

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

О. Н. ПУГАЧЕВ

**ПАРАЗИТЫ
ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ
СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ**

ЛЕНИНГРАД

1984



USSR ACADEMY OF SCIENCES
ZOOLOGICAL INSTITUTE
O. N. PUGACHEV
PARASITES OF FRESHWATER FISHES
OF NORTH-EAST ASIA

Главный редактор
директор Зоологического института

О. А. Скарлато

Редакционная коллегия

Я.И. Старобогатов, Л.Я. Боркин, Ю. С. Балашов, И.С. Даревский, В.А. Заславский, И. М. Кержнер, В. А. Тряпцын, И. М. Фокин, С. Я. Цалолыхин

Ответственный редактор

О. Н. Бауер

Рецензенты:

И. Е. Быховская-Павловская, Ю. А. Стрелков

УДК 576.895.1:595.12:597.5

Пугачев О. Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1984, 156 с.

На основании паразитологических исследований, проведенных в бассейнах рек Лена, Колыма, Анадырь, Охота, Камчатка, а также с учетом литературных данных составлена сводка по паразитам пресноводных рыб северо-востока Азии. Книга состоит из 4 разделов, в которых дается эколого-фаунистическая характеристика паразитофауны отдельных семейств и видов обследованных рыб. Обсуждаются проблемы зоогеографии паразитов и рыб, распределение паразитов по фаунистическим комплексам, истории формирования ихтио- и паразитофауны, зоогеографического районирования. Библ. 159 назв., ил. 12.

This report is based on own parasitological investigations in water bodies of USSR north-eastern part. Previous publications had been also used. The book consists of 4 chapters. Ecological and faunistic character of parasite fauna of examined fishes, problems of faunistic complexes, history of parasite fauna formation, zoogeographical zoning are discussed.

П 2001060000—006 Без объявления
055(02)3—84

ВВЕДЕНИЕ

Планомерные исследования паразитофауны рыб, впервые в нашей стране организованные В. А. Догелем, позволили к настоящему времени выявить основной контингент паразитов рыб в водоемах Европейской части СССР и Средней Азии. В то же время водоемы Сибири и северо-востока Азии изучены еще крайне недостаточно. В основном имеются сведения о гельминтофауне рыб некоторых крупных рек, тогда как почти нет данных по фауне паразитических простейших и моногеней (которые составляют значительную — часто более половины — долю всей паразитофауны), а также о тех паразитах, систематика которых существенно пересмотрена. Отсутствие сводных работ также не способствует интенсификации паразитологических исследований в этих районах.

Наиболее изученным (по сравнению с другими) водоемом рассматриваемого района является река Лена. Паразитам рыб этой реки посвящено более 10 работ (Бауер, 1948б; Вознесенская, 1976; Губанов и др., 1972а, б, 1973, 1974; Пронин, 1963, 1966 и др.), тем не менее для Лены этого явно недостаточно. Данных о паразитах рыб реки Колыма до наших исследований было очень мало (Трофименко, 1969; Скрябина, 1973), а о паразитофауне рыб реки Охота они были очень скудными (Губанов, Волобуев, 1975; Буторина, 1978). Паразиты рыб Чукотки также слабо изучены, а бассейн такой крупной реки, как Анадырь, почти не был затронут исследователями (Бауер, Никольская, 1948; Жуков, 1960, 1963, 1964; Рудминайтене, Рудминайтис, 1979; Трофименко, 1969). Водоемы же Камчатки и ранее, и в последние десятилетия исследовались довольно интенсивно. Это нашло свое отражение в монографии С. М. Ковалова (1971) и в работе Т. Е. Буториной (1978). Особо хочется отметить работу В. Я. Трофименко (1969), который обобщил данные по гельминтам рыб Азиатской субарктики.

Изучение паразитов рыб заключается не только в описании фауны самих паразитов, но и в их использовании при анализе экологии хозяев, оценке их родственных отношений, а в некоторых случаях и систематического положения. Анализ паразитофауны в целом позволяет сделать выводы и о происхождении хозяев. Зоогеографический анализ паразитофауны более отчетливо показывает различия между фаунами отдельных районов. В данной работе проводится эколого-фаунистический анализ паразитофауны исследованных видов рыб, оценивается значение различных подходов в зоогеографии рыб и их паразитов, делается попытка

реконструировать пути становления ихтио- и паразитофауны, проводится зоогеографическое районирование водоемов исследованной территории.

Вовлечение в хозяйственную деятельность человека огромных пространств Сибири и северо-востока СССР, которые обладают значительными рыбными запасами, расширение акклиматизационных мероприятий и разработка мер борьбы с заболеваниями требуют и соответствующей организации исследований паразитов рыб этих районов. Изучение фауны является основой для проведения популяционно-экологических работ, которые необходимы для понимания взаимоотношений в системе паразит — хозяин на популяционном уровне. Все вышесказанное определяет практическое значение подобных исследований. Кроме того, зоогеографические данные могут и должны быть основой для охраны и реконструкции животного мира вообще и пресноводной фауны в частности.

Результатами своей работы автор в значительной степени обязан своему учителю С. С. Шульману, руководством и консультациями которого пользовался со студенческих лет. Приношу искреннюю благодарность П. П. Хохлову за огромную помощь в сборе материала, а также сотрудникам лаборатории популяционной экологии Института биологии моря ДВНЦ АН СССР и лаборатории ихтиологии Института биологических проблем севера (г. Магадан); специалистам-паразитологам Н. Н. Баниной, А. В. Гусеву, З. С. Донец, Б. И. Куперману, Г. А. Штейн, В. М. Эпштейну, Р. Эргенсу (ЧССР) и З. Кабате (Канада) за помощь в определении материала по отдельным группам паразитов.

Выражаю глубокую признательность директору Института биологии моря ДВНЦ АН СССР чл.-корр. А. В. Жирмунскому и директору Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанографии С. М. Коновалову за предоставленную возможность выполнить эту работу.

ГЛАВА 1.

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

Река Анадырь

Анадырь — наиболее крупная река на Чукотке. Большие притоки впадают в нее в нижнем течении (Танюрер, Канчалан и др.), длина реки 1150 км, площадь бассейна 191 тыс. км². Река имеет хорошо выраженный равнинный участок протяженностью 220—260 км. Верхний участок реки характеризуется быстрым течением, наличием многочисленных порогов и перекатов. В среднем течении русло реки извилистое, умеренно разветвленное, ширина его 300—350 м, глубина до 10 м, течение быстрое. Грунты преимущественно песчано-галечниковые. Приустьевой отрезок подвержен действию приливно-отливных течений. Русло здесь расширяется до 3—4 км и переходит в лиман*. Среднемесячные температуры воды в период с 1958 по 1960 гг. выражались следующими величинами: май — 3,5—4,1°, июнь — 5,8—10,6°, июль — 8,0—12,0°, август — 10,4—11,3°, сентябрь — 4,8—6,7°, октябрь — 0,4—1,9°. Ледостав во 2—3-й декаде октября, продолжительность ледостава 220—250 дней, ледоход в конце мая или первой декаде июня. Следовательно, река свободна ото льда около 4 месяцев. Таким образом, мы видим, что Анадырь — большей частью река, имеющая горный характер, характеризующаяся довольно суровым термическим режимом вод.

Ихтиофауна Анадыря по Л. С. Бергу (1949) насчитывает 25 видов (с подвидами и нациями), в том числе 15 туводных и полупроходных. Из их числа нами исследованы 12 (табл. 1). Нами не были встречены минога (*Lampetra japonica kessleri*), чукучан (*Catostomus catostomus*) и оба вида колюшек (*Pungitius pungitius*, *Gasterosteus aculeatus*), указанных Л. С. Бергом для бассейна Анадыря. Типично пресноводными рыбами являются валец, хариус, речной голянь, озерный голянь, щука. Кроме того, на Чукотском полуострове встречается *Dallia pectoralis* — обитатель сфагновых болот, но в бассейне Анадыря она не обитает. В основном русле реки наиболее многочисленными являются хариус и различные сиги. Щука встречается в основном в многочисленных протоках и небольших речках, впадающих в Анадырь, поэтому в нашем материале имеется всего 2 экз. данного вида. Нельма, ряпушка, чир и обе формы сига (востряк и горбун) появляются в среднем и верхнем течении только во время нерестового хода.

Река Охота

Охота — одна из типичных рек Охотского побережья, ее длина не превышает 300 км. Долина реки имеет крутое падение, поэтому ее большей части свойствен горный характер. Равнинный участок очень слабо

* Характеристика рек Анадырь, Колыма, Охота и Камчатка дается по работам И. А. Шило (1970) и А. С. Новикова (1966).

Список исследованных рыб в водоемах северо-востока Азии

Виды рыб	Камчатка	Охота	Анадырь	Колыма	Лена
<i>Salvelinus albus</i>	1	—	—	—	—
<i>S. leucomaenis</i>	5	—	—	—	—
<i>S. malma</i>	15	0	15	—	—
<i>S. neiva</i>	—	4	—	—	—
<i>Brachymystax lenok</i>	—	—	—	15	0
<i>Salmo mykiss</i>	1	—	—	—	—
<i>Thymallus arcticus</i>	0	1	13	30	0
<i>Coregonus autumnalis</i>	—	—	—	0	9
<i>C. lavaretus pidschian</i>	—	—	16	15	1
<i>C. nasus</i>	—	—	4	15	0
<i>C. sardinella</i>	—	—	4	0	0
<i>Stenodus leucichthys nelma</i>	—	—	4	0	3
<i>Prosopium cyllndraceum</i>	—	1	7	16	0
<i>Osmerus eperlanus dentex</i>	—	—	11	0	0
<i>Acipenser baeri</i>	—	—	—	2	15
<i>Esox lucius</i>	—	—	2	15	15
<i>Catostomus catostomus</i>	—	—	—	16	—
<i>Rutilus rutilus lacustris</i>	—	—	—	—	15
<i>Leuciscus idus</i>	—	—	—	—	15
<i>L. leuciscus baicalensis</i>	—	—	—	15	15
<i>Phoxinus czekanowskii</i>	—	—	—	10	—
<i>Ph. percnurus</i>	—	15	0	27	15
<i>Ph. phoxinus</i>	—	13	15	15	0
<i>Carassius auratus gibelio</i>	2	—	—	—	—
<i>C. carassius</i>	—	—	—	0	3
<i>Lota lota</i>	—	—	1	13	15
<i>Pungitius pungitius</i>	0	5	0	0	0
<i>Perca fluviatilis</i>	—	—	—	15	15
<i>Cottus cognatus</i>	—	6	—	—	—
<i>C. poecilopus</i>	—	15	—	—	—
ВСЕГО	24	54	98	219	135

выражен. В верхнем течении река имеет узкую долину, в низовьях разбивается на рукава, разделенные песчано-галечниковыми островами. В целом же эта река носит горный характер по всей длине, так как даже в низовьях характеризуется значительным течением. В теплое время года среднемесячная температура воды только в июле и августе поднимается выше 10°. Ледостав в конце октября — начале ноября, продолжительность ледостава 190—200 дней, ледоход во второй декаде мая. Таким образом, река свободна ото льда 5—6 месяцев в году. Хотя Охота и расположена южнее остальных рек северо-востока, ее воды характеризуются суровым термическим режимом. Это обусловлено летними заморозками, многолетней мерзлотой, поздним таянием снега в горах, наличием наледей, выпадением весной и осенью снега.

Ихтиофауна Охоты насчитывает 13 видов. Из их числа нами не исследованы проходные и полупроходные виды — голец, нерка, кижуч, горбуша, кунджа и кета. Типично пресноводными являются озерный и реч-

ной голяян, хариус, валец и нейва. Характерно отсутствие щуки, сига и налима, которые широко распространены в реках Анадырского округа, что сближает Охоту с реками Камчатки.

Река Камчатка

На Камчатке реки в основном горные, только в нижнем течении они выходят на низменность. Из них наиболее крупной рекой является Камчатка: длина реки 771 км, площадь бассейна 567 тыс. км². Камчатка течет с юга на север в широкой продольной долине между хребтами. Среднемесячная температура вод Камчатки в теплое время года не превышает 10—15°. Ледостав в ноябре — декабре, продолжительность ледостава в южной части 130—140, в северной части 190 дней. Ледоход во второй декаде апреля — начале мая.

Ихтиофауна Камчатки по Л. С. Бергу (1949) насчитывает 17 видов. Нами исследовано 5 видов, которые были слабо изучены (табл. 1). Типично пресноводными являются хариус и карась, завезенный на Камчатку с Амура. Характерно отсутствие на Камчатке карповых, щуки, сига и налима, преобладание проходных и полупроходных представителей семейства Salmonidae.

Река Колыма

Колыма — одна из наиболее крупных рек северо-востока Сибири. Река, текущая в основном в меридиональном направлении, берет начало в зоне горного рельефа с высотами около 2000 м, имеет длину 2129 км при общей площади бассейна 647 тыс. км². Более 50% площади бассейна расположено на высоте свыше 500 м. В районе Нерского плоскогорья Колыма имеет плавное течение и сильно меандрирует. Ниже она пересекает хребет Черского. На этом участке русло еще слабо разработано, река изобилует порогами и перекатами, чередующимися с ямами, имеющими спокойное течение. Таким образом, для верхнего участка Колымы типичен горный характер. Ниже пос. Сеймчан характер реки заметно меняется: течение становится спокойным, русло распадается на протоки, образуются многочисленные острова и мели, пороги исчезают. Температурный режим Колымы весьма жесткий. У Среднеколымска поверхностная температура воды выше 10° держится только 1,5—2 месяца, у поселка Черский — меньше месяца, а в некоторые годы вообще не достигает 10°. Ледоход происходит в конце мая — начале июня. Замерзает река почти одновременно по всему среднему и нижнему течению из-за резкой континентальности климата.

Ихтиофауна Колымы насчитывает 36 видов рыб. Наиболее богато представлено семейство Salmonidae — 13 видов, второе место по численности занимает семейство Cyprinidae — 5 видов, по 3 вида относятся к каждому из семейств Osmeridae и Gadidae, по 2 — к семействам Percidae и Cottidae и, наконец, остальные 8 семейств представлены единичными видами. Наибольшее число видов обитает в среднем (30) и нижнем (25) течениях реки, верхний участок ее значительно беднее (14) (Новиков, 1966). В верхних притоках Колымы с их горными условиями живут хариус, речной голяян, налим, ленок; несколько реже встречаются

американский валец и чукучан; в небольших пойменных озерах обитает озерный голянь. Для среднего течения реки характерны сиги, ленок, хариус, налим, щука, окунь, ерш, чукучан, сибирский елец. Низовья Колымы отличаются от среднего участка наличием проходных голецов и тихоокеанских лососей. В устье реки, кроме того, попадают морские виды — ледовитоморская рогатка и полярная камбала.

Река Лена

Лена — одна из наиболее крупных рек СССР общей протяженностью 4400 км, площадь бассейна 490 тыс км². Характерной особенностью этой реки является хорошо развитая система пойменных водоемов, расположенных преимущественно в центральной Якутии, и хорошо разработанная, сильно выдвинутая в море Лаптевых дельта общей площадью 45 тыс. км². По гидрологическим особенностям Лена может быть подразделена на верхний, средний, нижний и дельтовый участки.

Верхний участок (от истоков до устья Витима) характеризуется большими скоростями течения, мелководностью, многочисленными перекатами, твердым руслом, сложенным преимущественно крупными камнями и галькой*. На этом участке Лена — типичная горная река. Ледостав начинается обычно во второй декаде декабря, а полное освобождение реки ото льда происходит в конце мая. Максимальная температура воды — 19° (июль).

В среднем течении (от устья Витима до устья Алдана) Лена становится полноводной рекой. Ширина русла достигает 2 км, долины — 30 км. В русле появляются наносные песчаные острова, иногда значительных размеров. Ледостав начинается в первой декаде декабря, очищение реки ото льда наблюдается в конце мая.

В нижнем течении (от устья Алдана до острова Столб) долина Лены расширяется до 20—25 км, ширина поймы 7—15 км. В пойме появляется множество озер и болот, русло становится разветвленным, глубины достигают 16—20 м. В самом низовье, у с. Булун, река проходит между Хараулахским горным хребтом и кряжем Чекановского, долина сужается до 1,5—2 км. Ниже этого участка, известного под названием «Труба», русло реки вновь расширяется и появляются острова. От острова Столб Лена, разбиваясь на ряд протоков, образует мощную дельту. Ледостав начинается в последней декаде ноября, конец ледостава приходится на вторую декаду июня. Максимальная температура воды — 17° (июль). Средний и нижний участки реки расположены в зоне резко континентального климата: с продолжительной, очень холодной зимой и коротким, но теплым, а порою и жарким летом.

Ихтиофауна Лены насчитывает 46 видов рыб, из них 34 типично пресноводные (Берг, 1949; Кириллов, 1972).

* Характеристика р. Лена дается по работам М. М. Кожова (1950), О. А. Алека (1949), С. С. Коржуева (1965).

ГЛАВА 2.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу настоящей работы легли коллекционные материалы по паразитам рыб, собранные из разных водоемов северо-востока Азии.

В июле — августе 1973 г. работы проводились в нижнем течении р. Анадырь около г. Анадырь и в августе — сентябре — в районе пос. Марково; в августе — сентябре 1974 г. в бассейне р. Охота в районе пос. Уега; в июне — августе 1974 г. в бассейне р. Камчатка в районе оз. Азабачий на НИС «Радуга» Института биологии моря ДВНЦ; в июле — августе 1975 г. — в бассейне р. Колыма около пос. Кулу, в верховьях р. Кулу около Хеникенджинского перевала и в среднем течении р. Колыма около пос. Кульдино; в августе — сентябре 1977 г. — в бассейне р. Лена в 80 км ниже устья р. Вилюй (рис. 1). Следует отметить, что Лена и реки Камчатки изучены лучше остальных рек региона, поэтому наши исследования носили дополнительный характер, причем особое внимание мы уделяли простейшим и моногеням, так как их фауна и в бассейне р. Лена изучена

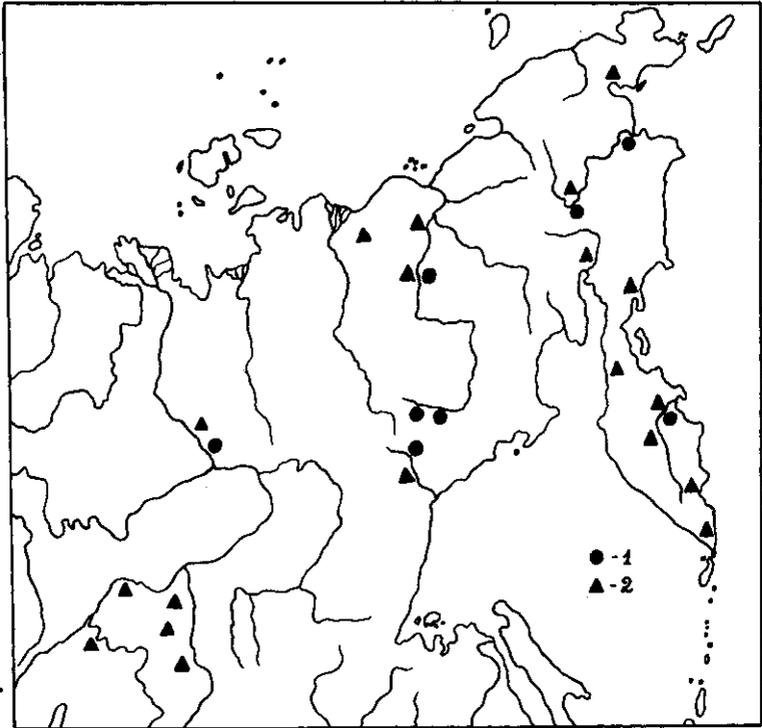


Рис. 1. Картограмма района исследований.

1 — места работы автора; 2 — места работы других исследователей.

крайне недостаточно. Это в значительной степени объясняет сравнительно небольшое число обследованных видов рыб по сравнению с их общим количеством в этой реке.

Всего методом полного паразитологического вскрытия было обследовано 530 экз. рыб, относящихся к 30 видам (табл. 1). Кроме того, для различных целей были проведены неполные вскрытия 40 экз. щук в бассейне Лены, 10 хариусов и 10 микиж в бассейне р. Камчатка.

Сбор и обработка материалов проводились по общепринятой методике (Догель, 1933; Маркевич, 1950; Быховская-Павловская, 1969) с учетом изменений, внесенных специалистами в последние годы (Шигин, 1968; 1976; Донец, Шульман, 1973; Хотеновский, 1974).

Оценивая зараженность рыб, мы использовали показатели экстенсивности инвазии (доля зараженных особей в процентах от общего числа обследованных рыб), интенсивность заражения (число паразитов, встреченных на одной рыбе) и индекс обилия (число паразитов на одну исследованную рыбу).

Всего в водоемах изученного района было обнаружено 186 видов паразитов, в том числе 69 видов простейших (жгутиконосцев — 1, споровиков — 1, инфузорий — 31, кнidosпориций — 35, гаплоспориций — 1), 28 видов моногеней, 18 — цестод, 31 — трематод, 17 — нематод, 9 — скребней, 1 — пиявок, 1 — моллюсков и 12 видов паразитических раков. Семь видов *Mухobolus arcticus*, *M. exsulatus*, *Apiosoma basilatus*, *A. incertum*, *A. obscurum*, *A. poculumiformis*, *Tetraonchus grumous* оказались новыми для науки. Поскольку систематическая часть работы была ранее опубликована (Пугачев, 1983а, б, в), то здесь мы ограничимся эколого-фаунистическим и зоогеографическим анализом паразитофауны пресноводных рыб северо-востока Азии.

ГЛАВА 3.

ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПАРАЗИТОФАУНЫ

СЕМЕЙСТВО ACIPENSERIDAE

Acipenser baeri hatys Drjagin — сибирский осетр

Сибирский осетр населяет бассейны рек Обь, Иртыш, Енисей, Лена, Яна, Индигирка, Колыма, Амур, озера Зайсан и Байкал (Скрябина, 1974). Нами обследовано 17 экз. этого вида из рек Лена и Колыма. В бассейне Лены вскрыто 15 экз. осетра, из них 10 самцов и 5 самок, длиной 48—93 см (среднее 70). Обнаружены: *Diclybothrium armatum* (экстенсивность 40%, интенсивность 2—10, индекс обилия 1,8), *Crepidostomum auriculatum* (экст. 6,7%, инт. 7,0, индекс обилия 0,4) и *Cucullanus lebedevi* (экст. 26,7%, инт. 1, индекс обилия 0,27). Самки были сильнее заражены *Diclybothrium armatum* (индекс обилия 1,2), чем самцы (индекс обилия 0,6), а *Crepidostomum auriculatum* обнаружен только у одной самки. Самцы же сильнее заражены *Cucullanus lebedevi* (индекс обилия 0,2), чем самки (индекс обилия 0,07). По-видимому, эти различия возникают из-за каких-то особенностей в экологии представителей разных полов. В р. Колыма вскрыто 2 экз. молоди сибирского осетра длиной 34 и 36 см, паразитов не обнаружено,

Паразитофауна этого вида в бассейнах рек Лена и Колыма насчитывает 8 видов паразитов (табл. 2) *. Обращает на себя внимание обеднение паразитофауны осетра в р. Колыма, причем оно достигается за счет паразитов со сложным жизненным циклом. В р. Лена, по сравнению с Енисеем, паразитофауна осетра также несколько беднее; не обнаружены такие специфичные виды, как *Amphilina foliacea* и *Ascarophis ovotrichuria*. По мнению О. Н. Бауера (1948а), С. С. Шульмана (1954) и Е. С. Скрябиной (1974), более сильное заражение сибирского осетра специфичными видами и большее их количество в р. Енисей, по сравнению с реками Обь и Лена, объясняется большим богатством бентоса и, в частности, богатством и широкой распространенностью по всему течению Енисея гаммарид. Этим же объясняется отсутствие *Amphilina foliacea* у осетра р. Лена. Енисей является восточной границей ареала этого паразита.

В реках Лена и Колыма осетр питается в основном личинками хирономид, двукрылых и др. Доля гаммарид крайне мала (Лена — 0,8%, Колыма — 0%). В то же время в Колыме осетр поедает больше рыбы (17,6%), чем в Лене (1,8%) (Новиков, 1966; Кириллов, 1972). По-видимому, встречаемость специфичных паразитов со сложным жизненным циклом у осетра зависит от обилия бентосных организмов (в частности, гаммарид) в районах его обитания.

* Для каждого вида приводятся, как правило, две таблицы: первая — по нашим данным, вторая — с учетом литературных данных помещена в приложении и обозначается в тексте буквой «П» и соответствующим номером.

Паразитофауна сибирского осетра *Acipenser baeri*

Вид паразита	Лена	Колыма
	вскрыто 359 экз.	вскрыто 24 экз.
<i>Diclybothrium armatum</i>	+	+
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	+	—
<i>Crepidostomum auriculatum</i>	+	—
<i>Azygia robusta</i>	—	+
<i>Ascarophis argumentosus</i>	+	—
<i>Cucullanus lebedevi</i>	+	+
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	+	—
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	+	—

Примечание. В таблице использованы данные О. Н. Бауера (19486) и Е. С. Скрыбиной (1974).

К настоящему времени паразитофауна осетровых рыб СССР довольно неплохо изучена. Анализ паразитофауны этой группы рыб впервые провел С. С. Шульман (1954). Анализ гельминтофауны проведен Е. С. Скрыбиной (1974). Всего в водоемах СССР у осетровых зарегистрировано 103 вида паразитов. Из них 27 — узко специфичны. Несмотря на сравнительно малое количество специфичных видов, систематический ранг специфичных групп довольно высок: надсемейство Cystoospioidae; семейства Diclybothriidae, Deropristidae; подсемейства Cyclozoinae, Nitzshiinae и род Amphilina. Это свидетельствует о большом возрасте системы паразит — хозяин. Кроме того, некоторые близкородственные вышеперечисленным группам паразиты встречаются у акул (Скрыбина, 1974). Остальные виды либо вообще широко распространены и мало специфичны, либо, будучи приуроченными к какой-либо группе хозяев или хозяину, в условиях конкретного водоема переходят на осетровых. Заражение этими видами зависит в основном от местных экологических условий. Поскольку осетровые пресноводного происхождения и большинство из них проходные или полупроходные, то основную массу специфичных паразитов составляют пресноводные виды с примесью морских и солоноватоводных (Шульман, 1954; Стрелков, Шульман, 1971). Они не обладают строгой приуроченностью к систематическим группам (виды, роды), трофическим (бентофаги, хищники), топическим (проходные, туводные), возрастным (взрослые, молодь) группам рыб (Скрыбина, 1974).

В. Н. Яковлев (1977) предполагает, что обособление хондростеидной линии от ствола Palaeonisciformes имело место в первой половине триаса и что первичная радиация группы происходила в пресноводных водоемах Северной Азии. Это обособление связано с процессом фетализации, в результате чего наблюдается сходство между строением поздней личинки палеониска и взрослыми хондростеидами. Затем, по его мнению, произошел переход взрослых форм хондростеид к бентофагии, что открыло перед ними совершенно свободную экологическую нишу: среди пресноводных рыб мезозоя Северной Азии не было специализи-

рованных бентофагов. К началу юры Chondrosteidae, видимо, расселились по всей территории Палеарктики и частично вышли в опресненные участки моря. Пресноводные формы, сохранившие небольшие размеры и более архаичное строение, эволюционировали в направлении современных осетрообразных. У предков современных семейств осетрообразных появляется ростр, который и определил вентральное положение рта, что связано с дальнейшей специализацией к придонному образу жизни. Современные Polyodontidae вторично перешли к пелагическому образу жизни и питанию нектонными и планктонными организмами, что привело к сходству в строении рта с палеонисками, хотя и поверхностному (Яковлев, 1977).

Древность осетрообразных и их придонный образ жизни определяют наличие специфических видов со сложным жизненным циклом и высокий систематический ранг специфических групп паразитов. Сравнительно небольшое их количество, видимо, связано с изменением условий существования в пресных водах на границе палеогена и неогена. В это время происходит смена лимнофильной фауны Chondrostei и Holostei на реофильную фауну современных костистых (Яковлев, 1964). Выживают наиболее реофильные представители Chondrostei — Acipenseriformes. Этот процесс, по-видимому, привел к вымиранию специфической фауны паразитов хондростеид и к обеднению таковой осетрообразных. Сохранились наиболее эврибионтные виды. Это подтверждается широким распространением большинства специфических видов и отсутствием строгой приуроченности паразитов к систематическим группам (виды, роды) современных осетровых, к их трофическим, топическим и возрастным группам. По С. С. Шульману (1954), паразитофауна осетровых подразделяется на западную и тихоокеанскую группы, которые разделились в миоцене, когда исчезла связь между Тетисом и Пацификой. Западная группа делится на две подгруппы: атлантическую и верхнетретичную. В верхнетретичной группе различаются две группировки: понтотетическая и сибирско-амурская. Сибирско-амурская группировка характеризуется сильно обедненной паразитофауной пресноводного характера. Представители этой группировки (в частности *Acipenser baeri* и *Huso dauricus*) проникли из бассейна Лены в Амур, где вступили в контакт с представителями тихоокеанской группы и вместо *Amphiliina foliacea*, которая у них уже отсутствовала в р. Лена, приобрели *A. japonicum* (Стрелков, Шульман, 1971).

СЕМЕЙСТВО SALMONIDAE

В настоящее время существует несколько точек зрения на систематику лососеобразных рыб. Все больше авторов склонно выделять их в самостоятельный отряд Salmoniformes (Расс, Линдберг, 1971 и др.). Отряд состоит из 8 подотрядов, из которых нас интересует подотряд Salmonoidei, который включает по одной системе 2 надсемейства: Salmonoidea с семействами Salmonidae, Coregonidae, Thymallidae и Osmeroidea с семействами Osmeridae, а иногда Plecoglossidae и ряд других; по другой — семейство Salmonidae с соответствующими подсемействами, семейства Osmeridae и Plecoglossidae. Исключительно

в целях удобства изложения мы условно приняли первую систему, так как установлено, что различия между тремя группами лососевых (лососи, сиги, хариусы) находятся на одном таксономическом уровне (Световидов и др., 1975), а для наших целей неважно, являются ли эти группы семействами или подсемействами.

Brachmystax lenok (Pallas) — ленок

Ленок довольно широко распространен в водоемах Сибири и Дальнего Востока. Он обитает от Оби (верховья) до Колымы включительно, есть в Монголии и Западной Корее (Берг, 1949). В 1975 г. было обследовано 15 экз. ленка из бассейна р. Колыма (пос. Кульдино), из них 5 самок

Т а б л и ц а 3

Паразитофауна ленка р. Колыма (вскрыто 15 экз.)

Вид паразита	Количество зараженных рыб	Интенсивность заражения, экз.	Индекс обилия
<i>Tetrahymena pyriformis</i>	3	—	—
<i>Tetraonchus ergensi</i>	7	1—4	0,87
<i>T. lenoki</i>	9	1—17	4,2
<i>T. roytmani</i>	7	1—39	3,9
<i>Trianaophorus nodulosus</i> (pl.)	5	1—6	0,87
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	1	1	0,06
<i>Proteocephalus exiguus</i>	12	1—49	6,7
<i>Azygia robusta</i>	3	1—2	0,26
<i>Crepidostomum metoecus</i>	1	1	0,06
<i>Diplostomum</i> sp.	1	2	0,13
<i>Raphidascaris acus</i> (l.)	6	1—3	1,26
<i>Capillaria salvelini</i>	1	1	0,06
<i>Neoechinorhynchus crassus</i>	1	1	0,06
<i>Basanistes briani</i>	2	1	0,13

и 10 самцов длиной 30—55 см (среднее 43). Обнаружено 14 видов паразитов (табл. 3). Наиболее сильно ленок заражен *Tetraonchus lenoki*, *T. roytmani*, *Proteocephalus exiguus*, личинками *Raphidascaris acus*. Все три вида рода *Tetraonchus* и *Basanistes briani* — узко специфичные паразиты ленка. *Cyathocephalus truncatus*, *Proteocephalus exiguus*, *Azygia robusta*, *Crepidostomum metoecus* являются специфичными паразитами всего надсемейства Salmonoidea, в частности, *Azygia robusta* характерна для хищных лососевых (ленка, тайменя, нельмы). Высокая зараженность *Proteocephalus exiguus*, наличие плероцеркоидов *Trianaophorus nodulosus* объясняется планктофагией молоди ленка, но более всего его хищничеством, судя по слабой зараженности *T. nodulosus* по сравнению с *P. exiguus*. Незначительная зараженность *Crepidostomum metoecus* указывает на незначительную роль в питании ленка гаммарид, в то время как сильная инвазия личинками *Raphidascaris acus* означает, что он в значительной степени питается личинками мокрецов, хирономид, ручейников. Редкость *Azygia robusta* обусловлена, вероятно, тем, что церкарии этого паразита держатся в затишных участках реки, ленок же предпочитает места с быстрым течением.

Этим же можно объяснить и низкую зараженность *Diplostomum* sp. По характеру питания ленка можно рассматривать как эврифага, который рано переходит на хищный образ жизни — на втором году. Тем не менее основной компонент его пищи — беспозвоночные, а их состав зависит от конкретных условий в каждом водоеме (Кириллов, 1972).

В настоящее время у ленка в водоемах Восточной Сибири обнаружено 29 видов паразитов (II. 1). Находки у него *Azygia lucii* и *Proteocephalus thymalli* (Однокурцев, 1979) вызывают сомнение. Автор, к сожалению, не привел также рисунков обнаруженных моногеней. Пока довольно трудно сравнивать паразитофауну ленка из разных рек, так как она еще недостаточно изучена (Енисей, Обь, Амур). Распределение же специфичных для него видов паразитов показывает следующее: в бассейнах Лены, Амуре и Енисея они представлены почти полностью (*Tetraonchus lenoki*, *T. pseudolenoki*, *T. roytmani*, *T. gvosdevi*), в бассейне Оби эти виды пока не обнаружены. В водоемах Монголии у ленка, кроме вышеперечисленных видов, встречаются *T. rogersi*, *T. ergensi* и *T. sp. II* (Ergens, 1971). Судя по находке в Колыме *T. ergensi*, в водоемах Восточной Сибири, Амуре и Монголии, вероятно, будут обнаружены почти все специфичные виды паразитов ленка. По-видимому, становление рода *Brachymystax* связано с Восточной Сибирью.

Salvelinus malma (Walbaum) — мальма

Распространена в бассейне Тихого океана от Берингова пролива до побережья Японии и по американскому побережью до севера Калифорнии (Берг, 1949), представлена проходной и туводной формами. В бассейне р. Камчатка нами в июле — августе 1974 г. обследовано 15 экз. мальмы. Из них 6 экз. туводной формы этого вида, среди них 4 самца и 2 самки длиной 39—55 см (среднее 47) и 9 экз. проходной формы, среди них 5 самцов и 4 самки длиной 41—54 см (среднее 47). В бассейне р. Анадырь (Анадырский лиман) в августе 1973 г. обследовано 15 экз. проходной формы мальмы. Из них 10 самцов и 5 самок длиной 43—69 см (среднее 56). Всего у мальмы обнаружено 26 видов паразитов (табл. 4). С. М. Коновалов (1971) указывает на наличие у мальмы еще 8 видов паразитов, не обнаруженных нами: *Myxidium salvelini*, *Zschokkella orientalis*, *Trichodina nigra* f. *kamchatica*, *Gyrodactylus birmani*, *Cyathocephalus truncatus*, *Cucullanus truttae*, *Neoechinorhynchus rutili*, *Acanthobdella livanowi*. Е. В. Жуков (1960, 1964) указывает также для мальмы *Myxidium salvelini* и *Gyrodactyloides petruschewskii*.

Большая зараженность *Proteocephalus* sp. и *Lecithaster gibbosus* говорит о значительной роли планктонных организмов в питании проходной формы мальмы. В то же время находки *Phyllodistomum conostomum*, *Echinorhynchus gadi* и *Bolbosoma caenoforme* указывают и на питание бентосом. Кроме 6 видов морских или эстуарных паразитов (*Pelichnibothrium speciosum*, *Lecithaster gibbosus*, *Anisakis* sp., *Thynnascaris* sp., *Echinorhynchus gadi*, *Bolbosoma caenoforme*) обнаружены и типичные пресноводные паразиты (*Phyllodistomum conostomum*, *Diplostomum commutatum*), что указывает на способность мальмы совершать небольшие по протяженности миграции и приуроченность к низовьям

Паразитофауна мальмы

Вид паразита	Туводная форма р. Камчатка (6 экз.)			Проходная форма р. Анадырь (15 экз.)			Проходная форма р. Камчатка (9 экз.)		
	кол-во зараж. рыб	интенс. зараж., экз.	индекс обилия	кол-во зараж. рыб	интенс. зараж., экз.	индекс обилия	кол-во зараж. рыб	интенс. зараж., экз.	индекс обилия
<i>Capriniana piscium</i>	2	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Dermocystidium salmonis</i>	2	—	—	2	—	—	5	—	—
<i>Myxobolus arcticus</i>	5	—	—	4	—	—	2	—	—
<i>Henneguya zschokkei</i>	1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tetraonchus alaskensis</i>	1	8	1,3	—	—	—	5	2 - 6	1,8
<i>Eubothrium salvelini</i>	1	9	1,5	—	—	—	8	1 - 13	5,2
<i>Diphyllobothrium</i> sp. (pl.)	—	—	—	1	1	0,07	—	—	—
<i>Proteocephalus</i> sp.	—	—	—	7	1 - 14	2,5	—	—	—
<i>Pelichnibothrium speciosum</i>	—	—	—	5	6 - 39	6,8	2	4 - 13	1,9
<i>Bucephalopsis gracilescens</i>	—	—	—	1	1	0,07	—	—	—
<i>Lecithaster gibbosus</i>	—	—	—	10	1 - 16	3,7	7	1 - 27	6,2
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	6	29 - 5000	1091	1	1	0,07	—	—	—
<i>Crepidostomum farionis</i>	5	2 - 266	107	—	—	—	—	—	—
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	4	2 - 184	99,5	—	—	—	—	—	—
<i>Diplostomum yogoenum</i>	5	1 - 461	129,3	—	—	—	—	—	—
<i>D. commutatum</i>	3	1 - 46	10,7	8	2 - 76	9,6	—	—	—
<i>Thynnascaris</i> sp. (l.)	—	—	—	5	1 - 4	0,53	—	—	—
<i>Anisakis</i> sp. (l.)	—	—	—	2	1	0,14	1	2	0,2
<i>Cystidicola farionis</i>	4	3 - 30	9,5	—	—	—	—	—	—
<i>Philonema oncorhynchi</i>	—	—	—	3	1 - 2	0,27	—	—	—
<i>Echinorhynchus gadi</i>	—	—	—	3	1 - 2	0,33	4	1 - 57	7,1
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	4	1 - 218	37,6	—	—	—	—	—	—
<i>Bolbosoma caenoforme</i>	—	—	—	3	1	0,2	—	—	—
<i>Salmincola carpinis</i>	1	1	0,07	2	1	0,14	—	—	—
<i>Salmincola edwardsii</i>	1	1	0,07	—	—	—	—	—	—
<i>Anodonta yukonensis</i>	5	8 - 56	23,1	—	—	—	2	1 - 6	0,8

рек и эстуарной зоне. Туводная форма мальмы питается преимущественно бентосом (большая зараженность *Phyllodistomum conostomum*, *Crepidostomum farionis*, *Metechinorhynchus salmonis*, *Cystidicola farionis* по сравнению с *Eubothrium salvelini*). К тому же находки в большом количестве *Ichthyocotylurus* и *Diplostomum*, большая зараженность *Mухоболus arcticus*, споры которого приспособлены к быстрому опусканию, и меньшая — *Henneguya zschokkei* с медленно опускающимися спорами, свидетельствуют о придонном образе жизни этой формы.

Следует отметить, что проходная мальма в р. Камчатка может переходить к хищничеству (большая зараженность *Eubothrium salvelini*), но, по-видимому, это длится недолго (отсутствие *Diphyllobothrium*). Проходная мальма в р. Анадырь, по-видимому, даже временно не становится хищником (отсутствие *Eubothrium salvelini* и одна находка *Diphyllobothrium* sp.). Заражение же *Proteocephalus* sp., *Philonema oncorhynchi* и *Lecithaster gibbosus* свидетельствует о значительной роли планктона в ее питании и в пресной воде, и в море. Сведения о гельминтофауне мальмы по ее ареалу содержатся в работе Т. Е. Буториной и др. (1980).

Salvelinus albus Glubokowsky — белый голец

До недавнего времени считалось, что в бассейне р. Камчатка обитает только *Salvelinus malma*, но затем М. К. Глубоковский (1978) выделил озерную форму мальмы в новый вид — *S. albus*. Белый голец представлен так же, как и мальма, туводной (озерной) и проходной формами. В бассейне р. Камчатка нами обследован 1 экз. этого вида (самка длиной 51 см). Обнаружено 12 видов паразитов: *Capriniana piscium*, *Mухоболus arcticus*, *Eubothrium salvelini* (241 экз.), *Diphyllobothrium* sp. (1 pl.), *Crepidostomum farionis* (12 экз.), *Ichthyocotylurus erraticus* (32 экз.), *Metechinorhynchus salmonis* (12 экз.), *Cystidicola farionis* (32 экз.), *Cystidicoloides tenuissima* (4 экз.), *Philonema oncorhynchi* (1 экз.), *Salmincola carpionis* (2 экз.), *Anodonta yukonensis* (1 экз.). Более подробно паразитофауна этого вида была изучена Т. Е. Буториной (1978). Она указывает для белого гольца еще 22 вида паразитов: *Hexamita salmonis*, *Myxidium salvelini*, *Zschokkella orientalis*, *Chloromyxum coregoni* (?), *Henneguya zschokkei*, *Trichodina nigra* f. *kamchatica*, *Gyrodactylus birmani*, *Cyathocephalus truncatus*, *Proteocephalus exiguus* (?), *Bucephalopsis gracilescens*, *Phyllodistomum conostomum*, *Podocotyle atomon*, *Tetracotyle intermedia* (вероятно, *Ichthyocotylurus erraticus*), *Diplostomum paracaudum*, *Diplostomum* sp. 1 Rasmuschkin, 1972, *Thynnascaris aquaedulcis*, *Cucullanus truttae*, *Capillaria salvelini*, *Neoechinorhynchus rutili*, *Corynosoma strumosum*, *Bolbosoma caenoforme*, *Acanthobdella livanowi*. Белый голец, в отличие от мальмы, прежде всего хищник, на что указывает сильное заражение *Eubothrium salvelini* и *Diphyllobothrium* sp. В то же время он может питаться и бентосом (находки *Metechinorhynchus salmonis*, *Cystidicoloides tenuissima*). В оз. Кроноцкое питание *S. albus* более разнообразно, так как он сильнее заражен *Crepidostomum farionis*, *Mухоболus arcticus* и другими паразитами (Буторина и др., 1980). Эти различия в питании между туводными

белыми гольцами и мальмой позволяют им избежать конкуренции за пищу в реке. В море спектры их питания совпадают (Буторина, 1978): бентос, планктон, молодь рыб, то есть они используют все возможности, так как, вероятно, морские экосистемы богаче речных. Более подробные сведения о паразитофауне белого гольца приводятся в работе Т. Е. Буториной и др. (1980).

Salvelinus neiva Taranetz — нейва

Это эндемичный вид, обитающий в бассейне р. Охота. Первые сведения о гельминтофауне нейвы приводятся Н. М. Губановым, и В. В. Волобуевым (1975). Эти авторы ошибочно указывают для этой рыбы *Azygia*

Таблица 5

Паразитофауна нейвы р. Охота (4 экз.)

Вид паразита	Количество зараженных рыб	Интенсивность заражения, экз.
<i>Myxobolus arcticus</i>	1	—
<i>Capriniana piscium</i>	1	—
<i>Trichodina</i> sp. 1	1	—
<i>Apiosoma robusta</i>	2	—
<i>Tetraonchus</i> sp.	2	5-10
<i>Eubothrium salvelini</i>	3	1-100
<i>Diphylobothrium</i> sp. (pl.)	1	6
<i>Proteocephalus exiguus</i>	2	10—668
<i>Azygia lucii</i>	3	2-28
<i>Ichthyocotylurus</i> sp.	1	1-8
<i>Diplostomum</i> sp.	2	7-12
<i>Cucullanus truttae</i>	1	2
<i>Capillaria salvelini</i>	1	5
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	4	1-21
<i>Neoechinorhynchus crassus</i>	2	4-6
<i>Paracanthocephalus tenuirostris</i>	1	1
<i>Acantobdella peledina</i>	1	3

perryi, в нашем же материале из тех же мест обитания нейвы представлена *A. lucii*. Обследовано 4 экз. самцов этого вида в озерах Корраль и Уега, имеющих непосредственную связь с р. Охота в сентябре 1974 г. длиной 23—41 см (среднее 32). Всего обнаружено 17 видов паразитов (табл. 5). Т. Е. Буторина (1978) указывает еще 5 видов паразитов: *Zschokkella orientatis*, *Myxidium salvelini*, *Phyllostomum conostomum*, *Crepidostomum farionis* и *Metechinorhynchus salmonis*. *Salvelinus neiva* — облигатно пресноводный вид, так как морские паразиты у нее отсутствуют. На приуроченность нейвы к озерам указывают редкие находки *Cucullanus truttae* (Буторина и др., 1980). Наиболее сильно этот вид заражен *Proteocephalus exiguus*, что говорит о значительной роли планктона в ее рационе. Наряду с планктоном, нейва питается и бентосом — моллюсками, бокоплавами (находки *Phyllostomum conostomum*, *Metechinorhynchus salmonis*) и остракодами (находки *Neoechinorhynchus rutili*), но доля бентосных организмов в рационе нейвы меньше,

чем планктонных (небольшая зараженность всеми видами скребней). В то же время нейва может поедать и мелкую рыбу, на что указывает сильная зараженность *Eubothrium salvelini*. Таким образом, по характеру питания нейва — эврифаг с преобладанием в рационе планктона (Буторина и др., 1980). Весьма неожиданными были находки у нее *Azygia lucii* и *Neoechinorhynchus crassus*. Первый — типичный паразит щуки, второй — представителей рода *Coregonus*. Ни щука, ни сига в бассейне р. Охота не встречаются.

Salvelinus leucomaenis (Pallas) — кунджа

Кунджа широко распространена в бассейне Охотского моря, у побережья восточной Камчатки, Курильских островов, заходит в Амурский лиман, на юг спускается до Владивостока, есть на севере Хоккайдо. У берегов Аляски, Алеутских островов, в р. Анадырь не встречается

Таблица 6

Паразитофауна кунджи р. Камчатка (5 экз.)

Вид паразита	Количество зараженных рыб	Интенсивность заражения, экз.
<i>Zschokkella orientalis</i>	1	—
<i>Myxobolus arcticus</i>	1	—
<i>Tetraonchus alaskensis</i>	2	3-4
<i>Diphyllbothrium</i> sp. (pl.)	4	1-10
<i>Crepidostomum farionis</i>	2	3-304
<i>C. metoecus</i>	1	5
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	4	1-6
<i>Diplostomum</i> sp.	4	1-12
<i>Cystidicoides tenuissima</i>	1	3
<i>Cystidicola farionis</i>	5	76-138
<i>Cucullanus truttae</i>	2	2-18
<i>Philonema oncorhynchi</i>	3	1-20
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3	1-3
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	2	9-35
<i>Anodonta yukonensis</i>	2	1-2
<i>Salmincola carpionis</i>	5	1-6

(Берг, 1949). Нами обследовано 5 экз. кунджи из оз. Азабачье (бассейн р. Камчатка) в июле — августе 1974 г., из них 3 самца и 2 самки длиной 42—61 см (среднее 52). Обнаружено 16 видов паразитов (табл. 6).

По данным С. М. Коновалова (1971) и Т. Е. Буториной (1978) у кунджи встречаются еще 20 видов паразитов, не обнаруженных нами: *Hexamita salmonis*, *Myxidium salvelini*, *Leptotheca krogiusi*, *Myxobolus krokhini*, *Trichodina nigra* f. *kamchatica*, *Trichophrya piscium*, *Dermocystidium salmonis*, *Eubothrium salvelini*, *Nybelinia surminicola*, *Dergenes varicus*, *Diplostomum paracaudum*, *Diplostomum* sp. 1 Rasmashkin, 1972, *Thynnascaris aquaedulcis*, *Anisakis* sp., *Echinorhynchus borealis*, *Corynosoma strumosum*, *C. villosum*, *Bolbosoma caenoforme*, *Acanthobdella livanowi* и *Salmincola edwardsii*.

Большая зараженность *Crepidostomum farionis*, *Cystidicola farionis* и *Metechinorhynchus salmonis* указывает на большую роль в питании

кунджи бентосных организмов. Кунджа, по-видимому, может питаться и рыбой (зараженность *Diphyllobothrium* sp.). Находки реофильных *Cucullanus truttae* и *Cystidicoloides tenuissima* подтверждают мнение о том, что кунджа обитает не столько в озере, сколько в протоках с довольно сильным течением. Отсутствие морских паразитов у кунджи оз. Азабачье подтверждает мнение Т. Е. Буториной (1978) и С. М. Коновалова (1971) о наличии в этом озере туводной формы этого вида. В целом паразитофауна кунджи сходна с паразитофауной остальных камчатских гольцов (Буторина и др., 1980). В этой же работе проводится анализ паразитофауны кунджи по ее ареалу.

Salmo mykiss Walbaum — микижа

Обитает в озерах Камчатки, возможно есть в р. Пенжина (Берг, 1949). Нами исследован 1 экз. самца этого вида (длина 45 см), который был пойман в протоке, соединяющей оз. Азабачье с р. Камчатка, в июле 1974 г. Обнаружено 8 видов паразитов: *Eubothrium salvelini* (16 экз.), *Crepidostomum farionis* (13 экз.), *Cystidicola farionis* (3 экз.), *Cucullanus truttae* (113 экз.), *Philonema oncorhynchi* (13 экз.), *Metechinorhynchus salmonis* 110 экз.), *Salmincola californiensis* (20 экз.). Кроме того, С. М. Коновалов (1971) указывает для микижи еще 13 видов, не обнаруженных нами: *Hexamita salmonis*, *Myxidium salvelini*, *Zschokkella orientalis*, *Leptotheca krogiusi*, *Trichodina nigra* f. *kamchatica*, *Scyphidia* sp., *Trichophrya piscium*, *Diphyllobothrium* sp. (pl.), *Proteocephalus exiguus* (?), *Anisakis* sp., *Cystidicoloides tenuissima*, *Neoechinorhynchus rutili*, *Echinorhynchus borealis*. Зараженность *Eubothrium salvelini* может свидетельствовать как о питании планктоном, так и о хищничестве; в то же время наличие *Crepidostomum farionis*, *Cystidicola farionis* и *Metechinorhynchus salmonis* указывает на питание бентосом. Имеются данные о преимущественном питании микижи молодью других лососевых (Коновалов, 1971). Отсутствие *Muxobolus arcticus* с быстро опускающимися спорами, а также отсутствие метацеркарий трематод говорит о малой приуроченности ее ко дну. По мнению С. М. Коновалова (1971), можно предположить две причины зараженности паразитами, развитие которых связано с бентосными организмами. Во-первых, зимой, когда молодь других лососевых уходит из озера, микижа переходит частично на питание бентосом; во-вторых, эти паразиты могут аккумулироваться в кишечнике микижи после поедания и переваривания зараженных ими рыб. Таким образом, характер зараженности указывает на широкий спектр питания микижи. Большое количество *Cucullanus truttae* — реофильного паразита говорит о том, что микижа обитает в протоках и руслах реки.

Все виды паразитов, обнаруженные нами, являются типично пресноводными, но микижа, вероятно, может мигрировать и в эстуарную зону, на что указывают находки *Anisakis* sp. (Коновалов, 1971). В июле 1978 г. нами было обследовано 10 экз. микиж в том же месте на наличие морских и эстуарных паразитов. У трех рыб были обнаружены личинки *Anisakis* sp., а у одной — *Corynosoma villosum*. Это свидетельствует о том, что какая-

то часть азабачинской популяции микижи совершает миграции в эстуарную зону.

У представителей семейства Salmonidae в водоемах Евразии обнаружено 140 видов паразитов (табл. 7). Обращает на себя внимание преобладание паразитов с простым жизненным циклом по сравнению

Таблица 7

Паразитофауна рыб сем. Salmonidae Евразии

Систематические группы паразитов	Количество видов	Количество специфических видов	Процент от общего количества
Mastigophora	6	—	—
Sporozoa	3	—	—
Myxosporidia	20	10	50
Peritricha	11	—	—
Monogenea	19	18	94,6
Cestoda	7	—	—
Trematoda	14	2	14,3
Nematoda	22	4	18,1
Acanthocephala	18	—	—
Hirudinea	4	2	50
Crustacea	16	6	37,5
Всего	140	42	30

с таковыми со сложным (80 против 60). Среди них преобладают микоспоридии, моногенеи и ракообразные, а в группах со сложным жизненным циклом — паразиты, цикл которых связан с бентосными организмами. Это — трематоды, нематоды, скребни: всего 52 вида. И всего 9 видов (в основном цестод), развивающихся при участии планктонных организмов, но заражение некоторыми из них, например *Diphyllobothrium* и *Proteocephalus*, может происходить и при питании рыбой — происходит аккумуляция этих паразитов у хищника.

