardinius 436, 475
Schizothoracinae 463
Scorpaeniformes 14
Siluridae 13, 344, 410, 445, 452, 464
Siluriformes 13
Stenodus 469, 470
Strongylosteus 467
- Thymallidae 13, 60, 63, 95, 328–337, 341, 342,
386, 387, 391, 410, 411, 445, 472
Thymallus 452, 455, 471, 472
T. arcticus 13, 17, 95, 101, 103, 104, 442, 472,
491, 493
T. a. baicalensis 13, 95, 97–100, 106–114, 341,
342, 455, 488
T. a. b. brevipinnis 13, 95, 98–100, 109, 110,
341, 342, 488
T. a. nigrescens 17, 496
T. brevirostris 473
Tinca 436
Trachidermus 477
T. fasciatus 477
Tribolodon 474
Trigloopsis 477
- Vasnetzovia* 464
Vladimiria 463
Vulpes vulpes 493
- Xyrauchen* 464

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
----------------	---

ЧАСТЬ I. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ ПАРАЗИТОВ РЫБ ОЗЕРА БАЙКАЛ	11
Материалы	11
Методы сбора и обработки	15
Методы молекулярно-биологических исследований паразитов	16
Индексы для оценки инфра- и компонентных сообществ многоклеточных паразитов и статистическая обработка материалов	18
Исследование инфра- и компонентных сообществ паразитов	18

ЧАСТЬ II. ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПАРАЗИТОВ РЫБ ОЗЕРА БАЙКАЛ

ГЛАВА 2. ПАРАЗИТОФАУНА И ПАРАЗИТАРНЫЕ СООБЩЕСТВА РЫБ — АБОРИГЕНОВ ОЗЕРА БАЙКАЛ	27
1. Семейство Acipenseridae Bonaparte, 1832 — осетровые	27
1. <i>Acipenser baerii</i> Brandt, 1869 — сибирский осетр	27
2. Семейство Salmonidae Rafinesque, 1815 — лососевые	40
1. <i>Brachymystax lenok</i> (Pallas, 1773) — ленок	40
2. <i>Hucho taimen</i> (Pallas, 1773) — обыкновенный таймень	55
3. Семейство Coregonidae Cope, 1872 — сиговые	63
1. <i>Coregonus autumnalis migratorius</i> (Georgi, 1775) — байкальский омуль	63
2. <i>Coregonus lavaretus baicalensis</i> Dybowski, 1874 — байкальский сиг	81
4. Семейство Thymallidae Gill, 1884 — хариусовые	95
1. <i>Thymallus arcticus</i> (Pallas, 1776) — сибирский хариус	95
5. Семейство Esocidae Cuvier, 1817 — щуковые	115
1. <i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758 — обыкновенная щука	115
6. Семейство Cyprinidae Bonaparte, 1832 — карповые	125
1. <i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758) — язь	125
2. <i>Leuciscus leuciscus baicalensis</i> (Dybowski, 1869) — сибирский елец	134
3. <i>Phoxinus phoxinus</i> (Pallas, 1814) — озерный голянь	142
4. <i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758) — обыкновенный голянь	150
5. <i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758) — плотва	158
6. <i>Carassius auratus gibelio</i> (Linnaeus, 1758) — серебряный карась	167
7. Семейство Cobitidae Swainson, 1839 — вьюновые	175
1. <i>Cobitis melanoleuca</i> Nichols, 1925 — сибирская щиповка	175
8. Семейство Lotidae Jordan et Evermann, 1898 — налимовые	181
1. <i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758) — налим	181