Может создаться впечатление, что лососевые в целом ведут придонный образ жизни, но анализ фауны микоспоридий по скорости опускания спор свидетельствует на первый взгляд о том, что они берут пищу из толщи воды. Впервые этот метод для оценки образа жизни рыб применен З. С. Донец (1964). У лососевых зарегистрировано 20 видов микоспоридий, из них 12 — с медленно опускающимися спорами и всего 5 — с быстро опускающимися спорами, 3 вида занимают промежуточное положение по скорости опускания спор. Но если мы возьмем только специфических для сем. Salmonidae микоспоридий, то это различие полностью исчезает: среди них 5 видов имеют медленно опускающиеся споры, 4 — быстро опускающиеся и 1 — споры с промежуточной скоростью опускания.

По своему образу жизни представители разных родов семейства весьма неоднородны. У всех видов и родов, ведущих в какой-то степени хищнический образ жизни (*Hucho* и *Brachymystax*), встречаются только медленно опускающиеся споры и споры с промежуточной скоростью опускания: у тайменя по 1 виду из этих групп, у ленка — 2 и 1 соответ-

ственно. У других родов, которых можно рассматривать как эврифагов отмечается преобладание видов микоспоридий с медленно опускающимися спорами: например, гольцы рода *Salvelinus* имеют 10 видов из этой группы и только 3 вида из группы с быстро опускающимися спорами. По-видимому, исходно лососевые — все-таки эврифаги со значительной долей бентоса в их рационе, так как бентофаги имеют равную вероятность заразиться спорами микоспоридий из обеих групп, которые скапливаются на дне.

Для всего семейства Salmonidae характерно значительное число специфичных видов (30%), но всего 6 из них имеют сложный жизненный цикл. Невысок и систематический ранг специфичных групп — вид. Из 42 специфичных видов только 11 встречаются у лососевых в Европе. Это *Chloromyxum truttae*, *Myxosoma cerebrialis*, *Myxobolus salmonis*, *Tetraonchus alaskensis*, *Tetraonchus* sp. Kakacheva-Avramova, Nedeva — Menkova, 1978, *Gyrodactylus truttae*, *G. derjavini*, *G. salaris*, *Sphaerostoma salmonis* и *Salmincola salmonea* — паразиты форели, гольцов и дунайского лосося (Пугачев, 1980а). Остальные встречаются у лососевых Сибири и Дальнего Востока. Можно предполагать, что становление родов *Hucho*, *Brachymystax*, *Oncorhynchus* и *Salvelinus* проходило в водоемах Сибири и Дальнего Востока. Следует отметить также отсутствие у микижи специфичных для рода *Salmo* паразитов. Большую часть ее паразитофауны составляют виды, общие с *Salvelinus* и *Oncorhynchus*. Все это косвенно может свидетельствовать о том, что вряд ли микижа принадлежит к роду *Salmo*.

СЕМЕЙСТВО COREGONIDAE

***Stenodus leucichthys nelma* (Pallas) — нельма**

Нельма обитает во всех реках бассейна Северного Ледовитого океана, начиная от рек Поной и Онега до р. Маккензи (Канада) (Берг, 1948). Нами обследовано 4 самца длиной 69—80 см (среднее 74) в р. Анадырь, из них 1 экз. в районе Анадырского лимана и 3 экз. в районе пос. Маркове. Кроме того, в р. Лена вскрыто 2 самца и 1 самка длиной 76—82 см (среднее 79). Всего у нельмы обнаружено 13 видов паразитов (табл. 8). Большая зараженность нельмы *Pelichnibothrium speciosum* в лимане р. Анадырь свидетельствует об ее питании рыбой в эстуарии, а большая зараженность *Proteocephalus exiguus* в р. Лена — о питании рыбой и в пресной воде. Сильная зараженность метацеркариями рода *Ichthyocotylurus* говорит о пространственной близости анадырской нельмы к моллюскам. Зараженность нельмы скребнями в р. Лена свидетельствует о возможности питания или бентосом или о реинвазии. Таким образом, она является преимущественно хищником, но иногда, вероятно, переходит и на питание бентосом. Это типично русловая рыба (на что указывает сравнительно сильная зараженность реофильным видом *Cucullanus truttae*), способная совершать миграции в эстуарную зону, где она и нагуливается. Об этом говорят находки *Pelichnibothrium speciosum* и *Corynosoma strumosum*. Всего у нельмы в водоемах Сибири и северо-востока СССР

П а р а з и т о ф а у н а н е л ь м ы

Вид паразита	р. Анадырь (4 экз.)		р. Лена (3 экз.)	
	кол-во заражен. рыб	интенсива заражения. экз.	кол-во заражен. рыб	интенсива заражения, экз.
<i>Discocotyle sagittata</i>	2	4	—	—
<i>Proteocephalus exiguus</i>	—	—	3	1-150
<i>Pelichnibothrium speciosum</i>	2	31-256	—	—
<i>Azygia robusta</i>	—	—	3	1-7
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	2	3-218	1	2
<i>I. pileatus</i>	3	1-30	—	—
<i>Cucullanus truttae</i>	2	47-68	1	7
<i>Neoechinorhynchus crassus</i>	—	—	1	2
<i>N. rutili</i>	—	—	1	6
<i>Paracanthocephalus tenuirostris</i>	—	—	1	1
<i>Corynosoma strumosum</i>	1	1	—	—
<i>Salmincola nordmanni</i>	1	9	—	—
<i>Basanistes enodis</i>	1	4	—	—

зарегистрировано 39 видов паразитов (II.2). Можно отметить лишь некоторое обеднение паразитофауны нельмы из водоемов северо-востока СССР (Колыма, Анадырь). Обеднение осуществляется за счет паразитов со сложным жизненным циклом. Хотя они у этой рыбы составляют большую часть паразитофауны, среди них нет ни одного специфического вида. По-видимому, паразитофауна нельмы в каждом конкретном водоеме зависит от его гидробиологических особенностей.

Coregonus albula Valenciennes — сибирская ряпушка

Сибирская ряпушка распространена от р. Кара до р. Маккензи (Берг, 1948). Нами вскрыто 2 самки и 2 самца этого вида длиной 21—23 см (среднее 22) в Анадырском лимане. Обнаружено 5 видов паразитов (табл. 9). В. Я. Трофименко (1969) указывает на наличие у сибирской ряпушки в р. Анадырь еще 7 видов паразитов: *Triaenophorus crassus* (pl.), *Triaenophorus nodulosus* (pl.), *Cyathocephalus truncatus*, *Phyllodistomum conostomum*, *Crepidostomum farionis*, *Raphidascaris acus* (1.), *Cucullanus truttae*. Наличие у ряпушки плероцеркоидов *Diphyllobothrium dendriticum*, *Triaenophorus crassus* и *T. nodulosus* свидетельствует о питании копеподами, в то время как находки *Phyllodistomum conostomum* и *Crepidostomum farionis* указывают на питание моллюсками и амфиподами. Таким образом, ряпушка характеризуется широким спектром питания. Всего у этого вида рыб в водоемах Сибири и северо-востока СССР обнаружено 36 видов паразитов (II.3). Не отмечается обеднения паразитофауны в разных реках. Отличия, по-видимому, объясняются только количеством исследованных в этих реках рыб. Характерно отсутствие специфических для данного вида паразитов. Обращает на себя внимание наличие эстуарных и морских видов паразитов. Это свидетельствует

Паразитофауна сибирской ряпушки р. Анадырь (4 экз.)

Вид паразита	Количество зараженных рыб	Интенсивность заражения, экз.
<i>Discocotyle sagittata</i>	2	1 - 3
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i> (pl.)	1	7
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	2	8 - 40
<i>Diplostomum</i> sp.	1	67
<i>Neoechinorhynchus rutill</i>	2	1—2

о том, что ряпушка, хотя и нагуливается в дельтах рек и опресненных участках моря (Берг, 1948; Кириллов, 1972), но не выносит большой солености и заходит в реки в период минимального стока.

Coregonus autumnalis (Pallas) — омуль

За исключением р. Обь (встречается только в Обской губе), входит из моря во все реки, впадающие в Северный Ледовитый океан, начиная от Мезени на западе и на востоке вплоть до р. Маккензи. В верхних

Таблица 10

Паразитофауна омуля р. Лена (9 экз.)

Вид паразита	Количество зараженных рыб	Интенсивность заражения, экз.	Индекс обилия
<i>Chloromyxum coregoni</i>	1	—	—
<i>Henneguya zschokkei</i>	2	—	—
<i>Tetraonchus grumosus</i>	3	1 - 30	3,9
<i>Salmincola extumescens</i>	1	2	0,22
<i>S. nordmanni</i>	2	1 - 4	0,60

течениях рек не встречается, проходная рыба (Берг, 1948). Нами обследовано 9 экз. этого вида в р. Лена, из них 5 самцов и 4 самки длиной 48—61 см (среднее 55). Обнаружено 5 видов паразитов (табл. 10). Характерно отсутствие паразитов со сложным жизненным циклом. О. Н. Бауер (1948б) отмечает у омуля из р. Лена 9 видов паразитов со сложным жизненным циклом (II.4), но только 4 из них развиваются с участием бентосных организмов, и зараженность ими была высокой, за исключением *Diplocotyle olrikii*. Таким образом, омуль предпочитает питаться планктоном, о чем свидетельствует зараженность *Diphyllobothrium dendriticum* и *D. ditremum*, *Triaenophorus nodulosus*, *Lecithaster gibbosus* (Бауер, 1948б), а также зараженность микроспоридиями с медленно опускающимися спорами (*Chloromyxum coregoni* и *Henneguya zschokkei*). Два последних вида являются возбудителями опасных заболеваний сивых рыб: бугорковой болезни и желтухи (Петрушевский, Бауер, 1948).

Всего у омуля обнаружено 24 вида паразитов (II.4). Обращает на себя внимание отсутствие трематод, за исключением *Lecithaster gibbosus*,

который развивается с участием планктонных организмов, и метацеркарий *Ichthyocotylurus*, а также сравнительно небольшое количество видов цестод (7). Все это заставляет считать омуля планктофагом, но находки скребней *Metechinorhynchus salmonis*, *Corynosoma semerme*, *S. strumosum* свидетельствуют о том, что омуль в морской, точнее эстуарный, период жизни может питаться и бентосом. Характерно несколько большее количество паразитов у омуля р. Лена по сравнению с Енисеем и Обью. В Енисее меньшее количество паразитов объясняется, по-видимому, большей скоростью течения этой реки, а в бассейне Оби омуль исследовался в Обской губе, где, вероятно, не встречаются некоторые виды паразитов ввиду повышенной минерализации воды в ней.

Coregonus nasus (Pallas) — чир

Озерно-речной вид, распространенный в бассейне Северного Ледовитого океана от Печоры до Колымы. Встречается в реках Анадырь и Пенжина (Берг, 1949). Нами обследовано 15 экз. этого вида в р. Колыма

Таблица 11

Паразитофауна чира

Вид паразита	р. Анадырь (4 экз.)		р. Колыма (15 экз.)		
	кол-во зараж., рыб	интенс. зараж., экз.	кол-во зараж., рыб	интенс. зараж., экз.	индекс обилия
<i>Capriniana piscium</i>	—	—	1	—	—
<i>Tetraonchus grumosus</i>	1	1	4	3-95	8,8
<i>Discocotyle sagittata</i>	2	3-4	8	1-10	2,3
<i>Proteocephalus exiguus</i>	—	—	1	8	0,5
<i>Phyllodistomum folium</i>	—	—	1	2	0,13
<i>Ph. simile</i>	—	—	2	7-110	7,8
<i>Crepidostomum farionis</i>	—	—	1	2	0,13
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	5	1-158	7	1-41	8,8
<i>I. pileatus</i>	5	2-31	—	—	—
<i>Diplostomum yogoenum</i>	1	30	—	—	—
<i>Anisakis</i> sp. (l.)	2	2	1	1	0,06
<i>Eustrongylides</i> sp. (l.)	1	1	—	—	—
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	—	—	2	1-3	0,26
<i>Salmincola coregonorum</i>	—	—	1	1	0,06

(среднее течение), из них 7 самок и 8 самцов длиной 41—55 см (среднее 48), и 5 экз. в р. Анадырь (пос. Марково), из них одна самка и 4 самца длиной 31—51 см (среднее 41). Всего у чира было обнаружено 14 видов паразитов (табл. 11). За исключением *Capriniana piscium*, *Phyllodistomum folium* и *Ph. simile*, метацеркарий трематод и личинок нематод, все остальные виды характерны для Salmonoidea. *Phyllodistomum folium* встречается обычно у щуки, реже — у сома и хариуса, а *Ph. simile* отмечается у бычка и хариуса. Личиночные формы трематод и нематод, по-видимому, не проявляют специфичности к своему второму промежуточному хозяину — рыбе. Слабая зараженность *Proteocephalus exiguus* в р. Колыма и полное отсутствие в р. Анадырь видов, развивающихся

с участием планктонных организмов, указывают на то, что планктон составляет незначительную долю в рационе чира, по крайней мере его речной формы. Находки *Crepidostomum farionis* и *Neoechinorhynchus crassus* говорят о питании чира в р. Колыма бокоплавами, остракодами и личинками насекомых. Характерна и высокая зараженность метацеркариями *Ichthyocotylurus* в р. Анадырь. Паразитофауна чира этих рек существенно отличается от таковой в р. Пенжина. Для чира этой реки характерна большая зараженность *Eubothrium salvelini* и *Proteocephalus exiguus*, что указывает на его питание планктоном, а также *Crepidostomum farionis* и *Phyllodistomum conostomum*, что говорит о питании бентосом (Коновалов, 1971). Эти различия объясняются тем, что чир р. Пенжина держится в тиховодных участках реки и в пойменных озерах, где образует довольно плотные популяции, к тому же чир — обитатель равнинных участков реки, а р. Анадырь в районе пос. Марково, да и р. Колыма в своем среднем течении, характеризуются быстрым течением, что в целом приводит к снижению интенсивности заражения паразитами, в развитии которых участвуют планктонные и бентосные организмы, не говоря уже о паразитических простейших. Следовательно, чира в исследованных реках можно рассматривать как бентофага с незначительной долей планктона в его рационе. Находки личинок *Anisakis* sp. свидетельствуют о миграциях чира в эстуарную зону. Ф. Н. Кириллов (1972) отмечает, что он иногда встречается при солёности воды 9—15‰.

Всего у чира в водоемах Сибири и северо-востока СССР обнаружено 40 видов паразитов (II.5). Обращает на себя внимание большое количество паразитов у чира в водоемах Восточной Сибири и меньшее — в Оби и Пенжине. По-видимому, становление этого одного из немногих «хороших» видов сиговых связано с Восточной Сибирью.

***Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) — сиг-пыжьян**

Сиги этой группы распространены в бассейне Северного Ледовитого океана, начиная от Мурманска и Белого моря, и до крайнего северо-востока Сибири, в западной части бассейна Берингова моря и частью в бассейне Охотского, имеются в водоемах Канады (Берг, 1949; Решетников, 1979). Нами обследовано 16 экз. этого вида в р. Анадырь, из них 11 самок и 5 самцов длиной 22—48 см (среднее 35), и 15 экз. в р. Колыма, из них 7 самок и 8 самцов длиной 28—32 см (среднее 30), и 1 самка в р. Лена длиной 37 см *. Всего было обнаружено 20 видов паразитов (табл. 12); в таблицу не включен сиг из р. Лена, у которого обнаружены только *Henneguya zschokkei* и *Ichthyocotylurus erraticus*. Низкая зараженность *Proteocephalus exiguus* говорит о незначительной роли планктона в рационе сига, в то время как находки *Neoechinorhynchus crassus* и *Metechinorhynchus salmonis* указывают на питание бентосными организмами. Кроме того, характерна высокая интенсивность заражения метацеркариями *Ichthyocotylurus*. Сиг-пыжьян, как и многие другие виды сигос, характеризуется широким спектром питания, но в исследованных

* Мы не рассматриваем *natio* этой группы сигов, так как в литературе нет их четкого подразделения на *natio*.

Таблица 12

Паразитофауна сига-пыжьяна

Вид паразита	р. Анадырь (16 экз.)			р. Колыма (15 экз.)		
	кол-во зараж. рыб	интенс. зараж., экз.	индекс обилия	кол-во зараж. рыб	интенс. зараж., экз.	индекс обилия
<i>Capriniana piscium</i>	3	—	—	1	—	—
<i>Dermocystidium salmonis</i>	1	—	—	—	—	—
<i>Discocotyle sagittata</i>	3	3 - 1 2	1,2	1	13	0,87
<i>Proteocephalus exiguus</i>	6	2 - 7	1,2	2	1 - 3	0,27
<i>Pelichnibothrium speciosum</i>	2	6 - 1 1 2	7,3	—	—	—
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	—	—	—	1	3	0,2
<i>Crepidostomum metoecus</i>	1	13	0,8	—	—	—
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	10	1 - 7 5 6	79,3	—	—	—
<i>I. pileatus</i>	8	6 - 6 5 2	53,1	15	5 0 - 7 0 0	142,6
<i>Diplostomum spathaceum</i>	3	1 - 4	0,43	—	—	—
<i>Thynnascaris</i> sp.	1	2	0,13	—	—	—
<i>Raphidascaris acus</i> (l.)	1	1	0,06	—	—	—
<i>Anisakis</i> sp. (l.)	2	1	0,13	—	—	—
<i>Cystidicolides tenuissi ma</i>	1	2	0,13	—	—	—
<i>Cucullanus truttae</i>	1	1	0,06	—	—	—
<i>Capillaria salvelini</i>	1	4	0,25	—	—	—
<i>Neoechinorhynchus crassus</i>	6	1—11	1,3	5	1—55	5,9
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	2	1 - 3	0,25	—	—	—
<i>Salmincola extumescens</i>	1	1	0,06	—	—	—

водоемах в августе — сентябре в его рационе преобладали бентосные организмы. Паразитофауна сига-пыжьяна в р. Колыма гораздо беднее, чем в р. Анадырь. Создается впечатление, что анадырский сиг использует в своем питании большее количество объектов. Значительны различия в составе паразитофауны сига в Анадырском лимане и в верхних участках р. Анадырь (пос. Марково) (табл. 13). Обеднение паразитофауны в верхних участках реки с быстрым течением обусловлено бедностью этих участков бентосными и особенно планктонными организмами, о чем говорит небольшая зараженность большинством видов паразитов, в частности *Proteocephalus exiguus*. Характерно наличие реофильных *Cucullanus truttae* и *Capillaria salvelini*. У сига, выловленного в лимане, встречены *Pelichnibothrium speciosum*, *Anisakis* sp. и *Thynnascaris* sp.— типичные морские и эстуарные виды, что говорит о миграции сига в эстуарную зону. В районе пос. Марково у сига встречены в основном только пресноводные паразиты, частью реофильные. Только у одного сига, относящегося к *natio anaulorum* (остальные принадлежали к *natio brachymystax*), обнаружены *Pelichnibothrium speciosum*. По-видимому, сига *n. anaulorum* совершают миграции в эстуарную зону и возвращаются в верхний и средний участки реки (возможно, неоднократно).

Всего у сига-пыжьяна в водоемах Сибири и северо-востока СССР обнаружен 51 вид паразитов (II.6). Характерно отсутствие специфичных для данного вида рыб паразитов, а также обеднение паразитофауны в Оби и Пенжине. Небольшое количество видов паразитов в р. Колыма, ве-

Паразитофауна сига-пыжьяна р. Анадырь

Вид паразита	Лиман (9 экз.)			Пос. Марково (7 экз.)		
	кол-во зараж. рыб	интенс. зараж., экз.	индекс обилия	кол-во зараж. рыб	интенс. зараж., экз.	индекс обилия
<i>Capriniana piscium</i>	3	—	—	—	—	—
<i>Dermocystidium salmonis</i>	—	—	—	1	—	—
<i>Discocotyle sagittata</i>	3	3 - 1 2	1,2	—	—	—
<i>Proteocephalus exiguus</i>	5	2 - 7	2,0	1	1	0,14
<i>Pelichnibothrium speciosum</i>	1	112	12,4	1	6	0,86
<i>Crepidostomum metoecus</i>	—	—	—	1	13	1,86
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	6	1 - 7 5 6	91,3	4	2 - 2 3 8	63,9
<i>I. pileatus</i>	4	6 - 6 6	12,9	4	4 - 6 5 2	104,8
<i>Diplostomum spathaceum</i>	2	2 - 4	0,67	1	1	0,14
<i>Thynnascaris</i> sp.	1	2	0,22	—	—	—
<i>Raphidascaris acus</i> (1.)	—	—	—	1	1	0,14
<i>Anisakis</i> sp. (1.)	2	2	0,22	—	—	—
<i>Cystidicoloides tenuissima</i>	1	2	0,22	—	—	—
<i>Cucullanus truttae</i>	—	—	—	1	1	0,14
<i>Capillaria salvelini</i>	—	—	—	1	4	0,57
<i>Neoechinorhynchus crassus</i>	4	1 - 1 1	2,0	2	1 - 2	0,43
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	2	1 - 3	0,43	—	—	—
<i>Salmincola extumescens</i>	1	1	0,11	1	1	0,14

роятно, объясняется слабой степенью изученности паразитофауны сига в этой реке и ее гидробиологическими особенностями, так как паразитофауна анадырского сига по количеству видов почти не уступает таковой в Енисее и Лене.

Prosopium cylindraceum (Pallas et Pennant) — валец

Обитает в реках Сибири от Енисея (только в правых его притоках) до Колымы и Анадыря. Отсутствует в реках Анабар, Оленек, Хрома и Алазея. В бассейне Тихого океана встречается к югу до залива Корфа, по побережью Охотского моря до рек Охота и Кухтуй включительно. Обычен в водоемах Северной Америки от Аляски до Великих Озер и Новой Англии (Берг, 1949; Кириллов, 1972). Нами исследовано 7 экз. этого вида в р. Анадырь (пос. Марково), из них 4 самки и 3 самца длиной 34—42 см (среднее 38); и 16 экз. в р. Колыма: в верховьях 3 экз. и 13 экз. в среднем течении, из них 12 самок и 4 самца длиной 20—38 см (среднее 29). Кроме того, 1 экз. валька обследован в р. Охота (самка длиной 45 см). Всего у валька нами обнаружено 9 видов паразитов (табл. 14). В верховьях Колымы рыбы оказались не зараженными, в р. Охота обнаружены только метацеркарии *Ichthyocotylurus erraticus*. У валька преобладают паразиты с простым циклом развития. Это типичный обитатель верховьев рек, но, подобно сигам, он может совершать миграции в нижние участки реки, на что указывает наличие *Anisakis* sp. Валец попадает в осолоненных участках, но исключительно редко. В целом же это типично пресноводный вид. Заражение валька *Proteocephalus exiguus*, *Triaenophorus nodulosus* и метацеркариями *Ichthyocoty-*

Паразитофауна валька

Вид паразита	р. Анадырь (7 экз.)			р. Колыма (16 экз.)		
	кол-во зараж. рыб	интенс. зараж., экз.	индекс обилия	кол-во зараж. рыб	интенс. зараж., экз.	индекс обилия
<i>Dermocystidium salmonis</i>	2	—	—	—	—	—
<i>Tetraonchus variabilis</i>	3	1-9	2,1	3	1-5	0,44
<i>Discocotyle sagittata</i>	1	1	0,14	—	—	—
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl.)	—	—	—	2	1-2	0,19
<i>Proteocephalus exiguus</i>	1	3	0,4	1	1	0,08
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	3	1-4	1,2	4	2-15	2,1
<i>Anisakis</i> sp. (l.)	1	1	0,14	—	—	—
<i>Cucullanus truttae</i>	1	2	0,2	—	—	—
<i>Salmincola coregonorum</i>	2	1-2	0,4	—	—	—

lurus свидетельствует о питании копеподами и о его пространственной близости к моллюскам, но зараженность валька метацеркариями ниже по сравнению с чиром и сигом, т. е. он не столь строго приурочен к придонным биотопам. Характерна небольшая зараженность всеми паразитами, что свойственно всем обитателям верховьев рек. Валеж, по-видимому, питается и планктоном, и бентосом, но спектр питания может меняться в зависимости от времени года. Имеются данные о сезонных изменениях доли бентосных организмов в его питании (Кириллов, 1972). В водоемах Сибири и северо-востока СССР у него обнаружено 19 видов паразитов (II.7). Характерно наличие *Tetraonchus variabilis* и *Salmincola jacutica* — специфических паразитов рода *Prosopium*. Это подтверждает принадлежность валька к этому роду (Решетников и др., 1975), а не к роду *Coregonus* (Берг, 1949). В водоемах Северной Америки у валька обнаружено 28 видов паразитов (Margolis, Arthur, 1979), но ни у него, ни у других представителей рода *Prosopium* не обнаружено специфических видов, кроме *Tetraonchus variabilis*. Особенностью паразитофауны валька в водоемах Северной Америки является наличие паразитов, которые встречаются на многих видах американских рыб, но не обнаружены в Азии: *Haemogregarina irkalukpiki*, *Crepidostomum cooperi*, *Proteocephalus laruei*, *Philonema agubernaculum*, *Ergasilus caeruleus*, *E. luciopercarum*. Не исключено, что ряд этих видов в дальнейшем будет идентифицирован с известными видами паразитов в Палеарктике.

У представителей семейства Coregonidae в водоемах Евразии обнаружено 73 вида паразитов (табл. 15). Для сиговых, в отличие от Salmonidae, характерно преобладание паразитов со сложным жизненным циклом (40 видов), цикл развития большинства из них связан с бентосными организмами. Очень невелико количество видов цестод (4), среди паразитов с простым циклом развития преобладают ракообразные, очень невелико число видов простейших, в частности миксоспоридий и моногений. Почти все миксоспоридий, встреченные у сиговых (за исключением *Thelohanellus pyriformis*, переход которого с карповых не вызывает сомнений), имеют медленно опускающиеся споры. По мнению

Паразитофауна рыб сем. *Coregonidae* Евразии

Систематические группы паразитов	Количество видов	Количество специфичных видов	Процент от общего количества
Mastigophora	1	—	—
Sporozoa	1	—	—
Myxosporidia	3	—	—
Peritricha	6	—	—
Monogenea	4	3	75
Cestoda	5	—	—
Trematoda	9	—	—
Nematoda	13	—	—
Acanthocephala	14	—	—
Hirudinea	3	—	—
Crustacea	14	8	57
Всего	73	11	15

С. С. Шульмана (1966), для большинства сиговых характерен прием пищи из толщи воды, так как, во-первых, большинство видов в отдельные периоды жизни продолжают питаться планктоном, а, во-вторых, у сиговых отсутствуют специфичные виды миксоспоридий с быстро опускающимися спорами. Но при переходе к бентофагии имеет место массовое заражение *T. pyriformis* с быстро опускающимися спорами. Кроме того, для всех Salmonoidea характерно малое количество видов паразитов, развивающихся с участием планктонных организмов, поэтому сиговых можно рассматривать как эврифагов, но со значительной долей планктона в их питании. Об этом же косвенно свидетельствует и преобладание паразитических копепод среди паразитов с простым циклом развития. Для сиговых характерно небольшое число специфичных видов — 11 (15%) и отсутствие таковых со сложным жизненным циклом (Пугачев, 1980а). Большинство специфичных видов отмечено у них в водоемах Сибири, что подтверждает точку зрения Н. Ф. Правдина (1954) о возникновении этой группы рыб в данном регионе. Существует гипотеза об американском происхождении рода *Prosopium* (Решетников и др., 1975), но, несмотря на большое видовое разнообразие вальков в Северной Америке, у них не обнаружено ни одного специфичного паразита, за исключением *Tetraonchus variabilis*. Этот вид встречается по всему ареалу *Prosopium cylindraceum* в Палеарктике, по-видимому, вплоть до Енисея. Скорее всего, большое видовое разнообразие вальков в водоемах Северной Америки — результат сравнительно недавнего и интенсивного видообразования, причем предковая форма обособилась от остальных сиговых в водоемах Восточной Сибири. В настоящее время ареал *P. cylindraceum* (и *Tetraonchus variabilis*) соответствует ареалу предковой формы.

Паразитофауна семейства в целом имеет большое сходство с таковой остальных семейств Salmonoidea (Salmonidae и Thymallidae). Все паразиты со сложным жизненным циклом встречаются (кроме сиговых) либо у хариусов, либо у лососевых, либо у всех трех семейств (Пугачев,

1980а). Отсутствие специфичных паразитов со сложным жизненным циклом, сравнительно небольшое общее число специфичных видов паразитов при значительном количестве видов в семействе Coregonidae, большое сходство паразитофауны семейства с паразитофауной лососевых противоречит гипотезе Ю. С. Решетникова (1979) об обособлении и подразделении сиговых на три современных рода (*Prosopium*, *Coregonus*, *Stenodus*) с середины третичного периода. Несомненно, что род *Prosopium* — один из наиболее рано обособившихся в этом семействе (Пугачев, 1980а).

СЕМЕЙСТВО THYMALLIDAE

Thymallus arcticus (Pallas) — сибирский хариус

Обитает во всех реках, впадающих в Северный Ледовитый океан, начиная от р. Кара до р. Анадырь, в Северной Америке — вплоть до бассейна Великих Озер (Scott, Crossman, 1973); в бассейне Тихого океана — до бассейна Амура включительно, обычен на юге Сибири и в Монголии, образует ряд подвидов (Берг, 1949). Нами обследовано 13 экз. хариуса в р. Анадырь (пос. Марково), из них 4 самца и 9 самок длиной 29—41 см (среднее 35); 30 экз. в р. Колыма (верхнее и среднее течение), из них 15 самцов и 15 самок длиной 23—35 см (среднее 34); одна самка в р. Охота длиной 39 см. Всего у хариуса рек Анадырь и Колыма обнаружено 22 вида паразитов (табл. 16). У хариуса р. Охота обнаружено 7 видов паразитов: *Hexamita salmonis*, *Chloromyxum tuberculatum*, *Myxobolus thymalli*, *Tetraonchus borealis* (6 экз.), *Crepidostomum farionis* (1 экз.), *Azygia lucii* (2 экз.), *Ichthyocotylurus* sp. (3 экз.).

Анадырский и колымский хариусы различаются по спектру питания. Так, хариус в р. Анадырь питается преимущественно бентосом (находки *Crepidostomum farionis*, *C. metoecus*, *Capillaria salvelini*, *Cystidicoides tenuissima*), характерно отсутствие паразитов, которые развиваются с участием планктонных организмов. В р. Колыма хариус питается в значительной степени планктоном (сильная зараженность *Triaenophorus nodulosus*), хотя в спектре его питания присутствуют и бентосные организмы (находки *Crepidostomum farionis*, *C. metoecus*, *Raphidascaris acus*).

При сравнении паразитофауны хариуса в горном (р. Кулу) и равнинном (пос. Кульдино) участках р. Колыма обращает на себя внимание ее обеднение в верховьях реки, главным образом за счет паразитов со сложным жизненным циклом. Среди паразитов, обнаруженных в верхнем участке (7 видов) (табл. 17), только *Crepidostomum farionis* развивается со сменой хозяев. Быстрое течение также, по-видимому, уменьшает вероятность заражения видами с простым циклом развития: например, зараженность хариуса *Hexamita salmonis* и *Paratrachodina incisa* выше в равнинном участке реки. Паразитофауна в среднем течении реки гораздо богаче (табл. 17). Значительную часть составляют паразиты, развивающиеся со сменой хозяев. В верховьях Колымы, так же как и в Анадыре, не обнаружены *Proteocephalus exiguus* и *Triaenophorus nodulosus*, но в Колыме гораздо беднее представлены и паразиты, в жизненном цикле которых участвуют бентосные организмы. Все эти

Паразитофауна сибирского хариуса

Вид паразита	р. Анадырь (13 экз.)			р. Колыма (30 экз.)		
	кол-во зараж. рыб	интенс. зараж., экз.	индекс обилия	кол-во зараж. рыб	интенс. зараж., экз.	индекс обилия
<i>Hexamita salmonis</i>	8	—	—	19	—	—
<i>Myxobolus arcticus</i>	4	—	—	8	—	—
<i>M. neurobius</i>	8	—	—	15	—	—
<i>M. thymalli</i>	—	—	—	1	—	—
<i>Paratrichodina incisa</i>	4	—	—	7	—	—
<i>Tetraonchus borealis</i>	5	2 - 16	2,7	12	1 - 17	1,7
<i>Gyrodactylus thymalli</i>	—	—	—	1	1	0,03
<i>Triacnophorus crassus</i> (pl.)	—	—	—	1	2	0,07
<i>T. nodulosus</i> (pl.)	—	—	—	6	1 - 800	27
<i>Proteocephalus thymalli</i>	—	—	—	10	1 - 34	3,6
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	—	—	—	12	1 - 30	4,7
<i>Crepidostomum farionis</i>	6	1 - 6	3,0	11	1 - 34	1,3
<i>C. metoecus</i>	3	1 - 2	0,4	1	1	0,03
<i>Diplostomum</i> sp.	1	2	0,2	4	1 - 25	0,09
<i>Raphidascaris acus</i> (l.)	7	1 - 13	1,6	7	1 - 3	0,5
<i>Anisakis</i> sp. (l.)	1	2	0,2	—	—	—
<i>Cystidicoloides tenuissima</i>	4	1 - 2	0,4	—	—	—
<i>Cucullanus truttae</i>	1	1	0,08	—	—	—
<i>Capillaria salvelini</i>	2	17 - 131	11,4	—	—	—
<i>Capillaria</i> sp.	1	1	0,08	—	—	—
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	—	—	—	5	1 - 36	1,4
<i>Salmincola thymalli</i>	4	2 - 15	2,7	1	2	0,07

Паразитофауна хариуса р. Колымы

Вид паразита	Верхнее течение (15 экз.)			Среднее течение (15 экз.)		
	кол-во зараж. рыб	интенс. зараж., экз.	индекс обилия	кол-во зараж. рыб	интенс. зараж., экз.	индекс обилия
<i>Hexamita salmonis</i>	1	—	—	14	—	—
<i>Myxobolus arcticus</i>	1	—	—	10	—	—
<i>M. neurobius</i>	10	—	—	7	—	—
<i>M. thymalli</i>	—	—	—	1	—	—
<i>Paratrichodina incisa</i>	2	—	—	5	—	—
<i>Tetraonchus borealis</i>	5	4 - 17	2,8	7	1 - 3	0,67
<i>Gyrodactylus thymalli</i>	1	1	0,06	—	—	—
<i>Triacnophorus crassus</i> (pl.)	—	—	—	1	2	0,14
<i>T. nodulosus</i> (pl.)	—	—	—	6	1 - 800	54,0
<i>Proteocephalus thymalli</i>	—	—	—	10	1 - 34	7,2
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	—	—	—	12	1 - 30	9,5
<i>Crepidostomum farionis</i>	1	5	0,33	8	1 - 9	2,6
<i>C. metoecus</i>	—	—	—	1	1	0,06
<i>Diplostomum</i> sp.	—	—	—	4	1 - 25	1,8
<i>Raphidascaris acus</i> (l.)	—	—	—	7	1 - 3	1,0
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	—	—	—	5	1 - 36	2,8
<i>Salmincola thymalli</i>	—	—	—	1	2	0,14

особенности паразитофауны свидетельствуют об обеднении планктона и бентоса в верховьях рек Анадырь и Колыма, но в Колыме это обеднение больше, чем в Анадыре. В этих условиях хариус является эврифагом, в равнинных же участках р. Колыма в его питании значительную роль стали играть копеподы. Интересно, что хариус в верховьях Колымы сильнее заражен *Myxobolus neurobius*, споры которого медленно опускаются, чем *M. arcticus* с быстро опускающимися спорами. В среднем же течении преобладает *M. arcticus*, хотя зараженность *M. neurobius* также значительна. В р. Анадырь хариус больше заражен *M. neurobius*, но значительна и зараженность *M. arcticus*, хотя в Колыме она выше (табл. 16, 17). Эти факты косвенно свидетельствуют о сходной биологии хариуса и лососевых, о возможности контакта между ними. В Колыму редко заходят представители родов *Oncorhynchus* и *Salvelinus*, а жилые формы гольцов обитают только в тундровых озерах, географически приуроченных к среднему и нижнему течению реки (Кириллов, 1972). Таким образом, в верхнем течении р. Колыма исключен контакт между хариусом и представителями сем. Salmonidae. В то же самое время в среднем течении он заражен *Myxobolus arcticus*, который встречается в основном у *Oncorhynchus* и *Salvelinus* (Пугачев, Хохлов, 1979). Это возможно лишь в том случае, если хариус заходит в озера, где обитают гольцы. В Анадыре очень многочисленны проходные лососевые и жилые формы гольцов, поэтому вероятность перекрестного заражения обоими видами выше. Но в верховьях, где исследовался хариус, зараженность микоспоридиями с быстро опускающимися спорами снижается. Этим объясняется слабая зараженность *Myxobolus arcticus* хариуса в р. Анадырь.

Всего у этого вида рыб из рек Сибири и северо-востока СССР и Амура обнаружено 52 вида паразитов (II.8). Характерно некоторое обеднение паразитофауны хариуса в Оби и резкое — в Амуре. Если первое может быть вызвано тем, что он находится на границе ареала, то второе — только недостаточной изученностью его паразитофауны. У сибирского хариуса обнаружено 11 видов специфичных паразитов. Больше всего их зарегистрировано у *Thymallus arcticus grubei* — камчатского хариуса (7 видов). Паразитофауна этого подвида отличается от таковой *Thymallus arcticus pallasi* наличием двух специфичных видов: *Myxidium noblei* и *M. gracilis*. Вполне вероятно, что (как и *Myxobolus thymalli*, который описан от камчатского хариуса и был затем нами обнаружен в р. Колыма) эти виды будут обнаружены и в водоемах Сибири. Пока трудно с уверенностью говорить о том, что паразитофауна *Thymallus arcticus grubei* существенно отличается от *Thymallus arcticus pallasi*. Можно лишь отметить наличие у камчатского хариуса *Myxidium gracilis*, а у амурского — *M. ventricosum*.

В водоемах Северной Америки паразитофауна *Thymallus arcticus* обнаруживает полное сходство с таковой в Палеарктике. Из специфичных видов у него обнаружены: *Tetraonchus borealis* и *Salmincola thymalli* (Margolis, Arthur, 1979). Остальные виды паразитов характерны либо для всех Salmonoidea, либо встречаются у разных систематических групп рыб, например, *Rhabdochona cascadilla* и *Proteocephalus tumidocollis*.

Паразитофауна рыб сем. *Thymallidae* Евразии

Систематические группы паразитов	Количество видов	Количество специфичных видов	Процент от общего количества
Mastigophora	1	—	—
Myxosporidia	12	6	50
Peritricha	3	—	—
Monogenea	5	2	40
Cestoda	7	1	14,3
Trematoda	10	—	—
Nematode	8	—	—
Acanthocephala	10	—	—
Hirudinea	3	—	—
Crustacea	6	2	33
Всего	65	11	17

У хариусовых в водоемах Евразии обнаружено 65 видов паразитов (табл. 18). По соотношению количества паразитов со сложным и простым жизненным циклом развития хариусы занимают промежуточное положение между лососевыми и сиговыми. Для них характерно лишь незначительное преобладание паразитов со сложным циклом, среди которых доминируют трематоды, скребни и нематоды. Среди паразитов с простым жизненным циклом преобладают миксоспоридии и ракообразные. Характерно небольшое число видов моногеней и инфузорий (так же, как и у сиговых) по сравнению с лососевыми. По характеру питания хариусовые являются эврифагами, но берут пищу преимущественно из толщи воды, о чем свидетельствует резкое преобладание миксоспоридии с медленно опускающимися спорами и спорами с промежуточной скоростью опускания (7 видов из 8), а также значительное заражение цестодами. Последнее часто не может быть объяснено хищничеством в отличие от *Salmonidae*.

Большое количество видов паразитов (34) встречается у всех трех семейств *Salmonoidea*. Только у сиговых и хариусов зарегистрировано 2 вида: *Leptotheca subsphaerica* и *Philonema sibirica*, у хариусов и лососевых — 3 вида: *Trichodina nigra* f. *kamchatica*, *Myxobolus arcticus*, *Basanistes briani* (?)*.

Среди специфичных видов паразитов преобладают миксоспоридии, моногеней и ракообразные. Характерно наличие одного специфичного вида со сложным жизненным циклом (*Proteocephalus thymalli*). Большинство из этих видов встречаются у *Thymallus arcticus* в водоемах Сибири и северо-востока СССР. Только 4 вида (*Chloromyxum thymalli*, *Gyrodactylus thymalli*, *Tetraonchus borealis* и *Proteocephalus thymalli*) обнаружены у европейского хариуса (*Thymallus thymallus*). Такое распределение специфичных паразитов по ареалу свидетельствует о том, что становление *Thymallidae* происходило в водоемах Сибири, точнее — Восточной Сибири. В водоемах Северной Америки происходит некоторое обеднение специфичной паразитофауны хариуса. Так, там не обнаружено спе-

* Находка этого вида у хариуса в бассейне р. Колыма (11.8) вызывает сомнение.

цифичных видов микроспоридий, *Gyrodactylus thymalli* и *Proteocephalus thymalli*, которые, по-видимому, встречаются у хариуса по всему ареалу в Палеарктике.

СЕМЕЙСТВО OSMERIDAE

Osmerus mordax dentex Steindachner — азиатская корюшка

В пределах СССР азиатская или тихоокеанская корюшка распространена от Белого моря до мыса Дежнева. В бассейне Тихого океана есть в Анадырском заливе, у берегов Шантарских островов, у Сахалина, заходит в Амур (Клюканов, 1975). Нами обследовано 11 экз. этого вида в Анадырском лимане, из них 9 самцов и 2 самки длиной 17—24 см (среднее 20,5). Обнаружено 7 видов паразитов (табл. 19). Зараженность корюшки *Diphyllobothrium ditremum*, *Metechinorhynchus salmonis*,

Т а б л и ц а 19

Паразитофауна азиатской корюшки р. Анадырь (11 экз.)

Вид паразита	Количество зараженных рыб	Интенсивность заражения, экз.	Индекс обилия
<i>Diphyllobothrium ditremum</i> (pl.)	6	1-4	1,4
<i>Pelichnibothrium speciosum</i>	4	1-2-6	3,4
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i>	3	1-4	0,64
<i>Raphidascaris acus</i> (l.)	1	1	0,09
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	3	1-3	0,55
<i>Corynosoma strumosum</i>	7	1-3	1,0
<i>C. semerme</i>	2	1	0,18

Corynosoma strumosum, *C. semerme* свидетельствует о том, что она питается и планктоном, и бентосом. Находки *C. semerme*, *C. strumosum* и *Pelichnibothrium speciosum* свидетельствуют о приуроченности корюшки эстуариям и морским пространствам. Только в период нереста (весной) она поднимается невысоко по реке (Кириллов, 1972). Вероятно, что личинками *Raphidascaris acus* и метацеркариями *Ichthyocotylurus variegatus* корюшка заразилась весной во время нерестового хода. Кроме того, в бассейне Оби у нее обнаружены *Philonema sibirica* и *Camallanus lacustris* (Петрушевский и др., 1948), в бассейне Енисея — *Cystidicola farionis* и *Porrocoecum eperlani* (Бауер, 1948а).

Пока не представляется возможным провести анализ паразитофауны семейства Osmeridae, так как слабо изучена паразитофауна родов *Osmerus* и *Hypomesus* и совершенно не изучена паразитофауна *Thaleichthys* и *Spirinchus*. Такой анализ был бы чрезвычайно полезен, так как считают, что Osmeridae наиболее генерализованы и стоят ближе других к исходной предковой форме подотряда Salmonoidea (Световидов и др., 1975).

Правда, не совсем понятно, как объединять в одном подотряде пресноводных по своему происхождению Salmonoidea и Osmeridae, тем более что корюшки, которые экологически стоят ближе к лососевым, практически не имеют общих с ними видов паразитов, за исключением тех, которые не проявляют узкой специфичности к хозяину. Полностью отсутствуют специфичные виды паразитов, которые бы принадлежали к систематическим группам, приуроченным к этим двум надсемействам.

СЕМЕЙСТВО ESOCIDAE

Esox lucius L.— щука

Щука широко распространена в Евразии и Северной Америке. В Евразии встречается почти повсеместно, отсутствует на Пиренейском полуострове, в Далмации, р. Вардар, Зеравшан, Мургаб, Теджент, Амур и в Крыму, а также на Камчатке и реках Охотского побережья, но имеется в р. Пенжина. В Северной Америке встречается от Аляски до Нью-Йорка и Огайо (Берг, 1949). Нами обследованы 1 самец длиной 67 см и 1 самка длиной 80 см в р. Анадырь (пос. Марково); 15 экз. в р. Колыма (пос. Кульдино), из них 10 самцов и 5 самок длиной 35—55 см (среднее 45); 15 экз. в р. Лена, из них 9 самцов и 6 самок длиной 60—110 см (среднее 85). Всего у щуки обнаружено 18 видов паразитов (табл. 20). Зараженность *Triaenophorus nodulosus* и *Raphidascaris acus* связана с хищничеством щуки. Интересно, что *Triaenophorus crassus* обнаружен нами у щуки р. Анадырь, хотя там вскрыто всего 2 экз., и не обнаружен в реках Колыма и Лена, хотя в Лене О. Н. Бауер (19486) отмечает значительное заражение щуки этим видом. В р. Колыма В. Я. Трофименко (1969) отмечает низкую зараженность щуки *T. crassus*. Нами обнаружен только один плероцеркоид этого вида у хариуса в среднем течении р. Колыма. Очень низкая зараженность щуки *T. crassus* в Колыме обусловлена, по-видимому, двумя причинами. Во-первых, сиги — основные промежуточные хозяева этого паразита — питаются, главным образом, бентосом (молодь, вероятно, пространственно разобщена со щукой), что резко снижает вероятность их заражения плероцеркоидами через копепод; во-вторых, колымская щука, по всей вероятности, питается не сигами, а карповыми (елец, голянь), на что указывает сильная зараженность щуки *Raphidascaris acus* и карповых — личинками этого вида. Таким образом, какое-то звено в жизненном цикле *Triaenophorus crassus* здесь сильно ослаблено. По-видимому, подобное явление привело к отсутствию этого вида в некоторых озерах Карелии (Кончозеро, Пертозеро), несмотря на наличие промежуточных и окончательных хозяев (Шульман и др., 1974). Низкая зараженность щуки *T. nodulosus* по сравнению с хариусом (табл. 17) в р. Колыма свидетельствует о том, что щука не питается хариусом, в противном случае зараженность была бы гораздо выше.

Всего у щуки в водоемах Сибири и северо-востока СССР обнаружено 74 вида паразитов (II.9). Отчетливо прослеживается тенденция к обеднению паразитофауны с запада на восток. В р. Пенжина наличие значительного количества паразитов вызвано тем, что здесь исследовались

П а р а з и т о ф а у н а ш у к и

Вид паразита	р. Анадырь *		р. Колыма (15 экз.)			р. Лена (15 экз.)		
	кол-во зараж. рыб	интенс зараж., экз	кол-во зараж. рыб	интенс зараж., экз.	индекс обилия	кол-во зараж. рыб	интенс зараж., экз.	индекс обилия
<i>Myxidium lieberkuhni</i>	—	—	7	—	—	14	—	—
<i>Myxosoma anurus</i>	—	—	8	—	—	1	—	—
<i>Capriniana piscium</i>	—	—	2	—	—	—	—	—
<i>Tetraonchus monenteron</i>	2	7—17	13	1—3	5 10,7	5	2—4	2 3,7
<i>Gyrodactylus lucii</i>	—	—	1	1	0,6	—	—	—
<i>Trienophorus crassus</i>	2	4—10	—	—	—	—	—	—
<i>T. nodulosus</i>	—	—	13	1—8	3,4	8	1—11	3,0
<i>Diphyllbothrium latum</i> (pl.)	—	—	—	—	—	1	1	0,14
<i>Phyllodistomum folium</i>	—	—	—	—	—	1	8	0,53
<i>Azygia robusta</i>	—	—	—	—	—	1	1	0,07
<i>Diplostomum</i> sp.	—	—	3	1—6	0,6	—	—	—
<i>Ichthyocotylurus</i> sp.	1	2	—	—	—	—	—	—
<i>Raphidascaris acus</i>	—	—	11	1—2	7 4,7	—	—	—
<i>Camallanus lacustris</i>	—	—	—	—	—	1	4	0,27
<i>C. truncatus</i>	—	—	—	—	—	2	1	0,14
<i>Philometra obturans</i>	—	—	—	—	—	4	1—2	0,33
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	—	—	3	1—3	0,33	—	—	—
<i>Echinorhynchus borealis</i>	—	—	1	1	0,06	—	—	—

* Мы не приводим здесь индекс обилия, так как в р. Анадырь вскрыто только 2 экз. щуки.

и сеголетки, на которых перешли паразиты, не свойственные половозрелой щуке. У последней в этой реке зарегистрировано всего 9 видов паразитов (Коновалов, 1971).

Специфичными для щуки являются 11 видов: *Chloromyxum esocinum*, *Myxidium lieberkuhni*, *Myxosoma anurus*, *Henneguya schizura*, *H. oviperda*, *Tetraonchus monenteron*, *Gyrodactylus lucii*, *Azygia lucii*, *A. mirabilis*, *Raphidascaris acus* и *Philometra obturans*. Находка *Azygia lucii* в р. Лена (Однокурцев, 1979) и Колыма (Губанов и др., 1973) вызывает сомнение, так как ни О. Н. Бауеру (1948б), ни нам не удалось обнаружить этот вид в Лене и Колыме. Мы произвели дополнительные вскрытия 30 экз. щук, но ни одного экземпляра *A. lucii* обнаружено не было. При полном паразитологическом вскрытии 15 щук в р. Лена зарегистрирован 1 экз. *A. robusta*.

Количество специфичных видов паразитов также убывает с запада на восток: Обь — 7, Енисей — 5, Лена — 4, Колыма — 4, Анадырь — 2, Пенжина — 3. Обеднение происходит как за счет паразитов с простым циклом развития (*Chloromyxum esocinum*, виды рода *Henneguya*), так и со сложными (*Philometra obturans*). В водоемах Северной Америки у щуки зарегистрировано 44 вида паразитов (Margolis, Arthur, 1979), из них 4 вида специфичны для нее (*Chloromyxum esocinum*, *Myxidium lieberkuhni*, *Raphidascaris acus*, *Mollibdella grandis*). 5 видов встречаются в водоемах Палеарктики; что же касается пиявки *M. grandis*, то ее

распространение пока не ясно. Трудно сказать, является ли этот вид облигатным паразитом. В целом паразитофауна щуки в водоемах Северной Америки обогащается по сравнению с водоемами северо-востока СССР за счет видов, имеющих широкий круг хозяев. Специфичных видов мало, и большая часть их характерна и для Палеарктики, что свидетельствует об евразийском происхождении *E. lucius*.

Семейство Esocidae представлено в водоемах Евразии 2 видами: обыкновенной щукой (*E. lucius*), которая населяет большинство водоемов Евразии и Северной Америки (до Нью-Йорка и Огайо) и амурской щукой (*E. reicherti*), обитающей в бассейне р. Амур (Берг, 1949). В Северной Америке, кроме обыкновенной щуки, встречаются еще 3 вида: *E. americanus*, *E. masquinongy* и *E. niger* (Scott, Crossman, 1973). Мы проанализировали только фауну специфичных паразитов, так как, во-первых, она точнее отражает закономерности расселения видов хозяев и в меньшей степени зависит от паразитофауны доминирующих групп рыб, а, во-вторых, дает хоть какую-то возможность сопоставлять рыб, исследованных с разной полнотой, например, американскую и обычную щуку. Всего у представителей семейства известно 26 видов специфичных паразитов (табл. 21). Из них только 4 вида встречаются у щук и в Евразии, и в Северной Америке (*Myxidium lieberkuhni*, *Triaenophorus nodulosus*, *T. crassus*, *Raphidascaris acus*), зараженность тремя последними связана с хищничеством. Наибольшее количество специфичных видов зарегистрировано у обыкновенной щуки. По направлению с запада на восток происходит обеднение фауны специфичных паразитов у *E. lucius*. Больше всего этих видов у щуки в водоемах Европы (14), если исключить *Muxobolus alienus* и *Sphaerospora minuta*, обнаруженных у сеголетков щуки в р. Пенжина, появление которых может быть связано с переходом этих видов на сеголетков с других хозяев (Коновалов, 1971). Тем не менее в водоемах Азии (Сибирь и северо-восток СССР) количество специфичных видов значительно (13), а в Северной Америке их всего 7. По-видимому, *E. lucius* европейского происхождения, а ее обширный ареал сформировался в сравнительно недавнее время. *E. lucius* впервые достоверно отмечена в Европе в конце позднего плиоцена, а в Северной Америке — лишь с плейстоцена (Сычевская, 1976). Этот же автор на основании палеонтологических находок приходит к выводу об европейском происхождении обыкновенной щуки. *E. reicherti* — потомок древней олигоцен-миоценовой фауны азиатских щук (Сычевская, 1975), тем более становится непонятным отсутствие у нее специфичных видов паразитов. Даже два единственных специфичных паразита *Triaenophorus orientalis* и *T. amurensis* очень близки к *T. nodulosus* и *T. crassus*, что связано не с окончательным хозяином — амурской щукой, а со сменой вторых промежуточных хозяев (Куперман, 1973).

Фауна специфичных паразитов американских щук беднее, нежели евразийских, но более половины из них не встречаются у щук Евразии. Это свидетельствует о том, что американские щуки и обыкновенная щука разошлись довольно давно, но фауна паразитов щук в Северной Америке по тем или иным причинам претерпела значительное, но не

Специфичные паразиты рыб сем. Esocidae

Вид паразита	<i>E. lucius</i>			<i>E. reicherti</i>	<i>E. americanus</i>	<i>E. masquinongy</i>	<i>E. niger</i>
	Европа	Азия	Америка				
<i>Myxidium lieberkuhni</i>	+	+	+	+	—	—	+
<i>Myxosoma anurus</i>	+	+	—	+	—	—	—
<i>Chloromyxum esocinum</i>	+	+	+	—	—	—	—
<i>Myxobolus dentium</i>	—	—	—	—	—	+	—
<i>Henneguya acuta</i>	—	—	—	—	—	+	—
<i>H. esocis</i>	—	—	—	—	—	—	+
<i>H. lobosa</i>	+	+	—	+	—	—	—
<i>H. oviperda</i>	+	+	—	—	—	—	—
<i>H. psorospermica</i>	+	+	—	—	—	—	—
<i>H. schizura</i>	+	+	—	—	—	—	—
<i>Trichodina renicola</i>	—	—	—	—	+	—	+
<i>Tetraonchus lofusi</i>	—	—	—	—	—	+	—
<i>T. monenteron</i>	+	+	+	+	—	—	—
<i>Gyrodactylus lucii</i>	+	+	—	—	—	—	—
<i>Trienophorus amurensis</i>	—	—	—	+	—	—	—
<i>T. crassus</i>	+	+	+	—	—	+	—
<i>T. nodulosus</i>	+	+	+	—	—	+	—
<i>T. orientalis</i>	—	—	—	+	—	—	—
<i>T. meridionalis</i>	+	—	—	—	—	—	—
<i>Rhipidocotyle illense</i>	+	+	—	—	—	—	—
<i>Azygia mirabilis</i>	+	—	—	—	—	—	—
<i>A. lucii</i>	+	+	—	—	—	—	—
<i>Macroderoides flavus</i>	+	+	—	—	+	—	—
<i>Raphidascaris acus</i>	+	+	+	+	—	+	—
<i>Philometra obturans</i>	+	+	—	—	—	—	—
<i>Mollibdella grandis</i>	—	—	+	—	—	—	—
Всего	17	16	7	7	2	6	3

такое сильное, как у *E. reicherti*, обеднение. В ископаемом состоянии американские щуки (*E. masquinongy*) известны из миоценовых отложений (Сычевская, 1975).

По мнению Е. К. Сычевской (1975), центром происхождения Esocidae является Северная Азия, откуда они проникли в Европу в середине олигоцена. По-видимому, в это время начинает формироваться специфичная паразитофауна щуковых, которые были представлены несколькими видами и в Европе, и в Азии. На рубеже олигоцена или миоцена могла иметь место и первая миграция щуковых в Америку, что подтверждается значительной обособленностью специфичной паразитофауны американских щук. В дальнейшем в Евразии активные тектонические движения, изменившие характер водоемов (Яковлев, 1961, 1964) (озерно-болотные сменились озерно-речными), а также похолодания и оледенения, по-видимому, привели к обеднению фауны Esocidae, а возникшая в Европе и расселившаяся в Азии в конце позднего плиоцена *E. lucius* окончательно вытеснила олигоцен-миоценовую фауну азиатских щук, что привело, вероятно, к обогащению ее специфичной паразитофауны. Единственный представитель этой фауны (*E. reicherti*) сохранился лишь

в бассейне Амура. Отсутствие специфичных паразитов у этого вида объясняется тем, что в Амуре *E. reicherti* оказалась в весьма неблагоприятных условиях. Во-первых, рыбы южных широт имеют лучшую защиту от хищников, а, во-вторых, хищники высоких широт уступают в конкуренции за пищу высоко специализированным хищникам низких широт (Никольский, 1956; Стрелков, Шульман, 1971). Проникновение шук в олигоцен — миоцене в Северную Америку уже требовало от них выработки приспособлений к существованию в озерно-речном комплексе, так как этот комплекс сложился в Северной Америке к середине палеогена (Яковлев, 1961). По-видимому, это вызвало некоторое обеднение их специфичной паразитофауны. Но наиболее сильно повлияли на фауну специфичных паразитов американских шук плейстоценовые покровные оледенения, в частности максимальное висконсинское оледенение в позднем плейстоцене. Оно не захватило только п-ов Аляска, а южная граница шита проходила приблизительно по 45° с. ш. (Марков, Величко, 1967; Флинт, 1963). С одной стороны, ледниковый щит оттеснил американских шук на юг, произошло обеднение их паразитофауны (подобно *E. reicherti*), но сохранились специфичные виды с простым циклом развития (*Henneguya acuta*, *H. esocis*, *Mухobolus dentium* и др.); с другой — преградил путь *Esox lucius* (известна с плейстоцена) и, таким образом, потомки древних азиатских шук и обыкновенная щука оказались разобщенными. Только в последующее межледниковье *E. lucius* заселила водоемы Канады вплоть до Великих Озер. В настоящее время ареалы американских шук и *E. lucius* совпадают преимущественно в зоне Великих Озер (Scott, Crossman, 1973). По-видимому, ряд паразитов с *E. lucius* затем перешел на американских шук, но сравнительно недавно, так как *Myxidium lieberkuhni*, *Triaenophorus nodulosus*, *T. crassus* и *Raphidascaris acus* обнаружены у них пока только в провинции Квебек и Онтарио (Margolis, Arthur, 1979), то есть в зоне совпадения их ареалов.

СЕМЕЙСТВО CATOSTOMIDAE

***Catostomus catostomus rostratus* (Tilesius) — чукучан**

Обитает только в бассейнах рек Колыма и Индигирка (Новиков и др., 1975). В среднем течении р. Колыма нами обследовано 16 экз. этого вида, из них 7 самцов длиной 24—49 см (среднее 36,5) и 9 самок длиной 28—51 см (среднее 39,5). Обнаружено 4 вида паразитов: *Mухobolus catostomi* (заражены 2 рыбы), *M. exsulatus* (заражены 2 рыбы), *Glaridacris catostomi* (заражены 9 рыб, интенсивность 1—13 экз., индекс обилия 4,2) и личинки *Raphidascaris acus* (заражены 11 рыб, интенсивность 1—25 экз., индекс обилия 4,1). Кроме того, у колымского чукучана обнаружены *Neoechinorhynchus rutili* и личинки *Raphidascaris acus* (Трофименко, 1969). У одного самца длиной 47,5 см из 104 обследованных рыб обнаружено 6 экз. *Allocreadium isoporum* — типичного паразита карповых рыб (Скрябина, 1973). Р. Эргенс и др. (Ergens et al., 1980) отмечают у чукучана р. Колыма *Gyrodactylus spathulatus* — специфичного паразита чукучановых, который был обнаружен при обследовании производителей, выловленных в р. Колыма и перевезенных в Ленинград.

Сильное заражение *Glaridacris catostomi*, личинками *Raphidascaris acus*, находки *Allocreadium isoporum* свидетельствуют о большой роли бентосных организмов в питании чукучана. А. С. Новиков (1966) отмечает, что в Индигирке и Колыме основной пищей чукучана являются личинки хирономид, которые в большинстве желудков составляют подавляющую часть, а иногда и весь пищевой комок; часто в нем содержится и значительное количество грунта. По-видимому, спектр питания этой рыбы несколько шире, так как находки *Neoechinorhynchus rutili* свидетельствуют о питании остракодами. Таким образом, чукучан является типичным бентофагом.

Всего у чукучана р. Колыма обнаружено 8 видов паразитов. Из них *Muxobolus catostomi*, *Glaridacris catostomi*, *Gyrodactylus spathulatus* — специфичные для семейства Catostomidae паразиты. *Neoechinorhynchus rutili*, *Thynnascaris* sp., *Raphidascaris acus* (1.) — паразиты, имеющие широкий круг хозяев. Следовательно, для чукучана р. Колыма характерно отсутствие специфичных для него видов паразитов. Описанный нами *Muxobolus exsulatus* (Пугачев, 19806) несомненно будет обнаружен у чукучановых в Америке, так как миксоспоридии вообще редко проявляют узкую специфичность к виду хозяина.

В настоящее время чукучановые широко распространены в водоемах Северной Америки, где отмечено более 10 видов этих рыб. Только один вид *Catostomus catostomus* обитает в водоемах северо-востока Азии. Его ареал включает только бассейны рек Индигирка и Колыма (Новиков и др., 1975), а в Северной Америке он обитает в основном к северу от Великих Озер (Scott, Crossman, 1973). Это, по-видимому, наиболее холодолюбивый представитель семейства, так как ареалы большинства видов и родов Catostomidae тяготеют к районам, расположенным южнее Великих Озер. Паразитофауна представителей этого семейства отличается богатством и значительным числом специфичных видов. Имеются также специфичные роды цестод *Glaridacris* и *Isoglaridacris*. Паразитофауна чукучана (*Catostomus catostomus*) в Северной Америке насчитывает 55 видов; характерно наличие специфичных паразитов, таких, как *Pellucidhaptor catostomi*, *Gyrodactylus aquilinus*, *Lissorhynchus gullaris* и *Isoglaridacris calentinei*. Реки Индигирка и Колыма являются крайней западной границей ареала чукучана, что хорошо объясняет обеднение его паразитофауны в р. Колыма. Это характерно для хозяев, находящихся на границе ареала. Богатство паразитофауны представителей семейства и наличие значительного числа специфичных видов и родов паразитов свидетельствуют об американском происхождении Catostomidae, поэтому пока трудно согласиться с мнением Ф. Дарлингтона (1966) об азиатском происхождении семейства, которое основывается на наличии в водоемах Китая рода *Muxocyprinus*, паразитофауна которого, к сожалению, не изучена. Близость этого рода к чукучановым может быть результатом первого, более раннего проникновения древних чукучановых из Америки в Азию. Кроме того, ископаемые остатки Catostomidae известны в Северной Америке с миоцена и, возможно, с эоцена (Scott, Crossman, 1973), в то время как единственная находка чукучана

в эоцене Монголии (Hussakof, 1932) едва ли достоверно определена (Яковлев, 1964).

Паразитофауна и характер ареала *Catostomus catostomus* позволяет довольно точно определить время его проникновения в Азию из Северной Америки. Несомненно, что он проник по северному побережью Берингии, и произошло это в первой половине четвертичной эпохи, так как только к этому времени окончательно сформировалась речная сеть Верхояно-Чукотской горной страны (см. гл. 4). К концу плиоцена, вероятно, относится формирование современной долины р. Индигирка, до того протекавшей в северо-западном направлении и впадавшей в р. Яна. К этому же времени относится и заложение долины р. Колыма (Баранова, Биске, 1964). Таким образом, проникновение чукучана произошло не позднее конца плиоцена, то есть после распада системы Пра-Яны.

СЕМЕЙСТВО CYPRINIDAE

Rutilus rutilus lacustris (Pallas) — сибирская плотва

Обитает в реках и озерах Северного Ледовитого океана от Оби до Лены включительно (Берг, 1949). Нами обследовано 15 экз. этого вида в среднем течении р. Лена, из них 8 самцов длиной 18—28 см (среднее 23) и 7 самок длиной 22—25 см (среднее 23,5). Всего у плотвы

Т а б л и ц а 22

Паразитофауна сибирской плотвы р. Лена (15 экз.)

Вид паразита	Количество зараженных рыб	Интенсивность заражения, экз.	Индекс обилия
<i>Myxidium pfeifferi</i>	1	—	—
<i>Myxobolus pseudodispar</i>	2	—	—
<i>Dactylogyrus alatus</i>	2	1	0,14
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	1	1	0,07
<i>Diplostomum commutatum</i>	4	1 - 3	0,53
<i>D. mergi</i>	1	4	0,28
<i>Raphidascaris acus</i> (1.)	1	3	0,2
<i>Ergasilus sieboldi</i>	1	3	0,2
<i>Neoergasilus japonicus</i>	1	1	0,07

обнаружено 9 видов паразитов (табл. 22). Характерна низкая зараженность всеми видами паразитов, но несколько больше была зараженность метацеркариями рода *Diplostomum*. Самцы сильнее заражены ими (для самцов индекс обилия 2,0, а для самок — 0,57). По-видимому, по крайней мере в летнее время, плотва питается в основном водной растительностью (в желудках многих рыб обнаружены водоросли), что обуславливает низкую зараженность паразитами, в жизненном цикле которых участвуют бентосные организмы (*Raphidascaris acus*, *Caryophyllaeides fennica*).

У плотвы в водоемах Сибири зарегистрировано 100 видов паразитов (П.10). Происходит резкое обеднение паразитофауны по направлению с запада на восток, больше всего видов обнаружено в бассейне Оби. Несомненно, что при дальнейшем изучении паразитофауны рыб рек Енисей и Обь количество видов паразитов у плотвы будет увеличиваться, но вряд ли изменится эта тенденция. Хотя общий список паразитов плотвы велик, но это еще не является свидетельством обязательного богатства ее паразитофауны в каждом конкретном водоеме. Поскольку плотва имеет широкий спектр питания и, по-видимому, не имеет строгой пищевой специализации, то она может менять объекты питания, что и изменяет ее паразитофауну в каждом конкретном водоеме. Интересна находка в р. Лена у плотвы *Neoergasilus japonicus*, который ранее был обнаружен в бассейнах рек Амур и Тисса (Ergens et al., 1975).

Leuclscus idus (L.) — язь

В пределах Сибири обитает в бассейнах рек Обь, Енисей, Лена, восточнее не встречается, в Амуре обитает близкий вид — *L. waleckii* (Берг, 1949). Нами обследовано 15 экз. этого вида в бассейне р. Лена, из них 9 самцов длиной 37—49 см (среднее 43) и 6 самок длиной 40—46 см (среднее 43). Обнаружено 10 видов паразитов (табл. 23).

Т а б л и ц а 23

Паразитофауна язя р. Лена (15 экз.)

Вид паразита	Количество зараженных рыб	Интенсивность заражения, экз.	Индекс обилия
<i>Myxobolus mulleri</i>	1	—	—
<i>Ichthyophthyrus multifiliis</i>	1	—	—
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl.)	1	1	0,07
<i>Phyllodistomum folium</i>	1	1	0,07
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i>	1	2	0,14
<i>Diplostomum commutatum</i>	1	1	0,07
<i>D. indistinctum</i>	1	1	0,07
<i>D. paraspathaceum</i>	1	3	0,2
<i>D. spathaceum</i>	2	4	0,28
<i>Raphidascaris acus</i> (l.)	8	1-8	1,87

Следует отметить отсутствие у язя дактилогирусов и зараженность его в реках Сибири плероцеркоидами *Triaenophorus nodulosus*. Для язя так же, как и для плотвы, характерна низкая зараженность большинством видов паразитов. Сильнее он заражен личинками *Raphidascaris acus*, что свидетельствует о питании личинками хирономид, мокрецов, ручейников и олигохет. По-видимому, как и плотва, в летнее время язь переходит в значительной степени на питание водной растительностью, но в желудках пойманных рыб мы обнаруживали и личинок миног. Скорее всего в это время язь является эврифагом со значительной долей

растительности в его рационе. Всего у него в водоемах Сибири обнаружено 79 видов паразитов (II.11); так же, как и у плотвы, происходит резкое обеднение паразитофауны по направлению с запада на восток.

***Leuciscus leuciscus baicalensis* (Dybowsky) — сибирский елец**

Обитает во всех водоемах Сибири от бассейна Оби до Колымы, причем встречается от верхних участков до самых устьев (Берг, 1949). Нами обследовано 15 экз. этого вида в р. Лена, из них 10 самцов длиной 12—26 см (среднее 19) и 5 самок длиной 14—22 см (среднее 18); 15 экз. в р. Колыма, из них 8 самцов длиной 24—29 см (среднее 26,5) и 7 самок.

Таблица 24

Паразитофауна сибирского ельца

Вид паразита	р. Лена (15 экз.)			р. Колыма (15 экз.)		
	кол-во зараж. рыб	интенс. зараж., экз.	индекс обилия	кол-во зараж. рыб	интенс. зараж., экз.	индекс обилия
<i>Myxidium pfeifferi</i>	1	—	—	—	—	—
<i>Muxobolus albovae</i>	1	—	—	—	—	—
<i>M. mulleri</i>	4	—	—	9	—	—
<i>M. mulleriformis</i>	1	—	—	—	—	—
<i>M. musculi</i>	3	—	—	—	—	—
<i>M. nemeczeki</i>	1	—	—	—	—	—
<i>Phyllodistomum folium</i>	—	—	—	3	1-8	0,66
<i>Allocreadium isoporum</i>	3	3	0,2	1	1-3	0,28
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i>	—	—	—	8	1-3	1,0
<i>Diplostomum paraspathaceum</i>	2	4	0,27	—	—	—
<i>D. spathaceum</i>	1	2	0,13	5	1-16	2,6
<i>Raphidascaris acus</i> (1.)	4	2	0,53	9	1-28	4,7
<i>Paracanthocephalus tenuirostris</i>	1	3	0,2	—	—	—
<i>Ergasilus briani</i>	1	3	0,2	—	—	—
<i>Neoergasilus japonicus</i>	2	1	0,13	—	—	—

длиной 23—30 см (среднее 26,5). Всего у ельца в обеих реках обнаружено 15 видов паразитов (табл. 24). В Лене обнаружено 13 видов, в Колыме — 6. Обеднение происходит в основном за счет паразитов с простым жизненным циклом: миксоспоридий и ракообразных. Для сибирского ельца в р. Лена характерна так же, как и для плотвы, слабая зараженность большинством паразитов. В отличие от ельца р. Лена, в р. Колыма он сильнее заражен *Diplostomum spathaceum* и личинками *Raphidascaris acus*; последнее говорит о питании личинками хирономид, моллюсков, ручейников и олигохет. Таким образом, елец в р. Колыма является в значительной степени бентофагом, но и в Колыме, и в Лене он, по-видимому, может брать пищу и из толщи воды, на что указывает зараженность миксоспоридиями, имеющими медленно опускающиеся споры и споры с промежуточной скоростью опускания (*Myxidium pfeifferi*, *Muxobolus musculi*, *M. nemeczeki*, *M. mulleri* и *M. mulleriformis*). В целом же елец является эврифагом, причем пищевая специализация в каждом конкретном водоеме зависит от условий обитания.

Паразитофауна сибирского ельца в водоемах Сибири и северо-востока СССР насчитывает 78 видов паразитов (II.12). Так же, как у язя и плотвы, происходит обеднение паразитофауны по направлению с запада на восток.

***Phoxinus phoxinus* (L.) — голян речной**

Широко распространен в Европе и северной Азии — от Испании до Анадыря и бассейна Амура (включая систему оз. Ханко). На Камчатке отсутствует, но имеется в реках Охотского побережья (Берг, 1949).

Нами обследовано 13 экз. этого вида в р. Охота, из них 8 самцов длиной 5,1—7 см (среднее 6) и 5 самок длиной 6—7,5 см (среднее 6,8); в р. Анадырь обследовано 15 экз.*, из них 7 самцов длиной 3,5—4,3 см (среднее 3,9) и 8 самок длиной 4—5 см (среднее 4,5); в верховьях р. Колыма обследовано 14 экз., из них 7 самцов длиной 5—9 см (среднее 7) и 7 самок длиной 7—9 см (среднее 8,2). Всего у речного голяна обнаружено 33 вида паразитов (табл. 25).

Зараженность голяна *Raphidascaris acus* (1.), *Neoechinorhynchus rutili*, *Capillaria brevispicula*, значительная зараженность метацеркариями трематод свидетельствует о придонном образе жизни речного голяна и о его питании бентосными организмами. Преобладание видов микоспоридий с быстро опускающимися спорами также свидетельствует о придонном образе жизни этой рыбы. Тем не менее в бассейне р. Охота голян питается и копеподами (зараженность плероцеркоидами *Proteocephalus exiguus* и *Ligula intestinalis*). Более сильная зараженность и видовое разнообразие паразитов у голяна в бассейне р. Охота объясняется, по-видимому, тем, что материал добывался в системе проточных озер, связанных с рекой, где для гидробионтов существуют более благоприятные условия, чем в основном русле реки, которая имеет в основном горный характер. Этим же объясняется видовое разнообразие простейших у голяна и значительная зараженность некоторыми из них (*Myxobolus mulleri*, *Myxidium macrocapsulare*) как в р. Охота, так и в р. Колыма, где голян выловлен также в системе проточных озер, по сравнению с голяном, выловленным в основном русле р. Анадырь. Таким образом, голян является типичным бентофагом, но иногда переходит и на питание планктоном. В целом это реофильная рыба, но она может обитать и в системах проточных озер.

Всего у речного голяна в водоемах Сибири и северо-востока СССР обнаружено 45 видов паразитов (II.13). Из них *Dactylogyrus borealis* и *Gyrodactylus pannonicus* — специфичные паразиты речного голяна. Основное ядро его паразитофауны составляют виды, паразитирующие преимущественно у карповых рыб. Такие виды, как *Pellucidhaptor merus*, *Dactylogyrus phoxini*, *D. malewitszkajae*, *Gyrodactylus magnificus*, *G. aphyae*, *G. llewellyni* характерны для рода *Phoxinus*. Паразитофауна речного голяна в настоящее время еще слабо изучена в водоемах Европы, да и в большинстве водоемов Сибири, поэтому пока трудно

* Фиксированный материал нам любезно предоставил сотрудник ИБПС Ю. А. Штундюк.

Паразитофауна речного голяна

Вид паразита	р. Охота (13 экз.)			р. Анадырь (15 экз.)			р. Колыма (14 экз.)		
	кол-во зараж. рыб	интенс. зараж., экз.	индекс обилия	кол-во зараж. рыб	интенс. зараж., экз.	индекс обилия	кол-во зараж. рыб	интенс. зараж., экз.	индекс обилия
<i>Myxidium macrocap-sulare</i>	4	—	—	—	—	—	1	—	—
<i>Myxobolus lomi</i>	—	—	—	1	—	—	—	—	—
<i>M. mulleri</i>	11	—	—	—	—	—	4	—	—
<i>Myxobolus</i> sp.	—	—	—	1	—	—	—	—	—
<i>Trichodina</i> sp.	2	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Paratrachodina alburni</i>	3	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rhabdostyla pyriformis</i>	—	—	—	—	—	—	1	—	—
<i>Apiosoma baueri</i>	—	—	—	—	—	—	1	—	—
<i>A. dollaris</i>	2	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>A. longiciliaris</i>	1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>A. lopuchinae</i>	—	—	—	—	—	—	1	—	—
<i>A. piscicola</i>	—	—	—	—	—	—	1	—	—
<i>Pellucidhaptor merus</i>	—	—	—	—	—	—	2	1	0,14
<i>Dactylogyrus borealis</i>	—	—	—	—	—	—	1	4	0,28
<i>D. phoxini</i>	—	—	—	2	2	0,13	—	—	—
<i>Gyrodactylus apyhae</i>	—	—	—	—	—	—	3	1	0,21
<i>G. llewellyni</i>	—	—	—	—	—	—	1	1	0,07
<i>G. magnificus</i>	—	—	—	—	—	—	2	1-3	0,28
<i>G. pannonicus</i>	—	—	—	—	—	—	1	1	0,07
<i>G. phoxini</i>	—	—	—	—	—	—	2	1-2	0,21
<i>Proteocephalus exiguus</i> (pl.)	1	6	0,46	—	—	—	—	—	—
<i>Ligula intestinalis</i>	1	1	0,08	—	—	—	—	—	—
<i>Phyllodistomum elongatum</i>	1	4	0,31	—	—	—	—	—	—
<i>Allocreadium transversale</i>	3	1-6	0,7	2	1	0,13	—	—	—
<i>Sphaerostoma globiporum</i>	1	1	0,08	—	—	—	—	—	—
<i>Asymphyllodora markewitschi</i>	3	2-4	0,77	—	—	—	—	—	—
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	4	2-2 0 0	17,0	1	1	0,07	—	—	—
<i>Diplostomum commutatum</i>	13	1-25	10,7	—	—	—	—	—	—
<i>D. phoxini</i>	9	2-1 2 7	31,5	3	2-3 9	3,47	—	—	—
<i>D. spathaceum</i>	1	3	0,23	6	1-5	1,47	—	—	—
<i>Tylodelphys clavata</i>	1	2	0,15	—	—	—	—	—	—
<i>Raphidascaris acus</i> (l.)	—	—	—	2	1	0,13	11	15-98	25,7
<i>Capillaria salvelini</i>	—	—	—	—	—	—	1	5	0,36
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	—	—	—	1	1	0,13	1	1	0,07

говорить что-либо о закономерностях распространения его паразитов. Например, *Muxobolus lomii* обнаружен в водоемах Чехословакии (Ergens, Logn, 1970) и нами на Чукотке, *Gyrodactylus pannonicus* известен из водоемов Венгрии и Югославии (Molnar, 1968; Ergens, 1970) и теперь — из р. Колыма. В дальнейшем, по-видимому, многие специфичные виды паразитов речного голяна будут обнаружены по всему его ареалу.

Phoxinus percnurus (Pallas) — озерный голян

Встречается в озерах, принадлежащих к бассейнам всех рек, впадающих в Северный Ледовитый океан, начиная от Колымы на запад до Северной Двины (Берг, 1949). В бассейне Тихого океана отсутствует, по-видимому, только на Камчатке, так как обнаружен в р. Анадырь, имеется в реках Пенжина и Охота. Нами обследовано 15 экз. этого вида в бассейне р. Охота, из них 6 самцов длиной 7,5—8,5 см (среднее 8,0) и 9 самок длиной 7,5—9,5 см (среднее 8,5); в верховьях р. Колыма — 13 экз., из них 5 самцов длиной 6—7 см (среднее 6,5) и 8 самок длиной 7—8 см (среднее 7,5); 14 экз. в среднем течении р. Колыма, из них 6 самцов длиной 7—9 см (среднее 8) и 8 самок длиной 7—10 см (среднее 8,5); 15 экз. в среднем течении р. Лена, из них 5 самцов длиной 9,5—10,5 см (среднее 10) и 10 самок длиной 9—13 см (среднее 11).

У озерного голяна в исследованных водоемах обнаружено 36 видов паразитов (табл. 26). Озерный голян, как и речной, является преимущественно бентофагом, на что указывает косвенно сильная зараженность личинками трематод рода *Diplostomum* во всех исследованных водоемах. Тем не менее он может питаться и планктоном, о чем говорит зараженность *Ligula intestinalis*. О придонном образе жизни этой рыбы свидетельствует и преобладание миксоспоридий с быстро опускающимися спорами: 4 против 1 (*Myxidium pfeifferi*) с медленно опускающимися спорами, 1 вид (*Myxidium macrocapsulare*) имеет споры с промежуточной скоростью опускания. Интересно отметить, что в верховьях рек Охота и Колыма обнаружено 18 видов паразитических простейших из 22, зарегистрированных у озерного голяна.

Всего у этого вида рыб в водоемах Сибири и северо-востока СССР обнаружено 48 видов паразитов (II.14). Большую часть паразитофауны составляют паразиты, свойственные в основном карповым рыбам. Паразитофауна озерного голяна еще недостаточно изучена, особенно в бассейнах рек Енисей и Лена, поэтому так же, как и для речного голяна, трудно выявить какие-то закономерности в распространении его паразитов. Можно лишь отметить, что не наблюдается отчетливого обеднения паразитофауны обоих видов голянов к краям их ареалов.

Phoxinus czekanowskii Dybowski — голян Чекановского

Обитает в реках бассейна Северного Ледовитого океана от р. Кара до р. Колыма (Берг, 1949). В Колыме крайне редок и найден в нижнем течении этой реки (Берг, 1949; Кириллов, 1972), но был обнаружен нами и в верховьях этой реки, где встречается совместно с озерным голяном. Нами обследовано 10 экз. этого вида, из них 7 самцов длиной 6—9 см (среднее 7,5) и 3 самки длиной 7—9 см (среднее 8).

Паразитофауна

Вид паразита	р. Охота (15 экз.)			кол-во заражен, рыб
	кол-во заражен, рыб	интенс зараж., экз.	Индекс обилия	
<i>Eimeria carpelli</i>	—	—	—	1
<i>Myxidium macrocapsulare</i>	4	—	—	—
<i>M. pfeifferi</i>	—	—	—	—
<i>Myxosoma phoxinacea</i>	1	—	—	—
<i>Myxobolus elegans</i>	—	—	—	—
<i>M. lomi</i>	—	—	—	—
<i>M. mulleri</i>	7	—	—	6
<i>Ichthyophthyrius multifiliis</i>	—	—	—	—
<i>Epistylis kronverci</i>	1	—	—	—
<i>Rhabdostyla pyriformis</i>	—	—	—	1
<i>Apiosoma amoebae</i>	—	—	—	1
<i>A. baueri</i>	—	—	—	2
<i>A. conica</i>	—	—	—	1
<i>A. incertum</i>	—	—	—	1
<i>A. longiciliaris</i>	—	—	—	1
<i>A. miniciliata</i>	—	—	—	1
<i>A. peculiariformis</i>	—	—	—	1
<i>A. phoxini</i>	—	—	—	1
<i>A. robusta</i>	—	—	—	1
<i>Paratrachodina incisa</i>	3	—	—	—
<i>Trichodina domerguei</i>	2	—	—	—
<i>Trichodina</i> sp.	3	—	—	—
<i>Dactylogyrus phoxini</i>	—	—	—	2
<i>Ligula intestinalis</i>	4	1-3	0,53	1
<i>Allocreadium transversale</i>	3	1-4	0,4	2
<i>Sphaerostoma globiporum</i>	1	2	0,13	—
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	12	1-34	18,7	—
<i>Diplostomum commutatum</i>	15	2-35	12,7	—
<i>D. phoxini</i>	14	2-900	165,2	—
<i>Diplostomum</i> sp.	—	—	—	—
<i>Tylodelphys clavata</i>	6	1-10	1,8	—
<i>Raphidascaris acus</i> (l.)	—	—	—	—
<i>Capillaria salvellni</i>	—	—	—	1
<i>Eustrongylides excisus</i> (l.)	—	—	—	—
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3	1	0,2	4
<i>Ergasilus briani</i>	—	—	—	—

Всего у голяна Чекановского обнаружено 11 видов паразитов (табл. 27). Достаточно высокая зараженность личинками *Raphidascaris acus* свидетельствует о значительной доле бентоса (в частности, личинок хирономид, мокрецов и др.) в его питании. Паразитофауна голяна Чекановского насчитывает к настоящему времени 16 видов. Кроме видов

Т а б л и ц а 27

Паразитофауна голяна Чекановского р. Колыма (10 экз.)

Вид паразита	Количество зараженных рыб	Интенсивность заражения, экз.	Индекс обилия
<i>Myxidium macrocapsulare</i>	1	—	—
<i>Myxobolus mulleri</i>	6	—	—
<i>Epistylis kronverci</i>	1	—	—
<i>Apiosoma baueri</i>	2	—	—
<i>Pellucidhaptor merus</i>	1	1	0,1
<i>Gyrodactylus aphyae</i>	2	2-3	0,5
<i>G. llewellyni</i>	1	2	0,2
<i>G. magnificus</i>	2	1-2	0,3
<i>Allocreadium transversale</i>	3	1	0,3
<i>Raphidascaris acus</i> (l.)	6	1-11	3,0
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	1	1	0,1

паразитов, приведенных в табл. 27, 5 видов (*Hexamita salmonis*, *Trichodina domerguei*, *Myxosoma phoxinacea*, *Tylodelphys clavata*, *Allocreadium baueri**) обнаружены О. Н. Бауером (1948а) в бассейне р. Енисей. В остальных водоемах этот вид не исследовался. Характерно отсутствие специфичных для этого голяна видов паразитов. Наличие в его паразитофауне *Pellucidhaptor merus*, *Gyrodactylus aphyae*, *G. magnificus* и *G. llewellyni* сближает его с речным голянью, с которого и были впервые описаны эти виды. Только один вид — *Myxosoma phoxinacea* — встречается у голяна Чекановского и озерного голяна, но не обнаружен у речного.

***Carassius carassius jacuticus* Kirillov, 1972 — якутский карась**

Золотой карась обитает во многих водоемах Европы и Средней Азии, во внутренних водоемах Центральной Азии карась отсутствует. Есть в бассейнах рек Обь и Енисей (Берг, 1949). Ф. Н. Кириллов (1972) считает, что в реках Лена, Индигирка и Колыма обитает особый подвид золотого карася — якутский карась, который занимает промежуточное положение между золотым и серебряным карасями. Этот же автор полагает, что в водоемах северо-востока СССР, включая р. Лена, обитает только этот подвид золотого карася, а серебряный не встречается. Нами обследованы 3 экз. самок этого вида длиной 15—16 см в среднем течении р. Лена.

* По-видимому, это *Allocreadium transversale*.

Обнаружено 8 видов паразитов: *Myxobolus improvisus* (заражено 2 рыбы), *M. ellipsoides* (заражено 3 рыбы), *M. permagnus* (заражена 1 рыба), *M. musculi* (заражена 1 рыба), *Chloromyxum carassii* (заражено 2 рыбы), *Thelohanellus pyriformis* (заражена 1 рыба), *Dactylogyrus intermedius* (1 экз. у 1 рыбы) и *D. vastator* (1 экз. паразита у 1 рыбы). Всего у золотого карася в водоемах Сибири и северо-востока СССР обнаружено 62 вида паразитов (II.15). В таблице не учтены данные О. Н. Бауера (1948а) по Енисею, так как неизвестно, какой карась исследовался. В таблицу не включены 2 вида, обнаруженные у золотого карася в бассейне р. Колыма Н. М. Губановым с соавторами (1972а). Это — *Ligula intestinalis* и *Myxobolus* sp. из полости тела, который, по-видимому, представляет собой широко распространенный вид *M. ellipsoides*. Происходит резкое обеднение паразитофауны карася по направлению с запада на восток. Это объясняется прежде всего слабой изученностью паразитофауны золотого карася в бассейнах рек Енисей, Лена и Колыма, но вполне вероятно, что здесь просматривается та же тенденция к обеднению, что и у других карповых (плотва, язь, елец). Общими для Оби и Лены являются 6 видов паразитов: *Myxobolus ellipsoides*, *Thelohanellus pyriformis*, *Dactylogyrus dulkeiti*, *D. intermedius*, *D. vastator*, *Piscicola geometra*. 8 видов зарегистрированы только в бассейне р. Лена: *Myxobolus improvisus*, *M. musculi*, *M. permagnus*, *Chloromyxum carassii*, *Neoechinorhynchus rutili*, *Paracanthocephalus tenuirostris*, *Raphidascaris acus*(1.) и *Capillaria brevispicula*, хотя все они, за исключением *Myxobolus improvisus* и *Chloromyxum carassii*, обнаружены у других карповых рыб в бассейне Оби.

Carassius auratus gibelio (Bloch) — серебряный карась

Встречается повсюду повсеместно с золотым карасем (Берг, 1949), но Ф. Н. Кириллов (1972) считает, что в водоемах Восточной Сибири и Колыме обитает особый подвид золотого карася, поэтому в настоящее время ареал серебряного карася установить трудно. Нами исследованы 2 самца этого вида длиной 31—33 см в р. Камчатка, куда он был завезен из Амура в 1930 г. Обнаружено 2 вида паразитов: *Myxobolus ellipsoides* и *Diplostomum* sp. С. М. Коновалов (1971) отмечает у серебряного карася р. Камчатка еще 3 вида паразитов: *Sphaerospora cyprini*, *Tripartitella carassii* и *Gyrodactylus sprostonae*. Размеры спор *M. ellipsoides* совпадают с размерами спор от серебряного карася р. Зея (бассейн Амура), в то время как споры от золотого карася р. Лена значительно мельче (Пугачев, 1983а). Интересно, что первыми из паразитов со сложным жизненным циклом у карася появились метацеркарии *Diplostomum* sp., церкарии которых активно попадают в хозяина и не проявляют узкой специфичности к рыбам, которые выступают в роли вторых промежуточных хозяев.

Cyprinidae — самое богатое видами семейство пресноводных рыб. Карповые — исключительно пресноводные рыбы; населяют воды Африки, (кроме Мадагаскара), Азии на юг до «линии Уоллеса», Северной Америки и Европы; нет карповых, кроме искусственно разводимых, в Австралии

и Южной Америке. Наиболее богата фауна карповых в южной Азии и тропической Африке (Никольский, 1954). В водоемах северо-востока Азии обитают представители 3 подсемейств. Наиболее многочисленны представители подсемейства *Leuciscinae* (елец, язь, плотва, различные голяны). Подсемейство *Surginae* представлено якутским карасем (возможно, и серебряным); подсемейство *Gobioninae* — ленским пескарем *Gobio soldatovi tungussicus* (Кириллов, 1972), которого ранее относили к *Gobio gobio* (Берг, 1949). Паразитофауна ленского пескаря нам неизвестна.

Для всех карповых в исследованном районе характерна почти одинаковая доля паразитов с простым и сложным циклом развития. Их паразитофауну составляют в основном паразиты, характерные для многих родов и видов карповых. Микроспоридии представлены одинаково всеми типами спор. Паразиты со сложным жизненным циклом встречаются либо у многих видов карповых рыб, либо у представителей различных семейств. По крайней мере, узко специфичных паразитов среди них нет. По-видимому, в водоемах северо-востока Азии нет напряженных экологических отношений между членами водных сообществ, которые в целом обеднены по сравнению с равнинными водоемами юга и юго-запада Евразии. Это привело к тому, что у карповых этого района отсутствует строгая пищевая специализация (состав пищи может меняться в зависимости от времени года), наблюдается экологическое разнообразие фауны микроспоридии и отсутствие специфичных паразитов со сложным жизненным циклом. Моногении определяют особенности паразитофауны подсемейств. Лишь один карась имеет больше видов дактилогирид, нежели какой-либо представитель *Leuciscinae*, и не намного меньше, чем у всех *Leuciscinae* вместе взятых (14 и 8 соответственно). В то же время в бассейне Амура *Surginae* имеют больше видов дактилогирид, нежели *Leuciscinae* (17 и 9 видов соответственно) (Стрелков, 1971). Таким образом, несмотря на обеднение видового состава *Surginae* в водоемах северо-востока Азии, они имеют больше видов дактилогирид, чем *Leuciscinae*. В свою очередь, у *Leuciscinae* встречаются моногении родов *Pellucidhaptor* и *Ancyrocephalus* (s. l.), которые не обнаружены у *Surginae*. В пределах *Leuciscinae* выделяются две группы: к первой относятся *Leuciscus* и *Rutilus*, ко второй — *Phoxinus*. Представители первой группы по направлению с запада на восток теряют значительную часть паразитофауны, а сами не проникают дальше Колымы (елец), Лены (язь, плотва) и Енисея (лнь). Вполне возможно, что эта закономерность характерна и для карася — единственного представителя *Surginae* в этом районе. Представители второй группы — голяны — не только распространены повсеместно в водоемах северо-востока Азии, кроме Камчатки, но пока не отмечено сколь-нибудь заметного обеднения их паразитофауны к границам ареала. Специфичные паразиты голянов также, по-видимому, почти всюду сопутствуют в своем распространении хозяевам. Только на голянках встречаются представители рода *Pellucidhaptor* (*P. merus*) и *Ancyrocephalus* (*A. brachus*). Виды рода *Pellucidhaptor* встречаются и у других *Leuciscinae* в водоемах Европы и Западной Сибири, но только у голянов обнаружены оба эти вида: *Ancyrocephalus brachus*

обнаружен в бассейне Енисея и Анадыря. *Pellucidhaptor merus* — в бассейне Байкала, Колымы и в водоемах Монголии. Представители этих родов зарегистрированы нами и у озерного гольяна в нижнем течении р. Анадырь, причем черви, которых мы относим к роду *Pellucidhaptor*, не идентичны *P. merus* (материал обрабатывается). Для гольянов характерна также богатая фауна *Gyrodactylus*. По-видимому, ко второй группе близок и род *Oreoleuciscus* (виды этого рода обитают в водоемах Тувы и Западной Монголии), о чем свидетельствует морфология дактилогидрид (Гусев, 1978). Из первой группы род *Leuciscus* ближе стоит к представителям второй группы (наличие *Pellucidhaptor*). Именно эти 3 рода из первой и второй групп — *Leuciscus*, *Phoxinus* и *Oreoleuciscus* — одни из наиболее примитивных представителей подсемейства Leuciscinae. Они сохранили прямых потомков древних дактилогидрид (*Phoxinus*, *Oreoleuciscus*) и реликтов древней третичной фауны (*Pellucidhaptor* и *Dactylogyrus nasalis*) (Гусев, 1978).

Вероятно, карповые современного облика возникли в Западной Сибири. В позднем эоцене — раннем олигоцене должна была наметиться дифференцировка карповых на большинство подсемейств; с миоцена, по-видимому, существуют все современные виды (Яковлев, 1964; Цепкий, 1967). Возможно, что именно Leuciscinae, судя по фауне их моногении, стоят ближе к предковой форме, а из них — роды *Phoxinus*, *Leuciscus* и *Oreoleuciscus*. Leuciscinae. из первой группы (*Leuciscus* и *Rutilus*), видимо, связаны в своем происхождении с Западной Сибирью и водоемами Европы, а из второй группы — *Phoxinus* и *Oreoleuciscus* — с водоемами Восточной Сибири и Монголии, о чем свидетельствуют распространение их специфичных моногений и характер изменений по ареалу их паразитофауны. В дальнейшем происходило расселение представителей первой группы на восток и юг, а второй — на запад и восток. Современное распространение первой группы объясняется действием различных факторов, а именно похолоданий и трансгрессии океана. Ранее их ареал был шире, судя по находке на молоди щуки в р. Пенжина паразита плотвы *Gyrodactylus decorus* и *Asymphylodora tincae* у ельца в р. Колыма (Коновалов, 1971; Скрыбина, 1973). Вероятно, в водоемах крайнего северо-востока Азии (Чукотка) обитали только представители второй группы, о чем свидетельствует то, что современные карповые Северной Америки представлены исключительно Leuciscinae, а фауна их моногении имеет явно «гольяновый» характер (Гусев, 1978). По-видимому, именно гольяны являются предками современных североамериканских Leuciscinae.

СЕМЕЙСТВО GADIDAE

Lota lota (L.) — налима

Обитает в Европе и Северной Азии. На Пиренейском полуострове, в Италии (кроме р. По), на Балканском полуострове (кроме бассейна Дуная); в Малой Азии, на Кавказе и в Средней Азии налима нет. Есть во всех реках бассейна Северного Ледовитого океана от Мурманска до Лены включительно, а также в Амуре. На крайнем северо-востоке Сибири (Индигирка, Колыма, Анадырь, Пенжина) и на Аляске заменен *natio*

Паразитофауна налима

Вид паразита	р. Колыма (13 экз.)			р. Лена (15 экз.)		
	кол-во зараж. рыб	интенс. зараж., экз.	индекс обилия	кол-во зараж. рыб	интенс. зараж., экз.	индекс обилия
<i>Hexamita salmonis</i>	5	—	—	8	—	—
<i>Sphaerospora cristata</i>	1	—	—	—	—	—
<i>Chloromyxum dubium</i>	6	—	—	3	—	—
<i>C. mucronatum</i>	1	—	—	—	—	—
<i>Caudomyxum nanum</i>	3	—	—	—	—	—
<i>Myxobolus lotae</i>	—	—	—	3	—	—
<i>M. milleriformes</i>	8	—	—	—	—	—
<i>Trichodinella lotae</i>	3	—	—	1	—	—
<i>Apiosoma megamicronucleata</i>	3	—	—	3	—	—
<i>Gyrodactylus lotae</i>	1	1	0,08	—	—	—
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl.)	5	1-15	8,6	13	1-31	9,4
<i>Eubothrium rugosum</i>	1	1	0,08	13	1-600	80
<i>Azygia robusta</i>	—	—	—	1	2	0,13
<i>Diplostomum paraspathaceum</i>	3	2-25	3,0	1	2	0,13
<i>Thynnascaris aduncum</i> (1.)	—	—	—	1	3	0,2
<i>Raphidascaris acus</i> (1.)	—	—	—	3	1-2	0,33
<i>Camallanus lacustris</i>	—	—	—	4	1-2	0,33
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3	2-16	1,8	1	1	0,07
<i>Paracanthocephalus tenuirostris</i>	—	—	—	1	2	0,13

leptura, в остальной части Северной Америки — *natio maculosa* (Берг, 1949).

Нами обследовано 13 экз. этого вида в р. Колыма. Из них 9 самцов длиной 35—71 см (среднее 53) и 4 самки длиной 23—39 см (среднее 31); 15 экз. в р. Лена, из них 10 самцов длиной 62—109 см (среднее 85,5) и 5 самок длиной 69—100 см (среднее 84,5). Обнаружено 19 видов паразитов (табл. 28). Кроме того, обследован 1 самец в р. Анадырь длиной 48 см. У последнего обнаружен *Apiosoma megamicronucleata*, *Trichodinella lotae* и *Myxobolus mulleriformis*.

Налим в р. Колыма питается преимущественно планктоном, на что указывает зараженность *Triaenophorus nodulosus*. По-видимому, зараженность этим видом обусловлена в значительной степени питанием планктоном на первом и втором годах жизни, так как не обнаруживается значительного возрастания интенсивности заражения у налима последующих возрастов (Лопухина и др., 1979). Зараженность *Neoechinorhynchus rutili* свидетельствует и о питании бентосом, а заражение *Diplostomum paraspathaceum* — о придонном образе жизни. Незначительная зараженность *Eubothrium rugosum* говорит о небольшой доле рыб в рационе колымского налима. Спектр его питания в р. Лена гораздо шире. Прежде всего ленский налим — более активный хищник, на что указывает большая зараженность *E. rugosum*. Он сильнее заражен и *Triaenophorus nodulosus*, и незначительно *Neoechinorhynchus rutili*, *Paracanthocephalus*

tenuirostris и *Raphidascaris acus*, что свидетельствует о малой роли бентосных организмов в его питании. Таким образом, и налима имеет широкий спектр питания. По-видимому, на первых годах жизни планктон играет большую роль в его питании, а затем он переходит к бентофагии и хищничеству. Н. Б. Чернышева (1979) отмечает появление планктона в пищевом рационе налима на IV этапе развития (длина 7,5—20 мм). Бентос в рационе появляется на V этапе (длина 22—36 мм), но планктон продолжает играть ведущую роль.

Всего у налима в водоемах Сибири и северо-востока СССР обнаружено 49 видов паразитов (II.16). Различия в его паразитофауне в разных реках обусловлены прежде всего степенью ее изученности, о чем свидетельствует распространение специфических видов (*Chloromyxum musgonatum*, *Ch. dubium*, *Sphaerospora cristata*, *Salmincola lotae* и др.). При сравнении паразитофауны обыкновенного и тонкохвостого (*natio leptura*) различий обнаружить не удалось.

СЕМЕЙСТВО GASTEROSTEIDAE

Pungitius pungitius (L.) —девятииглая колюшка

Это — циркумполярный вид. Встречается в реках Северного Ледовитого океана, Северного, Балтийского, Белого, Охотского, Берингова морей, на юг от Охотского моря заменяется подвидом *sinensis*. Отсутствует в бассейнах Средиземного и Черного морей. В Северной Америке обитает от Нью-Джерси на Атлантическом побережье на север по всему побережью Северного Ледовитого океана, по побережью Аляски на юг до залива Кука, во внутренних водах на юг до бассейна Великих Озер и некоторых озер бассейна Миссисипи, на запад — вплоть до р. Маккензи (Берг, 1949; Scott, Crossman, 1973).

Нами обследовано 5 самцов этого вида длиной 6—8 см в бассейне р. Охота. Обнаружено 9 видов паразитов: *Myxobilatus gasterostei* (заражены 2 рыбы), *Myxobolus mulleri* (заражены 2 рыбы), *Trichodina domerguei* (заражены 3 рыбы), *T. tenuidens* (заражены 3 рыбы), *Gyrodactylus rarus* (заражены 3 рыбы, 1—2 экз. червей), *Phyllodistomum folium* (заражена 1 рыба, 29 экз. метацеркарий), *Ichthyocotylurus* sp. (заражено 5 рыб, 2—150 экз. метацеркарий), *Diplostomum pungitii* (заражено 5 рыб, 1—40 экз. метацеркарий), *Neoechinorhynchus rutili* (заражено 4 рыбы, 1—35 экз. червей).

Для колюшки в р. Охота характерно отсутствие паразитов, в жизненном цикле которых участвуют планктонные организмы, таких как *Schistocephalus pungitii* и *Proteocephalus filicollis*. Десятииглая колюшка — эвригалинный вид, образующий жилые популяции в пресных водах. У нее встречаются такие эвригалинные паразиты, как *Myxobilatus gasterostei*, *Trichodina domerguei*, *T. tenuidens*.

Паразитофауна колюшки в водоемах Сибири и северо-востока Азии насчитывает 28 видов паразитов (II.17). Совершенно не изучена паразитофауна этого вида в Оби, Лене, Колыме, Анадыре, Пенжине, да и в других водоемах степень изученности весьма невелика, поэтому выявить какие-то закономерности в распространении паразитов пока не представ-

ляется возможным. Можно отметить только, что в водоемах Камчатки на колюшку перешли некоторые паразиты, свойственные лососевым: *Phyllodistomum conostomum* и *Crepidostomum farionis*, а в бассейне Енисея — паразиты, свойственные обычно лососевым и сеговым: *Trianaophorus nodulosus*, *T. crassus*, *Cyathocephalus truncatus*, *Metechinorhynchus salmonis*, *M. truttae*.

СЕМЕЙСТВО PERCIDAE

Perca fluviatilis (L.) — окунь

Нами обследовано 15 экз. окуня в р. Колыма, из них 10 самцов длиной 25—37 см (среднее 31) и 5 самок длиной 24—33 см (среднее 28,5); 15 экз. в р. Лена, из них 5 самцов длиной 21—29 см (среднее 25) и 10 самок длиной 26—38 см (среднее 32). Обнаружено 13 видов паразитов (табл. 29).

Окунь в р. Колыма питается и бентосом, и планктоном, на что указывает заражение *Neoechinorhynchus rutili*, *Raphidascaris acus*, *Bunodera*

Т а б л и ц а 29

Паразитофауна окуня

Вид паразита	р. Колыма (15 экз.)			р. Лена (15 экз.)		
	кол-во зараж. рыб.	интенс. зараж., экз.	индекс обилия	кол-во зараж. рыб.	интенс. зараж., экз.	индекс обилия
<i>Apiosoma baueri</i>	—	—	—	1	—	—
<i>A. campanulata</i>	2	—	—	1	—	—
<i>A. conica</i>	1	—	—	—	—	—
<i>Capriniana piscium</i>	5	—	—	1	—	—
<i>Trichodina urinaria</i>	2	—	—	1	—	—
<i>Proteocephalus percae</i>	—	—	—	1	1	0,07
<i>Bunodera luciopercae</i>	1	4	0,27	1	1	0,07
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i>	—	—	—	1	2	0,14
<i>I. variegatus</i>	7	1-8	1,87	5	4-23	3,0
<i>Diplostomum</i> sp.	3	1	0,2	—	—	—
<i>Camallanus lacustris</i>	—	—	—	12	2-17	5,1
<i>Raphidascaris acus</i> (l.)	1	1	0,07	—	—	—
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	1	1	0,07	—	—	—

luciopercae. Роль планктона в питании окуня в р. Лена больше, на что указывает зараженность *Proteocephalus percae*, *Bunodera luciopercae* и большая зараженность *Camallanus lacustris*. Специфичным для окуня видом является *Ancyrocephalus percae*. Остальные виды имеют либо широкий круг хозяев (большинство), либо встречаются у других окуневых (*Trichodina urinaria*, *Proteocephalus percae*, *Bunodera luciopercae* и др.). В водоемах Сибири и северо-востока Азии у этого вида рыб обнаружено 67 видов паразитов (II.18). Характерно обеднение паразитофауны по направлению с запада на восток, что уже отмечалось для карповых рыб и щуки, но это обеднение носит не постепенный характер. Резко

обеднена паразитофауна окуня в р. Колыма. Обеднение происходит за счет паразитов со сложным и с простым циклами развития, а также за счет специфичных видов. Л. С. Берг (1949) считает, что окуни в водоемах северо-востока Сибири занимают промежуточное положение между *Perca fluviatilis* и *P. flavescens*. Некоторые исследователи (Световидов, Дорофеева, 1963) считают, что колымский окунь не отличается от *Perca fluviatilis fluviatilis*, но имеет серьезные отличия от американского окуня, которые Ф. Н. Кириллов (1972) рассматривает как подвидовые, то есть в Евразии, по его мнению, существует *Perca fluviatilis fluviatilis*, а в Северной Америке — *P. fluviatilis flavescens*. Эти две формы не имеют ни одного общего специфичного вида паразитов. У американского окуня известно 9 специфичных видов: *Eimeria laureleus*, *E. tedlai*, *Henneguya doori*, *H. percae*, *Myxidium percae*, *Myxobolus percae*, *Myxosoma scleropercae*, *Gyrodactylus freemani*, *Urocleidus adspectus* (Margolis, Arthur, 1979). У обыкновенного окуня 5 специфичных видов: *Trypanosoma percae*, *Eimeria percae*, *Sphaerospora pectinacia*, *Dermocystidium percae*, *Ancyrocephalus percae*. На первый взгляд, различий вполне достаточно, чтобы считать эти формы двумя видами, учитывая еще и то, что известны Аncyроcephalinae с американского окуня, не имеющие сходства с *Ancyrocephalus percae* (Гусев, 1978). Описание специфичных для отдельных видов рыб Coccidia, Naplosporidia и Mastigophora сегодня вызывает сомнение, так как систематика этих групп недостаточно хорошо разработана. Фауна микоспоридии рыб Северной Америки еще далека от полной изученности, по крайней мере в Палеарктике она изучена гораздо лучше. Микоспоридии вообще редко проявляют узкую специфичность к хозяину (Шульман, 1966), поэтому вполне вероятно, что «специфичные» виды американского окуня будут обнаружены и у других рыб в Северной Америке, в частности у Centrarchidae. Что же касается Аncyроcephalinae родов *Urocleidus* и *Cleidodiscus*, то они более характерны для Centrarchidae и, по-видимому, перешли с них на окуня (Гусев, 1978). Вероятно, проникнув в Северную Америку, окунь утерял своих специфичных паразитов и приобрел часть видов от Centrarchidae. Что же касается окуня северо-востока Сибири, то его с одинаковой вероятностью можно считать проникшим из Северной Америки и утерявшим приобретенных там паразитов Centrarchidae, тогда некоторое сходство с американским окунем понятно; или близким к *Perca fluviatilis fluviatilis*, тогда различия между двумя формами должны были наметиться еще в водоемах Палеарктики перед проникновением окуня в Северную Америку. Обедненность паразитофауны колымского окуня не позволяет выбрать какой-либо из этих вариантов.