9. Семейство Percidae Cuvier, 1816 — окуневые	189
1. <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758 — речной окунь	189
10. Семейство Cottidae Bonaparte, 1832 — керчаковые, рогатковые	199
1. <i>Batrachocottus baicalensis</i> (Dybowski, 1874) — байкальская большеголовая широколобка	199
2. <i>Batrachocottus multiradiatus</i> Berg, 1907 — пестрокрылая широколобка	205
3. <i>Batrachocottus nikolskii</i> Berg, 1900 — жирная широколобка	209
Общий анализ данных по паразитам рыб рода <i>Batrachocottus</i> из озера Байкал	214
4. <i>Cottocomephorus grewingkii</i> (Dybowski, 1874) — желтокрылка	217
5. <i>Cottocomephorus inermis</i> (Jakowlew, 1890) — длиннокрылая широколобка ..	223
Общий анализ данных по паразитам рыб рода <i>Cottocomephorus</i> из озера Байкал	228
6. <i>Leocottus kesslerii</i> Dybowski, 1874 — песчаная широколобка	230
7. <i>Paracottus knerii</i> Dybowski, 1874 — каменная широколобка	235
11. Семейство Comephoridae Bleeker, 1801 — голомянковые	240
1. <i>Comephorus baicalensis</i> Pallas, 1776 — большая голомянка	242
2. <i>Comephorus dybowski</i> Korotneff, 1905 — малая голомянка	245
Общий анализ данных по паразитам и паразитарным сообществам рыб рода <i>Comephorus</i>	250
12. Семейство Abyssocottidae Taliev in Berg, 1949 — глубинные широколобки	252
1. <i>Abyssocottus gibbosus</i> Berg, 1906 — белая широколобка	252
2. <i>Abyssocottus korotneffi</i> Berg, 1906 — малоглазая широколобка	256
Общий анализ данных по паразитам и паразитарным сообществам рыб рода <i>Abyssocottus</i>	260
3. <i>Asprocottus abyssalis</i> Taliev et Korjakov, 1947 — глубоководная широколобка ..	262
4. <i>Asprocottus herzensteini</i> Berg, 1906 — шершавая широколобка	266
5. <i>Asprocottus intermedius</i> Taliev, 1948 — полуголая широколобка	270
6. <i>Asprocottus parmiferus</i> Taliev, 1955 — панцирная широколобка	274
7. <i>Asprocottus platycephalus</i> Taliev, 1948 — плоскоголовая широколобка	277
8. <i>Asprocottus pulcher</i> (Taliev, 1948) — острорылая широколобка	281
Общий анализ данных по паразитам и паразитарным сообществам рыб рода <i>Asprocottus</i>	284
9. <i>Limnocottus bergianus</i> Taliev, 1935 — плоская широколобка	286
10. <i>Limnocottus godlewskii</i> (Dybowski, 1874) — крапчатая широколобка	290
11. <i>Limnocottus griseus</i> Taliev, 1948 — темная широколобка	295
12. <i>Limnocottus pallidus</i> Taliev, 1948 — узкая широколобка	299
Общий анализ данных по паразитам и паразитарным сообществам рыб рода <i>Limnocottus</i>	304
13. <i>Cyphocottus megalops</i> (Gratzianow, 1902) — горбатая широколобка	304
14. <i>Neocottus termalis</i> Sideleva, 2001 — тепловодная широколобка	310
15. <i>Procottus jettelesii</i> (Dybowski, 1874) — красная широколобка	313
16. <i>Procottus gurwicii</i> Taliev, 1946 — карликовая широколобка	318
17. <i>Procottus major</i> Taliev, 1948 — большая широколобка	321