СЕМЕЙСТВО GOTTIDAE

Cottus cognatus Richardson — бычок

Этот вид широко распространен в Северной Америке: на юг до Великих Озер, на запад — до атлантического побережья, на восток — до Аляски включительно (Scott, Crossman, 1973). В Азии он обитает на Чукотском полуострове, западная граница его ареала здесь еще не уста-

новлена. *Cottus kaganowskii* является синонимом этого вида (Черешнев, 1976).

Нами обследовано 6 экз. этого вида из р. Анадырь, из них 3 самки длиной 5—7 см и 3 самца длиной 6—7 см. Материал был зафиксирован 4% формалином. Обнаружено 3 вида паразитов: *Myxobolus mulleri* (заражена 1 рыба), *Gyrodactylus cotti* (заражены 3 рыбы с интенсивностью 1—15 экз.), *Schistocephalus solidus* (обнаружен 1 экз.). Всего у этого бычка в водоемах Чукотки и Северной Америки обнаружено 18 видов паразитов (П.19). *Dactylogyrus buddi*, *Gyrodactylus bairdi*, *Rhabdochona cotti* зарегистрированы только у североамериканских бычков. *Myxobilatus yukonensis* обнаружен у *Cottus cognatus* только в бассейне р. Юкон (Margolis, Arthur, 1979). *Gyrodactylus cotti* впервые найден в водоемах СССР. Впервые этот вид был зарегистрирован у бычка-подкаменщика в Румынии. Остальные виды либо имеют широкий круг хозяев (*Neoechinorhynchus rutili*, *Capillaria salvelini*), либо обычно паразитируют у доминирующих групп рыб в водоемах, где встречается этот бычок. Например, *Crepidostomum metoecus* и *Cucullanus truttae* более характерны для лососевых. По-видимому, *Cottus cognatus* родственен североамериканским бычкам.

Cottus poecilopus Heckel — пестроногий подкаменщик

Встречается во всех реках бассейна Северного Ледовитого океана от Скандинавии до Колымы, имеется в водоемах Европы, в р. Амур и реках, впадающих в Охотское море (Берг, 1949). Нами обследовано

Таблица 30

Паразитофауна бычка-подкаменщика р. Охота (15 экз.)

Вид паразита	Количество зараженных рыб	Интенсивность заражения, экз.	Индекс обилия
<i>Myxobolus neurobius</i>	1	—	—
<i>Myxobolus</i> sp. I	2	—	—
<i>Rhabdostyla pyriformis</i>	1	—	—
<i>Apiosoma baninae</i>	1	—	—
<i>A. basilatus</i>	1	—	—
<i>A. baueri</i>	1	—	—
<i>A. compacta</i>	1	—	—
<i>A. incertum</i>	1	—	—
<i>A. megamicronucleata</i>	1	—	—
<i>A. miniciliata</i>	1	—	—
<i>A. obscurum</i>	1	—	—
<i>A. poculumiformis</i>	1	—	—
<i>Azygia lucii</i>	3	1	0,2
<i>Crepidostomum farionis</i>	1	2	0,14
<i>Ichthyocotylurus</i> sp.	10	8 - 2 0 0	13,8
<i>Diplostomum</i> sp.	5	2 - 3 1	4,5
<i>Tylocephalus clavata</i>	15	1 - 6 6	20
<i>Eustrongylides</i> sp. (1.)	1	1	0,07
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3	1 - 2	0,28

15 экз. этого вида в бассейне р. Охота, из них 7 самок длиной 14—16 см (среднее 15) и 8 самцов длиной 14—17 см (среднее 16). Обнаружено 19 видов паразитов (табл. 30).

Пестроногий подкаменщик ведет придонный образ жизни, о чем свидетельствует значительная зараженность метацеркариями трематод. Питается амфиподами, остракодами и личинками насекомых, о чем говорит зараженность *Crepidostomum farionis* и *Neoechinorhynchus rutili*. Обращает на себя внимание богатство фауны паразитических инфузорий. Все виды обнаружены у бычка впервые, а некоторые — *Apiosoma compacta* — впервые в водоемах СССР. Ряд видов паразитов обычно свойственен другим группам рыб: *Myxobolus neurobius*, *Apiosoma megamicro-nucleata*, *Azygia lucii*, *Crepidostomum farionis*. Если заражение *Myxobolus neurobius* и *Crepidostomum farionis* объясняется доминирующей ролью лососевых рыб в р. Охота, то обнаружение паразитов щуки и налима, которых нет в этой реке, довольно интересно. Паразитофауна пестроногого подкаменщика изучена слабо. В р. Обь у него зарегистрированы *Triaenophorus nodulosus* (pl.), *Phyllodistomum simile*, *Diplostomum spathaceum*, *Tylodelphys clavata*, *Raphidascaris acus* (l.) (Титова, 1965), в р. Лена — *Triaenophorus nodulosus* (pl.), *Raphidascaris acus* (l.), *Cystidicoloides tenuissima* (Ройтман, Наумова, 1967) и *Schistocephalus solidus* (Пронин, 1966). Интересно отметить, что у пестроногого подкаменщика не обнаружен *Gyrodactylus cotti*, в то время как у североамериканского бычка *Cottus cognatus*, обитающего в водоемах Чукотки, этот вид обнаружен.

ГЛАВА 4.

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПАЗИТОФАУНЫ ПРЭСНОВОДНЫХ РЫБ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ И ПУТИ ЕЕ СТАНОВЛЕНИЯ

Изучение распространения какой-либо систематической группы живых организмов или нескольких неродственных групп (принадлежащих к различным систематическим группам, часто далеко отстоящих друг от друга) неизбежно приводит к мысли о необходимости не только выявить особенности распространения, но и объяснить причины формирования фаун конкретных территорий. Этого можно достигнуть, лишь сочетая экологический и исторический подходы, которые должны дополнять друг друга.

Группы неродственных видов, связанные вместе комплексом экологических условий, могли эволюционировать и расселяться совместно, в то время как близкородственные виды могли и могут иметь разные экологические потребности (Banarescu, 1970).

Экологические же условия изменялись со временем, вследствие особенностей развития определенных территорий и под влиянием глобальных факторов эволюции земной поверхности, поэтому при зоогеографическом анализе необходимо учитывать данные исторической геологии, палеогеографии, палеонтологии и т. д. Иначе решаются при таком сочетании подходов и задачи зоогеографического районирования. Разные территории во времени могли менять свой зоогеографический ранг в зависимости от появления и распространения новых систематических групп и фаун (Флеров и др., 1974). Кроме того, зоогеографические построения, основанные на изучении только одной систематической группы, неизбежно придут в некоторое несоответствие с таковыми, но по другим группам, вследствие разных темпов эволюции, способности к расселению и других особенностей.

Паразитические организмы представляют широкие возможности для зоогеографического анализа. Во-первых, паразиты — понятие экологическое, а не систематическое. Во-вторых, паразитофауна одного вида хозяина состоит из представителей разных систематических групп. В-третьих, паразиты, имеющие сложный жизненный цикл, связаны в своем распространении с целым комплексом организмов. В-четвертых, специфичность некоторых групп паразитов к своему хозяину позволяет учитывать и палеонтологические данные. Все эти особенности паразитических организмов позволяют использовать в их зоогеографическом анализе данные по биологии, экологии и филогении их хозяев, а также данные по палеонтологии и палеогеографии.

4.1. Выбор единицы зоогеографического анализа

Любая фауна состоит из элементов, различных по происхождению и возрасту, связанных или не связанных непосредственным родством. По-видимому, единственное, что объединяет представителей разных таксономических групп внутри этих группировок.— сходство экологических потребностей и, как следствие, сходное совместное распространение. В то же время в состав элементов современной фауны входят остатки элементов фаун, которые были, вероятно, распространены в прошлом на больших территориях. Следовательно, эти экологические группировки современной фауны по составу не однородны и представляют собой результат эволюции фауны конкретной территории. Очевидно, что именно эти элементы должны являться единицами зоогеографического анализа.

Различные авторы пытались на основе разных критериев выделить элементы конкретных фаун. Большинство зоогеографов использует в зоогеографическом анализе типы ареалов. Для паразитов этот подход использовал С. С. Шульман (1958).

Банареску (Banareescu, 1970) на основе современного распространения пресноводных рыб проанализировал их фауну в водоемах Румынии. Виды были разделены на эндемичные для бассейна Дуная, общие с Дунаем и Днестром, западноевропейские, евро-сибирские, голарктические и т. д. Роды разделялись на европейские, евро-сибирские, голарктические и т. д. Семейства (на основе того же критерия) — на голарктические, евро-азиатские и т. д. Выделенные на таком основании элементы не отражают экологических особенностей фауны. В результате такого разделения в один элемент могут войти представители разных элементов, имеющие разные экологические потребности. Например, в пределах одного речного бассейна различаются фауны предгорного и равнинного участков.

Ряд авторов выделяет элементы на основе генетического критерия. Виды и более высокие таксоны группируются согласно их возможному происхождению, области распространения (в том числе и родственных форм), а также согласно палеонтологическим, экологическим и палеогеографическим данным. В целом элементы, выделенные на основе генетического критерия, более соответствуют единице зоогеографического анализа.

Т. Арльд (Arltdt, 1907, 1938) установил для каждой зоогеографической области мира происхождение фаунистических и флористических элементов или геологический период, в течение которого предки современных видов проникли в область. Эти элементы он назвал «слоями» (stratum). Распределение современных и вымерших таксонов по этим слоям выполнялось согласно хронологическому принципу — период появления в области первых предковых форм. Для ископаемых групп период устанавливался на палеонтологической основе. Группы, не оставившие ископаемых остатков, распределялись по аналогии с современным распространением соответствующих таксонов или родственных групп. Т. Арльд относил к одному слою морские, пресноводные и сухопутные

группы, что в значительной степени запутывает картину, так как в данном случае группы, составляющие слои, объединены не сходством экологических потребностей, а лишь временем появления. В этом смысле слои Т. Арльда не отвечают требованиям, предъявляемым к единице зоогеографического анализа.

П. Банареску (Banarescu, 1970) выделил в пресноводной фауне рыб Европы (включая часть Восточной Азии) несколько генетических элементов на основе происхождения родов: голарктический (роды, которые могли сформироваться и в Евразии, и в Северной Америке), североамериканский, восточноазиатский, западноазиатский, евро-сибирский. Недостатки этих элементов те же, что и у «слоев» Арльда.

Г. Латтин (Lattin, 1967) на основе современного распространения и происхождения видов выделяет фаунистические элементы, которые характеризуются определенными ядрами (центрами). Все фаунистические элементы, которые имеют один центр, составляют фаунистический круг. Таким образом, ядра (центры) видов одного фаунистического круга представляют собой центры распространения. Важно, что элементы фаунистического круга имеют общие экологические черты. С другой стороны, Г. Латтин утверждает, что центры распространения фаунистических элементов, относящихся к одному кругу, соответствуют ледниковым рефугиумам фауны. Следовательно, это вторичные центры распространения, не соответствующие центрам происхождения видов. Таким образом, вся современная фауна рассматривается как послеледниковая, что неверно. Большие территории не охватывались покровными оледенениями, в частности большая часть Сибири и Дальнего Востока. Это обстоятельство в значительной степени снижает ценность фаунистических элементов Г. Латтина.

Б. К. Штегман (1938) показал, что только одно районирование слабо согласуется со спецификой местности и историей формирования ее фауны. Им был предложен метод анализа, основанный на выявлении ареалов отдельных генетических групп фаун (типов фаун). Позднее Г. В. Никольский (1953), соглашаясь со Б. К. Штегманом в вопросе о необходимости выделения основной единицы зоогеографического анализа, назвал ее фаунистическим комплексом. Фаунистический комплекс — это «группа видов, связанных общностью своего географического происхождения, то есть развитием в одной географической зоне, к условиям которой эти виды и приспособлены» (Никольский, 1953). А. К. Рустамов (1963) и В. Я. Трофименко (1969) вслед за Б. К. Штегманом используют термин «тип фауны». Фаунистический комплекс в их понимании — более широкий термин и применяется для обозначения всей фауны определенной территории. При этом подчеркивается сложная структура (комплекс) фауны, которая состоит из нескольких типов фаун. Термин «тип фауны» подчеркивает сходство экологических характеристик отдельных компонентов фаунистических групп, входящих в состав фаунистического комплекса, однако мы полагаем, что терминология Штегмана — Рустамова не лишена недостатков. Тип фауны в роли основной единицы зоогеографического анализа должен отражать не только историю становления фауны (фаунистического комплекса по Штегману — Рустамову), но и свои собственные

генетические связи с другими типами фаун. В настоящее время имеются данные о неоднородности составляющих тип фауны компонентов. Термин «фауна» подразумевает гетерогенность своей структуры, поэтому нет необходимости подменять его другим. П. Банареску (Banarescu, 1970) считает, что некоторые предпосылки, на которых основана концепция фаунистических комплексов, ошибочны, так как, во-первых, видообразование идет на популяционном уровне, а не на больших территориях, и, во-вторых, в фауне имеются локальные эндемики. Действительно, видообразование идет на популяционном уровне, но результатом его является вид, который расселяется и приспосабливается к определенным условиям географической зоны. Локальные эндемики могут быть результатом длительного существования изоляционных барьеров или недавней дивергенции. Нельзя согласиться с утверждением П. Банареску, что концепция фаунистических комплексов основана только на изучении видов. При выяснении истории формирования фаунистических комплексов необходимо установить происхождение и более высоких таксонов: родов и семейств, например.

В данной работе за основную единицу зоогеографического анализа принимается фаунистический комплекс, который, как нам представляется, более соответствует целям и задачам зоогеографического анализа. Этот анализ, по-видимому, должен состоять из следующих этапов:

- 1) изучение современного распространения таксономических групп (видов, родов, семейств и т. д.), а также, если возможно, выяснение происхождения этих групп;
- 2) выделение фаунистических комплексов;
- 3) выяснение истории формирования фауны;
- 4) зоогеографическое районирование.

В таком подходе будут отражены все достоинства каждого метода зоогеографического анализа.

4.2. Фаунистические комплексы северо-востока Азии

Впервые распределение паразитов рыб по фаунистическим комплексам на примере моногеней рыб Амура было проделано А. В. Гусевым (1955). Успешно применялся этот метод при эколого-географическом анализе гельминтофауны рыб азиатской Субарктики В. Я. Трофименко (1969), паразитофауны рыб р. Печора И. В. Екимовой (1971), р. Амур Ю. А. Стрелковым и С. С. Шульманом (1971), р. Мургаб М. Ашуровой (1973) и др. За исключением работ В. Я. Трофименко (1969) и З. С. Донец (1979), другие авторы анализировали преимущественно паразитофауну рыб какого-либо одного речного бассейна или небольшого района.

Фауна паразитов исследованного нами района распределяется между 6 фаунистическими комплексами: бореальным равнинным, бореальным предгорным, арктическим пресноводным, китайским равнинным, солончатоводным и арктическим морским.

В ихтиологической литературе существуют разногласия по поводу объема бореального равнинного комплекса. Г. В. Никольский (1953) различает 3 равнинных фаунистических комплекса: верхнетретичный, с разорванным ареалом и связанный в своем формировании с зоной

широколиственных лесов; бореальный равнинный, со сплошным ареалом и связанный в своем формировании с зоной тайги; пресноводный понто-каспийский, ограниченный в своем распространении Средиземноморской подобластью. П. Банареску (Banarescu, 1970) объединил эти три комплекса в один евро-сибирский, так как центр происхождения у них единый — Сибирь. Согласно данным В. Н. Яковлева (1964), указанные Г. В. Никольским ландшафтные зоны в третичное время, когда происходило становление этих комплексов, не существовали; реки обладают свойством «выравнивать» ландшафты, в связи с чем они по долинам рек «проникают» друг в друга, а фауна рек 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, в одно и то же время. На этом основании он объединяет их в один комплекс, за которым сохраняет название «бореальный равнинный». По мнению В. Н. Яковлева (1961), этот комплекс сформировался во второй половине олигоцена в условиях теплого климата, в равнинных водоемах с дефицитом кислорода, медленным течением и хорошо развитой растительностью. Представители этого комплекса характеризуются эвритермностью и эвриоксибионтичностью. А. В. Гусев (1967, 1973) считает, что бореальные равнинные (в узком понимании) и понто-каспийские виды образуют единый комплекс, а верхнетретичный, по-видимому, самостоятелен. Последний он называет амфибореальным. Т. К. Микаилов и Ш. Р. Ибрагимов (1980), З. С. Донец (1979), соглашаясь с доводами В. Н. Яковлева, выделяют в бореальном равнинном комплексе экологические группы паразитов, которые соответствуют комплексам Г. В. Никольского, а З. С. Донец (1979) у микроспоридий — еще и рионскую группу видов, встреченных только в водоемах Колхидской низменности, и «исходную» группу видов, встреченных только в Сибири на хозяевах бореального равнинного комплекса. Эта точка зрения кажется нам более приемлемой. Для этого комплекса характерно очень большое разнообразие форм, связанное с разнообразием водоемов. Из рыб преобладают карповые, окуневые и щуковые, богато представлены различные группы беспозвоночных, благодаря чему создается обилие разнообразных экологических ниш. Имеется большое количество крупных и мелких бентофагов, берущих пищу с поверхности грунта (питание эпифауной) или приспособившихся к добыванию ее из глубоких слоев грунта (питание инфауной). В меньшем количестве встречаются планктофаги, еще меньше рыб, питающихся растительностью. Есть хищники, однако пресс их невелик, как в некоторых других комплексах, особенно южных (Никольский, 1956; Донец, 1979; Микаилов, Ибрагимов, 1980).

Бореальный предгорный комплекс возник в неогене. Его становление связано с интенсивными горообразовательными процессами, охватившими обширные территории юга Евразии (Яковлев, 1964). Реки прокладывали свои русла в горах. Эти их участки стали характеризоваться быстрым течением, богатством кислорода и невысокой температурой вод. Такая экологическая ниша не могла быть занята теплолюбивыми обитателями равнинных участков рек, поэтому в этих условиях сформировался новый фаунистический комплекс, представители которого отлича-

лись холодолюбивостью, оксифильностью и реофильностью. Предгорная экологическая ниша характеризуется почти полным отсутствием растительности и обеднением зоопланктона. Здесь отсутствуют планктофаги. Наибольшую роль в питании рыб играет бентос, состоящий главным образом из эпифауны. Полностью отсутствуют роющие бентофаги. Большую роль в питании рыб этого комплекса играет и наземная фауна (воздушные насекомые). Хищников мало; все они, кроме тайменя, лишь частично питаются рыбой. Бореальный предгорный комплекс связан в своем происхождении с бореальным равнинным (Никольский, 1956; Донец, 1979).

Арктический пресноводный комплекс — самый молодой. Его становление происходило уже в четвертичном периоде и было связано с зоной тайги. По мнению В. Н. Яковлева (1961, 1964), этот комплекс берет свое начало в основном от бореального предгорного и, частично, от морских вселенцев. В ряде случаев бывает довольно трудно различить представителей этих двух комплексов. Более холодолюбивые бореально-предгорные виды могут жить и в условиях Арктики. С другой стороны, более реофильные арктические виды способны существовать в предгорьях. Это связано с тем, что, во-первых, во время похолоданий и оледенений ареалы этих комплексов смыкались, а, во-вторых, с генетической близостью этих комплексов. Представители арктического пресноводного комплекса отличаются холодолюбивостью, оксифильностью и эвригалинностью. Последнее свойство, а также несколько меньшая реофильность отличают арктический комплекс от бореального предгорного. Среди рыб преобладают бентофаги, питающиеся инфавной. Имеется значительное количество планктофагов и хищников (Никольский, 1953; Донец, 1979).

Китайский равнинный комплекс сформировался в третичное время (миоцен) на территории современного Китая в условиях муссонного климата в водоемах, насыщенных кислородом, с очень небольшим количеством подводной растительности. По своей оксифильности виды рыб этого комплекса близки к видам бореального предгорного комплекса. Среди бентофагов преобладают мелкие формы, питающиеся мелким бентосом. Имеется ряд видов, питающихся растительностью и растительным детритом. Характерной особенностью этого комплекса является большой пресс хищников (Никольский, 1956; Яковлев, 1964).

Солоноватоводный комплекс представлен эвригалинными видами, которые периодически встречаются в пресной воде.

Принадлежность паразита к тому или иному комплексу определяется его экологической характеристикой. Мы плохо знакомы с экологией некоторых систематических групп паразитов, поэтому «часто приходится использовать в качестве критерия их ареал, степень пригнанности к экологии и морфофизиологическим особенностям хозяина» (Донец, 1979), так как паразит и хозяин — единая, исторически сложившаяся система. Очевидно, что разные систематические группы паразитов имеют различные экологические потребности, поэтому целесообразно установить фаунистические комплексы для каждой такой группы в отдельности.

Для удобства изложения мы рассматриваем наш материал по зоогеографической схеме Л. С. Берга (1979), рассчитывая в дальнейшем

показать некоторое несоответствие этой схемы и результатов анализа распространения паразитов пресноводных рыб северо-востока Азии.

Простейшие

В водоемах изученного района обнаружено 69 видов простейших (Пугачев, 1983а). Учитывая литературные данные (Жуков, 1964; Коновалов, 1971), их фауна насчитывает 102 вида. Из них 60 видов микоспоридий, 37 видов инфузорий, 2 вида кокцидий (*Eimeria gasterostei* и *E. carpelli*) и по 1 виду жгутиконосцев (*Hexamita salmonis*), микроспоридий (*Glugea anomala*) и гаплоспоридий (*Dermocystidium salmonis*). В фауне паразитических простейших представлены 5 фаунистических комплексов (табл. 31*, 32): арктический пресноводный, бореальный равнинный, бореальный предгорный, китайский равнинный и солоноватоводный. Распределить по комплексам удалось 81 вид, или 78% всей фауны. Не распределялись по комплексам кокцидий, жгутиконосцы, микро- и гаплоспоридий из-за слабой изученности этих групп. Микоспоридий все распределены по комплексам, так как для них разработаны критерии такого распределения. Таковыми являются ареал, скорость опускания спор, биология хозяина (в основном способ приема пищи). Большинство микоспоридий, по-видимому, эвритермны. Труднее всего распределить по комплексам инфузорий. 10 видов апиозом мы отнесли к бореальному равнинному комплексу, остальные 12 видов пока не отнесены к какому-либо комплексу. Из всего подотряда Sessilia на рыбах паразитируют только представители семейства Epistilidae, а именно, род *Apiosoma* и отдельные виды родов *Rhabdostyla* и *Epistylis*. Подавляющее большинство сидячих Peritricha встречаются на водных растениях и беспозвоночных и относится к 4 семействам (Банина и др., 1977). Таким образом, большинство сидячих Peritricha предпочитает водоемы с разнообразной водной растительностью, с обилием планктонных и бентосных организмов. Такие условия обитания характерны для равнинных водоемов умеренных и южных широт. Небольшой систематический ранг сидячих Peritricha, паразитирующих на рыбах, постепенно появляющиеся данные о широком ареале отдельных видов и расширяющийся круг хозяев, по-видимому, свидетельствует о сравнительно недавнем переходе к паразитированию на рыбах этой группы простейших. Кроме того, показана большая приуроченность представителей рода *Apiosoma* к акваториям, подвергающимся воздействию теплых вод (для большинства видов оптимум температуры 21–22° С), а также способность в этих условиях образовывать стебли (Соломатова, 1977). Н. Н. Банина (1975) считает, что такая способность — атавистическое свойство рода *Apiosoma* в целом. Тем не менее показана эвритермность *A. piscicola* и холодолюбивость *A. olae* и *A. megamicronucleata*. Все эти данные заставляют нас считать

* В табл. 31 не указана *Apiosoma dallii*, которая обнаружена Е. В. Жуковым (1964) у даллии на Чукотском полуострове, так как ни в одной из исследованных рек Тихоокеанской провинции даллия не встречается так же, как и этот вид инфузории. Т. А. Бочарова (1977) обнаружила его в бассейне реки Обь у серебряного карася.

Таблица 31

**Паразитические инфузории
пресноводных рыб северо-востока Азии**

Фаунист. комплекс	Вид паразита	Тихоокеанская провинция.				Ледовитоморская провинция			
		Кам- чатка	Охо- та	Ана- дырь	Пен- жина	Ко- лыма	Лена	Ени- сей	Обь
Бореальный равнинный	<i>Hemiphrys macrostoma</i>	—	—	—	—	—	+	—	—
	<i>Chilodonella piscicola</i>	+	—	—	—	—	—	—	+
	<i>Ichthyophthyrus multifiliis</i>	—	—	—	—	+	+	—	—
	<i>Paratrachodina alburni</i>	—	+	—	—	—	—	—	—
	<i>P. incisa</i>	+	+	+	+	+	—	—	+
	<i>Tripartiella lata</i>	—	—	—	+	—	—	—	—
	<i>Trichodina intermedia</i>	—	—	—	+	—	—	—	+
	<i>T. nigra</i>	+	—	+	—	—	—	—	+
	<i>T. urinaria</i>	—	—	—	—	+	+	+	+
	<i>Trichodinella lotae</i>	—	—	—	+	+	+	+	+
	<i>Apiosoma baueri</i>	—	+	—	—	+	+	—	+
	<i>A. campanulata</i>	—	—	—	—	+	+	—	+
	<i>A. conica</i>	+	+	—	—	+	—	—	—
	<i>A. doliaris</i>	—	+	—	—	—	—	—	—
	<i>A. longiciliaris</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
	<i>A. lopuchinae</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
	<i>A. megamiconucleata</i>	—	+	+	—	+	+	—	+
	<i>A. miniciliata</i>	—	+	—	—	—	—	—	—
	<i>A. piscicola</i>	—	—	—	—	+	—	—	+
<i>A. phoxini</i>	—	—	—	—	+	—	—	—	
Солоноватоводный	<i>Trichodina domerguei</i>	+	+	—	+	—	+	+	+
	<i>T. gasterostei</i>	+	—	—	—	—	—	—	—
	<i>T. tenuidens</i>	+	+	—	—	—	—	—	—
Невыясненные	<i>Capriniana piscium</i>	+	+	—	—	+	+	—	—
	<i>Trichodina dallii</i>	—	—	+	+	—	—	—	—
	<i>Rhabdostyla pyriformis</i>	—	+	—	—	+	—	—	—
	<i>Epystilis kronverci</i>	—	+	—	—	+	—	—	—
	<i>Apiosoma amoebae</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
	<i>A. baninae</i>	—	+	—	—	—	—	—	—
	<i>A. basilatus</i>	—	+	—	—	—	—	—	—
	<i>A. compacta</i>	—	+	—	—	—	—	—	—
	<i>A. incertum</i>	—	+	—	—	+	—	—	—
	<i>A. obscurum</i>	—	+	—	—	—	—	—	—
	<i>A. peculiformis</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
	<i>A. poculumiformis</i>	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>A. robusta</i>	—	+	—	—	+	—	—	—	

Миксоспоридии пресноводных рыб северо-востока Азии

Флуviнст. комплекс	Вид паразита	Плавуемость спор	Тихоокеанская провинция				Ледовитоморская провинция			
			Камчатка	Охота	Анадырь	Пенжина	Колыма	Лена	Енисей	Обь
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Арктический пресноводный	<i>Myxidium obscurum</i>	П	+	-	-	-	-	-	-	-
	<i>M. oviforme</i>	П	-	-	+	-	-	-	-	-
	<i>M. salvelini</i>	Б	+	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Zschokkela orientalis</i>	П	+	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Lepthotheca krogiusi</i>	М	+	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Sphaerospora cristata</i>	М	-	-	-	-	+	+	-	-
	<i>Chloromyxum coregoni</i>	М	+	-	-	-	-	+	+	-
	<i>C. dubium</i>	П	-	-	-	+	+	+	-	+
	<i>C. mucronatum</i>	М	-	-	-	+	+	-	+	+
	<i>C. wardi</i>	Б	+	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Caudomyxum nanum</i>	М	-	-	-	+	+	+	-	-
	<i>Myxosoma dermatobia</i>	П	+	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Myxobolus arcticus</i>	Б	+	+	+	-	+	-	-	-
	<i>M. krokhini</i>	Б	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. lotae</i>	Б	-	-	-	-	-	+	-	-	
<i>Henneguya zschokkei</i>	М	+	-	-	+	-	+	+	+	
Бореальный равнинный	<i>Myxidium lieberkuhni</i>	М	-	-	-	+	+	+	+	+
	<i>M. macrocapsulare</i>	П	-	+	-	+	+	+	-	-
	<i>M. pfeifferi</i>	М	-	-	-	-	-	+	+	-
	<i>M. rhodei</i>	М	-	-	-	-	-	+	+	+
	<i>Zschokkela nova</i>	М	-	-	-	+	-	-	+	-
	<i>Sphaerospora minuta</i>	М	-	-	-	+	-	-	-	-
	<i>Chloromyxum carassii</i>	П	-	-	-	-	-	+	-	-
	<i>Myxosoma anurus</i>	П	-	-	-	-	+	+	+	+
	<i>M. dujardini</i>	П	-	-	-	+	-	+	+	-
	<i>Myxobolus albovae</i>	Б	-	-	-	-	-	+	-	-
	<i>M. alienus</i>	П	-	-	-	+	-	-	-	-
	<i>M. bramae</i>	Б	-	-	-	-	-	+	+	+
	<i>M. catostomi</i>	Б	-	-	-	-	+	-	-	-
	<i>M. dispar</i>	Б	-	-	-	-	-	+	+	+
	<i>M. elegans</i>	Б	-	-	-	-	-	+	-	-
	<i>M. ellipsoides</i>	Б	-	-	-	-	-	+	+	+
	<i>M. exsulatus</i>	П	-	-	-	-	+	-	-	-
	<i>M. improvisus</i>	Б	-	-	-	-	-	+	-	-
	<i>M. mulleri</i>	Б	-	+	-	-	+	+	+	+
	<i>M. mulleriformis</i>	Б	-	-	+	+	+	+	+	-
	<i>M. musculi</i>	П	-	-	-	+	-	+	+	+
	<i>M. nemeczeki</i>	М	-	-	-	-	-	+	-	+
	<i>M. permagnus</i>	Б	-	-	-	-	-	+	+	-
<i>M. pseudodispar</i>	П	-	-	-	-	-	+	+	+	
<i>Henneguya creplini</i>	М	-	-	-	-	-	+	+	+	
<i>H. lobosa</i>	М	-	-	-	-	-	+	+	+	
<i>H. psorospermica</i>	М	-	-	-	-	-	+	+	+	
<i>Thelohanellus pyriformis</i>	Б	-	-	-	-	-	+	+	+	

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Бореальный предгорный		<i>Myxidium gracilis</i>	М	+	-	-	-	-	-	-	-
		<i>M. noblei</i>	П	+	-	-	-	-	-	-	-
		<i>Chloromyxum thymalli</i>	П	-	-	-	-	-	+	+	-
		<i>Ch. tuberculatum</i>	П	+	+	-	-	-	-	-	-
		<i>Myxosoma phoxinacea</i>	Б	-	+	-	-	+	-	+	-
		<i>Myxobolus lomi</i>	Б	-	-	+	-	+	+	-	-
		<i>M. neurobius</i>	Б	+	+	+	-	+	-	-	-
		<i>M. thymalli</i>	Б	+	+	-	-	+	-	-	-
Китай- ский равнин- ный		<i>Myxobolus amurensis</i>	Б	-	-	-	-	-	+	-	-
		<i>M. pavlovskii</i>	Б	-	-	-	-	-	+	-	-
Солоновато- зодный		<i>Myxidium arcticum</i>	М	-	-	+	-	-	-	-	-
		<i>M. gasterostei</i>	М	+	+	-	-	-	-	-	-
		<i>Sphaerospora elegans</i>	М	+	-	-	-	-	-	-	-
		<i>Myxobilatus gasterostei</i>	М	+	+	-	-	-	-	-	-
		<i>M. medius</i>	М	+	-	-	-	-	-	-	-
		<i>Henneguya pungitii</i>	М	+	-	-	-	-	-	-	-

Примечание. +? — определение вида сомнительно.

сидячих перитрих, паразитирующих на рыбах в водоемах Палеарктики, исходно бореально-равнинными, но с начавшейся дифференцировкой на фаунистические группировки. Эта дифференцировка осуществляется на основе адаптации к различным температурным режимам и скоростям течения. По-видимому, основная масса апиозом Палеарктики может быть подразделена на 2 группы: эвритермную и холодолюбивую. Большинство видов в нашем материале, вероятно, эвритермны. К холодолюбивым, по-видимому, можно отнести *A. megamicronucleata*, *A. phoxini*, *A. miniciliata* и *A. longiciliaris*. Укорочение ножки, расширение подошвы, в результате чего тело приобретает бочонковидную форму, можно отнести за счет адаптации к быстрому течению. Такая форма апиозом известна с *Phoxinus phoxinus* и *Coitus poecilopus*. Оба хозяина по Г. В. Никольскому (1965) относятся к бореальному предгорному комплексу. У бореально-равнинных рыб чаще встречаются инфузории бокаловидной формы с хорошо выраженной ножкой и узкой подошвой. Так как фауна этой группы еще изучена слабо, то пока трудно распределить их даже по фаунистическим группам. Распределение триходин по комплексам мы проводили в основном по кругу хозяев, так как нет даже скромных данных по их экологии.

Арктический пресноводный комплекс представлен исключительно микоспоридиями (17 видов). Характерно незначительное преобладание видов с быстро опускающимися спорами и спорами с промежуточной скоростью опускания (10 видов) над видами с медленно опускающимися спорами (7 видов). Это объясняется тем, что среди рыб этого комплекса преобладают эврифаги, способные брать пищу и из толщи воды, и у дна. Представители этого комплекса отличаются холодолюбивостью, окси-

фильностью, а некоторые и эвригалинностью. Специфичных к виду хозяина 5 видов, 3 — специфичны к роду, 5 — к семейству и 4 — к нескольким семействам хозяев. Большинство специфичных к виду хозяина микроспоридий арктического пресноводного комплекса — паразиты налима, большинство видов, приуроченных к роду и семейству хозяина, — паразиты лососевых рыб. Таким образом, степень приуроченности к хозяину у простейших арктического пресноводного комплекса невелика.

Бореальный равнинный комплекс наиболее разнообразен. К нему относятся 28 видов микроспоридий и 20 видов паразитических инфузорий, среди которых преобладают апиозомы и триходины. Среди микроспоридий представлены все типы спор, так как рыбы этого комплекса наиболее разнообразны по своей экологии (бентофаги, планктофаги и хищники), причем в значительной степени у них выражена пищевая специализация. Обилие экологических ниш — причина обилия фауны паразитических простейших этого комплекса. В пределах северо-востока Евразии бореальный равнинный комплекс в фауне простейших, вероятно, представлен только бореально-равнинной группой. Наши находки *Myxidium pfeifferi*, *Muxobolus albovae*, *M. nemeczeki* свидетельствуют о том, что их надо относить не к понто-каспийской группе (Донец, 1979), а к бореальной равнинной. По-видимому, при дальнейших исследованиях понто-каспийская группа еще уменьшится. Мы переносим также в бореально-равнинную группу *Trichodina domerguei* из понто-каспийской, *Apiosoma piscicola* и *Myxidium macrocapsulare* из верхнетретичной группы (Микаилов, Ибрагимов, 1980). Виды, выделенные З. С. Донец (1979) в рионскую и исходную группы, по-видимому, также относятся к бореально-равнинной группе. Например, *Sphaerospora pectinacea* обнаружена у окуня в водоемах Карелии, а самостоятельность *Muxobolus wasjugani* и *M. baueri* вызывает сомнение (Пугачев, 1983в).

Несмотря на богатство, степень приуроченности к хозяину у простейших этого комплекса еще меньше, чем у таковых арктического пресноводного: 6 видов приурочены к виду хозяина, видов, специфичных к роду, нет. К семейству приурочены 29 видов, у разных семейств встречаются 13 видов паразитов этого комплекса. Основу фауны паразитических простейших бореального равнинного комплекса составляют паразиты карповых рыб.

Бореальный предгорный комплекс также представлен исключительно микроспоридиями (8 видов). Характерно резкое преобладание видов с быстро опускающимися спорами и спорами с промежуточной скоростью опускания (7 видов). Только один вид *Myxidium gracilis*, паразитирующий у восточносибирского хариуса, имеет медленно опускающиеся споры. Это объясняется тем, что медленно опускающиеся споры легче подвергаются сносу. Среди рыб отсутствуют планктофаги: в основном преобладают бентофаги, питающиеся эпифауной. Хищников мало: все, кроме тайменя, ведут хищнический образ жизни лишь частично. Представители этого комплекса характеризуются оксифильностью, холодолюбивостью, реофильностью и стеногалинностью. Несмотря на небольшое количество видов, представители бореального предгорного комплекса более строго приурочены к виду хозяина, чем простейшие первых двух

Состав фауны паразитических простейших

Фаунистические комплексы	Тихоокеанская провинция				Ледовитоморская провинция			
	Охотско-Камчатский округ		Анадырский округ		Колыма		Лена	
	кол-во видов	%	кол-во видов	%	кол-во видов	%	кол-во видов	%
Арктический пресноводный	10	21,7	7	24,1	5	13,5	6	14,7
Бореальный равнинный	11	23,9	14	48,4	20	54,1	30	72,1
Бореальный предгорный	6	13,0	2	6,9	4	10,8	2	4,9
Китайский равнинный	—	—	—	—	—	—	2	4,9
Солоноватоводный	8	17,5	2	6,9	—	—	1	2,4
Невыясненные	11	23,9	4	13,7	8	21,6	—	—
Всего	46	100	29	100	37	100	41	100

комплексов. 6 видов специфичны виду хозяина, в основном это паразиты хариуса. 2 вида приурочены к семейству хозяина: *Myxobolus neurobius* — к лососевым, *M. lomi* — к карповым.

Китайский равнинный комплекс представлен 2 видами миксоспоридий; *M. amurensis* и *M. pavlovskii* в верховьях р. Лена.

Солоноватоводный комплекс представлен паразитами колюшек и в зоогеографических построениях не учитывается.

В настоящее время создается впечатление о разорванном ареале многих видов простейших, так как водоемы Сибири исследованы недостаточно полно. Например: *M. lomi* обнаружен в водоемах Чехословакии и в реках Лена и Анадырь, *Apiosoma compacta* — в водоемах ФРГ и в р. Охота. По-видимому, все эти виды имеют сплошной ареал.

В водоемах Тихоокеанской провинции значительную роль играют простейшие арктического пресноводного комплекса (табл. 33). В Анадырском округе их доля больше, чем в Охотско-Камчатском, но, по-видимому, за счет изучения паразитофауны чукотских гольцов количество видов этого комплекса увеличится. В пределах Анадырского округа различаются по составу фауны паразитических простейших две основные реки: Анадырь и Пенжина. В Пенжине наибольшее количество бореально-равнинных элементов (12), в Анадыре — 4 вида. Но, по-видимому, за счет изучения паразитофауны щуки в р. Анадырь эти различия несколько сглаживаются.

Для Охотско-Камчатского округа характерна почти одинаковая доля арктического пресноводного и бореального равнинного комплексов, но это достигается в основном за счет Охотского участка. В водоемах Камчатки обнаружено только 4 вида инфузорий, которых мы отнесли к бореальному равнинному комплексу: *Chilodonella piscicola*, *Paratrichodina incisa*, *Trichodina nigra* и *Apiosoma conica*. Охотский участок резко отличается от Камчатского сравнительно большим количеством бореально-равнинных элементов, что сближает его с водоемами Анадырского округа, с одной стороны, и с водоемами Ледовитоморской провинции, с другой. Некоторое преобладание солоноватоводных элементов в Охот-

ско-Камчатском округе объясняется тем, что в реках Пенжина и Анадырь, Колыма и Лена колюшки не исследовались.

Для Анадырского округа характерна значительная доля бореально-равнинных элементов. Такое же соотношение между комплексами наблюдается в реках Колыма и Лена, относящихся к Ледовитоморской провинции. В то же самое время происходит некоторое уменьшение доли арктического пресноводного комплекса в этих реках. По-видимому, дальнейшие исследования паразитических простейших рек Сибири увеличат долю этого комплекса в их фауне. Очень характерна одинаковая доля бореального предгорного комплекса во всех реках исследованного района, кроме Лены, где паразитические простейшие рыб этого комплекса пока изучены недостаточно. Столь малое количество видов в бореально-предгорном комплексе объясняется тем, что для большинства групп паразитических простейших скорость течения является лимитирующим фактором.

Из представителей арктического пресноводного комплекса только в водоемах Тихоокеанской провинции зарегистрировано 8 видов. В основном это паразиты лососевых рыб (табл. 32). Из представителей бореального равнинного комплекса только в водоемах Тихоокеанской провинции встречены 2 вида миксоспоридий *Myxobolus alienus* и *Sphaerospora minuta* с сеголетков щуки в Анадырском округе (Коновалов, 1971) и 3 вида инфузорий: *Triptiella lata* в Пенжине, *P. alburni* и *Aplosoma doliaris* в Охоте. По-видимому, эти виды будут обнаружены и в водоемах Сибири, так как они обнаружены в водоемах Европы. Среди представителей бореального предгорного комплекса только в водоемах Тихоокеанской провинции обнаружено 3 вида миксоспоридий: *Myxidium gracilis* и *M. noblei* у хариуса на Камчатке. *Chloromyxum tuberculatum* у хариуса на Камчатке и в р. Охота. Таким образом, своеобразие фауны паразитических простейших Тихоокеанской провинции определяют миксоспоридий арктического пресноводного и бореального предгорного комплексов. Бореальный равнинный комплекс, который составляет значительную часть фауны паразитических простейших провинции, представлен почти исключительно видами, которые, по-видимому, широко распространены в водоемах Голарктики.

Своеобразие паразитофауны простейших р. Колыма определяют только бореально-равнинные элементы: 2 вида миксоспоридий американского происхождения — *Myxobolus catostomi* и *M. exsulatus*; 3 вида апиозом — *Apiosoma phoxini*, *A. lopuchinae* и *A. longiciliaris*. Если последние три вида могут быть обнаружены в других водоемах Ледовитоморской провинции (а, возможно, и Тихоокеанской, так как они обнаружены в водоемах Европы), то оба вида миксоспоридий составляют характерную особенность Колымы и, возможно, Индигирки.

Фауна паразитических простейших р. Лена еще далека от полной изученности, поэтому пока можно отметить лишь наличие представителей китайского равнинного комплекса *Myxobolus amurensis* и *M. pavlovskii*, находящихся на первых этапах проникновения в эту реку.

Несмотря на то, что в ихтиофауне по направлению с запада на восток все большую роль, а в водоемах Тихоокеанской провинции — ведущую

играют представители арктического пресноводного комплекса и одновременно происходит уменьшение доли простейших бореально-равнинного, представители последнего преобладают в водоемах Ледовитоморской провинции, а также в Тихоокеанской провинции и ее округах. Преобладание в водоемах исследованного района бореального равнинного комплекса объясняется как эврибионтностью его представителей, так и историей формирования фауны.

Моногении

В водоемах изученного района нами обнаружено 28 видов моногений (Пугачев, 1983а). Учитывая литературные данные (Бауер, 1948а,б; Жуков, 1960; Пронин, 1966; Трофименко, 1969; Коновалов, 1971 и др.), фауна моногении насчитывает 54 вида. Из них 16 видов дактилогирид, 19 видов гиродактилид, 13 видов тетраонхид, по 2 вида анцироцефалид и диплозоид, по 1 виду дискотилид и диклиботриид. В их фауне представлены 4 фаунистических комплекса: арктический пресноводный, бореальный равнинный, бореальный предгорный и солонатоводный (табл. 34). Распределено по комплексам 50 видов, или 93% всех моногений. Критериями их распределения по фаунистическим комплексам являются ареал, распределение по хозяевам, экологические потребности, характер морфологии прикрепительного аппарата.

Бореальный равнинный комплекс представлен 21 видом (табл. 34). 50% этого комплекса составляют моногении рода *Dactylogyrus*. Это — ведущая группа не только этого комплекса, но и китайского равнинного и индийского. В фауне северо-востока Азии (в пределах бореального равнинного комплекса) представлены следующие морфологические группы дактилогирусов: сфирноидная (*D. sphyrna*, *D. alatus?*), вундерная (*D. crucifer*, *D. vastator*), анхоратоидная (*D. anchoratus*, *D. dulkeitii*, *D. formosus*). Ни одна из этих групп не является доминирующей, в то время как в фауне моногений низких широт выделяются доминирующие группы, например, вундерная в индийском комплексе (Гусев, 1978). В водоемах Западной Сибири так же, как и в Европе, дактилогириды играют большую роль в бореальном равнинном комплексе. Для бассейна Оби Т. А. Бочарова (1977) указывает 23 вида дактилогирусов. Отсутствие преобладающего морфологического типа дактилогирид, видимо, свойственно бореальному равнинному комплексу и вообще водоемам Палеарктики. Видимо, фауна дактилогирид этой области формировалась за счет не близко родственных групп, эволюция которых характеризуется, вероятно, частыми конвергенциями, т. е. в Палеарктике не сформировалось морфологической группы бореального равнинного комплекса, которая заняла бы доминирующее положение. Все морфологические типы палеарктических моногений представлены в водоемах Китая и Индии, и их разнообразие в водоемах низких широт больше. Вторая по количеству видов группа моногений — представители рода *Gyrodactylus*. Но их доля гораздо меньше, чем в бореальном предгорном, нагорно-азиатском и переднеазиатском комплексах, что скорее всего свидетельствует об их горном происхождении.

Моногенен пресноводных рыб северо-востока Азии

Фаунистический комплекс	Вид паразита	Тихоокеанская провинция				Ледовитоморская провинция			
		Камчатка	Охота	Анадырь	Пенжина	Колыма	Лена	Енисей	Обь
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Бореальный равнинный	<i>Dactylogyrus alatus</i>	—	—	—	—	—	+	+	+
	<i>D. anchoratus</i>	—	—	—	—	—	+	+	+
	<i>D. crucifer</i>	—	—	—	—	—	+	+	+
	<i>D. dulkeiti</i>	—	—	—	—	—	+	+	+
	<i>D. extensus</i>	—	—	—	—	—	+?	—	+?
	<i>D. formosus</i>	—	—	—	—	—	+	+	+
	<i>D. intermedius</i>	—	—	—	—	—	+	—	+
	<i>D. nanus</i>	—	—	—	—	—	+	+	+
	<i>D. sphyrna</i>	—	—	—	—	—	+	+	+
	<i>D. vastator</i>	—	—	—	—	—	+	+	+
	<i>Ancyrocephalus paradoxus</i>	—	—	—	—	—	+?	+?	+?
	<i>A. percae</i>	—	—	—	—	—	+	—	+
	<i>Tetraonchus monenteron</i>	—	—	+	+	+	+	+	+
	<i>Gyrodactylus cernuae</i>	—	—	—	—	—	—	—	+
	<i>G. decorus</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
	<i>G. lucii</i>	—	—	—	—	+	+	+	+
	<i>G. longiradix</i>	—	—	—	—	—	+	—	+
	<i>G. medius</i>	—	—	—	—	—	+?	—	+?
	<i>G. sprostonae</i>	+*	—	—	—	—	+	—	—
<i>Diclybothrium armatum</i>	—	—	—	—	—	+	+	+	
<i>Diplozoon sp.*</i>	—	—	—	—	—	—	+?	+?	+?
Бореальный предгорный	<i>Dactylogyrus borealis</i>	—	—	—	+	+	—	—	—
	<i>D. phoxini</i>	—	—	+	—	+	+	—	+
	<i>Pellucidhaptor merus</i>	—	—	—	—	+	+	—	—
	<i>Tetraonchus borealis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>T. ergensi</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
	<i>T. gvosdevi</i>	—	—	—	—	—	+	+	—
	<i>T. huchonis</i>	—	—	—	—	—	+	+	—
	<i>T. lenoki</i>	—	—	—	—	—	+	+	—
	<i>T. pseudolenoki</i>	—	—	—	—	—	+	—	—
	<i>T. roytmani</i>	—	—	—	—	—	+	+	—
	<i>T. skrjabini</i>	—	—	—	—	—	+	+	—
	<i>T. spasskyi</i>	—	—	—	—	—	+	+	—
	<i>T. variabilis</i>	—	—	+	—	—	+	—	—
	<i>Gyrodactylus aphyae</i>	—	—	—	—	—	+	—	—
	<i>G. llewellyni</i>	—	—	—	—	—	+	—	—
	<i>G. magnificus</i>	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>G. magnus</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	
<i>G. pannonicus</i>	—	—	—	—	+	—	—	—	
<i>G. phoxini</i>	—	—	—	+	+	—	—	+	
<i>G. thymalli</i>	+	—	—	+	+	—	—	—	

1	2		3	4	5	6	7	8	9	10
Арктический пресноводный	<i>Tetraonchus</i>	<i>alaskensis</i>	+	—	+	—	—	—	+?	—
	<i>T. grumosis</i>		—	—	+	—	+	+	—	+
	<i>Gyrodactylus</i>	<i>birmani</i>	+	—	—	—	—	—	—	—
	<i>G. lavareti</i>		—	—	—	+	—	—	—	—
	<i>G. lotae</i>		—	—	—	+	+	—	—	—
	<i>Discocotyle</i>	<i>sagittata</i>			+			+	+	+
Солоно- вато- пояный	<i>Gyrodactylus</i>	<i>bychowskyi</i>	+	—	—	—	—	—	—	—
	<i>G. rarus</i>		+	+	—	—	—	—	—	—
Неяс- ные	<i>Dactylogyrus</i>	<i>amurensis</i>	—	—	—	—	—	+	—	—
	<i>D. arquatus</i>		—	—	—	—	—	+	—	—
	<i>D. malewitskayae</i>		—	—	—	—	—	+	—	—
	<i>Gyrodactylus</i>	<i>cotti</i>	—	—	+	—	—	—	—	—

Примечание. +? — определение вида вызывает сомнение; +* — завезен на Камчатку с серебряным карасем; * — определение диплозидов вызывает сомнение, поэтому эти формы мы объединили в группу *Diplozoon* sp.

Вероятно, все представители этого комплекса в фауне моногеней характеризуются эвритермностью, так как встречаются в реках с разным термическим режимом, и стеногалинностью. 4 вида приурочены к виду хозяина, в основном это — паразиты окуневых и щуки. 4 вида приурочены к роду хозяина, это — паразиты *Carassius* и *Acipenser*. 10 видов приурочены к семейству, в основном это — паразиты карповых.

Бореальный предгорный комплекс представлен 20 видами (табл. 34). 50% этого комплекса составляют тетраонхиды. Эта группа моногеней характеризуется рядом примитивных черт: мешковидным кишечником и 8 парами краевых крючков (Быховский, 1957). По строению прикрепительного диска тетраонхид этого комплекса можно разделить на ленковато-тайменевую группу (8 видов) и хариусово-щучковую (*Tetraonchus borealis*). К последней группе принадлежит и *T. monenteron*, который относится к бореальному равнинному комплексу, что отражает близкое родство *T. monenteron* и *T. borealis*. Несколько неясно положение *G. variabilis*. Таким образом, тетраонхиды бореального предгорного комплекса характеризуются значительным морфологическим единообразием прикрепительного диска. Представители этого семейства характерны для водоемов Палеарктики и Неарктики, но также встречаются и в амурской фауне, так как фауна Амура несет явные следы воздействия палеарктической фауны. Представители рода *Gyrodactylus* гораздо более многочисленны, чем в бореальном равнинном комплексе. Это — в основном специфичные паразиты голяна. Очень слабо представлены в этом комплексе дактилогириды, но в отличие от дактилогирид бореального равнинного комплекса, они представлены одним морфологическим типом. Все виды

относятся к «фоксиноидной» группе (*Dactylogyrus borealis*, *D. phoxini*); очень близок по строению копулятивного аппарата к этой группе и *Pellucidhaptor merus*. Вероятно, *Dactylogyrus amurensis* и *D. malewitszkayae* относятся к этому комплексу, но пока с уверенностью этого утверждать нельзя. По-видимому, этот тип связан в своем формировании с Палеарктикой, с древними Leuciscinae, так как в индийской фауне он не представлен, но очень богат видами в Северной Америке (Гусев, 1978), что отражает родство американских карповых с евроазиатскими Leuciscinae. А. В. Гусев (1978) считает, что дактилогирусы с *Phoxinus* и *Oreoleuciscus* и все североамериканские виды — прямые потомки древних третичных дактилогирусов, а *Pellucidhaptor merus* — реликт палеоеновой фауны.

Представители этого комплекса характеризуются оксифильностью, холодолюбивостью и стеногалинностью. 14 видов приурочены к виду хозяина, 6 видов — к роду. Таким образом, для моногеней этого комплекса характерен очень высокий уровень приуроченности к хозяевам.

Арктический пресноводный комплекс представлен 6 видами (табл. 34). В нем большинство составляют тетраонхиды (2 вида) и гиродактилюсы (3 вида). Тетраонхиды представлены одним морфологическим типом прикрепительного диска — «аласкензисным». По сравнению с двумя предыдущими комплексами арктический пресноводный наиболее беден. Приурочен к виду хозяина только один *Gyrodactylus lotae*, к роду — 3 вида и 2 вида приурочены к семейству. Представители этого комплекса характеризуются холодолюбивостью, оксифильностью и некоторые эвригалинностью. В фауне пресноводных моногеней исследованного района арктический пресноводный комплекс обеднен, а степень приуроченности к хозяевам его представителей такая же, как и у моногеней бореального равнинного комплекса.

Солоноватоводный комплекс представлен паразитами колюшек (2 вида) и в зоогеографических построениях не учитывается.

Большинство видов бореального равнинного комплекса встречается в водоемах Палеарктики, а некоторые и в Северной Америке (*Dactylogyrus anchoratus*, *D. vastator*, *Tetraonchus monenteron* и др.) *, в основном они приурочены к семейству хозяев. Dactylogyridae, Gyrodactylus и *Tetraonchus borealis* бореального предгорного комплекса, видимо, также характерны для водоемов Палеарктики, но значительная часть (в основном Tetraonchidae) ограничены в своем распространении водоемами Сибири, что связано с ареалом их хозяев — ленка и тайменя, а *T. borealis*, кроме того, встречается и в водоемах Северной Америки. Ряд видов (*Gyrodactylus llewellyni* и *G. pannonicus*) имеет разорванный ареал. Первый обнаружен в водоемах Западной Европы и нами в р. Колыма, а второй — в Монголии и Колыме. Такой характер ареала, вероятно, объясняется слабой изученностью рыб бореального предгорного комплекса не только в Сибири, но и в Европе. Моногеней этого комплекса приурочены в основном к виду и роду хозяина. Представители

* *Dactylogyrus vastator* и *D. anchoratus* завезены в Северную Америку с серебряным карасем.

арктического пресноводного комплекса встречаются обычно в реках бассейна Северного Ледовитого и Тихого океанов. *Tetraonchus grumosus* встречается только в водоемах Сибири и р. Печора, *T. alaskensis* — в реках бассейна Тихого океана. Ряд видов характерен для северных рек Палеарктики (*Gyrodactylus lotae*, *Discocotyle sagittata*).

В пределах Тихоокеанской провинции в фауне моногеной почти одинаково представлены все фаунистические комплексы: арктический пресноводный (6 видов), бореальный равнинный (4 вида), бореальный предгорный (7 видов) (табл. 34). Фауна моногеной Охотско-Камчатского округа наиболее бедна (7 видов) (табл. 35). Все комплексы, кроме

Таблица 35

Состав фауны моногеной

Фаунистические комплексы	Тихоокеанская провинция				Ледовитоморская провинция			
	Охотско-Камчатский округ		Анадырский округ		Колыма		Лена	
	кол-во видов	%	кол-во видов	%	кол-во видов	%	кол-во видов	%
Бореальный равнинный	1	14,2	4	24,3	3	15	19	55,9
Бореальный предгорный	2	28,6	7	41,3	14	70	10	29,4
Арктический пресноводный	2	28,6	5	29,5	3	15	2	5,9
Солоноватоводный	2	28,6	—	—	—	—	—	—
Невыясненные	—	—	1	5,9	—	—	3	8,8
Всего	7	100	17	100	20	100	34	100

бореального равнинного, представлены одинаково. Существенных различий между водоемами Камчатки и р. Охота установить не удалось; *Gyrodactylus thymalli*, вероятно, будет найден и в Охоте, так как хариус в ней имеется; то же относится и к *Tetraonchus alaskensis*. В Анадырском округе преобладают моногеной бореального предгорного комплекса и почти одинаково представлены моногеной бореального равнинного и арктического пресноводного (табл. 35). В р. Пенжина бореальный равнинный комплекс более богат видами моногеной, чем в р. Анадырь, причем все виды этого комплекса характерны для водоемов Палеарктики. Бореальный предгорный комплекс, вероятно, представлен здесь одинаково, так как хозяева *Dactylogyrus phoxini* и *Tetraonchus variabilis* обитают в обеих реках. То же самое можно сказать и о моногеноях арктического пресноводного комплекса. Отличительной чертой Анадырского округа является преобладание бореально-предгорных элементов и значительная роль в фауне моногеной представителей бореального равнинного комплекса. Только в водоемах Анадырского округа обнаружены *Gyrodactylus cernuae*, *G. lucii*, *G. decorus*, *G. magnus*, *G. phoxini*, *Dactylogyrus borealis*, *D. phoxini*, *Tetraonchus variabilis*, *T. grumosus* (табл. 34), но отсутствует *T. monenteron*. Только 2 вида (*Gyrodactylus magnus* и *G. birmani*) отличают Тихоокеанскую провинцию от Ледовитоморской. Первый вид обнаружен у хариуса в р. Пенжина, а второй — у голецов рода *Salvelinus* на Камчатке (Коновалов, 1971).

В р. Колыма преобладают бореально-предгорные элементы, что сближает этот водоем с реками Анадырского округа, но преобладание очень резкое (табл. 35). Нет ни одного вида, свойственного только Колыме: все они зарегистрированы либо в водоемах Сибири и Европы, либо Монголии. Р. Лена отличается от остальных водоемов северо-востока Азии преобладанием в фауне моногеней бореально-равнинных элементов. По-видимому, это свойственно большинству водоемов Сибири, а также и водоемам Европы. Вероятно, за счет исследования рыб бореального предгорного комплекса в р. Лена его доля увеличится, но едва ли будет превышать долю бореально-равнинного. Таким образом, если в водоемах Тихоокеанской провинции арктический пресноводный и бореальный предгорный комплексы представлены почти одинаково (кроме р. Пенжина, где имеется некоторое преобладание бореально-предгорных элементов, а в р. Колыма эти элементы резко преобладают), то по направлению от Колымы на запад происходит резко изменение соотношений между комплексами. В р. Лена уже преобладает бореальный равнинный комплекс, тогда как в водоемах Тихоокеанской провинции и р. Колыма их доля очень мала, а в р. Охота и в водоемах Камчатки представителей этого комплекса не обнаружено.

Цестоды

В водоемах исследованного района нами обнаружено 17 видов цестод (Пугачев, 1983в). Учитывая данные других авторов, фауна цестод северо-востока Азии насчитывает 28 видов (табл. 36). Жизненный цикл подавляющего большинства видов проходит с участием копепод, 2 вида (*Amphilina foliacea*, *Cyathocephalus truncatus*) развиваются с участием амфипод, 3 вида (*Caryophyllaeides fennica*, *Khawia rossitensis*, *Glari-dacris catostomi*) — с участием олигохет.

В фауне цестод выделяются 3 фаунистических комплекса: арктический пресноводный, бореальный равнинный, бореальный предгорный. Распределить по комплексам удалось 22 вида или 79% всей фауны цестод.

Бореальный равнинный комплекс представлен 12 видами (табл. 36). В нем почти одинаково представлены псевдофиллиды и протеоцефалиды. Черви этих двух отрядов наиболее многочисленны из цестод, паразитирующих у пресноводных рыб. Цестоды этого комплекса используют в своем жизненном цикле преимущественно копепод, но некоторые (в основном кариофиллиды) используют и бентосные организмы. 4 вида псевдофиллид используют рыб в качестве вторых промежуточных хозяев. Большинство видов встречаются у рыб многих семейств или одного семейства (11 видов). Представители комплекса эвритермны, так как обитают в водоемах с разным термическим режимом, стеногалинны. То, что первыми промежуточными хозяевами являются преимущественно копеподы, указывает на становление этого комплекса в водоемах с замедленным течением.

Бореальный предгорный комплекс представлен одним видом — *Proteocephalus thymalli* (табл. 36). Это, вероятно, единственный сравнительно реофильный вид, заражение которым по всей видимости происходит в проточных горных и предгорных озерах. Нами он обнаружен у

Таблица 36

Цестоды пресноводных рыб северо-востока Азии

Фаунист. комплекс	Вид паразита	Тихоокеанская провинция				Ледовитоморская провинция			
		Кам-чатка	Охо-та	Ана-дырь	Пен-жина	Ко-лыма	Лена	Ени-сей	Обь
Бореальный равнинный	<i>Amphilina foliacea</i>	—	—	—	—	—	—	+	+
	<i>Caryophyllaeides fennica</i>	—	—	—	—	—	+	+	+
	<i>Khawia rossitensis</i>	—	—	—	—	—	+	+	+
	<i>Triaenophorus nodulosus</i>	—	—	+	+	+	+	+	+
	<i>Diphyllbothrium latum</i> (pl.)	—	—	—	—	—	+	+	+
	<i>Ligula intestinalis</i>	—	+	—	—	+	+	+	+
	<i>L. colymbi</i>	—	—	—	—	—	+	+	+
	<i>Digramma interrupta</i>	—	—	—	—	—	+	—	—
	<i>Proteocephalus cernuae</i>	—	—	—	—	+	+	—	+
	<i>P. esocis</i>	—	—	—	—	—	+	—	+
	<i>P. percae</i>	—	—	—	—	+	+	—	+
	<i>P. torulosus</i>	—	—	—	—	+	+	+	+
	Бореальный предгорный	<i>P. thymalli</i>	—	—	+	—	+	+	+
Арктический пресноводный	<i>Triaenophorus crassus</i>	—	—	+	+	+	+	+	+
	<i>Eubothrium crassum</i>	+	—	—	—	+	+	+	+
	<i>E. rugosum</i>	—	—	—	—	+	+	+	+
	<i>E. salvelini</i>	+	+	—	+	—	+	—	—
	<i>Cyathocephalus truncatus</i>	+	—	+	—	+	+	+	+
	<i>Diphyllbothrium dendriticum</i>	—	—	+	—	+	+	+	+
	<i>D. ditremum</i> (pl.)	—	—	+	—	+	+	+	+
	<i>Proteocephalus exiguus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>P. longicollis</i>	—	—	+	+	+	+	+	+
	Невыясненные	<i>Glaridacris catostomi</i>	—	—	—	—	+	—	—
<i>Diphyllbothrium dallii</i> (pl.)		—	—	(+)	—	—	—	—	—
<i>Schistocephalus pungitii</i>		+	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. solidus</i>		+	—	+	—	—	+	+	—
<i>Proteocephalus dubius</i>		—	—	+	—	—	+	—	+
<i>P. filicollis</i>		+	—	—	—	—	—	—	—

Примечание, +? — определение вызывает сомнение; (+) — встречен только в водоемах собственно Чукотского п-ва, в бассейне р. Анадырь не встречен.

хариуса в среднем течении р. Колыма, но разные авторы (Бауер, 1948а; Титова, 1965; Трофименко, 1969) отмечают его в верховьях Оби и Енисея. По-видимому, цестоды не играют заметной роли в фаунистических комплексах, связанных в своем формировании с горными и предгорными участками рек. Например, в реках Ленкорани Т. К. Микаилов и Ш. Р. Ибрагимов (1980) обнаружили только 3 вида цестод: *Bothriocephalus opsariichthidis* в нижнем течении р. Ленкорань и Ловаинском водохранилище, *Ligula colymbi* и *Paradilepis scolecina* — в Ловаинском водохранилище. Для видов, которые используют рыб в качестве вторых промежуточных хозяев (окончательные хозяева — птицы), встречаемость в горных водоемах с замедленным течением (озерах), по-видимому, обычна.

Арктический пресноводный комплекс представлен 9 видами (табл. 36). Преобладают в нем псевдофиллиды, 2 вида рода *Diphyllobothrium* используют рыб в качестве вторых промежуточных хозяев. Все виды, кроме *Cyathocephalus truncatus*, используют копепод в качестве лервых промежуточных хозяев. Степень приуроченности к хозяевам у представителей этого комплекса такая же, как и у видов бореального равнинного комплекса: 8 видов встречаются либо у рыб многих семейств, либо у рыб одного семейства. Только *Triaenophorus crassus* специфичен для щуки. Представители этого комплекса характеризуются холодолюбивостью, а некоторые и эвригалинностью. Характер жизненных циклов, распространение, а иногда (*Triaenophorus*) и непосредственное родство видов, указывают на то, что фауна цестод арктического пресноводного комплекса сформировалась в значительной степени под влиянием бореального равнинного комплекса.

В водоемах Тихоокеанской провинции ведущую роль в фауне цестод играют представители арктического пресноводного комплекса (табл. 37), его доля почти одинакова в обоих округах, что характерно и для бореального равнинного комплекса. Разница между округами минимальна. Охотско-Камчатский округ характеризуется отсутствием *Triaenophorus nodulosus*, *T. crassus* и *Diphyllobothrium dallii*. Остальные виды, встречающиеся в каком-либо округе, вполне могут быть найдены и в другом (табл. 36). В водоемах Ледовитоморской провинции, в реках Колыма

Т а б л и ц а 37

Состав фауны цестод

Фаунистические комплексы	Тихоокеанская провинция				Ледовитоморская провинция			
	Охотско-Камчатский округ		Анадырский округ		Лена		Колыма	
	кол-во видов	%	кол-во видов	%	кол-во видов	%	кол-во видов	%
Бореальный равнинный	1	12,5	2	14,2	5	33,3	11	49,6
Бореальный предгорный	—	—	1	7,1	1	6,6	1	4,2
Арктический пресноводный	4	50	8	57,4	8	53,5	9	37,8
Невыясненные	3	37,5	3	21,3	1	6,6	2	8,4
Всего	8	100	14	100	15	100	23	100

и Лена резко увеличивается доля бореально-равнинных элементов (табл. 37). Тихоокеанская провинция отличается отсутствием ряда видов бореального равнинного комплекса. Большинство видов цестод широко распространены в водоемах Палеарктики и встречаются в обеих провинциях (табл. 36). Только *Diphyllobothrium dallii* может считаться эндемиком Анадырского округа Тихоокеанской провинции, а *Glaridacris catostomi* — свойственным, вероятно, только рекам Колыма и Индигирка (в пределах Палеарктики).

Т р е м а т о д ы

В водоемах северо-востока Азии нами обнаружен 31 вид трематод (Пугачев, 1983в), из них 15 — личиночные формы. Учитывая данные других авторов, фауна трематод изученного района насчитывает 32 вида (табл. 38). В таблицу не включены 2 морских вида: *Bucephalopsis gracilescens* и *Lecithaster gibbosus*. Распределить по комплексам удалось только 15 видов или 47% всей фауны трематод. Не распределены по комплексам трематоды, которые используют рыб в качестве вторых промежуточных хозяев.

Большинство видов, паразитирующих на стадии мариты у рыб, используют в качестве первых промежуточных хозяев двустворчатых моллюсков. Только *Azygia lucii*, а также, возможно, *Azygia robusta* и *Sphaerostoma globiporum* используют гастропод. Круг вторых промежуточных хозяев довольно широк: двустворчатые моллюски, амфиподы, веслоногие и ветвистоусые раки, личинки насекомых. Те виды трематод, которые используют рыб в качестве вторых промежуточных хозяев, развиваются при участии гастропод. В фауне трематод представлены 3 фаунистических комплекса: бореальный равнинный, бореальный предгорный и арктический пресноводный.

Бореальный равнинный комплекс представлен 8 видами (табл. 38). Большинство представителей этого комплекса развиваются при участии двустворчатых моллюсков. Наиболее разнообразен здесь и спектр вторых промежуточных хозяев: моллюски, веслоногие и ветвистоусые раки, личинки насекомых. Разнообразие жизненных циклов связано с богатством гидрофауны этого комплекса. Большинство видов встречается у рыб многих семейств или одного семейства. Только *Azygia lucii* приурочена к виду и роду хозяина. Экологическая характеристика трематод бореального равнинного комплекса такая же, как и цестод. Комплекс составляют эвритермные стеногалинные виды.

Бореальный предгорный комплекс представлен 3 видами (табл. 38). Все виды используют в качестве первых промежуточных хозяев двустворчатых моллюсков, вторые промежуточные хозяева — амфиподы и личинки насекомых. Видимо, среди этих групп беспозвоночных больше реофильных и холодолюбивых видов. Все виды, составляющие этот комплекс, приурочены к семейству окончательных хозяев. Это — реофильные, холодолюбивые, стеногалинные виды трематод.

Четыре вида трематод относятся к арктическому пресноводному комплексу (табл. 38). Все виды используют в качестве первых промежуточных хозяев двустворчатых моллюсков, может быть за исключением

Трематоды пресноводных рыб северо-востока Азии

Фаунистический компл.	Вид паразита	Тихоокеанская провинция				Ледовитоморская провинция			
		Камчатка	Охота	Анадырь	Пенжина	Колыма	Лена	Енисей	Обь
Бореальный равнинный	<i>Phyllodistomum elongatum</i>	-	+	-	-	+	-	+	+
	<i>Ph. folium</i>	-	+	-	-	+	+	+	+
	<i>Ph. pseudofolium</i>	-	-	-	-	-	+	+	+
	<i>Azygia lucii</i>	-	+	-	-	+	+	+	+
	<i>Allocreadium isoporum</i>	-	-	+	-	+	+	+	+
	<i>Crepidostomum auriculatum</i>	-	-	-	-	-	+	+	+
	<i>Bunodera luciopercae</i>	-	-	-	-	+	+	+	+
	<i>Asymphylodora markewitschi</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
	Бореальный предгорный	<i>Phyllodistomum simile</i>	-	-	-	-	+	-	+
<i>Allocreadium transversale</i>		-	+	-	-	+	+	+	-
<i>Crepidostomum metoecus</i>		+	+	+	+	+	+	+	-
Арктический пресноводный	<i>Phyllodistomum conostomum</i>	+	-	+	+	+	+	+	+
	<i>Ph. megalorchis</i>	-	-	-	-	+	+	-	+
	<i>Azygia robusta</i>	-	-	-	-	+	+	+	+
	<i>Crepidostomum farionis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
Неясные	<i>Sphaerostoma globiporum</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
	<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	+	-	+	-	+	+	-	+
	<i>I. pileatus</i>	-	+	+	-	+	+	-	+
	<i>I. platycephalus</i>	-	-	-	-	+	+	-	+
	<i>I. titowae</i>	-	-	-	-	+	+	-	-
	<i>I. variegatus</i>	-	-	+	-	+	+	+	+
	<i>Diplostomum yogoenum</i>	+	-	+	-	-	+	-	+
	<i>D. commutatum</i>	+	+	+	-	-	+	-	+
	<i>D. helveticum</i>	-	-	-	-	-	+	-	+
	<i>D. mergi</i>	-	-	-	-	-	+	-	+
	<i>D. paraspathaceum</i>	-	-	-	-	+	+	+	+
	<i>D. phoxini</i>	-	+	+	-	-	-	-	-
	<i>D. pungiti</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
	<i>D. spathaceum</i>	-	+	+	-	+	+	+	+
	<i>Tylodelphys clavata</i>	-	+	-	-	-	+	+	+
	<i>Posthodiplostomum cuticola</i>	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Echinostoma revolutum</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	

Примечание. +? — определение сомнительно.

Azygia robusta. Только один вид *Crepidostomum farionis* в качестве вторых промежуточных хозяев использует амфипод. Такие сходные, по сравнению с бореальным равнинным комплексом, циклы, видимо, обусловлены нестабильными условиями при формировании этого комплекса. Его представители встречаются у рыб многих семейств.

Таблица 39

Состав фауны трематод

Фаунистические комплексы	Тихоокеанская провинция				Ледовитоморская провинция			
	Охотско-Камчатский округ		Анадырский округ		Колыма		Лена	
	кол-во видов	%	кол-во видов	%	кол-во видов	%	кол-во видов	%
Бореальный равнинный	4	23,6	1	9,1	5	26,5	6	24,0
Бореальный предгорный	2	11,8	1	9,1	3	15,9	2	8,0
Арктический пресноводный	2	11,8	2	18,2	4	21,2	4	16,0
Невыясненные	9	52,8	7	63,6	7	36,4	13	52,0
Всего	17	100	11	100	19	100	25	100

Совершенно неясно распределение по комплексам личиночных форм, которые в большинстве своем относятся к отряду *Strigeidida* и на стадии мариты паразитируют у птиц. По-видимому, их распределение по комплексам главным образом зависит от биологии первых промежуточных хозяев — моллюсков отряда *Gastropoda*.

Обращает на себя внимание обедненность фауны трематод в водоемах Тихоокеанской провинции, еще большая, нежели цестод, если не учитывать личиночные формы. Различия между округами провинции довольно значительны. В Охотско-Камчатском округе большую роль играет бореальный равнинный комплекс, а в Анадырском — арктический пресноводный. В первом округе бореально-равнинная фауна трематод представлена только в р. Охота (табл. 39). Вероятно, доля этих видов в Анадырском округе увеличится за счет изучения паразитофауны щуки.

В реках Колыма и Лена, относящихся к Ледовитоморской провинции, доля бореально-равнинных элементов такая же, как и в Охотско-Камчатском округе Тихоокеанской провинции (табл. 39). Бореальный предгорный комплекс представлен почти одинаково во всех водоемах исследованного района, кроме р. Лена, где паразитофауна рыб этого комплекса исследована недостаточно полно. Тихоокеанская провинция отличается от Ледовитоморской резким обеднением фауны трематод, но в ее пределах выделяется р. Охота, которая по составу паразитофауны трематод близка к рекам Колыма и Лена. Обращают на себя внимание находки в этой реке *Azygia lucii*, *Asymphyllodora markewitschi*, представителей рода *Phyllodistomum*. Все виды трематод, обнаруженные в исследованном районе, широко распространены в водоемах Палеарктики.

Нематоды

В водоемах северо-востока Азии нами обнаружено 17 видов нематод, в том числе 4 личиночные формы. Учитывая литературные данные, фауна паразитических нематод этого района насчитывает 26 видов, из них 7 паразитируют у рыб на личиночной стадии (табл. 40). Распределить по фаунистическим комплексам удалось 19 видов или 73% всей фауны. Нематоды относятся к следующим комплексам: бореальному равнинному, бореальному предгорному, арктическому пресноводному и арктическому морскому. Обращает на себя внимание более широкий круг первых промежуточных хозяев этих червей в отличие от цестод и трематод; личинки насекомых, олигохеты (*Raphidascaris acus*, *Cystidicoloides tenuissima*, *Rhabdochona denudata*), амфиподы (*Cystidicola farionis* и, возможно, *Haplonema hamulatum*, представители рода *Ascarophis*), веслоногие раки (роды *Philometra*, *Philonema*, *Camallanus*).

Бореальный равнинный комплекс представлен 9 видами (табл. 40). Нематоды этого комплекса в качестве первых промежуточных хозяев используют и бентосные, и планктонные организмы, что отражает разнообразие гидрофауны и пищевой специализации рыб. Они также характеризуются эвритермностью. Например, *Camallanus lacustris* развивается при температуре $+7-21^{\circ}\text{C}$, хотя развитие идет быстрее при температурах порядка $+19-2\text{ГC}$ (Бауер, 1959). Представители рода *Philometroides* отличаются ясно выраженной теплолюбивостью; выделение личинок самками начинается только при температуре $+17^{\circ}\text{C}$ (Васильков, 1967). Начальные этапы развития *Raphidascaris acus* тоже требуют довольно высокой температуры $+19-25^{\circ}\text{C}$ (Енгашев, 1965; Косинова, 1965), хотя эти данные относятся к южным частям ареала этого вида. В целом же это — эвритермный вид. Таким образом, различные виды нематод бореального равнинного комплекса характеризуются различной степенью эвритермности. 3 вида нематод этого комплекса встречаются у рыб нескольких семейств, 2 вида — у рыб одного семейства и 4 вида — у рыб одного вида и рода. Степень приуроченности к окончательным хозяевам у нематод бореально-равнинного комплекса несколько выше, чем у цестод и трематод.

Бореальный предгорный комплекс представлен 2 видами (табл. 40). Малое количество представителей этого комплекса характерно и для цестод, и для трематод. Это, по-видимому, обусловлено обедненностью гидро- и ихтиофауны. Нематоды бореального предгорного комплекса, вероятно, холодолюбивы, оксифильны и реофильны. Оба вида встречаются у рыб разных семейств. Характерно, что, по-видимому, они используют в своем жизненном цикле бентосные организмы.

Арктический пресноводный комплекс представлен 7 видами (табл. 40). Спектр первых промежуточных хозяев также широк (амфиподы и веслоногие раки), так как рыбы, составляющие комплекс, в большинстве своем — эврифаги. Нематоды этого комплекса отличаются от нематод бореального равнинного тем, что используют в своем жизненном цикле также личинок насекомых и олигохет. Характерно наличие видов морского происхождения. *Thynnascaris aquaedulcis*,

Нематоды пресноводных рыб северо-востока Азии

Фаунист. комплекс	Вид паразита	Тихоокеанская провинция				Ледовитоморская провинция			
		Камчатка	Охота	Анадырь	Пенжина	Колыма	Лена	Енисей	Обь
Бореальный равнинный	<i>Raphidascaris acus</i>	—	—	+	+	+	+	+	+
	<i>Rhabdochona denudata</i>	—	—	—	—	—	+	+	+
	<i>Ascarophis argumentosus</i>	—	—	—	—	—	+	+	+
	<i>Camallanus lacustris</i>	—	—	—	—	—	+	+	+
	<i>C. truncatus</i>	—	—	—	—	—	+	—	—
	<i>Cucullanus lebedevi</i>	—	—	—	—	—	+	+	+
	<i>Philometra intestinalis</i>	—	—	—	—	—	+	—	—
	<i>Ph. obturans</i>	—	—	—	—	—	+	—	—
	<i>Capillaria brevispicula</i>	—	—	•	—	+	+	+	+
	Бореальный предгорный	<i>Cystidicoloides tenuissima</i>	+	—	+	+	—	+	—
<i>Capillaria salvelini</i>		—	+	+	+	+	+	+	+
Арктический пресноводный	<i>Thynnascaris aquaedulcis</i>	+	—	—	—	—	—	—	—
	<i>Cystidicola farionis</i>	+	—	+	—	+	+	+	+
	<i>Haplonema hamulatum</i>	—	—	+	+	+	+	+	+
	<i>Ascarophis skrjabini</i>	—	—	+	—	—	+	+	—
	<i>Cucullanus truttae</i>	+	+	+	—	+	+	+	+
	<i>Philonema oncorhynchi</i>	+	—	+	—	—	—	—	—
	<i>Ph. sibirica</i>	—	—	+	—	+	+	+	+
Арктический морской	<i>Thynnascaris aduncum</i>	—	+	—	—	—	—	—	—
Невыясненные	<i>Contracoecum squallii</i> (1.)	—	—	—	—	—	+	+	+
	<i>Thynnascaris</i> sp. (1.)	+	—	+	—	+	—	—	—
	<i>Porrocaecum</i> sp. (1.)	+	—	—	—	—	—	—	—
	<i>Anisakis</i> sp. (1.)	+	—	+	+	+	+	+	+
	<i>Desmidocercella numidica</i> (1.)	—	—	—	—	—	+	—	—
	<i>Eustrongylides excisus</i> (1.)	—	—	—	—	—	+	—	—
	<i>Eustrongylides</i> sp. (1.)	—	+	+	—	+	—	—	—

описанный от камчатских голецов Т. Е. Буториной (1978), — несомненно морского происхождения, так как его жизненный цикл протекает с участием генеративно морских веслоногих раков. В целом же нематоды этого комплекса холодолюбивы и эвригалинны. Степень приуроченности к хозяину у них ниже, чем у представителей бореального равнинного комплекса. 3 вида встречаются у рыб нескольких семейств, 3 — у рыб одного семейства и только 1 вид — *Haplonema hamulatum* — у 1 вида и рода. Такая же степень приуроченности к хозяевам и у цестод, и у трематод этого комплекса.

В водоемах Тихоокеанской провинции ведущую роль в фауне нематод играют представители арктического пресноводного комплекса (табл. 41), Охотско-Камчатский округ отличается от Анадырского отсутствием бореально-равнинных элементов, хотя их наличие в этом округе (особенно в водоемах Охотского участка) весьма вероятно. Несколько большее количество нематод арктического пресноводного комплекса в водоемах Камчатки (табл. 40) объясняется лучшей изученностью рыб этого комплекса на Камчатке по сравнению с водоемами Охотского участка.

Таблица 41

Состав фауны нематод

Фаунистические комплексы	Тихоокеанская провинция				Ледовитоморская провинция			
	Охотско-Камчатский округ		Анадырский округ.		Колыма		Лена	
	кол-во видов	%	кол-во видов	%	кол-во видов	%	кол-во видов	%
Бореальный равнинный	—	—	1	8,3	2	20	9	45
Бореальный предгорный	2	20	2	16,6	1	10	2	10
Арктический пресноводный	4	40	6	50,2	4	40	5	25
Невыясненные	4	40	3	24,9	3	30	4	20
Всего	10	100	12	100	10	100	20	100

Thynnascaris aquaedulcis можно считать эндемиком Камчатского участка, а *Philonema oncorhynchi* — видом, ареал которого соответствует ареалу тихоокеанских лососей. Остальные виды характерны не только для водоемов Тихоокеанской провинции, но и для всей Палеарктики. В водоемах Ледовитоморской провинции с востока на запад увеличивается доля бореально-равнинных элементов в фауне нематод (табл. 40). Если в Колыме еще преобладают арктические виды, то в Лене — уже бореально-равнинные. В целом фауна нематод рыб р.Колыма обеднена так же, как и водоемов Тихоокеанской провинции (табл. 40, 41). Бореально-предгорные элементы представлены почти одинаково во всех исследованных водоемах. Таким образом, фауна нематод Тихоокеанской провинции характеризуется обедненностью. Только один вид отличает эту провинцию от Ледовитоморской, но его ареал (*Thynnascaris aquaedulcis*) ограничен водоемами Камчатки. Анализ фауны нематод пресноводных рыб исследованного района свидетельствует о том, что Тихоокеанская провинция не отличается от Ледовитоморской, за исключением Камчатского участка.

Скребни

В водоемах изученного района нами обнаружено 9 видов скребней, из них 3 — личиночные формы (Пугачев, 1983в). Учитывая литературные данные, фауна скребней насчитывает 12 видов (табл. 42). Все виды распределены по фаунистическим комплексам: бореальному равнинному, арктическому пресноводному, китайскому равнинному и арктическому

Скребни пресноводных рыб северо-востока Азии

Фито- стигские ком. плекс	Вид паразита	Тихоокеанская провинция				Ледовитоморская провинция			
		Кам- чатка	Охо- та	Дна- дарь	Пен- жина	Ко- лыма	Лена	Ени- сей	Обь
Бореальный равнинный	<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Acanthocephalus anguillae</i>	—	—	—	—	—	+	—	+
	<i>A. lucii</i>	—	—	—	—	—	+	—	—
	<i>Neoechinorhynchus crassus</i>	—	+	+	+	+	+	+	+
Арктический пресноводный	<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	+	—	+	—	+	+	+	+
	<i>M. truttae</i>	—	—	—	—	—	+	+	+
	<i>Echinorhynchus borealis</i>	+	—	+	+	—	+	+	+
	<i>Paracanthocephalus tenuirostris</i>	—	+	—	+	—	+	—	—
Арктический морской	<i>Echinorhynchus gadi</i>	+	—	+	+	+	+	+	+
	<i>Corynosoma semerne</i> (1.)	—	—	+	—	—	+	+	+
	<i>C. strumosum</i> (1.)	—	—	+	—	—	+	+	+
	<i>Bolbosoma caenoforme</i> (1.)	—	—	+	—	—	—	—	—

Примечание. +? — определение сомнительно.

морскому. Развитие подавляющего большинства скребней проходит с участием ракообразных (амфиподы, изоподы), только *Neoechinorhynchus rutili* развивается с участием остракод и, вероятно, личинок насекомых. Скребни не проявляют узкой и строгой специфичности к окончательным хозяевам — рыбам. Большинство видов встречаются у рыб многих семейств, только *N. crassus* приурочен к сиговым. Обращает на себя внимание отсутствие скребней бореального предгорного комплекса. Вероятно, все скребни, паразитирующие у рыб северо-востока Азии, эвритермны и оксифильны. Представители комплексов, по-видимому, различаются степенью эвритермности.

Водоемы Тихоокеанской провинции и р. Колыма отличаются от водоемов Ледовитоморской провинции отсутствием скребней рода *Acanthocephalus* и *Metechinorhynchus truttae*. Р. Охота, Анадырский округ Тихоокеанской провинции и р. Лена характеризуются наличием представителя китайского равнинного комплекса *Paracanthocephalus tenuirostris*, который отсутствует в Оби и Енисее. В целом в изученном районе преобладают элементы арктического пресноводного комплекса, а в Анадырском округе — арктического морского. В бассейне Р. Лена происходит увеличение доли бореального равнинного комплекса

Состав фауны скребней

Фаунистические комплексы	Тихоокеанская провинция				Ледовитоморская провинция			
	Охотско-Камчатский округ		Анадырский округ		Колыма		Лена	
	кол-во видов	%	кол-во видов	%	кол-во видов	%	кол-во видов	%
Бореальный равнинный	1	16,6	1	11,1	1	25	3	27,3
Арктический пресноводный	3	50,2	3	33,3	2	50	4	36,3
Китайский равнинный	1	16,6	1	11,1	—	—	1	9,1
Арктический морской	1	16,6	4	45,5	1	25	3	27,3
Всего	6	100	9	100	4	100	11	100

(табл. 43). Большинство видов скребней, вероятно, характерны для Палеарктики в целом.

Раки

Нами обнаружено 12 видов паразитических раков. Учитывая литературные данные, их фауна в изученном районе насчитывает 21 вид (табл. 44). Большинство видов относится к семейству Lernaepodidae (16 видов), 4 вида — к семейству Ergasilidae, 1 — к семейству Caligidae. В фауне паразитических раков выделяются 3 фаунистических комплекса: бореальный равнинный, бореальный предгорный и арктический пресноводный. Распределить по комплексам удалось 18 видов или 86% всей фауны.

Бореальный равнинный комплекс представлен 4 видами (табл. 44). В нем имеются раки семейства Ergasilidae и семейства Lernaepodidae, причем последнее представлено наиболее продвинутым родом *Tracheliastes* и родом *Achtheres*, который близок к роду *Salmincola* — наиболее примитивному в этом семействе (Kabata, 1979). *Ergasilus briani*, *E. sieboldi* встречаются у нескольких семейств рыб, а остальные 2 вида приурочены к семейству рыб: *Achtheres percarum* — к окуневым, а *Tracheliastes polycolpus* — к карповым. Все эти виды широко распространены в водоемах Палеарктики.

Бореальный предгорный комплекс представлен также 4 видами (табл. 44); все виды относятся к семейству Lernaepodidae, причем к родам, наиболее примитивным — *Basanistes* и *Salmincola*. К роду и виду хозяина приурочены 3 вида, а *Basanistes briani* — в основном к ленку. Все виды, за исключением *Salmincola thymalli*, встречаются только в водоемах Сибири и северо-востока Азии.

Арктический пресноводный комплекс представлен 10 видами (табл. 44), все виды относятся к семейству Lernaepodidae. За исключением *Coregonicola producta* и *Basanistes enodis* остальные относятся к наиболее примитивному роду *Salmincola*. 2 вида (*S. carpionis*, *S. californiensis*) приурочены к семейству лососевых, 5 видов — к роду хозяина и 3 вида — к виду (*Basanistes enodis*, *Salmincola lotae*, *S. nordmanni*).

Паразитические раки пресноводных рыб северо-востока Азии

Фаунист. комплекс	Вид паразита	Тихоокеанская провинция				Ледовитоморская провинция			
		Камчатка	Охота	Анадырь	Пенжина	Колыма	Лена	Енисей	Обь
Бореальный равнинный	<i>Ergasilus briani</i>	—	—	—	—	—	+	—	+
	<i>E. sieboldi</i>	—	—	—	—	—	+	+	+
	<i>Achtheres percarum</i>	—	—	—	—	—	+	+	+
	<i>Tracheliastes polycolpus</i>	—	—	—	—	—	+	+	+
Бореальный предгорный	<i>Basanistes briani</i>	—	—	—	—	+	+	—	—
	<i>B. woskoboynikowi</i>	—	—	—	—	—	+	+	+
	<i>Salmincola jacutica</i>	—	—	+	—	—	+	—	—
	<i>S. thymalli</i>	+	—	+	+	+	+	+	—
Арктический пресноводный	<i>Basanistes enodis</i>	—	—	+	—	—	+	+	+
	<i>Salmincola californiensis</i>	+	—	—	—	—	—	—	—
	<i>S. carpionis</i>	+	+	+	—	—	—	—	—
	<i>S. coregonorum</i>	—	—	+	—	+	+	+	+
	<i>S. edwardsii</i>	+	—	—	+	—	—	—	—
	<i>S. extensus</i>	—	—	—	—	—	+	+	+
	<i>S. extumescens</i>	—	—	+	—	+	+	+	+
	<i>S. lotae</i>	—	—	+	+	+	—	+	—
	<i>S. nordmanni</i>	—	—	+	—	+	+	+	+
	<i>Coregonicola orientalis</i>	—	—	—	—	+	+	+	—
Невыясненные	<i>Neoergasilus japonicus</i>	—	—	—	—	—	+	—	—
	<i>Ergasilus auritus</i>	+	—	—	—	—	—	—	—

В целом же степень приуроченности к хозяину у раков арктического пресноводного комплекса выше, чем у бореального равнинного и бореального предгорного, что не характерно для других паразитов, входящих в этот комплекс.

Только в водоемах Тихоокеанской провинции обнаружены *S. californiensis*, *S. carpionis*. Охотско-Камчатский округ этой провинции отличается от Анадырского наличием *S. californiensis* (табл. 44). Ледовитоморская провинция отличается от Тихоокеанской наличием *S. extensus* и рачков рода *Coregonicola*, наличием видов бореального равнинного комплекса, а также *Basanistes briani* и *B. woskoboynikowi*. Остальные виды, вероятно, широко распространены в Палеарктике. Р. Колыма имеет одну общую черту с водоемами Тихоокеанской провинции: в ней отсутствуют бореально-равнинные виды. В целом же в фауне паразитических раков доминируют представители арктического пресно-

водного комплекса, только в бассейне р. Лены обнаружены раки бореально-равнинного комплекса (табл. 45).

На первый взгляд, богатство видов в арктическом пресноводном комплексе, приуроченность наиболее примитивного рода *Salmincola* к надсемейству *Salmonoidea*, а также наличие других примитивных

Таблица 45

Состав фауны паразитических раков

Фаунистические комплексы	Тихоокеанская провинция				Ледовитоморская провинция			
	Охотско-Камчатский округ		Анадырский округ		Колыма		Лена	
	кол-во видов	%	кол-во видов	%	кол-во видов	%	кол-во видов	%
Бореальный равнинный	—	—	—	—	—	—	4	26,8
Бореальный предгорный	1	20	2	22,2	2	28,6	4	26,8
Арктический пресноводный	3	60	7	77,8	5	71,4	6	39,7
Невыясненные	1	20	—	—	—	—	1	6,7
Всего	5	100	9	100	7	100	15	100

родов семейства *Lernaeorodidae* на морских хрящевых рыбах свидетельствует о морском происхождении всего этого семейства паразитических копепод и о совместной эволюции в пресных водах этих раков и лососевых. З. Кабата (Kabata, 1969, 1979) полагает, что в плейстоцене (межледниковье) лососевые выходят в море, то есть становятся мигрирующими рыбами, и что на них протекали первые этапы адаптации пра-*Salmincola* к пресным водам. Если морское происхождение семейства *Lernaeorodidae* вряд ли вызывает сомнение, то второй вывод спорен. В этом случае необъяснимо нахождение продвинутых родов *Tracheliastes* и *Pseudotracheliastes* на осетровых, сомовых и карповых рыбах, а также появление близкого к ним рода *Coregonicola* (Kabata, 1979) на сиговых. Во-вторых, сиги, по нашему мнению, наиболее молодая группа *Salmonoidea*; впрочем одного с ними возраста, вероятно, и другие проходные лососевые (Пугачев, 1980а), что также не позволяет связывать с ними появление пресноводных *Lernaeorodidae*. В-третьих, ареал *Salmincola thymalli* — специфичного паразита хариусов шире, нежели ареалы других представителей рода, а древность хариусовых рыб по сравнению с сигами и лососями вряд ли вызывает сомнение. Вероятно, предки пресноводных *Lernaeorodidae* проникли в пресные воды раньше появления *Salmonoidei*, возможно, с *Perciformes*, становление родов проходило уже в пресных водах, а интенсивное видообразование было связано с расселением арктических *Salmonoidea*.

Пиявки

Нами обнаружен 1 вид *Acanthobdella peledina* в р. Охота. По литературным данным фауна пиявок насчитывает 4 вида. *A. peledina* обнаружена в реках Анадырь, Охота, Колыма, Лена, Енисей и Обь, а также

широко распространена по северу Европы. *A. livanowi* обнаружена в водоемах Камчатки и реках Охотского побережья. *Cystobranchus mammilatus* зарегистрирован в реках Лена, Енисей и Обь, а также в водоемах Европы. Эти 3 вида относятся к арктическому пресноводному комплексу. *Piscicola geometra* — эвритермный широко распространенный в Голарктике вид — может быть отнесен к бореальному равнинному комплексу. Он зарегистрирован на восток вплоть до р. Лена.

Общая характеристика фаунистических комплексов

Всего в водоемах изученного района (с учетом литературных данных) обнаружено 280 видов паразитов. Из них простейших 102 вида, моногеней 54, цестод 28, трематод 32, нематод 26, скребней 12, раков 21, пиявок 4 вида и 1 вид моллюсков. Распределить по комплексам удалось 220 видов или 79% всей паразитофауны.

Бореальный равнинный комплекс представлен 106 видами. В нем преобладают простейшие — 48 видов, моногеней — 18, цестод — 12, трематод — 8, нематод — 9, скребней — 3, раков — 4 вида и 1 вид пиявок. 75% (80 видов) широко специфичны, т. е. приурочены как минимум к семейству рыб. Меньше всего широко специфичных моногеней — 10 видов из 21 или 48%. Паразиты со сложным жизненным циклом используют в качестве промежуточных хозяев широкий спектр планктонных и бентосных организмов. Миксоспоридии представлены всеми типами спор. Фауна моногеней характеризуется морфологическим разнообразием, причем нет преобладающей морфологической группы. Большинство паразитов этого комплекса эвритермны. Разнообразие адаптаций паразитов обусловлено разнообразием экологических ниш в равнинных участках рек и историей формирования комплекса. По-видимому, бореальный равнинный комплекс гетерогенен по своему происхождению более, нежели остальные. По сравнению с другими территориями в водоемах северо-востока Азии этот комплекс существует в более суровых для себя условиях, что отражается на уровне его обедненности, на отношении паразитов к температуре и степени приуроченности к хозяевам.

Бореальный предгорный комплекс представлен 38 видами. Преобладают в нем моногеней (20 видов); миксоспоридий — 8, цестод — 1, трематод — 3, нематод — 2 и 4 вида раков. В нем не представлены паразитические инфузории, скребни и пиявки. Паразиты предгорного комплекса больше приурочены к хозяевам. Только 7 видов (или 18%) широко специфичны, причем большинство из них — трематоды и нематоды, т. е. практически все виды со сложным жизненным циклом. Миксоспоридии обладают быстро опускающимися спорами и спорами с промежуточной скоростью опускания. В фауне моногеней преобладают тетраонхиды, причем они характеризуются рядом примитивных морфологических черт и единством в строении прикрепительного аппарата. Отсутствие инфузорий, скребней, бедность фауны нематод, цестод и трематод, характер спор миксоспоридий обусловлены быстрым течением и бедностью гидрофауны в горных и предгорных участках рек. Очевидно, что условия существования в водоемах такого типа потребовали

выработки более тесных контактов в системе паразит — хозяин, что и определило большую степень приуроченности к хозяевам паразитов этого комплекса. По-видимому, бореальный предгорный комплекс формировался в более стабильных, но суровых условиях, нежели бореальный равнинный и арктический пресноводный.

Арктический пресноводный комплекс представлен 60 видами. Преобладают в нем миксоспоридии (17 видов), моногеней — 6, цестод — 9, трематод — 4, нематод — 7, скребней — 4, раков — 10 и 3 вида пиявок. 58% паразитов этого комплекса широко специфичны. Миксоспоридии представлены всеми типами спор, но преобладают быстро опускающиеся споры и споры с промежуточной скоростью опускания. Среди моногеней преобладают в основном те же группы, что и в бореальном предгорном комплексе, но число видов значительно меньше. Паразиты со сложным жизненным циклом используют в качестве промежуточных хозяев широкий спектр бентосных организмов и в меньшей степени — планктонных. Арктический пресноводный комплекс формировался за счет представителей разных комплексов, которые приспособлялись в основном к низким температурам. Доказательством этому служат такие близкородственные виды как *Crepidostomum farionis* и *C. metoecus*, *Muxobolus arcticus* и *M. neurobius*, которые отражают родство арктического и бореального предгорного комплексов. Кроме того, *Tetraonchus alaskensis* и *T. grumosus* несомненно бореально-предгорного происхождения, так как большинство моногеней семейства Tetraonchidae паразитирует на рыбах этого комплекса. Некоторые представители арктического пресноводного комплекса имеют морское происхождение. Среди рыб примером служит налим, а среди паразитов — *Eubothrium crassum*, *Thynnascaris aquaedulcis*, *Ceratomyxa schasta* и др. Пока только для одного вида (*Triaenophorus crassus*) доказано бореально-равнинное происхождение (Куперман, 1973), но число таких видов, вероятно, будет возрастать по мере изучения паразитов в особенности со сложным жизненным циклом. Таким образом, в самом молодом фаунистическом комплексе отчетливо прослеживаются его генетические связи.

4.3. История формирования паразитофауны

Паразитофауна пресноводных рыб рассматриваемой территории, как уже было показано (см. 4.2.), представляет собой совокупность фаунистических комплексов. Каждый комплекс характеризуется определенным набором адаптаций к абиотическим и биотическим условиям среды. Фаунистические комплексы сложились в разных географических зонах (см. 4.1)*. Следовательно, современная фауна паразитов рыб есть результат расселения, происходившего в прошлом, причем оно осуществлялось не за счет проникновения в новые районы отдельных видов, а путем распространения фаунистических групп, связанных

* Связь комплексов с географическими зонами, конечно, сложнее, но попытка как-то обобщить накопленные данные, исходя из положений Г. В. Никольского, на настоящем этапе представляется весьма полезной.

ценотически. Основными факторами, определившими современное распространение водных организмов, являются изменения климата, что вызывало смещение географических зон, оледенения, трансгрессии и регрессии океана и тектонические движения земной коры. Именно эти процессы обуславливали образование и уничтожение барьеров при распространении фаунистических комплексов. В соответствии со своими экологическими потребностями фаунистические комплексы по разному подвергались действию одних и тех же факторов. Так, вероятно, бореальный равнинный комплекс более подвержен действию резких похолоданий, покровных оледенений, трансгрессий и регрессий океана, поэтому его современное распространение следует рассматривать дифференцированно для каждой конкретной территории. Бореальный предгорный комплекс более всего мог подвергаться воздействию горно-долинных оледенений и тектонических движений, под влиянием которых и произошло распространение этого комплекса через верховья рек. Кроме того, трансгрессирующие морские воды вызывали подпор стока рек, что приводило к подъему уровня воды в них и делало возможным расселение бореального предгорного комплекса через невысокие водоразделы. Арктический пресноводный комплекс непосредственно складывался в условиях понижения температур и морских трансгрессий, поэтому только покровные оледенения и значительное повышение температуры создавали преграды для его расселения.

Широкое распространение бореального равнинного комплекса в водоемах северо-востока Азии свидетельствует о том, что со времени его формирования (вторая половина олигоцена) какое-то время не существовало значительных преград для его расселения. Вероятно, этот комплекс был ведущим во многих водоемах рассматриваемой территории, о чем свидетельствует его преобладание в реках Колыма, Лена, Пенжина. Находки в Пенжине и Охоте таких паразитов как *Paratrichodina alburni*, *T. lata*, *Muxobolus musculi*, *M. alienus*, *Muxosoma dujardini*, *Gyrodactylus decorus*, *G. cernuae*, *Azygia lucii* свидетельствуют о том, что в этих реках существовали щука, окунь, ерш, плотва и, возможно, другие карповые. Водоемы Камчатки, вероятно, представляют исключение среди всех водоемов северо-востока Азии, так как Камчатка только в конце третичного периода — начале четвертичного стала полуостровом (Синицын, 1962).

Климат рассматриваемой территории в целом изменялся в сторону похолодания и континентализации. Схема изменения климата и растительности выглядит следующим образом (Петров, 1976; Баранова, Бискэ, 1964, 1976):

1. ранне-средний миоцен — теплые климатические условия, характерные для южной части умеренного пояса. Преобладание лиственных пород (рис. 2);
2. поздний миоцен — теплый климат и богатые лиственно-хвойные леса (рис. 3);
3. начало и середина плиоцена — условия более мягкие, чем современные, елово-сосново-пихтовые леса. Морской бассейн приобрел ярко

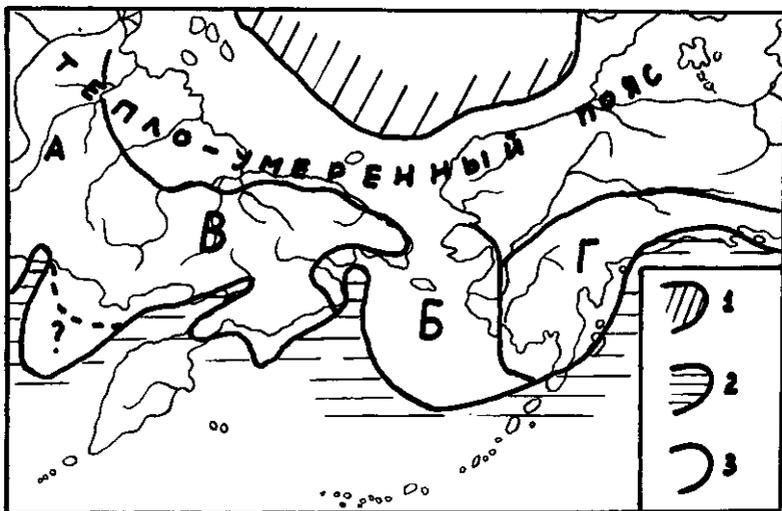


Рис. 2. Палеогеографическая схема Берингии для раннего-среднего миоцена (из Барановой, Бискэ, 1964).

1—теплоумеренное море Арктического бассейна; 2—теплое море Тихоокеанского бассейна; 3 — границы распространения господствующих формаций: А — равнинные мелко- и широколиственные леса с примесью таксодиевых, Б — равнинные широколиственные леса с примесью вечнозеленых, В — горные мелколиственные леса, Г — горные леса.

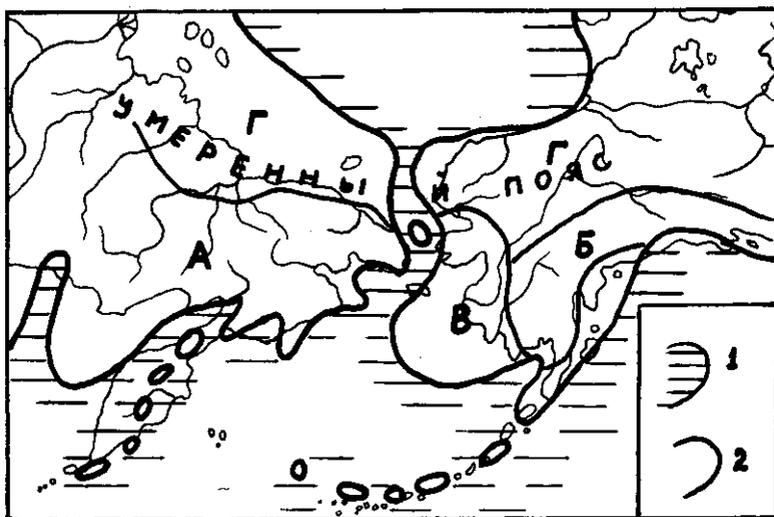


Рис. 3. Палеогеографическая схема Берингии для позднего миоцена (из Барановой, Бискэ, 1964).

1 — морской бассейн в эпоху первого образования Берингова пролива; 2 — границы распространения господствующих растительных формаций: А — горная тайга с верхним ярусом лесотундры и тундры, Б — горная темнохвойная тайга, В — смешанные лиственно-хвойные леса, Г — равнинные мелколиственные леса с примесью темнохвойных.