Общий анализ данных по паразитам и паразитарным сообществам рыб рода <i>Procottus</i>	325
Общая оценка состава паразитов и паразитарных сообществ аборигенных рыб Байкала	327
ГЛАВА 3. ПАРАЗИТОФАУНА И ПАРАЗИТАРНЫЕ СООБЩЕСТВА РЫБ, ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В ОЗЕРО БАЙКАЛ	344
1. <i>Coregonus peled</i> (Gmelin, 1789) — пелядь, сырок	345
2. <i>Parasilurus asotus</i> (Linnaeus, 1758) — амурский сом	349
3. <i>Perccottus glenii</i> Dybowski, 1877 — ротан-головешка	356
4. <i>Abramis brama orientalis</i> Berg, 1949 — восточный лещ	367
5. <i>Cyprinus carpio haematopterus</i> Temminck et Schlegel, 1846 — амурский сазан	370
Общий анализ данных по паразитам рыб, интродуцированных в озеро Байкал	377
ГЛАВА 4. СТРУКТУРА И СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПАРАЗИТАРНЫХ СООБЩЕСТВ РЫБ	382
Инфрасообщества	382
Компонентные сообщества	399
Структура паразитарных сообществ и распределение рыб по глубинам	403
Структура паразитарных сообществ и возраст рыб	406
Структура паразитарных сообществ и трофическая дифференциация рыб	408
Структура паразитарных сообществ и систематическое положение рыб	410
Структура компонентных сообществ и принадлежность хозяев к фаунистическим комплексам	412
 ЧАСТЬ III. ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПАРАЗИТОФАУНЫ РЫБ ОЗЕРА БАЙКАЛ И ПУТИ ЕЕ ФОРМИРОВАНИЯ	
ГЛАВА 5. ФАУНИСТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС КАК ЕДИНИЦА ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОГО АНАЛИЗА	418
ГЛАВА 6. ГЕОЛОГИЧЕСКИЕ И КЛИМАТИЧЕСКИЕ СОБЫТИЯ, СОПРОВОЖДАВШИЕ ВОЗНИКНОВЕНИЕ И СТАНОВЛЕНИЕ ОЗЕРА БАЙКАЛ И ЕГО ФАУНЫ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРНЫХ ДАННЫХ)	422
Геологические события	422
Гипотеза Г.У. Линдберга о влиянии изменений уровня океана на развитие крупных озер	424
Климат Прибайкалья в кайнозой	425
ГЛАВА 7. ХАРАКТЕРИСТИКА ФАУНИСТИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ РЫБ И ИХ ПАРАЗИТОВ ИЗ ОЗЕРА БАЙКАЛ	432
Бореальный равнинный фаунистический комплекс	432
Бореальный предгорный фаунистический комплекс	434
Арктический пресноводный фаунистический комплекс	434

Байкальский фаунистический комплекс	435
Сино-индийский равнинный фаунистический комплекс	437
ГЛАВА 8. ФАУНИСТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ ПАЗАРИТОФАУНЫ РЫБ ОЗЕРА БАЙКАЛ (ПО СИСТЕМАТИЧЕСКИМ ГРУППАМ).....	438
Простейшие	438
Моногенеи	442
Амфилиниды и цестодеы	445
Трематоды	447
Нематоды	449
Скребни	451
Пиявки	452
Ракообразные	453
Моллюски	455
Общая характеристика состава фаунистических комплексов паразитов рыб озера Байкал	456
ГЛАВА 9. ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ПАЗАРИТОФАУНЫ РЫБ ОЗЕРА БАЙКАЛ	461
Современные представления о происхождении ихтиофауны озера Байкал (обзор литературных данных)	461
Осетровые	466
Лососевые рыбы	469
Сиговые рыбы	469
Хариусовые	471
Щуковые	473
Карповые	474
Налимовые	475
Окуневые	477
Рогатковидные	477
Гипотеза происхождения и становления паразитофауны рыб озера Байкал	485
К оценке возраста паразитарных систем озера Байкал	490
 ЧАСТЬ IV. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПАЗАРИТОФАУНЫ РЫБ ОЗЕРА БАЙКАЛ	
Анализ представителей рода <i>Cyathocephalus</i>	504
Анализ представителей рода <i>Eubothrium</i>	510
Анализ представителей рода <i>Proteocephalus</i>	513
ВЫВОДЫ	520
Литература	522
Алфавитный указатель латинских названий паразитов и свободноживущих беспозвоночных	554
Алфавитный указатель латинских названий рыб, птиц и млекопитающих	565