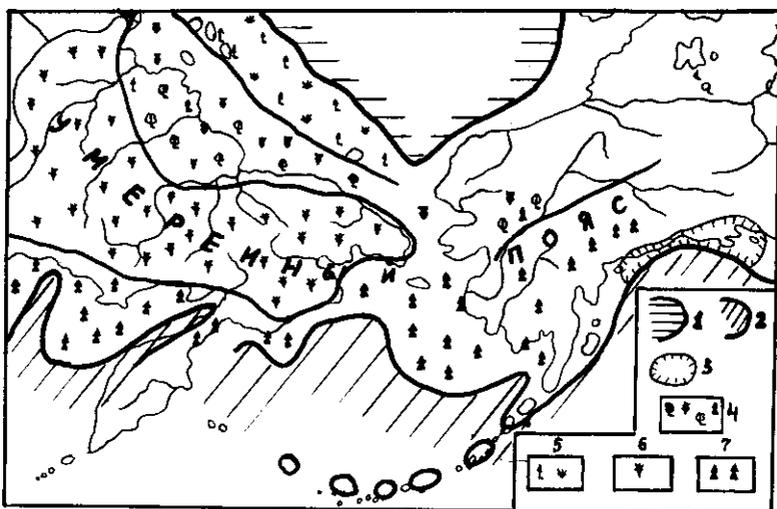


Рис. 4. Палеогеографическая схема Берингии для среднего и раннего плиоцена (из Барановой, Бискэ, 1964).

1 — холодное море Арктического бассейна; 2 — умеренно холодное море Тихоокеанского бассейна; 3 — горно-долинное оледенение; 4 — равнинные смешанные мелколиственные и светлохвойные леса с примесью темнохвойных; 5 — лесотундра; 6 — горная светлохвойная тайга с верхним ярусом лесотундры и тундры; 7 — темнохвойная тайга.

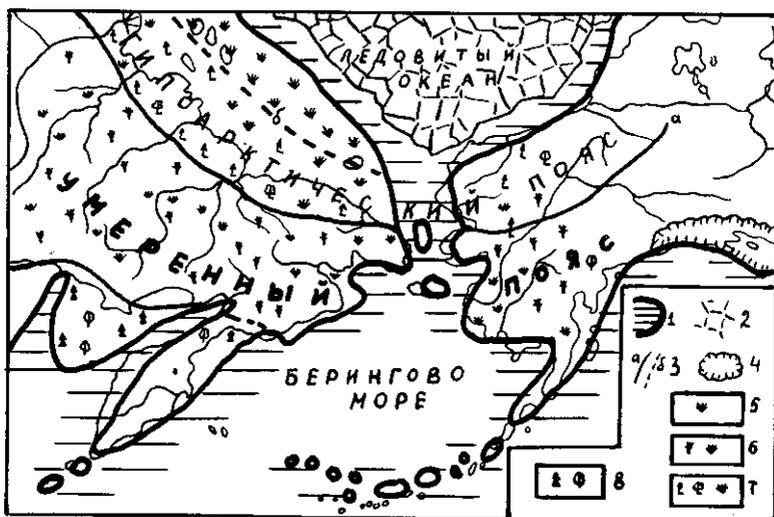


Рис. 5. Палеогеографическая схема Берингии для конца позднего плиоцена (из Барановой, Бискэ, 1964).

1 — морской бассейн в эпоху берингийской трансгрессии; 2 — ледниковый покров Северного Ледовитого океана; 3 — граница между гипоарктическим и умеренным поясами (а — на рубеже плиоцена и четвертичной эпохи, б — в позднем плиоцене); 4 — горно-долинное оледенение; 5 — тундра; 6 — горная лесотундра, светлохвойная редкостойная тайга; 7 — лесотундра; 8 — смешанные лиственные и темнохвойные леса.

выраженный северо-бореальный облик. На берегах Чукотки и Аляски все еще лесная растительность (рис. 4);

4. поздний плиоцен — существенное похолодание, биогеографическая обстановка весьма близка к современной. В конце позднего плиоцена широкое развитие получают тундра и лесотундра (рис. 5).

В четвертичном периоде существенных климатических изменений не было. Таким образом, вплоть до позднего плиоцена климат не препятствовал расселению бореального равнинного комплекса. Только с конца третичного периода формирование фауны северо-востока Азии проходило

Таблица 46

Состав паразитофауны пресноводных рыб северо-востока Азии

Фаунистические комплексы	Тихоокеанская провинция								Ледовитоморская провинция			
	Камчатка		Охота		Анадырь		Пенжина		Колыма		Лена	
	кол-во видов	%	кол-во видов	%	кол-во видов	%	кол-во видов	%	кол-во видов	%	кол-во видов	%
Бореальный равнинный	4	6,3	15	25,7	9	12,6	19	37,4	36	31,6	80	47,6
Бореальный предгорный	10	15,6	8	13,8	11	15,4	9	17,8	25	22,0	21	12,5
Арктический пресноводный	28	43,7	9	15,5	29	42,6	17	33,4	32	28,0	37	22,0
Китайский равнинный	—	—	1	1,8	—	—	1	1,9	—	—	3	1,8
Солоноватоводный	10	15,6	5	8,6	1	1,4	1	1,9	—	—	1	0,6
Арктический морской	1	1,6	1	1,8	4	5,6	1	1,9	1	0,9	3	1,8
Невыясненные	11	17,2	19	32,8	16	22,4	3	5,7	20	17,5	23	13,7
Всего	64	100	58	100	70	100	51	100	114	100	168	100

под влиянием существенного похолодания. Несомненно, что только одно похолодание не могло вызвать обеднение бореального равнинного комплекса в реках Пенжина, Анадырь и Колыма, так как в тех же климатических условиях, например в р. Лена, он значительно богаче (табл. 46), а в среднем течении Колымы (от Зырянки до устья Омолона) встречаются карась, окунь, ерш, и другие виды рыб, отсутствующие в Анадыре, Пенжине и Охоте. Современное распространение бореального равнинного комплекса предполагает и отсутствие покровного оледенения северо-востока Азии. В настоящее время можно считать доказанным его отсутствие на северо-востоке и значительной части Средней Сибири. Установлено: 1) вечная мерзлота и ледниковые шиты покровного типа являются антагонистами; 2) наземное оледенение северо-востока Азии развивалось в условиях хотя и суровых, но менее жестких, чем современные, в отличие от Европы, где менее жесткими были климаты межледниковых эпох; 3) северо-восток Азии отличался относительной стабильностью ледниковых явлений от более динамичного

оледенения Европы (Марков и др., 1965). Эти же авторы отмечают, что гипотеза метакронности оледенения все больше находит подтверждений. В частности, повсеместное одновременное понижение температуры, усиление циклонического режима в Европе и антициклонического режима в Восточной Сибири — причина неодновременности максимумов оледенений в Европе и Восточной Сибири. Обычно выделяют две эпохи оледенений: средне- и позднечетвертичную, а иногда и дополнительное оледенение или стадию. Эти оледенения были горно-долинными, ледники спускались с гор к их подножиям по долинам рек. Размеры оледенения были невелики даже на Чукотском полуострове, хотя по долинам рек ледники иногда спускались на 150—300 км (Васьковский, 1959; Баранова, Бискэ, 1964; Марков и др., 1965). Таким образом, оледенения северо-востока Азии оказали существенное влияние лишь на верховья рек и горные притоки крупных речных бассейнов, по-видимому, полностью уничтожая и вытесняя горную и предгорную фауну. Следовательно, и покровные оледенения не могли оказать решающего воздействия на бореальный равнинный комплекс. Вероятно, определяющую роль в распространении этого комплекса сыграли трансгрессии океана, уничтожая пресноводную фауну в равнинных участках рек, а регрессии определяли вторичное расселение из убежищ.

Впервые обратил внимание на влияние колебаний уровня океана на фауну пресноводных рыб Г. У. Линдберг (1955, 1972). На основе анализа современного распространения пресноводных рыб он обосновал существование в прошлом трансгрессий и регрессий океана, а также показал их планетарный характер. За последнее время появилось много работ, в которых авторы не отрицают этих процессов (Кузин, Чочиа, 1965; Ломаченков, 1966; Кайялайнен, Кулаков, 1966; Дегтяренко, и др., 1970; Кузин, 1970 и др.). Наибольшие возражения и споры вызывают размер трансгрессий и их соотношения с оледенениями. Принимая во внимание то, что величина трансгрессий по Г. У. Линдбергу (1972) хорошо согласуется с современным распространением рыб, здесь мы следуем его схеме:

Фаза	Уровень океана (м)
Последняя трансгрессия (совр. фаза)	0
Последняя регрессия	—200—300
Предпоследняя трансгрессия	+80
Предпоследняя регрессия	—200—300
Предпредпоследняя трансгрессия	+150—180
Предпредпоследняя регрессия	—200—300

Пока трудно датировать эти фазы. По-видимому, предпредпоследняя регрессия существовала в течение значительной части плиоцена, а предпредпоследняя трансгрессия, возможно, относится к акчагылу (Линдберг, 1972). Вполне вероятно, что время проявления этих фаз в разных местах было различным и, кроме того, на них накладывались вертикальные движения земной коры (Стрелков, 1964). Так, максимальное затопление Берингии (20—200 м) приходится на средний плейстоцен

(Гопкинс, 1976). В целом же для этого района отмечается несколько больше трансгрессий и регрессий, чем в схеме Г. У. Линдберга (табл. 47), но пока неясно, какую из них можно отождествлять с предпредпоследней трансгрессией по Г. У. Линдбергу (1972). На эту роль могут претендовать берингийская и анвильская, а также эйнахнутская и коцебуская трансгрессии. В периоды трансгрессий море затопляло обширные пространства равнин, что вело к уничтожению речных систем, расположенных в пределах изогипсы 180 м, и к распадению единых до этого речных систем за ее пределами. Во время максимальной (предпредпоследней) трансгрессии, по-видимому, были затоплены долины рек Хатанга, Хрома, Алазея, Чаун. В значительной степени были затоплены долины рек Анабар, Оленек, Омолон, Яна, Индигирка и Колыма. По-видимому, проникновение морских вод на юг в некоторых местах было большим, т. е. море заходило за современную изогипсу 180 м, так как предполагают (Жуков и др., 1966), что в плиоцен — раннечетвертичную эпоху в пределах Средне-сибирского плоскогорья существовала низкая равнина с широким развитием озерно-болотной аккумуляции. Происходило распадение единых речных систем палео-Юкона и палео-Анадыря, а также рек, протекавших по территории «Охотии». В значительной степени на огромных территориях была практически уничтожена пресноводная равнинная фауна. Исключение представлял лишь бассейн р. Лена, где проникновению морских вод на юг препятствовала «Ленская труба», подобно «Железным воротам» на Дунае (Линдберг, 1972). В результате на этой территории образовался обширный пресноводный водоем, который и служил надежным убежищем для пресноводной равнинной фауны (Лунгергаузен, 1961). Нам представляется несущественным механизм эвстатических колебаний уровня океана, так как, возможно, он был различным в разных местах. Это может отразиться только на временной привязке событий, хотя доказательства Линдберга одновременности такого крупного события, как 180-метровая трансгрессия, нам кажутся весьма весомыми.

В результате регрессий обнажались обширные пространства морских шельфов и выработывались русла рек, которые в настоящее время представлены в пределах шельфов подводными каньонами (долинами). На шельфе Северного Ледовитого океана обнаружены многочисленные подводные долины, которые прослеживаются вплоть до материкового склона: долины Оби и, особенно, Енисея прослеживаются до желоба Св. Анны, а Колымы — до желоба Мод. Отчетливо выражены ветвящиеся системы подводных долин на шельфе моря Лаптевых, причем долины Хатанги и Лены не связаны между собой. Долины Индигирки и Колымы не соединяются, но между ними прослеживается еще одна, сильно разветвленная система подводных долин. В Чукотском море к северу от Берингова пролива и Чукотского п-ва имеются следы долин, но нет долины соединяющей р. Маккензи с реками Восточной Сибири (Линдберг, 1970). В рельефе дна Берингова моря выявляются долины палео-Анадыря и палео-Юкона, которые не соединяются между собой, но, возможно, место их слияния уничтожено сбросом (Линдберг, 1972). Г. У. Линдберг предполагает, что в предпредпоследнюю регрессию

**Гипотетическая схема позднекайнозойской истории
Берингийской суши (по Петрову, 1966; Шер, 1971;
Kurten, 1966; Hopkins, 1967 a, b; Repenning, 1967)**

Время	Стратиграфические горизонты Крайнего Северо-Востока	Трансгрессии и эпохи континентальной связи	Данные, указывающие на климат	
Голоцен	?	Крузенштерновская	современная фауна	
	Верхний	Искатеньский (але-шинский)	связь	тундростепь, горное оледенение
		Амгуемский	Воронцовская	арктическо-бореальная фауна моллюсков
		Ванкаремский (едомный)	связь	тундростепь, оледенение
	Средний	Валькатленский	Пелукская	арктическо-бореальные моллюски
		Уткинский	связь	тундростепь, лесотундра, оледенение
		Крестовский	Коцебуская	максимум арктических видов моллюсков, оледенение
		Тнеквээмский	связь	тундра, лесотундра
		Пинакульский	Эйнахнутская	арктическо-бореальная фауна моллюсков, оледенение
	Нижний	Олерский	связь	тундра, лесотундра
Плиоцен	?	Анвильская (20-100 м)	северо-бореальная фауна моллюсков	
	?	связь	лесотундровая и лесная растительность	
	?	Берингийская	северо-бореальная фауна моллюсков	
	Средний	Койнахнутский?	связь	
		Песцовский	Песцовская	южно-бореальная фауна моллюсков

в систему палео-Юкона входили реки бассейна современного Берингова моря, как азиатского побережья и Камчатки, так и побережья Аляски, включая реки Бристольского залива. В фазу же предпоследней регрессии в южной части Берингийской суши уже существовала котловина, которая нарушила связи рек палео-Юкона (рис. 6).

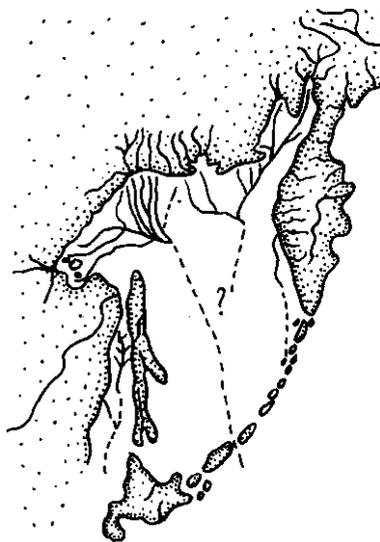


Рис. 6. Схема простираения подводных долин палео-Юкона (из Линдберга, 1972).

В рельефе дна Охотского моря прослеживаются две подводные долины. Одна система подводных долин, принадлежавшая в прошлом к какой-то единой речной системе, включала, по-видимому, реки Охотского побережья на северо-восток вплоть до р. Тауй. Сама р. Тауй, судя по ее резкому отклонению на юго-восток-восток, вероятно, принадлежала к другой речной системе, включавшей в себя все реки к востоку от р. Тауй, реки бассейнов Гижигинского и Пенжинского заливов и западного склона Камчатки (рис. 7). В северном участке Охотского моря отчетливо прослеживается в направлении на юг, примерно до изобаты 500 м, подводная долина р. Пенжина, которая соединяется с подводной долиной р. Гижига. На карте нет следов влияния этих основных систем, но можно предполагать, что в период регрессий, когда существовала «Охотия», эти системы были связаны друг с другом, но входили ли они в систему палео-Амура, не ясно. «Охотия» существовала, по-видимому, до конца плейстоцена, затем, вследствие довольно резкого ее опускания, образовалось Охотское море. Таким образом, вплоть до конца плейстоцена в период регрессий на месте значительной части Охотского моря существовала суша с развитой речной сетью. Например, суша на месте залива Шелихова и Тауйской губы существовала еще во время позднечетвертичного оледенения (Белюсов, 1968; Баранова, Бискэ, 1964; Линдберг, 1972).

Поскольку все рассматриваемые нами явления, определившие современное распространение фауны северо-востока Азии, кроме климата, характеризуются разнообразием, далее целесообразно рассматривать историю фауны каждого бассейна в отдельности.

Рис. 7. Схема простираия подводных долин палео-Амура (из Линдберга, 1972).



Реки Камчатки и побережья Охотского моря

Первоначальное ядро фауны рек рассматриваемого района составлял бореальный равнинный комплекс, который, как указывалось выше, со второй половины олигоцена и до плиоцена мог свободно расселяться, так как биогеографическая обстановка соответствовала его экологическим потребностям. Территория, по которой он расселялся, представляла собой большую часть холмистую равнину, на которой существовали только небольшие локальные поднятия в районе Корякского нагорья, в верховьях Анадыря, Колымы и Охоты, поэтому мог осуществляться широкий обмен с реками Восточной Сибири (Баранова, Бискэ, 1964). На месте значительной части Охотского моря существовала суша с развитой речной сетью. Распространению бореального равнинного комплекса способствовало и то, что на протяжении значительной части плиоцена уровень моря был на 200—300 м ниже современного. Камчатка же на протяжении рассматриваемого отрезка времени представляла собой в лучшем случае цепь островов, поэтому не могла быть заселена представителями этого комплекса в олигоцен — плиоцене. Основной сток олигоцен — миоценовой речной сети Анадырско-Корякской области шел вдоль Пенжинского прогиба. Общая протяженность этой системы была не менее 500 км, начиная с верховьев р. Белая (рис. 8) (Баранова, Бискэ, 1964). Такая обстановка сохранялась на протяжении значительной части плиоцена, а фауна имела ярко выраженный «сибирский» облик, о чем свидетельствуют находки в р. Пенжина паразитов свойственных родам *Rutilus*, *Perca*, *Gimnocephalus*, *Alburnus* (Коновалов, 1971), а в бассейне р. Охота — *Asymphyiodora markewitschi*, *Paratrichodina alburni* и *Muxidium macrocapsulare*, хотя их типичные хозяева в этих реках отсутствуют (Пугачев, 1983а). Об этом же говорит и преобладание бореально-равнинных элементов в паразитофауне рек Пенжина и Охота

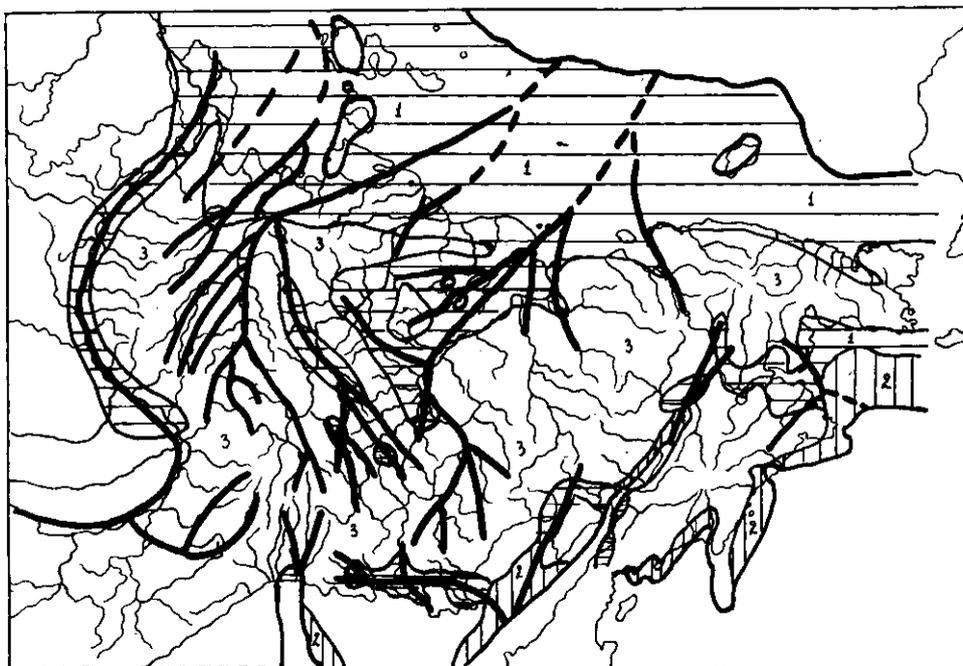


Рис. 8. Схема простираия речных долин в олигоцен-раннемиоценовом времени (из Барановой, Бискэ, 1964).
1 — озерно-речные равнины; 2— прибрежные лагунодельтовые равнины; 3 — средние и низковысокие горы.

(табл. 46). Исключение представляет Камчатка, что свидетельствует о том, что во время расселения этого комплекса она в действительности не была полуостровом. По-видимому, в олигоцен — плиоцене реки рассматриваемого района, вплоть до реки Охота, не входили в систему палео-Амура, так как никаких следов этой связи в фауне Охоты нет. Далее мы покажем, что такой связи и в четвертичном периоде быть не могло. Предположение Г. У. Линдберга (1972) основывается лишь на наличии в Охоте *Nemacheilus barbatulus*, а этот вид широко распространен и в реках Сибири.

События позднего плиоцена — начала четвертичного периода оказали определяющее воздействие на фауну рассматриваемой территории. Этот отрезок времени характеризуется похолоданием климата, активизацией тектонических движений, трансгрессиями океана. Одно похолодание, конечно, не могло вызвать столь резкого обеднения фауны. Оно обусловлено трансгрессией и направленным погружением блоков суши. Произошло разрушение «Охотии», море затопило равнинные участки рек, бореально-равнинная фауна была полностью уничтожена в реках Охотского побережья, за исключением Пенжины, где выжила щука, которая является хищником. В это время Камчатка становится полуостровом. На Чукотке произошло смещение Охотско-Беринговского водораздела к западу в область Анадырского плоскогорья. Это вызвало сокращение бассейна палео-Пенжины, изменение стока палео-Белой в сторону Берингова моря (Дорт-Гольц, Терехова, 1976) (рис. 9, 10). Вероятно, именно с конца плиоцена начинается проникновение в реки района бореального предгорного комплекса, который возник в неогене в Восточной Сибири. Этот комплекс по количеству видов паразитов почти одинаков и на Камчатке, и в Охоте, и в Пенжине (табл. 46). Но на Камчатке из рыб к нему относятся лишь хариус, а в Охоте и Пенжине — хариус, валец, речной голец. Возможно хариус проник в этот район первым из представителей бореального предгорного комплекса в конце плиоцена — начале четвертичного периода.

В период предпоследней регрессии в реки района проник арктический пресноводный комплекс и занял доминирующее положение во вновь сформировавшихся равнинных речных участках. Пока неясно, каким путем проник в бассейн палео-Пенжины представитель китайского равнинного комплекса — *Paracanthocephalus tenuirostris*, который является эвритермным и широко специфичным видом. Во время четвертичных регрессий, вследствие постоянного тектонического опускания территории (Кулаков, 1980), речные системы палео-Пенжины и палео-Охоты не могли входить в систему палео-Амура, да и сами регрессии, вероятно, были значительно меньшими, чем предполагает Г. У. Линдберг (1972). Последующие трансгрессии, хотя и менее мощные, привели к вымиранию ряда представителей и арктического пресноводного комплекса в коротких реках Охотского побережья. Так, в р. Охоте нами обнаружен *Neoechinorhynchus crassus* — вид, обычно паразитирующий у сиговых рыб, а также *Apiosoma megamicronucleata* — обычный паразит налима. В настоящий момент в этой реке ни сига, ни налима нет. Вследствие подпруживающего влияния трансгрессирующих морских вод могли

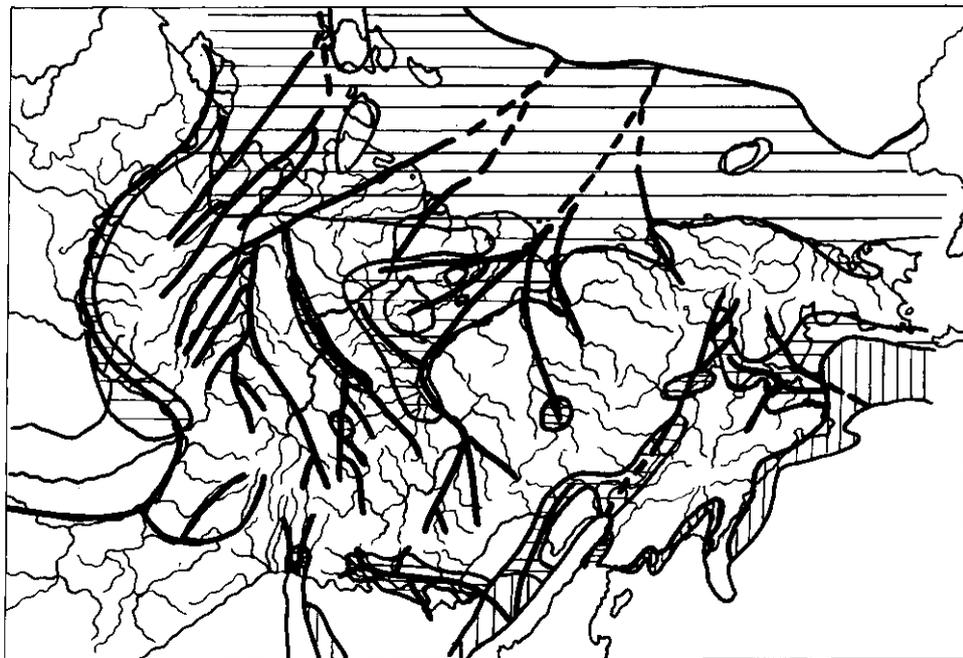


Рис. 9. Схема простираия речных долин первой половины плиоценовой эпохи (из Барановой, Бискэ, 1964).
Условные обозначения те же, что и на рис. 8.

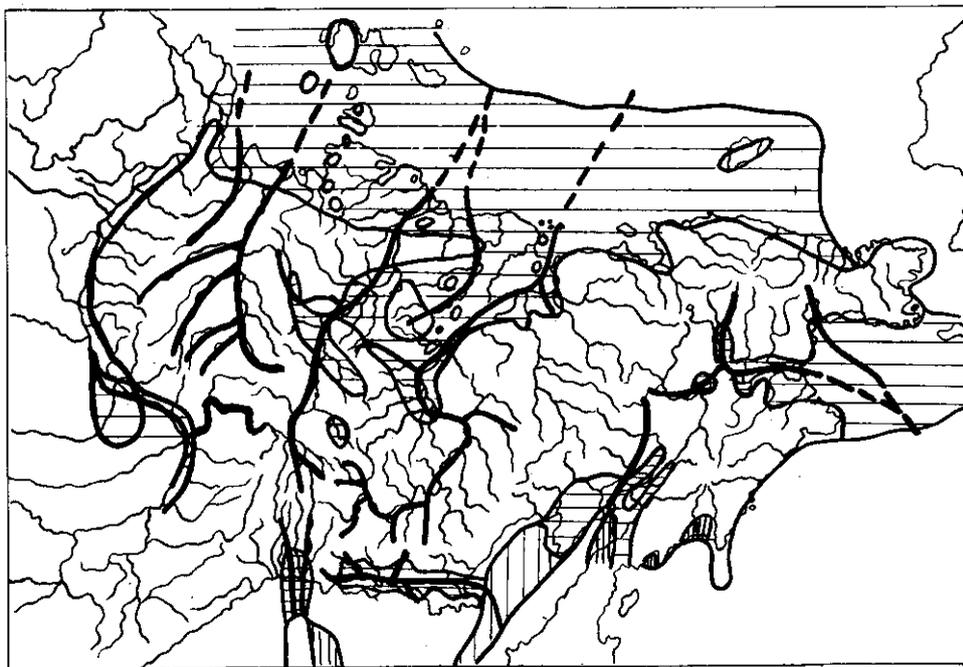


Рис. 10. Схема простираия речных долин конца позднего плиоцена — начала раннечетвертичной эпохи (из Барановой, Бискэ, 1964).

Условные обозначения те же, что и на рис. 8.

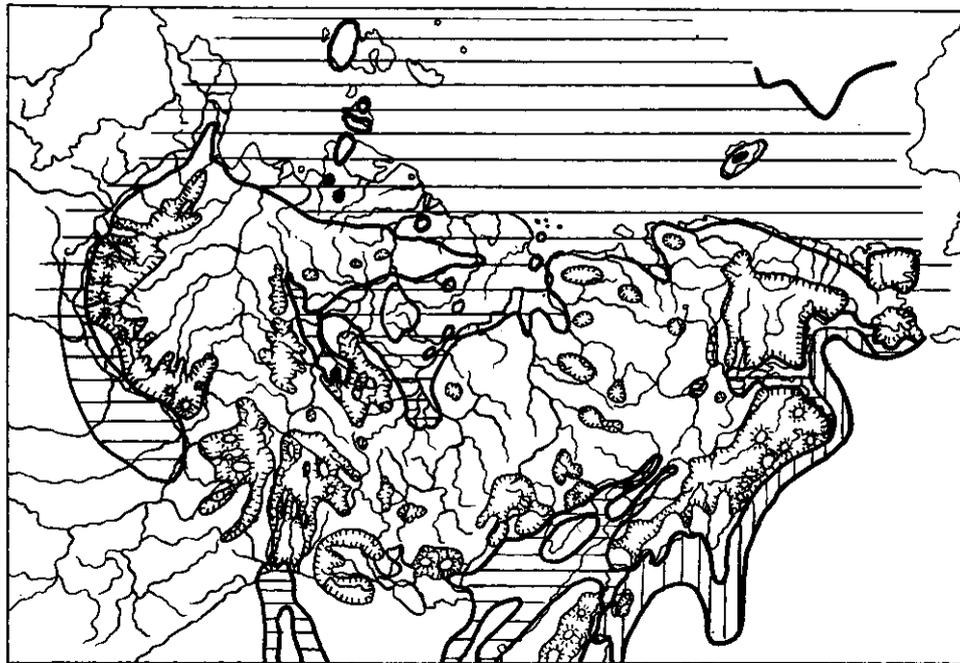


Рис. 11. Век среднечетвертичного (максимального) оледенения (из Барановой, Бискэ, 1964).
Условные обозначения те же, что и на рис. 8.

вновь образовываться связи с реками Сибири, но этим путем мог расселяться только бореальный предгорный комплекс. Тектонические перестройки в верховьях рек также могли способствовать расселению этого комплекса. Даже в настоящее время не исключена возможность обмена между реками Охота и Индигирка. Небольшая речка Делькью, истоки которой находятся в высокогорной части хребта Сунтар-Хаята, примерно в 30—40 км от истоков разделяется на две речки: Делькью-Охотская (правый приток р. Охота) и Делькью-Куйдусунская (левый приток р. Индигирка) (Рудич, 1977). Тем не менее подобный путь расселения в четвертичном периоде не был легким, так как на фоне общего похолодания климата развивалось мощное горно-долинное оледенение, которое не только препятствовало расселению, но и оттесняло бореальный предгорный комплекс в средний и нижний участки реки (рис. 11), вероятно, поэтому в Охоту не проник ленок, обитающий в верховьях Индигирки.

Фауна Камчатки, как мы убедились, имеет четвертичный возраст, причем формировалась она за счет проходных лососевых, которые затем дали ряд туводных форм и заняли все экологические ниши. Исключение могут представлять лишь гольцы рода *Salvelinus*, которые могли расселяться подобно хариусу. Формирование фауны шло не только путем адаптаций исключительно к пресноводному образу жизни самих рыб, но и за счет возникновения изоляционных барьеров, а именно, невозможности совершать миграции в море. Так в Кронцком озере образовалась туводная форма нерки — кокони, что, вероятно, обусловлено изоляцией озера от моря в результате тектонических поднятий, а также уничтожением барьеров в период трансгрессий (Викторовский, 1978). Этими же причинами объясняется наличие в оз. Азабачье пресноводного вида *Thynnascaris aquaedulcis*, К сожалению, отсутствие данных с западного побережья Камчатки лишает нас возможности оценить роль системы палео-Пенжины в формировании фауны этой территории. Таким образом, история формирования фауны паразитов рек Камчатки и побережья Охотского моря представляется в следующем виде:

олигоцен — плиоценовый этап. Формирование фауны за счет бореально-равнинных элементов.

плиоцен — раннечетвертичный этап. Резкое обеднение бореально-равнинной фауны, вплоть до полного уничтожения в некоторых реках. Начало расселения бореального предгорного комплекса. Начало формирования фауны Камчатки.

раннечетвертичный — среднечетвертичный этап. Расселение арктического пресноводного комплекса. В ряде рек Охотского побережья происходит уничтожение этого комплекса трансгрессирующими морскими водами. Развитие горно-долинных оледенений, дальнейшее проникновение бореального предгорного комплекса.

Реки Чукотки

Есть все основания полагать, что ядро фауны рек Чукотки, как и в реках бассейна Охотского моря, в олигоцен — плиоцене составлял бореальный равнинный комплекс. Но так как бассейн Анадыря, одной

из самых крупных рек этой территории, сложился только в конце плиоцена за счет перестройки системы палео-Белой (Дорт-Гольц, Терехова, 1976), то представители этого комплекса могли переживать трансгрессии этого периода, вероятно, только в бассейне палео-Великой. Пока неясно, выжила ли щука в бассейне Анадыря или проникла в него уже в конце третичного периода из бассейна палео-Белой, только находка на озерном гольяне из низовьев Анадыря *Peltucidhaptor* sp. (материал обрабатывается), который отличается от известных представителей этого рода, позволяет предполагать большую роль бореального равнинного комплекса в реках этого района в олигоцен — плиоцене. Отсутствие озерного гольяна в среднем течение р. Анадырь говорит о большой роли палео-Великой в формировании фауны этой реки. О наличии в водоемах Чукотского полуострова, по крайней мере, щуки и окуня можно говорить с уверенностью, что как окунь обнаружен в четвертичных отложениях на полуострове Кырчак (Лебедев, 1960), а щука расселялась через Берингию (Сычевская, 1975) и обнаружена в Северной Америке в ископаемом состоянии только в плейстоцене (Яковлев, 1961). Тем не менее мы не исключаем обедненности бореального равнинного комплекса в реках Чукотки по сравнению с реками бассейна Охотского моря.

События конца плиоцена — четвертичного периода сыграли решающую роль в формировании фауны рек Чукотки. Вероятно, трансгрессии и оледенения в комплексе привели к обеднению, возможно, и без того бедной фауны, а в четвертичном периоде в условиях сурового арктического климата преобладающим стал арктический пресноводный комплекс (табл. 46). Интенсивные горообразовательные процессы и горно-долинные оледенения обусловили изоляцию верховьев Анадыря от Пенжины и правых притоков Колымы, что существенно сказалось на связях с сибирской фауной. Вероятно, поэтому не проникли сюда ленок и таймень, а бореальный предгорный комплекс оказался обедненным по сравнению с реками Сибири.

Регрессии неоднократно восстанавливали былые связи рек, осуществлялся обмен между Азией и Северной Америкой (табл. 47). Однако, вопреки мнению Г. У. Линдберга (1955, 1972), вряд ли существовала единая система Анадыря и Юкона. Отсутствие чукучана и его паразитов в Анадыре, а также время его проникновения в Азию свидетельствуют об отсутствии связи этих рек, а также (косвенно) о плиоценовом возрасте впадины на севере Берингова моря (Пугачев, 1980б). Однако о четвертичных связях Анадыря и рек Аляски свидетельствует то, что сиговые рыбы Анадыря имеют больше общих черт с таковыми Аляски, чем Колымы (Решетников, 1980). Но это сходство не обязательно объяснять существованием единой речной системы Анадыря и Юкона, так как сиговые могут расселяться и через распределенные участки моря, а многие из них являются полупроходными. Более тесные связи (вероятно, с образованием единых речных систем) осуществлялись по арктическому побережью Берингии. Об этом свидетельствует присутствие в р. Амгуэма даллии (Решетников и др., 1976), которая так же, как и чукучан, отсутствует в бассейне Анадыря и встречается только в водоемах собственно Чукотского полуострова. Отсутствие в Амгуэме щуки свидетельствует о

значительном воздействии четвертичных трансгрессий на арктическое побережье Берингии.

Таким образом, в формировании фауны рек Чукотки можно выделить следующие этапы:

Олигоцен — плиоценовый. Формирование фауны за счет бореально-равнинных элементов. Фауна, возможно, более бедна, чем в реках Сибири и, даже, в реках бассейна Охотского моря.

Плиоцен — ранне четвертичный этап. Обеднение бореального равнинного комплекса, вплоть до полного уничтожения в реках Ледовитоморского побережья (Амгуэма). Расселение бореального предгорного комплекса и арктического пресноводного.

В четвертичном периоде довольно трудно выделить какие-либо этапы, так как этот период характеризуется чрезвычайно сложной историей развития рассматриваемой территории. Анадырь был, вероятно, изолирован от рек Сибири. Обмен между Азией и Северной Америкой типично пресноводными рыбами, вероятно, шел по арктическому побережью Берингии; вдоль ее южного побережья расселялись преимущественно те виды рыб, для которых солоноватые воды не являлись существенной преградой.

Реки Ледовитоморского побережья (до р. Лена)

Из рек этого района в паразитологическом отношении изучена только Колыма, тем не менее анализ развития территории показывает, что она развивалась как единое целое. Поэтому представляется возможным (по аналогии с Колымой) проследить в общих чертах и историю формирования фауны остальных рек.

По соотношению между комплексами Колыма стоит ближе к рекам Сибири (в частности, к Лене), нежели реки ранее рассматриваемых территорий. Для нее характерно преобладание бореального равнинного комплекса и богатство бореального предгорного (табл. 46). Таким образом, можно предположить, что формирование фауны рек этой территории проходило под значительным влиянием фауны Сибири. Наличие *Diclybothrium armatum*, *Cucullanus lebedevi* в Колыме, а их хозяина — *Acipenser baeri* — в реках Яна, Индигирка, Колыма и Лена, свидетельствует о плиоцен — эоценовых связях этих рек.

История развития рельефа рассматриваемой территории была довольно сложной. Конец позднего мела, палеоцен и эоцен в Верхояно-Чукотской мезозойской складчатой стране являлся этапом нисходящего развития рельефа, выравнивания и уменьшения его контрастности. Горный рельеф сохранился в своде Верхоянского хребта, на восточной окраине горной системы Черского и на других участках среди поверхности выравнивания. В Охотско-Чукотской области в палеогене сохранялся рельеф бронированных эффузивами плато и равнин, периодически обновлявшийся вследствие новых излияний лав. Оживление тектонических движений в олигоцене создало главные структурные элементы области кайнозойской складчатости. В Верхояно-Чукотской горной стране в олигоцен — миоцене была сформирована крупная речная система пра-Яны, в бассейн которой входили верховья некоторых современных

притоков Лены и Индигирки (долины рек Лена и Алдан, возможно, заложены в позднемеловое время). В горной системе Черского направление рек подчинялось морфоструктурам, приспособляясь к межгорным прогибам северо-западного простирания. Древняя Индигирка располагалась в это время вдоль западной окраины горной системы Черского и была притоком пра-Яны. Колыма имела субмеридиональное направление и брала свое начало южнее современного Охотско-Колымского водораздела. Такой план строения речной сети рассматриваемой территории на фоне плиоценового выравнивания сохранился до позднего плиоцена (рис. 8, 9) (Баранова, Бискэ, 1964).

Климат, как уже отмечалось выше, до конца плиоцена способствовал расселению бореального равнинного комплекса, возникшего в Сибири во второй половине олигоцена. Расселению этого комплекса также способствовала предпредпоследняя регрессия. О том, что бореальный равнинный комплекс был даже богаче, чем в настоящее время, свидетельствует находка в Колыме *Asymphylogora tincae* (Скрябина, 1973), а также, косвенно, успешная акклиматизация караса в бассейне Яны, где он отсутствовал (Кириллов, 1972). В неогене начинает расселяться и бореальный предгорный комплекс, но, по-видимому, различные его представители осваивали новые речные бассейны не одновременно. Первым, видимо, расселялся хариус, о чем свидетельствует его ареал. Остальные (ленок и таймень), видимо, начали расселяться только с плиоцена, причем первым проник в реки этого района ленок, но, вероятно, к этому времени уже существовал барьер, отделявший реки Чукотки и Охотского побережья. Этим барьером могли быть горно-долинные оледенения начала четвертичного периода.

Плиоценовое выравнивание не преобразовало, однако, полностью горный рельеф в почти равнинный. С позднего плиоцена на этой территории начался новый этап неотектонической активизации и омоложения рельефа, продолжавшийся до среднечетвертичной эпохи. В позднеплиоцен — раннечетвертичное время произошло отчленение от бассейна пра-Яны рек Эльга, Мома, Чаркы, Муреле, Чибалаха и др., которые соединились в современный бассейн Индигирки. Воздымание Верхоянского хребта, происходившее одновременно с перемещением оси его поднятия к востоку, вызвало перехваты правыми притоками Лены рек Томпо, Делинья и других, составлявших ранее левобережную часть бассейна пра-Яны. Сама Лена на севере на протяжении значительной части четвертичного периода использовала русло р. Оленек, которая была ее притоком (Марков и др., 1965). Можно предполагать, что окончательно современная речная сеть в пределах Верхояно-Чукотской горной страны сформировалась в первой половине позднечетвертичной эпохи. Бассейн пра-Яны был сокращен и перестроен: реки Адыча и Эльга стали принадлежать разным речным бассейнам. Возник участок молодой долины прорыва р. Яна через хребет Кулар и выработались современные низовья этой реки. Прекратился сток вод из системы Черского в р. Яна. К концу плиоцена, вероятно, относится начало формирования в пределах горной системы Черского современной долины р. Индигирка, до того протекавшей в северо-западном направлении и впадавшей в р. Яна.

К этому же времени относится и заложение долины р. Колыма. Реки Аркагала, Аян-Урях, Хенике и Берелех, до того принадлежавшие к бассейну пра-Яны, соединились в бассейн Колымы (Баранова, Бискэ, 1964) (рис. 10).

Возможно, что такая сложная перестройка водоразделов связана с перемещением точки вращения Азиатской и Северо-Американской плит. Она перемещалась в юго-восточном направлении, пересекая бассейны рек Яна, Индигирка, Колыма, и в настоящее время находится в районе верховьев Колымы в пределах Охотско-Колымского водораздела (Зоненшайн, Натанов и др., 1978).

Эта перестройка речных систем проходила на фоне резкого похолодания климата, трансгрессий и регрессий океана, горно-долинных оледенений. Четвертичные трансгрессии, в частности 180-метровая, вряд ли полностью уничтожали бореально-равнинную фауну в реках Индигирка и Колыма. Об этом свидетельствует соотношение между фаунистическими комплексами в р. Колыма — почти такое же, как и в р. Лена (табл. 46), а также наличие в среднем течении Индигирки и Колымы карася. Вероятно, в этом районе трансгрессии были либо меньшими по масштабам, либо высота ложа этих рек над уровнем моря была больше (при условии стабильности Колымо-Индигирской низменности). Но на бассейны коротких рек Ледовитоморского побережья, таких как Хрома, трансгрессии оказали значительное влияние. Так, в этой реке отсутствуют чукучан, сибирский елец, карась, окунь, ерш (Кириллов, 1972), но имеется щука, которая, вероятно, проникла в период последней регрессии из Колымы или Индигирки. Горные оледенения привели также к обеднению бореального предгорного комплекса, в Хроме отсутствуют валец, сибирский голец и ленок. Значительным было воздействие горно-долинных оледенений на верховья Алазеи, где отсутствуют эти виды рыб, а также на верховья Яны и, вероятно, даже на среднее ее течение, где отсутствует карась (Кириллов, 1972). По-видимому, максимальное среднечетвертичное оледенение (рис. 11) было синхронно трансгрессии океана, иначе бореальный предгорный комплекс не был бы столь обеднен в коротких реках, что подтверждается его богатством в бассейнах крупных рек — Индигирки и Колымы (табл. 46). Таким образом, с конца плиоцена до позднечетвертичного времени фауна рек рассматриваемого района складывалась, в основном, под воздействием похолодания и горно-долинных оледенений. Только короткие реки побережья испытали катастрофическое воздействие трансгрессий океана. Расселению бореального предгорного комплекса способствовали многочисленные перехваты рек соседними речными бассейнами, но оледенения препятствовали широкому обмену даже представителями этого комплекса. В период регрессий с конца плиоцена и, вероятно, до позднечетвертичного времени обмен фаунами между реками Восточной Сибири и реками Колымо-Индигирской низменности был затруднен, так как существовал водораздел, образованный Новосибирскими островами. Но это не препятствовало обмену между Леной и Яной. Видимо, таким путем из Лены в Яну проник таймень, который отсутствует в Индигирке и Колыме. Этому обмену способствовало и то, что в среднечетвертичную эпоху и в начале поздне-

четвертичной эпохи сток вод в области Восточно-Сибирской низменности не был консолидирован в форме речных долин Яны, Индигирки, Алазеи и Колымы, которые в пределах низменности не приобрели еще столь определенного оформления речных долин, свойственного, например, Лене, Оленеку и Анабару. Водные потоки, поступавшие с поднимавшихся горных сооружений, замыкающих низменность с юго-запада и юго-востока, широко разливались в пределах последней, особенно во время половодий, дробясь на множество постоянно мигрировавших, разделявшихся на бесчисленное число протоков, включавших озера и заболоченные участки (Баранова, Бискэ, 1964).

Связи рек Ледовитоморского побережья с водоемами Северной Америки могли осуществляться только с конца плиоцена. Это было показано на примере чукучана (Пугачев, 1980б). Однако, вероятно, в середине плиоцена происходил обмен представителями бореального равнинного комплекса. В это время проникли в Америку щука и окунь (Яковлев, 1961, 1964). В период регрессий обнажалась огромная территория шельфа, вдоль которой и происходил обмен фаунами. Это была огромная зона взаимопроникновения фаун, но преимущественно в направлении Америки, что связано с покровным характером оледенений на севере этого континента. Эти связи ограничивались и тем, что отсутствовала возможность в период регрессий непосредственного соединения азиатских и американских рек (Линдберг, 1972), поэтому в четвертичное время обмен шел только за счет представителей арктического пресноводного комплекса.

Таким образом, история формирования фауны рек рассматриваемой территории представляется в следующем виде:

Палеоцен — эоценовый этап. Основу фауны, вероятно, составляли *Holostei*, фауна имела типичный лимнофильный облик (Яковлев, 1961).

Олигоцен — плиоценовый этап. Происходит смена фаун, преобладают костистые рыбы. Складывается бореальный равнинный комплекс, который составляет ядро фауны рек этой территории. Некоторые представители этого комплекса проникают во время предпредпоследней регрессии через Берингию в Северную Америку.

Плиоцен — раннечетвертичный этап. Происходит некоторое обеднение бореального равнинного комплекса. Начало расселения некоторых представителей бореального предгорного комплекса. Проникновение чукучана из Америки в Азию. Обеднение бореального равнинного комплекса под действием трансгрессирующих морских вод.

Раннечетвертичный — среднечетвертичный этап. В период регрессии, вероятно, происходит некоторое обогащение бореального равнинного комплекса в коротких реках побережья, так как в крупных речных бассейнах этот комплекс сохранился. Происходит обеднение бореального равнинного и бореального предгорного комплексов под действием горно-долинных оледенений и трансгрессии океана, особенно в коротких реках.

Среднечетвертичный — позднечетвертичный этап. Вторичное проникновение в короткие реки некоторых представителей бореального равнинного и бореального предгорного комплексов.

Река Лена

Это один из крупнейших водоемов Восточной Сибири, но, к сожалению, он пока слабо изучен, поэтому можно лишь высказать несколько предположений об истории формирования фауны этой реки. Несомненно, что в олигоцен — миоцене сложилось ядро фауны из представителей бореального равнинного комплекса. Как было показано выше, трансгрессии не могли оказывать значительного воздействия на фауну этой реки. Горно-долинные оледенения могли вытеснять бореальный предгорный комплекс в среднее течение, но не уничтожать. Видимо, наибольшую роль сыграли перестройки верховьев Лены. Так, о связях Лены с Байкалом свидетельствует обитание в ее верховьях широколобки-подкаменщика, песчаного и витимского бычков (Кириллов, 1972). О связях с Амуром свидетельствуют находки *Muxobolus pavlovskii*, *M. amurensis*, *Paracanthocephalus tenuirostris* и *Phoxinus lagowskii*. Обеднение бореально-равнинного комплекса достигалось вследствие общего похолодания климата. Более подробно (поэтапно) пути становления ихтио- и паразитофауны р. Лена можно будет проследить после изучения паразитофауны рыб в реках Витим, Алдан, Мая и др. Лена, несомненно, была тем водоемом, который оказал сильное влияние на становление фауны рек северо-востока Азии.

Таким образом, можно констатировать, что влияние глобальных факторов (трансгрессии, регрессии, оледенения, тектонические движения) на фауну северо-востока Азии характеризовалось многообразием проявлений, вследствие местных особенностей развития территории.

4.4. Зоогеографическое районирование

Подводя итоги работ по изучению паразитофауны пресноводных рыб СССР, С. С. Шульман (1958) установил, что зоогеографическое распределение паразитов рыб в основном совпадает с таковым их хозяев и укладывается в районирование, предложенное Л. С. Бергом (1949). При этом различия в паразитофауне рыб отдельных районов выражены значительно сильнее, чем различия в их ихтиофауне. Значение паразитологических данных для зоогеографии в настоящее время вряд ли нуждается в доказательствах. Его неоднократно подчеркивали разные исследователи (Догель, 1945, 1947; Гвоздев, 1945; Бауер, 1948а,б; Шульман, 1950, 1958 и др.). В последнее время появилось довольно много работ паразитологов, в которых уточнялись зоогеографические границы регионов различного ранга (Джалилов, 1966; Османов, 1971; Ашурова, 1973; Донец, 1979; Микаилов, Ибрагимов, 1980 и др.).

По Л. С. Бергу (1949) водоемы северо-востока Азии относятся к Циркумполярной подобласти. Реки Лена, Яна, Индигирка и Колыма, а также реки Чукотского полуострова, впадающие в Северный Ледовитый океан, относятся к Ледовитоморской провинции, Сибирскому округу, Восточно-Сибирскому участку. Реки Анадырь и Пенжина, а также реки, впадающие в Тихий океан на юг до залива Корфа, принадлежат Анадырскому округу Тихоокеанской провинции, а реки Камчатки и Охотского побережья — к Охотско-Камчатскому округу той же провинции. Тихо-

океанская провинция по Л. С. Бергу (1949) отличается от Ледовито-морской отсутствием родов *Rutilus*, *Perca*, *Gimnocephalus*, *Acipenser*, сибирского ельца, присутствием ряда видов рода *Oncorhynchus* (кета, горбуша, чавыча, нерка, кижуч), появлением рода *Salmo* (*S. penshinensis*, *S. mykiss*). Охотско-Камчатский округ отличается от Анадырского чрезвычайной бедностью настоящими пресноводными рыбами, из которых имеется только хариус (Берг, 1949). Ф. Н. Кириллов (1972) подразделяет Восточно-Сибирский участок на три подучастка: Лено-Хатангский — по наличию тайменя, тугуна, плотвы, язя и пескаря; Колымо-Индигорский — по наличию чукучана и отсутствию перечисленных выше видов; Чукотский подучасток — по наличию даллии. Ю. С. Решетников (1980), применив метод теории множеств (Андреев, 1971), разделил реки Сибири и северо-востока Азии на Сибирский округ, в котором различаются «районы» рек Обь, Енисей, Лена, Колыма; Берингийский округ, в котором различаются районы рек Чукотки (Амгуэма и водоемы Чукотского полуострова); кроме того, в этот округ входят водоемы Аляски (реки Кукоквим, Юкон, Кобук, Колвилл), район р. Маккензи и р. Андерсон-Бак; Гудзонов округ. В пределах Тихоокеанской провинции он выделяет Охотско-Камчатский округ (включая р. Пенжина) и округ Британской Колумбии. Как видно из вышеизложенного, Ю. С. Решетников значительно сократил объем Тихоокеанской провинции, выделив Берингийский округ, куда вошли реки Чукотки (кроме Пенжины) и водоемы Аляски, кроме рек Британской Колумбии.

Как показал анализ распространения отдельных систематических групп паразитов, зоогеографическая схема Л. С. Берга (1949) не всегда соответствует нашим данным.

С. С. Шульман (1958) указывает 8 видов паразитов рыб, определяющих своеобразие Тихоокеанской провинции (*Myxosoma dermatobia*, *Henneguya pungitii*, *Philonema oncorhynchi*, *Salmincola falculata*, *S. smirnovi*, *S. lata*, *S. bicauculata*, *S. gibber*). В результате дальнейших исследований выяснилось, что *Myxosoma dermatobia* встречается в бассейне Амура и водоемах Японии (Шульман, 1966), *Henneguya pungitii* — в водоемах Канадской провинции Квебек (Margolis, Arthur, 1979), *Philonema oncorhynchi* довольно широко распространена в водоемах Северной Америки (Margolis, Arthur, 1979), *Salmincola falculata* и *S. lata* являются синонимами *S. californiensis*; *S. gibber* и *S. smirnovi* — синонимы *S. carponis*, *S. bicauculata* — синоним *S. edwardsii*, вида, который встречен во многих арктических водоемах Палеарктики (Kabata, 1969). Тем не менее, в настоящее время насчитывается 18 видов, свойственных только Тихоокеанской провинции, которую мы рассматриваем пока согласно районированию Л. С. Берга (1949). 1 вид — *Acanthobdella livanowi* — встречается в обоих округах провинции, 2 вида — *Trichodina dallii* и *Diphyllbothrium dallii* — встречены только в Анадырском округе, 2 вида — *Chloromyxum tuberculatum* и *Myxidium gasterostei* — только в Охотско-Камчатском участке и в водоемах Британской Колумбии (Margolis, Arthur, 1979). 9 видов (*Myxidium gracilis*, *M. noblei*, *M. obscurum*, *M. salvelini*, *Zschokkella orientalis*, *Leptotheca krogiusi*, *Chloromyxum wardi*, *Myxobolus krokhini* и *Gyrodactylus birmani*) встречены

только в водоемах Камчатского участка. Видов, свойственных только Охотскому участку, не обнаружено. В пределах Анадырского округа только в р. Пенжина встречены 3 вида — *Sphaerospora minuta*, *Myxobolus alienus*, *Gyrodactylus magnus*; один вид характерен для водоемов собственно Чукотского полуострова (*Diphyllobothrium dallii*), один вид (*Pellucidhaptor* sp.) встречен только в р. Анадырь у *Phoxinus phoxinus*.

Всего для Тихоокеанской провинции известно 156 видов паразитов. Таким образом, свойственные ей виды составляют приблизительно 12% от их общего числа. Но 50% (9 видов из 18) составляют виды, свойственные только Камчатскому участку. Всего в водоемах этого участка отмечено 70 видов типично пресноводных паразитов; следовательно, виды, определяющие своеобразие Камчатского участка, составляют около 13% от их общего числа. Отметим, что для самой Тихоокеанской провинции в целом характерными являются только 12% видов паразитов, т. е. по своеобразию паразитофауны Камчатский участок не уступает самой провинции. Охотский участок не имеет свойственных ему видов паразитов. Только 2 вида (*Chloromyxum tuberculatum* и *Myxidium gasterostei*) объединяют его с Камчатским, что составляет менее 2% от 105 видов, обнаруженных в целом по Охотско-Камчатскому округу. Не исключено, что эти виды паразитов будут обнаружены и в водоемах Анадырского округа, и в водоемах Ледовитоморской провинции. Например, колюшка практически не исследована на территории северо-востока Азии. Интересно отметить, что в реках Охотского побережья встречается больше видов типично пресноводных рыб, чем на Камчатке. Таким образом, при очень малой общности двух участков Охотско-Камчатского округа Камчатский участок отличается и от Охотского, и от Анадырского округа, и от водоемов Ледовитоморской провинции так же, как Тихоокеанская провинция отличается от Ледовитоморской. Следовательно, эти два участка никак не могут быть объединены в один округ.

Анадырский округ не подразделялся Л. С. Бергом (1949) на участки, поэтому мы рассматриваем в его пределах бассейны рек Пенжина, Анадырь и водоемов Чукотского полуострова, не присваивая им пока никаких зоогеографических рангов. Всего в водоемах округа отмечено 100 видов паразитов. Только для него характерны *Trichodina dallii* и *Diphyllobothrium dallii*. Первый вид обнаружен в реках Чукотского полуострова и в р. Пенжина, а второй — только в реках Чукотского полуострова. Вообще же характерной особенностью водоемов Чукотки является наличие представителя семейства Dallidae — *Dallia pectoralis*. К сожалению, паразитофауна рыб этого района мало изучена, но по распространению рыб можно сделать вывод о том, что северная граница Тихоокеанской провинции проведена Л. С. Бергом несколько произвольно. Например, в р. Амгуэма, которая принадлежит бассейну Северного Ледовитого океана, имеются даллия, щука, речной голянь и *Cottus cognatus*, который рассматривался ранее в качестве эндемика р. Анадырь — *C. kaganovskii*, кета и горбуша (Решетников и др., 1976). Таким образом, нет никаких оснований для того, чтобы рассматривать реки Чукотки, впадающие в Северный Ледовитый и Тихий океаны, в составе разных провинций: Ледовитоморской и Тихоокеанской. Пара-

зитофауна рыб р. Анадырь насчитывает 69 видов, из них только *Pellucidhaptor* sp. характерен только для этой реки. Другой представитель этого рода (*P. merus*) обнаружен нами в р. Колыма. Паразитофауна этой р. Пенжина насчитывает 52 вида, при этом 3 вида (*Sphaerospora minuta*, *Myxobolus alienus*, *Gyrodactylus magnus*) встречены только в этой реке. Кроме того, Пенжина отличается от Анадыря и рек Чукотского полуострова тем, что в ней обитают омуль и *Cottus poecilopus* (типичный сибирский вид), а не *Cottus cognatus* — вид американского происхождения (Решетников, 1980). Для этой реки также характерно наличие ряда видов паразитов, типичные хозяева которых в ней не обитают в настоящее время: *Myxosoma dujardini*, *Myxobolus musculi*, *Gyrodactylus decorus*, *G. cernuae*. Таким образом, Пенжина существенно отличается от остальных рек Анадырского округа. Об этом свидетельствуют и результаты анализа ихтиофауны по «взвешенному парно-групповому» методу (Решетников, 1980). Но он же рассматривает Пенжину в составе Охотско-Камчатского округа Тихоокеанской провинции. Анализ истории формирования ихтио- и паразитофауны рек Охотского побережья (см. 4.3) свидетельствует о том, что Пенжину и реки южнее ее в зоогеографическом плане следует рассматривать как единое целое, в отличие от рек Камчатки и Чукотки. Фауна рек этого района характеризуется значительным сходством с фауной рек Ледовитоморской провинции, и ее формирование произошло под определяющим влиянием водоемов этой провинции (см. 4.3). Поэтому мы рассматриваем Охотский участок (в объеме, предложенном Решетниковым) в составе Ледовитоморской провинции. Этот участок занимает промежуточное положение между водоемами Ледовитоморской провинции и Камчатки.

Как следует из всего вышеизложенного, различные участки Тихоокеанской провинции, в понимании Л. С. Берга, практически не связаны друг с другом. Более того, большинство из них не отличается и от водоемов Сибири, поэтому мы относим к ней только водоемы Камчатки, которые характеризуются значительным своеобразием ихтио- и паразитофауны. Таким образом, Тихоокеанская провинция, по нашему мнению, состоит из двух округов — Камчатского и Британской Колумбии, причем северную границу Камчатского округа следует проводить не по 60° с. ш. (Берг, 1949), а примерно по 57° с. ш., так как именно до этой широты встречается щука (Остроумов, 1964).

Несмотря на то, что бассейн Анадыря и реки Чукотского полуострова нельзя рассматривать в пределах разных провинций — Ледовитоморской и Тихоокеанской, эти два района все же существенно различаются. В водоемах полуострова встречается *Dallia pectoralis*, причем это типичный ареал вида, который встречается еще только на севере Аляски (Scott, Crossman, 1973), что сближает водоемы Чукотского полуострова и Аляски. О близости Анадыря и рек Аляски свидетельствует и находка *Pellucidhaptor* sp. (этот род наиболее многочислен в водоемах Северной Америки), наличие *Cottus cognatus*, а также сходство сиговых рыб Анадыря и Аляски, впрочем как и Амгуэмы (Решетников, 1980). Анализ истории формирования фауны (см. 4.3) говорит о том, что, вероятно, на протяжении большей части четвертичного периода фауна

Чукотки была изолирована от сибирской фауны, что привело к более тесным связям с водоемами Аляски, поэтому мы вслед за Ю. С. Решетниковым (1980) рассматриваем Анадырь и реки Чукотского полуострова в пределах одного зоогеографического района и признаем выделение Берингийского округа, но присваиваем им ранг участков. Таким образом, Чукотский участок характеризуется наличием даллии и ее специфичного паразита *Diphyllobothrium dallii*. Анадырский участок характеризуется наличием *Pellucidhaptor* sp., бедностью типичной сибирской фауны и сравнительно молодыми (четвертичными) связями с фауной Аляски, что привело к различиям на подвидовом уровне у сиговых рыб, но не отразилось на их паразитофауне, вследствие отставания темпов эволюции паразитов от таковых хозяев. Следует отметить, что в малакофауне азиатской части Берингийского округа или Чукотской «провинции» (Старобогатов, 1970) связи с водоемами Аляски выражены более отчетливо; в частности в бассейне Анадыря есть 3 вида, общие для Чукотки и Аляски (*Valvata helicoidea*, *Lymnaea atkaensis*, *Physa ampullacea*) (Старобогатов, Будникова, 1976). Выделение двух участков Берингийского округа отражает различные пути и интенсивность обмена между Азией и Америкой (см. 4.3.). Наиболее тесные связи осуществлялись по северному побережью Берингии, о чем свидетельствует ареал даллии; связям вдоль южного ее побережья препятствовала котловина Берингова моря.

Мы не будем касаться вопроса о границах Берингийского округа в Северной Америке, так как практически нет данных по паразитам рыб таких крупных рек, как Юкон и Маккензи. Западную границу округа Ю. С. Решетников (1980) проводит по хребту Черского, от Чаунской губы на севере на юг, по водоразделам рек бассейна Охотского моря. Реки Колымо-Индигоирской низменности также характеризуются наличием американского вида *Catostomus catostomus* и его паразитов — *Myxobolus catostomi*, *M. exsulatus*, *Gyrodactylus spathulatus*, *Glaridacris catostomi*. В этом отношении они отличаются не только от рек Восточной Сибири, но и от рек Берингийского округа в пределах северо-востока Азии. Паразитофауна рыб р. Колыма насчитывает 123 вида, из них 4 вышеперечисленных характерны только для этой реки и, возможно, Индигоири. Они составляют около 3% от общего числа видов паразитов. Паразитофауна Анадыря насчитывает 69 видов, а виды, свойственные этой реке, составляют менее 2% от их общего числа. В обеих реках насчитывается 159 видов паразитов, из них 46 — общие, что составляет 29% от их общего числа. На первый взгляд, это свидетельствует о больших различиях в паразитофауне этих рек, но, если учесть бедность фауны Анадыря, то различие хоть и уменьшится, но останется довольно существенным. Если сравнивать паразитофауну Колымы с таковой Лены, то за исключением 4 паразитов чукучана, все остальные являются общими для этих рек или могут быть обнаружены в водоемах Восточной Сибири. Наличие характерного для Сибирского округа Ледовитоморской провинции рода *Coregonicola* свидетельствует о принадлежности Колымы к этому округу. Анализ истории формирования фауны (см. 4.3.) показывает, что фауна рек Колымо-Индигоирской низменности формировалась в тесной

связи с фауной водоемов Восточной Сибири, но с конца плиоцена обмен с сибирскими реками был затруднен. В то же время связи с Северной Америкой в четвертичном периоде, по-видимому, каким-то образом ограничивались, что, в частности, отразилось на фауне сиговых рыб, которая имеет типичный сибирский облик (Решетников, 1980).

Таким образом, влияние североамериканской фауны было менее длительным, чем в водоемах Берингского округа. Все вышеизложенное заставляет нас относить Колыму и Индигирку к Сибирскому округу Ледовитоморской провинции в ранге участка, а не подучастка (Кириллов, 1972). Своеобразие фауны этого района подчеркивает и Я. И. Старобогатов (1970), выделяя Колымскую «провинция»; но в отличие от него мы не считаем возможным рассматривать Яну в пределах Колымского участка, хотя и не располагаем к настоящему времени данными о паразитах рыб этой реки. Яна, вероятно, характеризуется большим сходством с Леной и отсутствием американских видов. Таким образом, западная граница Берингского округа соответствует границе, установленной Ю. С. Решетниковым (1980).

С. Д. Титова с соавторами (1976), анализируя паразитофауну рыб Сибирского округа, подразделяет его на три подокруга: Западно-Сибирский, Средне-Сибирский и Восточно-Сибирский. Следует отметить, что степень изученности основных водоемов округа неодинакова. Об изучена гораздо лучше, чем Енисей и Лена, а Лена изучена лучше, чем Енисей, но обе эти реки нуждаются в дальнейших планомерных исследованиях. Тем не менее, учитывая наши данные по паразитам рыб Лены, попробуем оценить различия между Леной и этими двумя реками.

С. Д. Титова и др. (1976) отмечают, что виды паразитов, общие для Лены и Енисея, составляют 5% от их общего числа в Лене, а общие с бассейном Оби — 15%. Паразиты, общие для всех трех рек, составляют в Лене 60%. Уже из этих данных можно сделать вывод о том, что разграничение Сибирского округа на подокруга несколько преждевременно, так как получается, что Лена имеет больше общих видов с Обью, чем с Енисеем. При сравнительно небольшом увеличении количества видов после наших исследований (165 против 151) существенно изменились отношения паразитофауны Лены с Енисеем и Обью. Так, паразиты общие с Енисеем составили 10%, с Обью — 18%; правда, несколько уменьшилась доля паразитов, общих для всех трех бассейнов — 54%. Увеличение доли видов, общих для Енисея и Лены, лишний раз подчеркивает необходимость исследований на Енисее. С. Д. Титова и др. (1976) указывают, что доля паразитов, свойственных только бассейну Лены, составляет 20%. По нашим данным, виды, которые не встречаются в Енисее и Оби, составляют 18% от их общего числа в Лене (29 видов). Но *Hemiphys macrostoma* обнаружена в Амуре; *Ichthyophthyrus multifiliis* встречается во многих водоемах Евразии; *Sphaerospora cristata* — в Колыме и Пенжине; *Caudomyxum nanum* — в Колыме и Пенжине; *Myxobolus lotae* — в Колыме и водоемах Кольского п-ва; *Myxidium macrocapsulare* — в водоемах Европы, Колыме, Пенжине, Охоте; *Myxobolus albovae*, *M. elegans*, *M. improvisus* — в водоемах Европы; *M. mulleriformes* — в Анадыре, Пенжине, Колыме; *M. lomi* — в водоемах Европы, Колыме,

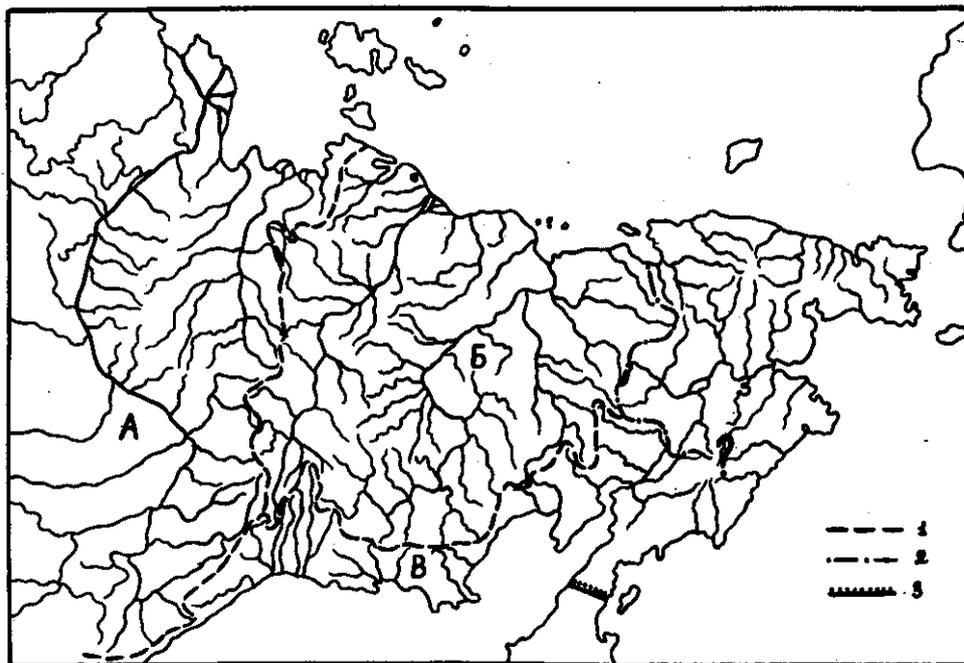


Рис. 12. Схема зоогеографического районирования водоемов северо-востока Азии.

1 — границы участков Сибирского округа Ледовитоморской провинции: А — Лено-Хатангский, Б — Колымский, В — Охотский; 2 — границ Берингийского округа Ледовитоморской провинции; 3 — граница Камчатского округа Тихоокеанской провинции.

Анадыре; *M. amurensis*, *M. pavlovskii* — в Амуре; *Tetraonchus pseudolenoki* — в Амуре; *T. variabilis* — в Анадыре, Колыме; *Dactylogyrus amurensis*, *D. malewiczkyae* — в Амуре; *Eubothrium salvelini* — в водоемах Камчатки, Охоте, Пенжине; *Camallanus truncatus* — широко распространенный в водоемах Европы вид; *Philometra obturans* — широко распространенный в водоемах Европы вид; *Ph. intestinalis* — в водоемах бассейна Каспийского и Аральского морей; *Acanthocephalus lucii* — в водоемах Европы; *Paracanthocephalus tenuirostris* — в Амуре, Охоте, Пенжине; *Basanistes briani* — в Амуре и Колыме; *Salmincola jacutica* — в Анадыре; *Neoergasilus japonicus* — в водоемах Великобритании и р. Тисса. О распространении трех личиночных форм (*Ichthyocotylurus titowae*, *Desmiodocerca numidica* и *Eustrongylides excisus*) пока трудно сказать что-либо определенное. Из этого перечисления видно, что паразитов, свойственных только р. Лена, нет. Одни из них есть в водоемах Европы и в р. Лена, что позволяет предположить их наличие в Оби и Енисее; другие распространены в водоемах Колымского и Охотского участков и Берингского округа, третьи — в бассейне Амура. Следовательно, выделять подокруга в Сибирском округе пока, нет никаких оснований. Намечается несколько большая обособленность Лено-Хатангского, Колымского и Охотского участков.

Таким образом, схема зоогеографического районирования водоемов северо-востока Азии представляется в следующем виде (рис. 12):
Циркумполярная подобласть:

Ледовитоморская провинция:

Сибирский округ:

Лено-Хатангский участок (включая р. Яна),

Колымский участок (до Чаунской губы),

Охотский участок (включая р. Пенжина).

Берингский округ:

Чукотский участок,

Анадырский участок.

Тихоокеанская провинция:

Камчатский округ,

Округ Британской Колумбии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Поскольку паразитизм — понятие экологическое, характеризующее образ жизни, к которому независимо переходят организмы разного систематического положения, то анализ паразитофауны в целом позволяет оценить разные стороны биологии хозяина. Характерной особенностью изученного района является то, что большинство рыб не проявляет узкой специализации к абиотическим и биотическим условиям среды обитания, а большинство паразитов со сложным жизненным циклом не проявляет узкой и строгой специфичности к хозяину. Это, вероятно, обусловлено бедностью гидрофауны в водоемах северо-востока Азии, а также суровыми климатическими условиями, в результате чего ихтио- и паразитофауну слагают в основном эврибионтные виды или виды, связанные в своем происхождении с горными участками водоемов или с водоемами арктической зоны.

При использовании в зоогеографическом анализе фаунистических комплексов Г. В. Никольского удалось показать их гетерогенность, что в перспективе позволит выделить в комплексах элементы разного происхождения. В связи с этим приходится констатировать, что рассматривать фаунистический комплекс как единый по своему генезису не представляется возможным. Вероятно, комплекс является совокупностью форм, которые объединяются в основном длительностью совместного существования, что приводит к сходству экологических потребностей. Следовательно, под «общностью географического происхождения» (Никольский, 1956) необходимо понимать формирование самого комплекса, с одной стороны, за счет элементов, составлявших ранее другие экологические совокупности, а с другой — за счет появления новых видов в результате формирования новых географических зон. Поэтому необходимо проводить зоогеографический анализ в несколько этапов, каждый из которых в какой-то мере отражает достоинства разных методов зоогеографического анализа (см. 4.1.).

Анализ ареалов специфичных к виду хозяина паразитов позволил высказать предположение о центрах формирования ряда видов рыб. Эти центры можно определить как европейский (щука), западносибирский (некоторые карповые), восточносибирский (ленок, таймень) и тихоокеанский (некоторые лососевые). Выделение таких центров, видимо, приведет к разграничению в пределах фаунистического комплекса единых по своему происхождению элементов.

Паразитологические данные позволили также проследить историю расселения некоторых рыб (чукучана, щуки), их происхождение (лососевые), оценить в ряде случаев их систематическое положение (щуки, подсемейства карповых и др.).

Итак, паразитологические данные могут и должны учитываться при изучении экологии хозяев, их филогении, зоогеографии и в реконструкциях становления фаун.

ЛИТЕРАТУРА

- Алекин О. А.* Бассейн р. Лены.—Тр. Гос. гидрол. ин-та, Л., 1949, вып. 15(69), с. 113—118.
- Андреев В. Л.* Автоматическая классификация биологических объектов.— В кн.: Управление и информация. Владивосток, ДВНЦ АН СССР, 1971, вып. 1, с. 76—81.
- Ашурова М.* Зоогеографический анализ паразитофауны рыб Тибетской провинции Нагорно-Азиатской подобласти.— Зоол. журн., 1973, т. 52, вып. II, с. 1602—1606.
- Банина Н. Н.* Апиозомы как паразитические организмы.— Изв. ГосНИОРХ, 1975, т. 105, с. 58—69.
- Банина Н. Н., Бойцова И. Л., Полякова Л. А.* Сидячие перитрихи как эбибионтные организмы.— Изв. ГосНИОРХ, 1977, т. 119, с. 53—73.
- Баранова Ю. П., Бискэ С. Ф.* Северо-Восток СССР.— В кн.: История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. М., Наука, 1964, 350 с.
- Бауер О. Н.* Паразиты рыб реки Енисей.— Изв. ВНИОРХ, 1948а, т. 27, с. 97—156.
- Бауер О. Н.* Паразиты рыб реки Лены.— Изв. ВНИОРХ, 1948б, т. 27, с. 157—174.
- Бауер О. Н.* Экология паразитов пресноводных рыб.— Изв. ГосНИОРХ, 1959, т. 49, 206 с.
- Бауер О. Н., Никольская Н. П.* К познанию паразитов рыб реки Анадырь.— Изв. ВНИОРХ, 1948, т. 27, с. 175—176
- Бауер О. Н., Никольская Н. П.* Новые данные о промежуточных хозяевах паразитов сига.— Докл. АН СССР, 1952, т. 831, № 5, с. 1109—1112.
- Белоусов В. В.* Земная кора и верхняя мантия океанов. М., Наука, 1968, 255 с.
- Берг Л. С.* Рыбы пресных вод и сопредельных стран. М.-Л., изд-во АН СССР, 1948—1949, т. I—III.
- Бискэ С. Ф., Баранова Ю. П.* Основные черты палеогеографии Берингии в четвертичном кайнозое.— В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976, с. 121—129.
- Бочарова Т. А.* Паразитофауна рыб водоемов Васюганья. Автореф. канд. дисс., Томск, 1977, 27 с.
- Буторина Т. Е.* Экологический анализ паразитофауны гольцов (род *Salvelinus*) рек Камчатки и Охоты. Автореф. канд. дисс., Баку, 1978, 22 с.
- Буторина Т. Е., Пугачев О. Н., Хохлов П. П.* Некоторые вопросы экологии и зоогеографии гольцов рода *Salvelinus* тихоокеанского бассейна.— В кн.: Популяционная биология и систематика лососевых. Владивосток, 1980, с. 82—96.
- Быховская-Павловская И. Е.* Паразитологическое исследование рыб. Л., Наука, 1969, 107 с.
- Быховский Б. Е.* Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.-Л., изд-во АН СССР, 1957, 509 с.
- Васильков Г. В.* К изучению филومتроза карпов и его возбудителя.— В кн.: Проблемы паразитологии. Киев, Наукова думка, 1967, с. 449—452.
- Васьковский А. П.* Краткий очерк растительности, климата и хронологии четвертичного периода в верховьях рек Колымы и Индигирки и на северном побережье Охотского моря.— В кн.: Ледниковый период на территории Европейской части СССР и Сибири. М., изд-во МГУ, 1959, с. 87—95.
- Викторовский Р. М.* Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М., Наука, 1978, 110 с.
- Вознесенская Н. Г.* Гельминтофауна рыб озер Орон и Капылючикан Ципо-Ципиканской озерной системы.— В кн.: Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск, 1976, с. 43—49.
- Гвоздев Е. В.* Паразитофауна рыб Нагорно-Азиатской подобласти. К вопросу о зоогеографическом положении.— Изв. АН Каз ССР, сер. паразитол., 1945, вып. 4, с. 38—44.
- Глубоковский М. К.* Родственные связи и направления эволюции гольцов (*Salvelinus*, Salmonoidae). Автореф. канд. дис., Владивосток, 1978, 23 с.

- Губанов Н. М., Находкина О. С., Однокурцев В. А. Паразитофауна рыб Колымо-Индигорской низменности.— В кн.: Рыбохозяйственное освоение озер бассейна Средней Колымы. Якутск, 1972а, с. 140—148.
- Губанов Н. М., Однокурцев В. А., Находкина О. С. К формированию фауны моногенетических сосальщиков рыб Вилюйского водохранилища.— В кн.: Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, Наука, 1972б, с. 71—72.
- Губанов Н. М., Находкина О. С., Попов И. Е., Куличкин И. Р. Паразитофауна рыб водоемов Колымской и Индигорской низменностей.— В кн.: Материалы по экологии и численности животных Якутии. Якутск, 1973, с. 111—124.
- Губанов Н. М., Однокурцев В. А., Находкина О. С. Некоторые данные о паразитофауне рыб Вилюйского водохранилища.— В кн.: Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока. Владивосток, изд-во ДВНЦ АН СССР, 1974, с. 246—251.
- Губанов Н. М., Волобуев В. В. О гельминтофауне озера гольца рода *Salvelinus* из бассейна реки Охоты.— В кн.: Паразитические организмы северо-востока Азии. Владивосток, изд. ДНВЦ АН СССР, 1975, с. 187—189.
- Гусев А. В. Моногенетические сосальщики рыб системы реки Амур.— Тр. ЗИН АН СССР, 1955, т. 19, с. 171—198.
- Гусев А. В. Итоги и перспективы изучения моногенетических сосальщиков (Monogenoidea) пресных вод СССР.— Зоол. журн., 1967, т. 46, вып. II, с. 1630—1640.
- Гусев А. В. Моногени пресноводных рыб Индии и анализ мировой фауны группы. Автореф. докт. дис. Л., 1973, 31 с.
- Гусев А. В. Monogenoidea пресноводных рыб. Принципы систематики, анализ мировой фауны и ее эволюция.— Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1978, т. 28, с. 96—198.
- Дарлингтон Ф. Зоогеография. М., Прогресс, 1966, 520 с.
- Дегтяренко Ю. П., Жуков В. В., Загорская Н. Г. и др. Север Евразии в позднем кайнозое.— В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л., 1970, с. 213—221.
- Джалилов У. Д. Паразитофауна рыб реки Вахш и пойменных озер. Автореф. канд. дис., Душанбе, 1966, 25 с.
- Догель В. А. Проблемы исследования паразитофауны рыб. Методика и проблематика ихтиопаразитологических исследований.— Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт., 1933, т. 62, вып. 3, с. 247—268.
- Догель В. А. Влияние прерывистого распространения хозяина на его паразитофауну. Сравнение паразитофауны казахстанского и дальневосточного сазанов.— Изв. АН Каз ССР, сер. зоол., 1945, вып. 4, с. 5—8.
- Догель В. А. Значение паразитологических данных для решения зоогеографических вопросов.— Зоол. журн., 1947, т. 27, вып. 6, с. 481—492.
- Донец З. С. Слизистые споровики (Muxosporidia) пресноводных рыб УССР. Автореф. канд. дис., ВНИОРХ, 1964, 17 с.
- Донец З. С. Зоогеограф и чей анализ миксоспоридий южных водоемов СССР.— Тр. ЗИН АН СССР, 1979, т. 87, с. 65—90.
- Донец З. С., Шульман С. С. О методах исследования Muxosporidia (Protozoa, Chidosporidia).— Паразитология, 1973, т. 7, вып. 2, с. 191—193.
- Дорт-Гольц Ю. Е., Терехова В. Е. История развития западной окраины Берингской суши в кайнозое.— В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976, с. 54—59.
- Екимова И. В. Эколого-географический анализ паразитов рыб реки Печоры.— В кн.: Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск, Средне-Ур. кн. изд-во, 1976, с. 50—68.
- Енгашев В. Г. Изучение цикла развития *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779).— В кн.: Материалы к научн. конф. Всес. о-ва гельминтол., ч. 2, М., 1965, с. 89—94.
- Жуков Е. В. Паразитофауна рыб Чукотки. I. Моногенетические сосальщики морских и пресноводных рыб.— Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1960, т. 19, с. 308—332.
- Жуков Е. В. Паразитофауна рыб Чукотки. II. Эндопаразитические черви морских и пресноводных рыб.— Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1963, т. 21, с. 96—139.

- Жуков Е. В. Паразитофауна рыб Чукотки. III. Простейшие (Protozoa) морских и пресноводных рыб. Общие выводы.— Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1964, т. 22, с. 224—262.
- Жуков В. В., Пичук Л. Я., Пуминов А. П. Палеогеография Северо-Востока Средне-Сибирского плоскогорья и Лено-Анадырской низменности в кайнозое.— В кн.: Четвертичный период Сибири. М., Наука, 1966, с. 264—272.
- Зоненшайн Л. П., Натанов Л. М. и др. Современная тектоника плит Северо-Восточной Азии в связи с раскрытием Северной Атлантики и арктического бассейна.— Океанология, 1978, т. 18, вып. 5, с. 846—854.
- Кайялайнен В. И., Кулаков Ю. Н. К вопросу о палеогеографии Яно-Индибирской низменности (приморской) в неоген-четвертичное время.— В кн.: Четвертичный период Сибири. М., Наука, 1966, с. 274—282.
- Кириллов Ф. Я. Рыбы Якутии. М., Наука, 1972, 359 с.
- Клюканов В. А. Систематика и родственные отношения корюшек родов *Osmerus* и *Hurotesus* (Osmeridae) и их расселение.— Зоол. журн., 1975, т. 54, вып. 4, с. 590—596.
- Кожов М. М. Пресные воды Восточной Сибири. Иркутск, Обл. гос. изд-во, 1950, 365 с.
- Коновалов С. М. Дифференциация локальных стад нерки. Л., Наука, 1971, 224 с.
- Коржуев С. С. Якутия. М., Наука, 1965, 234 с.
- Косинова В. Г. О цикле развития нематоды *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779) Railliet et Henry, 1915 — паразита рыб.— В кн.: Материалы к научн. конф. ВОГ, ч. 2. 1965, с. 128—131.
- Кузин И. Л. О причинах колебаний уровня Арктического бассейна в четвертичное время.— В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л., Наука, 1970, с. 228—231.
- Кузин И. Л., Чочиа Н. Г. Проблема оледенений Западно-Сибирской низменности.— В кн.: Основные проблемы изучения четвертичного периода. М., Наука, 1965, с. 177—187.
- Кулаков А. П. Морфотектоника и палеогеография материкового побережья Охотского и Японского морей в антропогене. М., Наука, 1980, 173 с.
- Куперман Б. И. Ленточные черви рода *Triaenophorus* — паразиты рыб. Л., Наука, 1973, 207 с.
- Лебедев В. Д. Остатки окуня *Perca fluviatilis* L. в четвертичных отложениях Северо-Востока Сибири.— Вopr. ихтиологии, 1960, вып. 14, с. 63—65.
- Линдберг Г. У. Четвертичный период в свете биогеографических данных. М.-Л., изд-во АН СССР, 1955, 334 с.
- Линдберг Г. У. Крупные колебания уровня океана в четвертичное время и их влияние на бассейн Северного Ледовитого океана и его органический мир.— В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л., Наука, 1970, с. 101—112.
- Линдберг Г. У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л., Наука, 1972, 492 с.
- Ломаченков В. С. Об основных этапах геологического развития Лено-Колымской приморской низменности в позднечетвертичную и современную эпоху.— В кн.: Четвертичный период Сибири. М., Наука, 1966, с. 283—288.
- Лопухина А. М., Юнцис О. Н., Воронин В. Н. Экологический анализ паразитофауны половозрелого налима озера Верхнее Врево.— В кн.: Экология паразитов рыб. Л., ГосНИОРХ, 1979, вып. 140, с. 26—47.
- Лунсгерсаузен Г. Ф. Геологическая история средней Лены и некоторые вопросы стратиграфии четвертичных отложений Восточной Сибири.— Матер. Всесоюзн. совещ. по изучению четвертичн. периода, 1961, ч. 3, II, с. 209—217.
- Маркевич А. П. Методика и техника паразитологического обследования рыб. Киев, изд. Киев. ун-та, 1950, 24 с.
- Марков К. К., Лазуков Г. И., Николаев В. А. Четвертичный период. 1, 2. М., изд-во МГУ, 1965, 808 с.
- Марков К. К., Величко А. А. Четвертичный период. 3. М., Недра, 1967, 440 с.
- Микаилов Т. К., Ибрагимов Ш. Р. Экология и зоогеография паразитов рыб водоемов Ленкоранской природной области. Баку, Элм, 1980, 113 с.

- Никольский Г. В. О биологической специфичности фаунистических комплексов и значении их анализа для зоогеографии.— В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.—Л., изд-во АН СССР, 1953, с. 65—76.
- Никольский Г. В. Частная ихтиология. М., Советская наука, 1954, 470 с.
- Никольский Г. В. Рыбы бассейна Амура. М., изд-во АН СССР, 1956, 554 с.
- Новиков А. С. Рыбы реки Колымы. М., Наука, 1966, 134 с.
- Новиков А. С., Простантин В. Е., Штундюк Ю. В. К вопросу о распространении сибирского чукучана.— В кн.: Гидробиологические исследования внутренних водоемов Северо-Востока СССР. Владивосток, изд. ДВНЦ АН СССР, 1975, с. 303—308.
- Однокурцев В. А. Паразитофауна рыб.— В кн.: Биология Вилюйского водохранилища. Новосибирск, Наука, 1979, с. 217—245.
- Османов С. О. Паразиты рыб Узбекистана. Ташкент, ФАН, 1971, 532 с.
- Остроумов А. Г. О нахождении щуки *Esox lucius* (L.) и других пресноводных рыб Анадырского зоогеографического округа в водоемах Камчатки.— Вопр. ихтиологии, 1964, т. 4, вып. 2(31), с. 385—386.
- Петров О. М. Стратиграфия и фауна морских моллюсков четвертичных отложений Якутского полуострова. М., Наука, 1966, 258 с.
- Петров О. М. Геологическая история Берингова пролива в позднем кайнозое.— В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976, с. 28—32.
- Петрушевский Г. К., Бауер О. Н. Зоогеографическая характеристика рыб Сибири.— Изв. ВНИОРХ, 1948, т. 27, с. 217—231.
- Петрушевский Г. К., Мосевич М. В., Шупаков И. Г. Фауна паразитов рыб Оби и Иртыша.— Изв. ВНИОРХ, 1948, т. 27, с. 67—96.
- Пронин Н. М. Исследования паразитофауны рыб Сибири.— Уч. зап. Чит. гос. пед. ин-та. Чита, 1963, вып. 10, с. 167—183.
- Пронин Н. М. Паразитофауна рыб водоемов Чарской котловины (Забайкальский Север).— Уч. зап. Чит. гос. пед. ин-та, Чита, 1966, с. 120—159.
- Пронин Н. М., Цыкунова Э. М. Материалы к познанию паразитофауны рыб Иваново-Арахлейских озер.— Уч. зап. Чит. гос. пед. ин-та, Чита, 1963, вып. 10, с. 157—164.
- Пугачев О. Н. Генезис паразитофауны лососевых рыб Евразии.— Паразитология, 1980а, т. 14, № 5, с. 403—410.
- Пугачев О. Н. Паразитофауна чукучана (*Catostomus catostomus*) из р. Колымы.— Паразитология, 1980б, т. 14, № 6, с. 511—513.
- Пугачев О. Н. Моногении пресноводных рыб северо-востока Азии.— В кн.: Исследования по морфологии и фаунистике паразитических червей. Тр. ЗИН АН СССР, 1983а, т. 121, с. 22—35.
- Пугачев О. Н. Гельминты пресноводных рыб северо-востока Азии.— В кн.: Исследования по морфологии и фаунистике паразитических червей. Тр. ЗИН АН СССР, 1983б, т. 121, с. 90—114.
- Пугачев О. Н. Паразитические простейшие пресноводных рыб северо-востока СССР.— Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1983в, т. 31, с. 158—177.
- Пугачев О. Н., Хохлов П. П. Микроспоридии рода *Muxobolus* — паразиты головного и спинного мозга лососевидных рыб.— В кн.: Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток, 1979, с. 137—139.
- Расс Т. С., Линдберг Г. У. Современные представления о естественной системе ныне живущих рыб.— Вопр. ихтиологии, 1971, т. 11, вып. 3, с. 380—407.
- Решетников Ю. С. О связях сиговых рыб Сибири и Северной Америки.— В кн.: Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М., Наука, 1979, с. 48—73.
- Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М., Наука, 1980, 301 с.
- Решетников Ю. С., Новиков А. С., Слугин И. В., Штундюк Ю. В., Постников В. М. Валец *Prosopium cylindraceum* (Pallas et Pennant) Чукотки.— Вопр. ихтиологии, 1975, т. 15, вып. 5, с. 788—804.
- Решетников Ю. С., Слугин И. В., Штундюк Ю. В., Простантин В. Е., Черешнев И. А. Систематика и экология лососевидных рыб рек Амгуэма, Анадырь, Пенжина.— В кн.: Экология и систематика лососевидных рыб. Л., ЗИН АН СССР, 1976, с. 82—87.

- Ройтман В. А., Наумова А. М.* Материалы к гельминтофауне рыб бассейна реки Лены — В кн.: Сборник работ по гельминтофауне рыб и птиц. М., ВИНТИ, 1967, № 16267, деп., с. 49–61.
- Рудич К. Н.* Река, разбудившая горы. Новосибирск, Наука, 1977, 158 с.
- Рудминайтене А. Ф., Рудминайтис Э. А.* К гельминтофауне рыб р. Чаун.— В кн.: Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М., Наука, 1979, с. 46–52.
- Рустамов А. К.* Фаунистический комплекс — единица орнитогеографического анализа.— В кн.: Тез. докл. 5-й Прибалт. орнитол. конф., Тарту, 1963, с. 174–175.
- Световидов А. Н., Дорофеева Е. А.* Систематические отношения, происхождение и история расселения европейско-азиатских и североамериканских окуней и судаков (роды *Pecca*, *Lucioperca* и *Stizostedion*).—Вопр. ихтиологии, 1963, т. 3, вып. 4, с. 625–651.
- Световидов А. Н., Дорофеева Е. А., Клюканов В. А., Шапошникова Г. Х.* Морфологические основы классификации лососевидных рыб.—Зоол. журн., 1975, т. 54, вып. 4, с. 559–574.
- Синицын В. М.* Палеогеография Азии. М.-Л., изд-во АН СССР, 1962, 268 с.
- Скрябина Е. С.* Трематоды рыб среднего течения р. Колымы.—В кн.: Экология и таксономия гельминтов. Тр. ГЕЛАН, М., Наука, 1973, т. 23, с. 148–155.
- Скрябина Е. С.* Гельминты осетровых рыб. М., Наука, 1974, 162 с.
- Соломатова В. П.* Сидячая перитрихи с молоди плотвы и влияние на них сбросных теплых вод Конаковской ГРЭС — Изв. ГосНИОРХ, 1977, т. 119, с. 124–133.
- Спасский А. А., Ройтман В. А.* Фауна трематод, цестод и скребней рыб верховьев Енисея.—Вопр. ихтиологии, 1960, вып. 15, с. 183–192.
- Старобогатов Я. И.* Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. Л., Наука, 1970, 371 с.
- Старобогатов Я. И., Будникова Л. Л.* О фауне пресноводных брюхоногих моллюсков Крайнего Северо-Востока СССР.— В кн.: Пресноводная фауна Чукотского полуострова. Владивосток, изд. ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 72–88.
- Стрелков С. А.* Север Сибири. М., Наука, 1964, 336 с.
- Стрелков Ю. А.* Моногенетические сосальщики рыб бассейна Амура.— Паразитол. сб., ЗИН АН СССР, 1971, т. 25, с. 41–76.
- Стрелков Ю. А., Шульман С. С.* Эколого-фаунистический анализ паразитов рыб Амура.—Паразитол. сб., ЗИН АН СССР, 1971, т. 25, с. 196–292.
- Сычевская Е. К.* Ископаемые шуковидные СССР и Монголии. М., Наука, 1975, 115 с.
- Сычевская Е. К.* Роль Берингской суши в расселении шуковидных.— В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976, с. 242–258.
- Титова С. Д.* Паразиты рыб Западной Сибири. Томск, изд-во ТГУ, 1965, 171 с.
- Титова С. Д., Гундризер А. Н., Пронин Н. М.* Зоогеография паразитов рыб Сибирского округа Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск, Средне-Ур. кн. изд-во, 1976, с. 13–26.
- Трофименко В. Я.* Гельминтофауна рыб пресных вод Азиатской субарктики. Автореф. канд. дис, М., 1969, 15 с.
- Флеров К.К., Беллева Е. И., Яковская Н. М.* Зоогеография палеогена Азии. М., Наука, 1974, 300 с.
- Флинт Р. Ф.* Ледники и палеогеография плейстоцена. М., ИЛ, 1963, 575 с.
- Флоринская А. А.* Паразиты и болезни рыб Братского водохранилища.— В кн.: Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск, Средне-Ур. кн. изд-во, 1976, с. 27–42.
- Хопкинс Д. М.* История уровня моря в Берингии за последние 250000 лет.— В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток, изд. ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 9–28.
- Хотеновский И. А.* Методика приготовления препаратов из диплозооноз.— Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 7, с. 1079–1080.
- Цепкин Е. А.* Влияние климата в голоцене на фауну рыб континентальных водоемов СССР.— Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 1967, вып. 8, с. 29–32.
- Черешнев И. А.* О систематическом положении бычка-подкаменщика рода *Cottus* (Cottidae, Pisces) Чукотского полуострова. Владивосток, ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 123–128.

- Чернышева Н. Б. Формирование паразитофауны молоди налима, щуки и окуня озера Врево.— В кн.: Экология паразитов рыб. Л., ГосНИОРХ, 1979, вып. 140, с. 108—142.
- Шер А. В. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена крайнего северо-востока СССР и Северной Америки. М., Наука, 1971, с. 310
- Шигин А. А. К познанию жизненного цикла *Diplostomum commutatum* (Trematoda Diplostomatidae) — возбудителя диплостоматоза рыб.— В кн.: Материалы научн. конф. ВОГ, ч. I, М., 1969, с. 328—333.
- Шигин А. А. Метасцеркарии рода *Diplostomum* фауны СССР.— Паразитология, 1976, т. 10, вып. 4, с. 346—351.
- Шило И. А. Рельеф и геологическое строение.— В кн.: Север Дальнего Востока. М., Наука, 1970, с. 2г—83.
- Штегман Б. К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики.— В кн.: Фауна СССР. Птицы. М.-Л.; изд-во АН СССР, 1938, т. I, вып. 2, с. 1—156.
- Шульман С. С. Паразиты рыб водоемов Латвийской ССР.— Тр. ГЕЛАН, 1950, т. 4, с. 278—281.
- Шульман С. С. Обзор фауны паразитов осетровых рыб СССР.— Тр. Лен. общ. естествоиспыт., 1954, т. 72, вып. 4, с. 190—255.
- Шульман С. С. Зоогеографический анализ паразитофауны пресноводных рыб Советского Союза.— В кн.: Основные проблемы паразитологии рыб. М.-Л.; изд-во АН СССР, 1953, с. 184—231.
- Шульман С. С. Миксоспоридии фауны СССР. М.-Л., Наука, 1966, 650 с.
- Шульман С. С., Малахова Р. П., Рыбак В. Ф. Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озер Карелии. Л., Наука, 1974, 107 с.
- Эргенс Р. Паразитофауна рыб из территории Черногории. I. Polyonchoinea (Monogenoidea) некоторых рыб Скадарского озера и Большого Черного озера.— Польопривреда и Шумарство, Титиград, 1970, г. 16, с. 1—38.
- Яковлев В. Н. Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование.— Вопр. ихтиологии, 1961, т. I, вып. 2, с. 22—36.
- Яковлев В. Н. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб.— Вопр. итиологии, 1964, т. 4, вып. I, с. 10—22.
- Яковлев В. Н. Филогенез осетрообразных.— В кн.: Очерки по филогении и систематике рыб и бесчелюстных. М., Наука, 1977, с. 152—177.
- Arltd T. Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt. Ein Beitrag zur vergleichenden Erdgeschichte. Leipzig, Engelmann, 1907, 730 S.
- Arltd T. Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt. Ein Beitrag zur vergleichenden Erdgeschichte. Berlin, Borntraeger, 1938, 1005 S.
- Banarescu P. Principles and problems of zoogeography. Yugoslavia, Subotica, 1975, 214 pp.. Translated from: Principii si probleme de zoogeografie. Ed. Acad. Rep. Soc. Romania, 1970.
- Ergens R.¹ Lom T. Pavodci parasitarnich nemoci ryb. Praha, 1970, 383 pp.
- Ergens R., Gussev A. V. et al. Parasite fauna of fishes of the Tisa river basin. Academia, Praha, 1975, 140 pp.
- Ergens R., Kudentsova R. A.² Strelkov Yu. A. Record of *Gyrodactylus spathulatus* Muller, 1936 (Monogenea: Gyrodactylidae) from *Catostomus* in East Siberia.—Folia Parasitol., 1980, vol. 27, p. 52.
- Hopkins D. M. Quaternary marine transgression in Alaska.— In: The Bering Land Bridge. Stanford Univ. Press, 1967, p. 47—90.
- Hopkins D. M. Late cenozoic sea-level history in western Alaska.— J. Geosci. Osaka CityUniv., 1967b; voj. 10, p. 67—75.
- Hussakof L. The fossil fishes collected by Central Asiatic Expeditions.— Amer. Museum novitates, 1932, N 553, p. 1—19.
- Kabata Z. Revision of the genus *Salmincola* Wilson, 1915 (Copepoda: Lernaeopodidae).—J. Fish. Res. Bd. Canada, 1969, vol. 26, p. 2987—3041.
- Kabata Z. Parasitic Copepoda of British fishes. London, 1979, 1600 pp.

- Kurten B.* Pleistocene mammals and the Bering bridge.— *Comment. Biol. Soc. Sci. Fennica*, 1966, vol. 29, N 8, p. 25—54.
- Lattin G.* Grundriss der Zoogeographie. Iena, Fischer Verlag, 1967, 602 pp.
- Margolis L., Arthur J. B.* Synopsis of the parasites of fishes of Canada.— *Bul. of the Fish. Res. Bd. Canada*, 1979, 270 pp.
- Molnar K.* Beitrage sur Kenntniss der Fischparasiten in Ungarn.— *Acta Vet. Acad. Sci. Hungaricae*, 1968, Bd. 18, S. 293—311.
- Repenning Ch. A.* Palearctic-Nearctic mammalian dispersal in the Late Cenozoic— In: *The Bering Land Bridge*. Stanford Univ. Press, 1967, p. 100—125.
- Scott W.B., Crossman E. J.* Freshwater fishes of Canada.— *Bul. Fish. Res. Bd. Canada*, 1973, 966 pp.

П Р И Л О Ж Е Н И Е

Паразитофауна ленка *Brachymystax lenok*

Вид паразита	Обь	Енисей	Лена	Колыма	Амур
<i>Tetrahymena pyriformis</i>	—	—	—	+	+
<i>Henneguya zschokkei</i>	+	—	—	—	—
<i>Myxidium truttae</i>	+	—	—	—	+
<i>Tetraonchus ergensi</i>	—	—	—	+	—
<i>T. gvosdevi</i>	—	+	+	—	—
<i>T. lenoki</i>	—	+	+	+	+
<i>T. pseudolenoki</i>	—	—	+	—	+
<i>T. roytmani</i>	—	+	+	+	+
<i>T. skrjabini</i>	—	+	+	—	—
<i>T. spasskyi</i>	—	—	+	—	—
<i>Trienophorus crassus</i> (pl.)	—	—	—	+	—
<i>T. nodulosus</i> (pl.)	+	+	—	+	—
<i>Eubothrium crassum</i>	+	+	—	—	—
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	—	—	—	+	+
<i>Diphyllobothrium</i> sp. (pl.)	—	—	+	—	—
<i>Proteocephalus exiguus</i>	+	+	+	+	+
<i>P. thymalli</i>	—	—	+	—	—
<i>Azygia lucii</i>	—	—	+	+	—
<i>A. robusta</i>	—	+	+	+	+
<i>Grepidostomum farionis</i>	+	+	+	—	—
<i>C. metoecus</i>	—	—	—	+	—
<i>Raphidascaris acus</i> (1.)	+	—	+	+	—
<i>Cystidicoloides tenuissima</i>	+	+	+	—	—
<i>Cystidicola farionis</i>	—	—	+	+	+
<i>Ascarophis skrjabini</i>	—	—	+	—	—
<i>Cucullanus truttae</i>	—	—	+	+	+
<i>Capillaria salvelini</i>	—	—	+	+	—
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	+	+	+	+	—
<i>N. crassus</i>	—	—	—	+	—
<i>Echinorhynchus borealis</i>	—	—	+	—	+
<i>Metechinorhynchus cryophyllus</i>	—	—	—	—	+
<i>Basanistes briani</i>	—	—	+	+	+
Всего	9	11	23	18	13

Примечание. +? — определение сомнительно. В таблице использованы данные Губанова и др. (1972а, б; 1974), В. А. Однокурцева (1979), В. А. Ройтмана и А. М. Наумовой (1967), Н. М. Пронина (1966), Ю. А. Стрелкова и С. С. Шульмана (1971).

Паразитофауна нельмы *Stenodus leucichthys nelma*

Вид паразита	Обь	Енисей	Лена	Колыма	Ана- дырь
<i>Trichodina domerguei</i>	+?	—	—	—	—
<i>Discocotyle sagittata</i>	+	+	+	+	+
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	+	—	—	—	—
<i>T. nodulosus</i> (pl.)	—	—	—	+	—
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	—	—	—	+	—
<i>Diphyllobothrium ditremum</i> (pl.)	—	+	—	—	—
<i>D. latum</i> (pl.)	+	—	—	—	—
<i>Diphyllobothrium</i> sp. (pl.)	—	+	—	+	+
<i>Proteocephalus exiguus</i>	+	+	+	+	+
<i>Proteocephalus</i> sp. (pl.)	+	+	—	+	+
<i>Pelichnibothrium speciosum</i>	—	—	—	—	+
<i>Lecithaster gibbosus</i>	—	—	+	—	—
<i>Phyllostomum conostomum</i>	+	—	—	—	—
<i>Azygia lucii</i>	—	—	—	+?	—
<i>A. robusta</i>	+	+	+	+	—
<i>Crepidostomum farionis</i>	+	+	—	—	—
<i>Bunodera luciopercae</i>	—	+	—	—	—
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	—	—	+	—	+
<i>I. pileatus</i>	—	—	—	—	+
<i>Diplostomum spathaceum</i>	+	+	—	—	—
<i>Tylodelphys clavata</i>	+	—	—	—	—
<i>Raphidascaris acus</i> (1.)	—	+	+	—	—
<i>Cystidicola farionis</i>	—	+	+	—	—
<i>Ascarophis skrjabini</i>	—	+	—	—	—
<i>Camallanus lacustris</i>	+	—	—	—	—
<i>Cucullanus truttae</i>	+	+	+	+	+
<i>Philonema sibirica</i>	—	—	—	+	—
<i>Capillaria salvelini</i>	—	—	—	—	+
<i>Neoechinorhynchus crassus</i>	—	+	+	—	—
<i>N. rutili</i>	+	+	+	+	+
<i>Paracanthocephalus tenuirostris</i>	—	—	+	—	—
<i>Echinorhynchus borealis</i>	—	—	—	+	—
<i>E. gadi</i>	—	+	—	—	—
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	+	+	—	—	—
<i>M. truttae</i>	+	+	+	—	—
<i>Corynosoma strumosum</i>	—	—	+	—	—
<i>Acanthobdella peledina</i>	—	+	—	—	—
<i>Ergasilus sieboldi</i>	+	—	—	—	—
<i>Basanistes enodis</i>	+	+	+	+	+
<i>Salmincola nordmanni</i>	+	+	+	+	+
<i>Coregonicola orientalis</i>	—	—	+	—	—
<i>Argulus foliaceus</i>	+	—	—	—	—
Всего	20	21	16	14	12

П р и м е ч а н и е. +? — определение сомнительно. В таблице использованы данные Г. К. Петрушевского и др. (1948), О. Н. Бауера (1948а, б), С. Д. Титовой (1965), В. Я. Трофименко (1969).

Паразитофауна сибирской ряпушки *Coregonus sardinella*

Вид паразита	Обь	Енисей	Лена	Колы- ма	Ана- дырь
<i>Chloromyxum coregoni</i>	—	+	+	—	—
<i>Henneguya zschokkei</i>	+	—	—	—	—
<i>Discocotyle sagittata</i>	+	+	+	—	+
<i>Triaenophorus crassus</i> (pl.)	—	+	+	+	+
<i>T. nodulosus</i> (pl.)	—	—	—	—	+
<i>Eubothrium crassum</i>	—	+	+	—	—
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	+	+	—	—	+
<i>Diplocotyle olrikii</i>	—	—	+	—	—
<i>Diphylobothrium dendriticum</i>	—	—	—	—	+
<i>D. ditremum</i>	+	+	+	—	—
<i>Diphylobothrium</i> sp. (pl.)	—	—	—	—	+
<i>Proteocephalus exiguus</i>	+	+	+	—	+
<i>Proteocephalus</i> sp. (pl.)	—	—	—	+	+
<i>Lecithaster gibbosus</i>	—	—	+	—	—
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	+	+	+	+	+
<i>Crepidostomum farionis</i>	—	+	+	—	+
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	—	—	—	—	+
<i>Diplostomum spathaceum</i>	—	—	+	—	—
<i>Diplostomum</i> sp.	—	—	—	+	+
<i>Thynnascaris</i> sp.	+	—	—	+	—
<i>Raphidascaris acus</i> (l.)	—	+	—	—	+
<i>Cystidicola farionis</i>	+	+	+	+	—
<i>Ascarophis skrjabini</i>	—	+	—	—	—
<i>Cucullanus truttae</i>	—	—	—	—	+
<i>Philonema sibirica</i>	—	+	+	+	—
<i>Neoechinorhynchus crassus</i>	+	—	—	+	—
<i>N. r u t i l i</i>	—	+	—	+	+
<i>Echinorhynchus borealis</i>	—	+	—	—	—
<i>E. gadi</i>	—	+	—	—	—
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	+	+	+	+	—
<i>M. truttae</i>	—	+	+	+	—
<i>Corynosoma strumosum</i>	—	+	—	+	+
<i>Salmincola coregonorum</i>	+	—	+	—	—
<i>S. extensus</i>	—	+	—	—	—
<i>S. strigatus</i>	+	—	—	—	—
<i>Coregonicola producta</i>	+	—	—	—	—
Всего	13	20	16	11	15

Примечание. В таблице использованы данные С. Д. Титовой (1965), О. Н. Бауера (1948а, б), О. Н. Бауера и Н. П. Никольской (1948), В. Я. Трофименко (1969).

Паразитофауна омуля *Coregonus autumnalis*

Вид паразита	Обь	Енисей	Лена	Колыма
<i>Trichodina domerguei</i>	+?	—	—	—
<i>Henneguya zschokkei</i>	—	—	+	—
<i>Chloromyxum coregoni</i>	—	—	+	—
<i>Tetraonchus grumosus</i>	—	—	+	—
<i>Triaenophorus crassus</i> (pl.)	—	—	+	—
<i>Eubothrium crassum</i>	+	—	—	—
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	—	+	—	—
<i>Diplocotyle olrikii</i>	+	—	+	—
<i>Diphyllobothrium ditremum</i> (pl.)	+	+	+	+
<i>D. dendriticum</i> (pl.)	—	+	+	—
<i>Proteocephalus exiguus</i>	—	+	—	—
<i>Lecithasier gibbosus</i>	+	—	+	—
<i>Thynnascaris</i> sp.	+	—	—	—
<i>Raphidascaris</i> sp.	—	+	+	—
<i>Philonema sibirica</i>	+	+	+	+
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	—	—	+	+
<i>Metechinorhynchus 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. +? — определение сомнительно. В таблице использованы данные О. Н. Бауера (1948а, б), С. Д. Титовой (1965), Н. М. Губанова с соавторами (1972а).

Таблица 5

Паразитофауна чира *Coregonus nasus*

Вид паразита	Обь	Енисей	Лена	Колыма	Анадырь	Пенжина
<i>Henneguya zschokkei</i>	—	+	—	—	—	+
<i>Myxidium</i> sp.	—	—	—	—	—	+
<i>Capriniana piscium</i>	—	—	—	+	—	+
<i>Discocotyle sagittata</i>	+	+	+	+	+	—
<i>Tetraonchus grumosus</i>	+	—	—	+	+	—
<i>Gyrodactylus lavareti</i>	—	—	—	—	—	+
<i>Triaenophorus crassus</i>	—	—	+	+	—	—
<i>Eubothrium salvelini</i>	—	—	—	—	—	+
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	—	+	+	—	+	—
<i>Diphyllobothrium ditremum</i>	+	+	+	—	—	—
<i>Proteocephalus exiguus</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Ph. folium</i>	—	—	—	+	—	—
<i>Ph. simile</i>	—	—	—	+	—	—
<i>Azygia robusta</i>	—	—	—	+	—	—
<i>Crepidostomum farionis</i>	—	+	+	+	+	+
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	+	+	+	+	+	+
<i>I. pileatus</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Diplostomum yogoenum</i>	—	—	—	—	+	—
<i>D. spathaceum</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Posthodiplostomum cuticola</i>	—	—	—	+	—	—
<i>Raphidascaris acus</i> (1.)	—	—	—	+	+	—
<i>Raphidascaris</i> sp. (1.)	—	+	+	—	—	—
<i>Anisakis</i> sp. (1.)	—	—	—	+	+	—
<i>Cystidicola farionis</i>	—	+	+	+	—	—
<i>Cucullanus truttae</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Philonema sibirica</i>	+	+	—	+	—	—
<i>Capillaria salvelini</i>	—	—	—	—	+	+
<i>Eustrongylides</i> sp. (1.)	—	—	—	+	+	—
<i>Neoechinorhynchus crassus</i>	+	—	—	+	+	+
<i>N. rutili</i>	—	+	+	+	—	—
<i>Paracanthocephalus tenuirostris</i>	—	—	—	—	—	+
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	+	+	+	+	+	—
<i>Acanthobdella peledina</i>	—	+	—	—	+	—
<i>Salmincola coregonorum</i>	—	—	—	+	—	—
<i>S. extensus</i>	+	+	+	—	—	—
<i>S. extumescens</i>	+	—	+	+	—	—
<i>Coregonicola orientalis</i>	—	—	+	+	—	—
Всего	11	15	16	23	17	13

Примечание. В таблице использованы данные О. Н. Бауера (1948 а, б), О. Н. Бауера и Н. П. Никольской (1948), Г. К. Петрушевского с соавторами (1948), С. Д. Титовой (1965), В. Я. Трофименко (1969), С. М. Коновалова (1971).

Паразитофауна сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian*

Вид паразита	Обь	Енисей	Лена	Колыма	Анадырь	Пенжина
1	2	3	4	5	6	7
<i>Hexamita salmonis</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Chloromyxum coregoni</i>	—	+	+	—	—	—
<i>Henneguya zschokkei</i>	+	—	+	—	—	—
<i>Capriniana piscium</i>	—	—	—	+	+	—
<i>Dermocystidium salmonis</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Discocotyle sagittata</i>	+	+	+	+	+	—
<i>Triaenophorus crassus</i> (pl.)	+	+	+	—	—	—
<i>T. nodulosus</i> (pl.)	—	+	+	—	+	—
<i>Eubothrium crassum</i>	+	—	+	—	—	—
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	+	+	+	—	+	—
<i>Diplocotyle olrikii</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Diphyllbothrium ditremum</i>	+	+	+	+	—	—
<i>Proteocephalus exiguus</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Pelichnibothrium speciosum</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	+	+	+	+	+	—
<i>Ph. elongatum</i>	—	+	—	—	—	—
<i>Ph. megalorchis</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Ph. simile</i>	—	+	—	—	—	—
<i>Azygia lucii</i>	—	—	+	—	—	—
<i>A. robusta</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Crepidostomum farionis</i>	—	+	+	—	+	—
<i>C. metoecus</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	+	+	+	—	+	+
<i>I. pileatus</i>	—	—	+	—	+	—
<i>Diplostomum spathaceum</i>	+	—	—	—	+	—
<i>Tytodelphys clavata</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Thynnascaris</i> sp.	—	—	—	—	+	—
<i>Raphidascaris acus</i> (l.)	—	+	+	—	+	—
<i>Anisakis</i> sp. (l.)	—	—	—	—	+	—
<i>Rhabdochona denudata</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Cystidicoloides tenuissima</i>	—	—	+	—	+	—
<i>Cystidicola farionis</i>	+	+	+	—	+	—
<i>Ascarophis skrjabini</i>	—	+	—	—	+	—
<i>Camallanus lacustris</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Cucullanus truttae</i>	—	+	+	—	+	—
<i>Philonema sibirica</i>	—	+	—	+	—	—
<i>Capillaria brevispicula</i>	—	—	+	—	—	—
<i>C. salvelini</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Neoechinorhynchus crassus</i>	+	—	—	+	+	—
<i>N. rutili</i>	—	+	+	—	+	—
<i>Echinorhynchus borealis</i>	—	+	+	—	—	—
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	+	+	+	+	+	—
<i>M. truttae</i>	—	+	+	—	—	—
<i>Acanthobella peledina</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Piscicola geometra</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Ergasilus sieboldi</i>	—	+	—	—	—	—
<i>Salmincola coregonorum</i>	—	+	+	—	—	—

Продолжение табл. 6

1	2	3	4	5	6	7
<i>S. extensus</i>	—	+	+	—	—	—
<i>S. extumescens</i>	+	—	+	—	+	—
<i>Coregonicola orientalis</i>	—	+	+	—	—	—
Всего	16	25	34	8	26	2

Примечание. +? — определение сомнительно. В таблице использованы данные О. Н. Бауера (1948а, б), О. Н. Бауера и Н. П. Никольской (1948), Г. К. Петрушевского с соавторами (1948), С. Д. Титовой (1965), Н. М. Пронина (1966), В. А. Ройтмана и А. М. Наумовой (1967), В. Я. Трофименко (1969), С. М. Коновалова (1971), Н. М. Губанова с соавторами (1972а), А. А. Флоринской (1976), В. А. Однокурцева (1979).

Таблица 7

Паразитофауна вальки *Prosopium cylindraceum*

Вид паразита	Лена	Колыма	Анадырь	Пенжина
<i>Henneguya zschokkei</i>	+	—	—	—
<i>Zschokkella nova</i>	—	—	—	+
<i>Capriniana piscium</i>	—	—	—	+
<i>Dermocystidium salmonis</i>	—	—	+	—
<i>Tetraonchus variabilis</i>	+	+	+	—
<i>Discocotyle sagittata</i>	+	—	+	—
<i>Trienophorus nodulosus</i> (pl.)	—	+	—	—
<i>Proteocephalus exiguus</i>	+	+	+	—
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	+	+	—	+
<i>I. pileatus</i>	—	+	+	—
<i>Raphidascaris acus</i> (l.)	+	+	+	—
<i>Anisakis</i> sp.	—	—	+	—
<i>Cystidicola farionis</i>	+	—	+	—
<i>Cucullanus truttae</i>	—	—	+	—
<i>Capillaria salvelini</i>	—	—	+	—
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	+	—	—	—
<i>Echinorhynchus borealis</i>	+	—	—	—
<i>Salmincola coregonorum</i>	—	—	+	—
<i>S. jacutica</i>	+	—	—	—
Всего	10	6	11	3

Примечание. В таблице использованы данные О. Н. Бауера (1948б), Н. М. Пронина (1966), В. Я. Трофименко (1969), В. А. Однокурцева (1979), С. М. Коновалова (1971).

Паразитофауна сибирского хариуса *Thymallus arcticus*

Вид паразита	Обь	Енисей	Лена	Колыма	Анадырь	Пенжина	Камчатка	Охота	Амур
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Hexamita salmonis</i>	—	+	+	+	+	+	+	+	—
<i>Myxidium gracilis</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>M. noblei</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>M. ventricosum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Chloromyxum thymalli</i>	—	+	+	—	—	—	—	—	+
<i>Ch. tuberculatum</i>	—	—	—	—	—	+	—	+	—
<i>Myxobolus arcticus</i>	—	—	—	+	+	—	+	—	—
<i>M. neurobius</i>	+	—	—	+	+	+	+	—	—
<i>M. thymalli</i>	—	—	—	+	—	—	+	+	—
<i>Henneguya zschokkei</i>	+	—	—	—	—	+	+	—	—
<i>Paratrichodina incisa</i>	—	—	—	+	+	+	+	—	—
<i>Trichodina nigra</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>T. tumifaciens</i>	—	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Tetraonchus ataskensis</i>	—	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>T. borealis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Gyrodactylus magnus</i>	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>G. thymalli</i>	—	—	—	+	—	+	+	—	—
<i>Discocotyle sagittata</i>	+	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Triaenophorus crassus</i> (pl.)	—	—	—	+	+	—	—	—	—
<i>T. nodulosus</i> (pl.)	+	—	+	+	+	+	—	—	—
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Diphyllobothrium dendriticum</i>	+	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Proteocephalus exiguus</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>P. longicollis</i>	—	+	—	—	+	+	—	—	—
<i>P. thymalli</i>	+	—	+	+	+	—	—	—	—
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	+	+	+	+	—	—	—	—	—
<i>Azygia lucii</i>	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>A. robusta</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Crepidostomum farionis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	—
<i>C. metoecus</i>	—	—	+	+	+	+	—	—	—
<i>Bunodera luciopercae</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Diplostomum spathaceum</i>	+	—	—	+	+	—	—	—	—
<i>Tylodelphys clavata</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Thynnascaris</i> sp.	—	—	+	+	—	—	—	—	—
<i>Raphidascaris acus</i> (l.) ¹	—	+	+	+	+	+	—	—	+
<i>Cystidicolidia tenuisima</i>	+	—	+	—	+	+	+	—	—
<i>Cystidicola farionis</i>	—	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Ascarophis skrjabini</i>	—	+	+	—	—	—	—	—	+
<i>Philonema sibirica</i>	—	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Capillaria salvelini</i>	—	—	+	+	+	+	+	—	—
<i>C. brevispicula</i>	—	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Neoechinorhynchus crassus</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>N. rutili</i>	—	+	+	+	+	—	—	—	—

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Paracanthocephalus tenuirostris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Echinorhynchus borealis</i>	—	+	+	—	—	—	+	—	—
<i>Metechinorhynchus cryophilus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>M. salmonis</i>	—	+	+	—	—	—	+	—	—
<i>M. truttae</i>	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Piscicola geometra</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Acanthobdella peledina</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Salmincola thymalli</i>	+	+	+	+	+	+	+	—	—
<i>Basanistes briani</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Всего	14	17	24	21	20	16	18	6	8

Примечание. +? — определение сомнительно. В таблице использованы данные О. Н. Бауера (1948 а, б), О. Н. Бауера и Н. П. Никольской (1948), С. Д. Титовой (1965), Н. М. Пронина (1966), В. А. Ройтмана и А. М. Наумовой (1967), В. А. Однокурцева (1979), В. Я. Трофименко (1969), С. М. Коновалова (1971), Ю. А. Стрелкова и С. С. Шульмана (1971), Н. М. Губанова с соавторами (1972 а).

Т а б л и ц а 9

Паразитофауна щуки *Esox lucius*

Вид паразита	Обь	Енисей	Лена	Колыма	Анадырь	Пенжина
1	2	3	4	5	6	7
<i>Myxidium lieberkuhni</i>	+	+	+	+	—	+
<i>M. macrocapsulare</i>	—	—	—	—	—	+
<i>Sphaerospora minuta</i>	—	—	—	—	—	+
<i>Choloromyxum escocinum</i>	—	+	—	—	—	—
<i>Myxosoma anurus</i>	+	+	+	+	—	—
<i>M. dujardini</i>	—	—	—	—	—	+
<i>Myxobolus alienus</i>	—	—	—	—	—	+
<i>M. musculi</i>	—	—	—	—	—	+
<i>Henneguya lobosa</i>	+	+	—	—	—	—
<i>H. oviperda</i>	+	+	—	—	—	—
<i>H. psorospermica</i>	+	+	+	—	—	—
<i>H. schizura</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Trishodina dallii</i>	—	—	—	—	—	+
<i>T. domerguei</i>	+	+	—	—	—	+
<i>T. intermedia</i>	—	—	—	—	—	+
<i>T. meridionalis</i>	+	—	—	—	—	—
<i>T. nigra</i>	+	—	—	—	—	+
<i>T. reticulata</i>	+	—	—	—	—	—
<i>T. tumifaciens</i>	—	—	—	—	—	+
<i>Paratrichodina incisa</i>	—	—	—	—	—	+
<i>Tripartiella lata</i>	—	—	—	—	—	+
<i>T. pediculus</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Trichodinella epizootica</i>	+	—	—	—	—	+
<i>Capriniana piscium</i>	—	—	—	+	—	+
<i>Apiosoma amoebae</i>	+	—	—	—	—	—
<i>A. campanulata</i>	+	—	—	—	—	—

1	2	3	4	5	6	7
<i>A. megamicronucleata</i>	+	—	—	—	—	—
<i>A. minimicronucleata</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Dactylogyrus borealis</i>	—	—	—	—	—	+?
<i>Tetraonchus monenteron</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Gyrodactylus cernuae</i>	—	—	—	—	—	+
<i>G. decorus</i>	—	—	—	—	—	+
<i>G. lucii</i>	+	—	—	+	—	+
<i>G. phoxini</i>	—	—	—	—	—	+?
<i>Trienophorus crassus</i>	+	+	+	—	—	—
<i>T. nodulosus</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	—	+	—	—	—	—
<i>Diphyllobothrium latum</i> (pl.)	—	—	—	—	—	+
<i>Ligula intestinalis</i>	—	+	—	—	—	—
<i>Proteocephalus esocis</i>	+	+	+	—	—	—
<i>Bucephalus polymorphus</i>	+?	—	—	—	—	—
<i>Rhipidocotyle illiense</i>	+?	+?	—	—	—	—
<i>Phyllodistomum folium</i>	+	+	+	—	—	—
<i>Azygia lucii</i>	+	+	+	+	—	—
<i>A. robusta</i>	—	+	+	+	—	—
<i>Allocreadium isoporum</i>	+	+	—	—	+	—
<i>Sphaerostoma bramae</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Bunodera luciopercae</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Diplostomum spathaceum</i>	+	—	+	—	—	—
<i>Diplostomum</i> sp.	—	+	—	+	—	+
<i>Posthodiplostomum brevicaudatum</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Tylodelphys clavata</i>	+	—	+	—	—	—
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Ichthyocotylurus</i> sp.	—	+	—	—	+	—
<i>Paracoenogonimus ovatus</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Raphidascaris acus</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Rhabdochona denudata</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 borealis</i>	+	+	+	+	—	—
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	—	+	+	—	—	—
<i>M. truttae</i>	—	+	—	—	—	—
<i>Acanthocephalus anguillae</i>	—	—	+	—	—	—
<i>A. lucii</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Hemiclepsis marginata</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Piscicola geometra</i>	—	+	—	—	—	—
<i>Anodonta cygnea</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Ergasilus sieboldi</i>	+	+	—	—	—	—
<i>Argulus foliaceus</i>	+	—	—	—	—	—
Всего	44	29	24	14	6	25

Примечание. +? — определение сомнительно. В таблице использованы данные следующих авторов: О. Н. Бауера (1948 а, б), А. А. Спасского и В. А. Ройтмана (1960), Н. М. Пронина (1963, 1966), С. Д. Титовой (1965), В. А. Ройтмана и А. М. Наумовой (1967), В. Я. Трофименко (1969), С. М. Коновалова (1971), Н. М. Губанова и др. (1972 а), Н. Г. Вознесенской (1976), Т. А. Бочаровой (1976), А. А. Флоринской (1976), В. А. Однокурцева (1979).

Паразитофауна сибирской плотвы *Rutilus rutilus*

Вид паразита	Обь	Енисей	Лена
1	2	3	4
<i>Myxidium pfeifferi</i>	+	+	+
<i>M. rhodel</i>	+	+	+
<i>Zschokkella nova</i>	—	+	—
<i>Chloromyxum cristatum</i>	+	—	—
<i>Ch. fluviatile</i>	+	—	—
<i>Ch. legeri</i>	+	—	—
<i>Myxosoma dujardini</i>	+	—	—
<i>Myxobolus bramaе</i>	+	+	+
<i>M. cyprinicola</i>	+	—	—
<i>M. dispar</i>	+	—	—
<i>M. diversicapsularis</i>	+	—	—
<i>M. ellipsoides</i>	+	—	—
<i>M. macro capsularis</i>	+	—	—
<i>M. mulleri</i>	+	+	—
<i>M. musculi</i>	+	—	—
<i>M. obesus</i>	+	—	—
<i>M. pseudodispar</i>	+	+	+
<i>M. vasjugani</i>	+	—	—
<i>Thelohanellus fuhrmani</i>	+	—	—
<i>T. oculi — leucisci</i>	+	+	—
<i>T. pyriformis</i>	+	—	—
<i>Chilodonella piscicola</i>	+	+	—
<i>Trichodina domerguei</i>	+	—	—
<i>T. intermedia</i>	+	—	—
<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 carassii</i>	+	—	—
<i>T. epizootica</i>	+	—	—
<i>Apiosoma amoebae</i>	+	—	—
<i>Dactylogyrus alatus</i> f. major	+	—	+
<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 homoion</i>	+	+	+
<i>D. paradoxum</i>	—	+	+
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	+	+	+
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl.)	+	+	—

1	2	3	4
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	—	+?	—
<i>Ligula intestinalis</i>	+	+	+
<i>Proteocephalus torulosus</i>	+	+	+
<i>Bucephalus polymorphus</i>	+?	—	—
<i>Rhipidocotyle illiense</i>	+?	—	—
<i>Phyllodistomum elongatum</i>	+	+	—
<i>Ph. folium</i>	+	—	—
<i>Allocreadium baueri</i>	—	+	—
<i>A. isoporum</i>	+	+	+
<i>A. laymani</i>	—	+?	—
<i>A. markewitschi</i>	+	—	—
<i>Sphaerostoma braeae</i>	+	—	—
<i>S. globiporum</i>	+	—	—
<i>Asymphylogora markewitschi</i>	+	—	—
<i>A. tincae</i>	+	—	—
<i>Ichthyocotylurus platicephalus</i>	+	—	—
<i>I. pileatus</i>	+	—	—
<i>Tylodelphys clavata</i>	+	—	—
<i>Diplostomum commutatum</i>	—	—	+
<i>D. indistinctum</i>	+	—	—
<i>D. flexicaudatum</i>	+	—	—
<i>D. mergi</i>	+	—	+
<i>D. paraspathaceum</i>	+	—	—
<i>D. spathaceum</i>	+	—	+
<i>Posthodiplostomum cuticola</i>	+	—	—
<i>Opisthorchis felineus</i>	+	—	—
<i>Paracoenogonimus ovatus</i>	+	—	—
<i>Hysteromorpha triloba</i>	+	—	—
<i>Contracoecum squallii</i>	+	—	—
<i>Raphidascaris acus</i> (1.)	+	—	+
<i>Anisakis</i> sp.	—	—	+
<i>Rhabdochona denudata</i>	+	+	+
<i>Camallanus lacustris</i>	+	—	+
<i>Philometra abdominalis</i>	+	—	—
<i>Ph. rischta</i>	+	—	—
<i>Capillaria salvelini</i>	+	—	+
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	+	+	+
<i>Paracanthocephalus tenuirostris</i>	—	—	+
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	—	+	—
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	+	—	—
<i>Piscicola geometra</i>	+	—	—
<i>Anodonta cygnea</i>	+	—	—
<i>Ergasilus briani</i>	+	—	+
<i>E. sieboldi</i>	+	+	+
<i>Paraergasilus rylovi</i>	+	—	—
<i>Neoergasilus japonicus</i>	—	—	+
<i>Tracheliastes polycolpus</i>	+	—	—
<i>Argulus foliaceus</i>	+	+	—
Всего	90	29	27

Примечание. +? — определение сомнительно. В таблице использованы данные О. Н. Бауера (1948а, б), А. А. Спасского и В. А. Ройтмана (1960), С. Д. Титовой (1965), В. А. Ройтмана и А. М. Наумовой (1967), Н. М. Пронина (1966), Н. Г. Вознесенской (1976), А. А. Флоринской (1976), Т. А. Бочаровой (1977), В. А. Однокурцева (1979).

Паразитофауна язя *Leuciscus idus*

Вид паразита	Обь	Енисей	Лена
	2	3	4
<i>Myxidium rhodei</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. mulleri</i>	+	+	+
<i>M. nemeceki</i>	+	—	—
<i>M. obesus</i>	+	—	—
<i>M. pseudodispar</i>	+	—	—
<i>Thelohanellus oculi-leucisci</i>	+	—	—
<i>T. pyriformis</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 carassii</i>	+	—	—
<i>Ichthyophthyrus multifiliis</i>	—	—	+
<i>Apiosoma baueri</i>	+	—	—
<i>Dactylogyrus alatus</i>	+	—	—
<i>D. nasalis</i>	+	—	—
<i>D. ramulosus</i>	+	—	—
<i>D. similis</i>	+	—	—
<i>D. tuba</i>	+	+	—
<i>Gyrodactylus carassii</i>	+	—	—
<i>G. laevis</i>	+	—	—
<i>G. prostaе</i>	+	—	—
<i>G. scardinii</i>	+	—	—
<i>Paradiplozoon megan</i>	+	—	—
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	+	+	+
<i>Triaeonophorus nodulosus</i> (pl.)	+	+	+
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	—	+	—
<i>Ligula intestinalis</i>	+	—	—
<i>Proteocephalus torulosus</i>	+	+	—
<i>Bucephalus polymorphus</i>	+	—	—
<i>Rhipidocotyle illiense</i>	+	—	—
<i>Phyllodistomum elongatum</i>	+	+	—
<i>Ph. folium</i>	+	—	+
<i>Allocreadium isoporum</i>	+	+	+
<i>Sphaerostoma bramae</i>	+	—	—
<i>S. globiporum</i>	+	—	—
<i>Bunodera luciopercae</i>	—	+	—
<i>Asymphyllodora markewitschi</i>	+	—	—
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	+	—	—
<i>I. platycephalus</i>	+	—	+
<i>Diplostomum yogoenum</i>	+	—	—
<i>D. commutatum</i>	—	—	+

1	2	3	4
<i>D. indistinctum</i>	+	—	+
<i>D. flexicaudatum</i>	+	—	—
<i>D. paraspathaceum</i>	+	—	+
<i>D. spathaceum</i>	+	+	+
<i>Ornithodiplostomum scardinii</i>	+	—	—
<i>Posthodiplostomum cuticola</i>	+	—	—
<i>Tylodelphys clavata</i>	+	—	—
<i>Paracoenogonimus ovatus</i>	+	—	—
<i>Opistorchis felineus</i>	+	—	—
<i>Posthodiplostomum brevicaudatum</i>	+	—	—
<i>Hysteromorpha triloba</i>	+	—	—
<i>Thynnascaris squallii</i>	+	—	—
<i>Raphidascaris acus</i> (1.)	+	—	+
<i>Rhabdochona denudata</i>	+	+	+
<i>Camallanus lacustris</i>	+	—	+
<i>Philometra rischta</i>	+	—	—
<i>Capillaria brevispicula</i>	+	—	+
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	+	+	+
<i>Paracanthocephalus tenuirostris</i>	—	—	+
<i>Echinorhynchus borealis</i>	+	—	—
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	—	+	—
<i>Acanthocephalus lucii</i>	—	—	+?
<i>Piscicola geometra</i>	+	+	—
<i>Anodonta cygnea</i>	+	—	—
<i>Ergasilus briani</i>	+	—	—
<i>E. sieboldi</i>	+	+	—
<i>Tracheliastes polycolpus</i>	+	+	—
Всего	72	18	18

Примечание. +? — определение сомнительно. В таблице использованы данные О. Н. Бауера (1948а, б), С. Д. Титовой (1965), В. А. Ройтмана и А. М. Наумовой (1967), А. А. Флоринской (1976), Т. А. Бочаровой (1977).

Т а б л и ц а 12

Паразитофауна сибирского ельца *Leuciscus leuciscus*

Вид паразита	Обь	Енисей	Лена	Колыма
1	2	3	4	5
<i>Myxidium pfeifferi</i>	—	—	+	—
<i>M. rhodei</i>	+	+	—	—
<i>Zschokkella nova</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. macrocapsularis</i>	+	—	—	—
<i>M. mulleri</i>	+	—	+	+
<i>M. mulleriformes</i>	—	—	+	—

1	2	3	4	5
<i>M. musculi</i>	+	-	+	-
<i>M. nemeczeki</i>	-	-	+	-
<i>Thelohanellus furhmanni</i>	+	-	-	-
<i>T. oculi</i> — <i>teucisci</i>	+	+	-	-
<i>T. pyriformis</i>	+	+	-	-
<i>Trichodina domerguei</i>	+	+	-	-
<i>T. mutabilis</i>	+	-	-	-
<i>T. nigra</i>	+	-	-	-
<i>Trichodinella carassii</i>	+	-	-	-
<i>Apiosoma amoebae</i>	+	-	-	-
<i>Peliucidhaptor rogersi</i>	+	-	-	-
<i>Dadylogyrus alatus</i>	+	-	-	-
<i>D. cordus</i>	+	+	-	-
<i>D. ramulosus</i>	+	-	-	-
<i>D. similis</i>	+	-	-	-
<i>D. tuba</i>	+	-	-	-
<i>Ancyrocephalus paradoxus</i>	-	-	+?	-
<i>Gyrodactylus carassii</i>	+	-	-	-
<i>G. laevis</i>	+	-	-	-
<i>G. prostaе</i>	+	-	-	-
<i>Diplozoon paradpxum</i> (s. 1.)	-	+	-	-
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	+	+	+	-
<i>Trienophorus nodulosus</i> (pl.)	+	-	-	-
<i>Ligula intestinalis</i>	+	+	+	-
<i>Proteocephalus torulosus</i>	+	+	+	+
<i>Bucephalus polymorphus</i>	+	+	-	-
<i>Rhipidocotyle illiense</i>	+	-	-	-
<i>Phyllodistomum elongatum</i>	+	+	-	+
<i>Ph. folium</i>	+	-	-	+
<i>Allocreadium isoporum</i>	+	+	+	+
<i>A. transversale</i>	-	-	-	+
<i>Sphaerostoma braмае</i>	+	-	-	-
<i>S. globiporum</i>	+	-	-	-
<i>Bunodera luciopercae</i>	-	+	-	-
<i>Asymphyllodora markewitschi</i>	+	-	-	-
<i>A. tincae</i>	-	-	-	+?
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	+	-	-	-
<i>I. platycephalus</i>	+	-	-	+
<i>Diplostomum indistinctum</i>	+	-	-	-
<i>D. mergi</i>	+	-	-	-
<i>D. paraspithaceum</i>	+	-	+	-
<i>D. spathaceum</i>	+	+	+	+
<i>Posthodiplostomum cuticola</i>	-	-	-	+?
<i>Tylodelphys clavata</i>	+	-	-	-
<i>Histeromorpha triloba</i>	+	-	-	-
<i>Paracoenogonimus ovatus</i>	+	-	-	-
<i>Echinostoma revolutum</i>	-	-	+	-
<i>Opisthorchis fileneus</i>	+	-	-	-
<i>Thynnascaris squallii</i>	+	-	-	-
<i>Raphidascaris acus</i> (1.)	+	-	+	+
<i>Rhabdochona denudata</i>	+	+	+	-
<i>Philometra rischta</i>	-	+	-	-
<i>Capillaria brevispicula</i>	+	-	-	-
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	+	+	+	+
<i>Paracanthocephalus tenuirostris</i>	-	-	+	-

1	2	3	4	5
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	—	+	—	—
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	+	—	—	—
<i>Piscicola geometra</i>	+	—	—	—
<i>Anodonta cygnea</i>	+	—	—	—
<i>Ergasilus briani</i>	+	—	+	—
<i>E. sieboldi</i>	+	+	+	—
<i>Paraergasilus rylovi</i>	+	—	—	—
<i>Neoergasilus japonicus</i>	—	—	+	—
<i>Tracheliastes polycolpus</i>	+	+	+	—
<i>Argulus foliaceus</i>	+	+	—	—
Всего	62	24	22	12

Примечание. +? — определение сомнительно. В таблице использованы данные О. Н. Бауера (1948а, б), А. А. Спасского и В. А. Ройтмана (1960), Н. М. Пронина (1963), С. Д. Титовой (1965), В. А. Ройтмана и А. М. Наумовой (1967), В. Я. Трофименко (1969), Н. М. Губанова и др. (1972а), Е. С. Скрыбиной (1973), А.А.Флоринской (1976), Т. А.Бочаровой (1977), В. А.Однокурцева (1979).

Паразитофауна речного гольяна *Phoxinus phoxinus*

Вид паразита	Обь	Лена	Колыма	Анадырь	Охота
<i>Myxidium macrocapsulare</i>	—	—	+	—	+
<i>Myxobolus dispar</i>	—	+	—	—	—
<i>M. dogieli</i>	+?	—	—	—	—
<i>M. lomi</i>	—	—	—	+	—
<i>M. mulleri</i>	+	—	+	—	+
<i>Trichodina domerguei</i>	—	+?	—	—	—
<i>Paratrichodina alburni</i>	—	—	—	—	+
<i>Apiosoma baueri</i>	—	—	+	—	—
<i>A. doliaris</i>	—	—	—	—	+
<i>A. longiciliaris</i>	—	—	—	—	+
<i>A. lopuchinae</i>	—	—	+	—	—
<i>A. piscicola</i>	—	—	+	—	—
<i>Rhabdostyla pyriformis</i>	—	—	+	—	—
<i>Pellucidhaptor merus</i>	—	—	+	—	—
<i>Dactylogyrus borealis</i>	—	—	+	—	—
<i>D. malewitskajae</i>	—	+	—	—	—
<i>D. phoxini</i>	—	+	—	+	—
<i>Gyrodactylus aphyae</i>	—	—	+	—	—
<i>G. llewellyni</i>	—	—	+	—	—
<i>G. magnificus</i>	—	—	+	—	—
<i>G. pannonicus</i>	—	—	+	—	—
<i>G. phoxini</i>	—	—	+	—	—
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl.)	+	+	—	—	—
<i>Ligula colymbi</i>	—	+	—	—	—
<i>L. intestinalis</i>	+	+	—	—	+
<i>Proteocephalus exiguus</i> (pl.)	—	—	—	—	+
<i>P. torulosus</i>	—	—	—	+	—
<i>Phyllodistomum elongatum</i>	—	—	—	—	+
<i>Allocreadium baueri</i>	+	+	—	—	—
<i>A. isoporum</i>	—	—	—	+	—
<i>A. transversale</i>	—	—	—	+	+
<i>Sphaerostoma globiporum</i>	—	—	—	—	+
<i>Asymphyiodora markewitschi</i>	—	—	—	—	+
<i>Diplostomum commutatum</i>	—	—	—	—	+
<i>D. phoxini</i>	—	—	—	+	+
<i>D. spathaceum</i>	+	+	—	+	+
<i>Neodiplostomum pseudoattenuatum</i>	+	—	—	—	—
<i>Tylodelphys clavata</i>	+	—	—	—	+
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	—	+	—	—	—
<i>I. pileatus</i>	—	—	—	+	+
<i>Raphidascaris acus</i> (l.)	—	+	+	+	—
<i>Philometra intestinalis</i>	—	+?	—	—	—
<i>Capillaria brevispicula</i>	—	—	+	—	—
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	+	+	—	+	—
<i>Ergasilus sieboldi</i>	—	+	—	—	—
Всего	9	14	16	10	15

Примечание. +? — определение сомнительно. В таблице использованы данные С. Д. Титовой (1965), Н. М. Пронина (1966), В. Я. Трофименко (1969), В. А. Однокурцева (1979).

Паразитофауна озерного гольяна *Phoxinus phoxinus*

Вид паразита	Обь	Енисей	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. mulleri</i>	+	—	—	+	+
<i>Ichthyophihiyrius multifiliis</i>	—	—	—	+	—
<i>Epistylis kronverci</i>	—	—	—	—	+
<i>Apiosoma amoebae</i>	—	—	—	+	—
<i>A. baueri</i>	—	—	—	+	—
<i>A. campanulata</i>	+	—	—	—	—
<i>A. conica</i>	—	—	—	+	—
<i>A. incertum</i>	—	—	—	+	—
<i>A. longiciliaris</i>	—	—	—	+	—
<i>A. miniciliata</i>	—	—	—	+	—
<i>A. peculiariformis</i>	—	—	—	+	—
<i>A. phoxini</i>	—	—	—	+	—
<i>A. robusta</i>	—	—	—	+	—
<i>Trichodina domerguei</i>	+	+	—	—	+
<i>T. mira</i>	+	—	—	—	—
<i>T. mutabilis</i>	+	—	—	—	—
<i>T. nigra</i>	+	—	—	—	—
<i>Trichodina</i> sp.	—	—	—	—	+
<i>Paratrichodina incisa</i>	+	—	—	—	+
<i>Dactylogyrus phoxini</i>	+	—	+	+	—
<i>Ancyrocephalus brachus</i> (= <i>A. parvus</i>)	—	+	—	—	—
<i>Gyrodactylus macronichus</i>	+	—	—	—	—
<i>G. phoxini</i>	+	—	—	—	—
<i>Ligula intestinalis</i>	—	—	—	+	+
<i>Phyllodistomum elongatum</i>	+	—	—	—	—
<i>Allocreadium isoporum</i>	+	—	—	—	—
<i>A. transversale</i>	—	+	—	+	+
<i>Sphaerostoma globiporum</i>	—	—	—	+	+
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	—	—	—	—	+
<i>Diplostomum commutatum</i>	—	—	+	—	+
<i>D. phoxini</i>	—	—	—	—	+
<i>D. spathaceum</i>	+	—	—	—	—
<i>Diplostomum</i> sp.	—	—	—	+	—
<i>Tylodelphys clavata</i>	—	—	—	—	+
<i>Raphidascaris acus</i> (1.)	+	—	—	+	—
<i>Eustrongylides excisus</i> (1.)	—	—	+	—	—
<i>Capillaria brevispicula</i>	—	—	—	+	—
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	—	—	+	+	+
<i>Paracanthocephalus tenuirostris</i>	—	—	+	—	—
<i>Ergasilus briani</i>	—	—	+	—	—
Всего	14	20	9	5	15

Примечание. В таблице использованы данные О. Н. Бауера (1948а), С. Д. Титовой (1965), В. А. Ройтмана и А. М. Наумовой (1967), Т. А. Бочаровой (1977).

Паразитофауна золотого карася *Carassius auratus gibelio*

Вид паразита	Обь	Лена
1	2	3
<i>Myxidium rhodei</i>	+	—
<i>Myxobolus carassii</i>	+	—
<i>M. dispar</i>	+	—
<i>M. ellipsoides</i>	+	+
<i>M. improvisus</i>	—	+
<i>M. macrocapsularis</i>	+	—
<i>M. mulleri</i>	+	—
<i>M. musculi</i>	—	+
<i>M. oviformes</i>	+	—
<i>M. permagnus</i>	—	+
<i>Chloromyxum carassii</i>	—	+
<i>Thelohanellus pyriformis</i>	+	+
<i>Trichodina domerguei</i> (s. l.)	+	—
<i>T. meridionalis</i>	+	—
<i>T. nigra</i>	+	—
<i>T. pediculus</i>	+	—
<i>T. reticulata</i>	+	—
<i>Trichodinella carassii</i>	+	—
<i>T. subtilis</i>	+	—
<i>Apiosoma amoebae</i>	+	—
<i>A. baueri</i>	+	—
<i>A. campanulata</i>	+	—
<i>Dactylogyrus anchoratus</i>	+	—
<i>D. baueri</i>	+	—
<i>D. crassus</i>	+	—
<i>D. dulkeiti</i>	+	+
<i>D. formosus</i>	+	—
<i>D. intermedius</i>	+	+
<i>D. vastator</i>	+	+
<i>D. wegneri</i>	+	—
<i>Gyrodactylus carassii</i>	+	—
<i>G. longoacuminatus</i>	+	—
<i>G. medius</i>	+	—
<i>Diplozoon paradoxum</i> (s.l.)	+	—
<i>Khavia rossitensis</i>	+	—
<i>Digamma interrupta</i>	+	—
<i>Bucephalus polymorphus</i>	+	—
<i>Rhipidocotyle illiense</i>	+	—
<i>Phyllodistomum elongatum</i>	+	—
<i>Ph. folium</i>	+	—
<i>Allocreadium isoporum</i>	+	—
<i>A. transversale</i>	+	—
<i>Sphaerostoma bramae</i>	+	—
<i>Asymphylodora markewitschi</i>	+	—
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i>	+	—
<i>Diplostomum mergi</i>	+	—
<i>D. paraspathaceum</i>	+	—
<i>D. spathaceum</i>	+	—
<i>Tylodelphys clavata</i>	+	—
<i>Posthodiplostomum brevicaudatum</i>	+	—
<i>Paracoenogonimus ovatus</i>	+	—
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	—	+

1	2	3
<i>Paracanthocephalus tenuirostris</i>	—	+
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	+	—
<i>Raphidascaris acus</i> (L.)	—	+
<i>Philometra sanguinea</i>	+	—
<i>Capillaria brevispicua</i>	—	+
<i>Piscicola geometra</i>	+	+
<i>Ergasilus briani</i>	+	—
<i>E. sieboldi</i>	+	—
<i>Lernaea cyprinacea</i>	+	—
<i>Argulus foliaceus</i>	+	—
Всего	54	14

Примечание. В таблице использованы данные О. Н. Бауера (19486), С. Д. Титовой (1965), В. А. Ройтмана и А. М. Наумовой (1967), Т. А. Бочаровой (1977), В. А. Однокурцева (1979).

Таблица 16

Паразитофауна налима *Lota lota*

Вид паразита	Обь	Енисей	Лена	Колыма	Анадырь	Пенжина
1	2	3	4	5	6	7
<i>Hexamita salmonis</i>	+	+	+	+	—	+
<i>Sphaerospora cristata</i>	—	+	—	+	—	+
<i>Chloromyxum dubium</i>	+	—	+	+	—	+
<i>Ch. mucronatum</i>	+	+	—	+	—	+
<i>Caudomyxum nanum</i>	—	—	+	+	—	+
<i>Myxobolus mulleri</i>	+	+	+	—	—	+
<i>M. mulleriformis</i>	—	—	—	+	+	—
<i>Clugea anomala</i>	+	+	—	—	—	—
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Trichodina domerguei</i>	+	+	+	—	—	—
<i>Trichodinella lotae</i>	—	—	+	+	+	+
<i>Apiosoma megamicronucleata</i>	—	—	+	+	+	+
<i>Gyrodactylus lotae</i>	—	—	—	+	—	+
<i>Diplozoon paradoxum</i> (s.l.)	—	—	+	—	—	—
<i>Triaenophorus crassus</i> (pl.)	+	—	—	—	—	—
<i>T. nodulosus</i> (pl.)	+	+	+	+	+	+
<i>Eubothrium rugosum</i>	+	+	+	+	—	—
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	—	+	+	—	—	—
<i>Diphylobothrium latum</i> (pl.)	+	—	+	—	—	—
<i>Schistocephalus solidus</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Brachyphallus crenatus</i>	—	—	—	—	—	+
<i>Phyllodistomum megalorchis</i>	+	+	—	—	—	—
<i>Azygia lucii</i>	+	—	+	+	—	—
<i>A. robusta</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Crepidostomum farionis</i>	—	+	+	—	—	+
<i>Bunodera luciopercae</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Diplostomum paraspathaceum</i>	—	—	+	+	—	—
<i>D. spathaceum</i>	+	+	—	—	—	—

1	2	3	4	5	6	7
<i>Tylodelphys clavata</i>	+	-	+	-	-	-
<i>Raphidascaris acus</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Ascarophis skrjabini</i>	-	+	-	-	-	-
<i>Cystidicoloides tenuissima</i>	-	-	+	-	-	-
<i>Haplonema hamulatum</i>	+	+	+	+	-	+
<i>Camallanus lacustris</i>	+	-	+	+	-	-
<i>Capillaria salvelini</i>	-	-	-	-	+	-
<i>C. brevispicula</i>	-	-	+	-	-	-
<i>Neoechinorhynchus crassus</i>	-	+	+	-	-	-
<i>N. rutili</i>	+	+	+	+	-	-
<i>Paracanthocephalus tenuirostris</i>	-	-	+	-	-	+
<i>Echinorhynchus borealis</i>	+	+	+	-	-	-
<i>E. gadi</i>	-	+	+	-	-	-
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	-	+	+	-	-	+
<i>Corynosoma semerme</i>	-	-	+	-	-	-
<i>Hemiclepsis marginata</i>	+	-	+	-	-	-
<i>Cystobranchus mammilatus</i>	+	+	+	-	-	-
<i>Piscicola geometra</i>	-	+	+	-	-	+
<i>Ergasilus sieboldi</i>	+	-	-	-	-	-
<i>Salmincola lotae</i>	-	+	-	+	-	+
<i>Argulus foliaceus</i>	+	+	-	-	-	-
Всего	25	24	30	18	7	18

Примечание. +? — определение сомнительно. В таблице использованы данные О. Н. Бауера (1948а, б), С. Д. Титовой (1965), Н. М. Пронина (1966), В. А. Ройтмана и А. М. Наумовой (1967), В. Я. Трофименко (1969), С. М. Коновалова (1971), Н. М. Губанова и др. (1972а), Н. Г. Вознесенской (1976), А. А. Флоринской (1976), В. А. Однокурцева (1979).

Таблица 17

Паразитофауна девятииглой колюшки *Pungitius pungitius*

Вид паразита	Енисей	Лена	Охота	Камчатка
<i>Hexamita salmonis</i>	—	—	—	+
<i>Myxidium gasterostei</i>	—	—	—	+
<i>Sphaerospora elegans</i>	—	—	—	+
<i>Myxobilatus gasterostei</i>	—	—	+	—
<i>M. medius</i>	+	—	—	+
<i>Myxobolus mulleri</i>	—	—	+	—
<i>Henneguya pungitii</i>	—	—	—	+
<i>Glugea anomala</i>	—	—	—	+
<i>Chilodonella piscicola</i>	—	—	—	+
<i>Trichodina domerguei</i>	+	+	+	+
<i>T. tenuldens</i>	—	—	+	+
<i>Gyrodactylus bychowskyi</i>	—	—	—	+
<i>G. rarus</i>	—	—	+	—
<i>Triaenophorus crassus</i> (pl.)	+	—	—	—
<i>T. nodulosus</i> (pl.)	+	—	—	—
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	+	—	—	—
<i>Schistocephalus pungitii</i>	+	—	—	+
<i>Proteocephalus filicollis</i>	+	—	—	+
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	—	—	—	+
<i>Ph. folium</i>	—	—	+	—
<i>Crepidostomum farionis</i>	—	—	—	+
<i>Diplostomum pungitii</i>	—	—	+	+
<i>Ichthyocotylurus</i> sp.	—	—	+	—
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	+	—	+	+
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	+	—	—	—
<i>M. truttae</i>	+	—	—	—
<i>Anodonta yukonensis</i>	—	—	—	+
<i>Ergasilus auritus</i>	—	—	—	+
Всего	10	1	9	18

Примечание. В таблице использованы данные О. Н. Бауера (1948а, б), В. Я. Трофименко (1969), С. М. Коновалова (1971).

Паразитофауна окуня *Perca fluviatilis*

Вид паразита	Обь	Енисей	Лена	Колыма
1	2	3	4	5
<i>Sphaerospora pectinacea</i>	+	—	—	—
<i>Myxosoma anurus</i>	+	—	—	—
<i>Myxobolus ellipsoides</i>	+?	—	+?	—
<i>M. permagnus</i>	+	+	—	—
<i>Henneguya creplini</i>	+	—	—	—
<i>H. psorosperma</i>	+	+	+	—
<i>Plistophora acerinae</i>	+?	—	—	—
<i>Dermocystidium salmonis</i>	—	+?	+?	—
<i>Hemiofrya macrostoma</i>	—	—	+	—
<i>Trichodina acuta</i>	+	—	—	—
<i>T. domerguei</i>	+	+	+	—
<i>T. mutabilis</i>	+	—	—	—
<i>T. reticulata</i>	+	—	—	—
<i>T. urinaria</i>	+	+	+	+
<i>Trichodinella epizootica</i>	+?	—	+?	—
<i>Apiosoma amoebae</i>	+	—	—	—
<i>A. baueri</i>	+	—	+	—
<i>A. campanulata</i>	+	—	+	+
<i>A. conica</i>	—	—	—	+
<i>Epistylis lwoffi</i>	+	—	—	—
<i>Capriniana piscium</i>	—	—	+	+
<i>Ancyrocephalus paradoxus</i>	+?	+?	+?	—
<i>A. percae</i>	—	+	—	+
<i>Gyrodactylus cernuae</i>	+	—	—	—
<i>G. longiradix</i>	—	+	—	—
<i>Trienophorus nodulosus</i>	+	+	+	—
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	—	+	+	—
<i>Diphyllbothrium latum</i> (pl.)	+	—	—	—
<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>Ph. pseudofolium</i>	—	—	+	—
<i>Azygia lucii</i>	+	—	+?	—
<i>Bunodera luciopercae</i>	+	+	+	+
<i>Allocreadium laymani</i>	—	+?	—	—
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	+	—	—	—
<i>I. platycephalus</i>	—	—	+	—
<i>I. variegatus</i>	+	+	+	+
<i>Diplostomum yogoenum</i>	+	—	—	—
<i>D. paraspathaceum</i>	+	—	—	—
<i>D. spathaceum</i>	+	+	+	—
<i>Tylodelphys clavata</i>	+	—	+	—
<i>Paracoenogonimus ovatus</i>	+	—	—	—
<i>Posthodiplostomum brevicaudatum</i>	+	—	—	—
<i>Echinostoma revolutum</i>	—	—	+	—
<i>Raphidascaris acus</i>	+	+	+	+
<i>Cystidicoloides tenuissima</i>	—	—	+	—
<i>Haplonema hamulatum</i>	+	—	—	—
<i>Camallanus lacustris</i>	+	+	+	—

1	2	3	4	5
<i>Capillaria salvelini</i>	—	+	—	—
<i>C. brevispicula</i>	—	—	+	—
<i>Eustrongylides</i> sp.	+	—	+	—
<i>Desmidocercella numidica</i>	—	—	+	—
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	+	+	+	+
<i>Echinorhynchus borealis</i>	+	+	+	—
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	—	+	+	—
<i>Pomphorhynchus laevis</i>	+	—	—	—
<i>Piscicola geometra</i>	+	—	—	—
<i>Anodonta cygnea</i>	+	—	—	—
<i>Unionicola crassipes</i>	—	+	—	—
<i>Achtheres percarum</i>	+	+	+	—
<i>Ergasilus briani</i>	—	—	+	—
<i>E. sieboldi</i>	+	—	+	—
<i>Argulus foliaceus</i>	+	+	—	—
Всего	4S	26	36	8

Примечание. +? — определение сомнительно. В таблице использованы данные О. Н. Бауера (1948а, б), А. А. Спасского и В. А. Ройтмана (1960), Н. М. Пронина и Э. М. Цыкуновой (1963), С. Д. Титовой (1965), Н. М. Пронина (1966), В. А. Ройтмана и А. М. Наумовой (1967), Н. М. Губанова с соавторами (1972а), Н. Г. Вознесенской (1976), А. А. Флоринской (1976), Т. А. Бочаровой (1977), В. А. Однокурцева (1979).

Таблица 19

Паразитофауна *Coitus cognatus*

Вид паразита	Анадырь	Северная Америка
<i>Myxobilatus yukonensis</i>	—	+
<i>Myxobolus mulleri</i>	+	—
<i>Dactylogyrus buddi</i>	—	+
<i>Gyrodactylus bairdi</i>	—	+
<i>G. cotti</i>	+	—
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (pl.)	—	+
<i>T. stizostedionis</i> (pl.)	—	+
<i>Schistocephalus solidus</i> (pl.)	+	+
<i>Proteocephalus dubius</i>	+	—
<i>P. tumidocollis</i>	—	+
<i>Phyllodistomum simile</i>	+	—
<i>Crepidostomum metoecus</i>	—	+
<i>Diplostomum spathaceum</i>	—	+
<i>Raphidascaris acus</i> (l.)	+	+
<i>Rhabdochona cotti</i>	—	+
<i>Cucullanus truttae</i>	+	—
<i>Capillaria salvelini</i>	+	—
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	—	+
Всего	8	12

Примечание. В таблице использованы данные В. Я. Трофименко (1969), L. Margolis, J. Arthur (1979).

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. Краткая характеристика района исследований	5
Глава 2. Материал и методика	9
Глава 3. Эколого-фаунистический анализ паразитофауны	11
Семейство Acipenseridae	11
Семейство Salmonidae	13
Семейство Coregonidae	22
Семейство Thymallidae	31
Семейство Osmeridae	35
Семейство Esocidae	36
Семейство Catostomidae	40
Семейство Cyprinidae	42
Семейство Gadidae	53
Семейство Gasterosteidae	55
Семейство Percidae	56
Семейство Cottidae	57
Глава 4. Зоогеографический анализ паразитофауны и пути ее становления	60
4.1. Выбор единицы зоогеографического анализа	61
4.2. Фаунистические комплексы северо-востока Азии	63
4.3. История формирования паразитофауны	92
4.4. Зоогеографическое районирование	113
Заключение	121
Литература	122
Приложение	129

CONTENTS

Introduction.	3
Chapter 1. Brief character of the explored area.	5
Chapter 2. Material and methods.	9
Chapter 3. Ecological and faunistic analysis of parasite fauna	11
Family Acipenseridae.	11
Family Salmonidae.	13
Family Coregonidae.	22
Family Thymallidae.	31
Family Osmeridae.	35
Family Esocidae.	36
Family Catostomidae.	40
Family Cyprinidae.	42
Family Gadidae.	53
Family Gasterosteidae.	55
Family Percidae.	56
Family Cottidae	57
Chapter 4. Zoogeographical analysis of parasite fauna and the history of its formation.	60
4.1. Choice of unit of zoogeographical analysis.	61
4.2. Faunistic complexes of North-East Asia	63
4.3. History of parasite fauna formation.	92
4.4. Zoogeographical zoning	113
Conclusion	121
References	122
Supplement	129

Олег Николаевич Пугачев

**ПАРАЗИТЫ ПРЭСНОВОДНЫХ РЫБ
СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ**

Утверждено к печати
Зоологическим институтом АН СССР
План 1984 г.

Редактор *Т. А. Асанович*

Сдано в набор 10.05.84. Подписано к печати 7.05.84. М-30695. Формат 60X90¹/16.
Бумага типографская. Гарнитура литературная. Печать офсетная. Печ. л. 9,75.
Усл.-печ. л. 9,07. Уч.-изд. л. 10. Тираж 700 экз. Заказ № 656. Цена 1 р. 50 к.

Зоологический институт АН СССР, 199034, Ленинград, Университетская наб., 1
Типография № 2 Ленуприздата, 191104, Ленинград, Литейный пр., 55.