

# **СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ КАМЧАТКИ И ПРИЛЕГАЮЩИХ МОРЕЙ**

**Доклады  
XV международной  
научной конференции,  
18–19 ноября 2014 г.**

**Conservation of biodiversity of Kamchatka  
and coastal waters**

Proceedings of XV international scientific conference  
Petropavlovsk-Kamchatsky, 18–19 November 2014



**СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ  
КАМЧАТКИ И ПРИЛЕГАЮЩИХ МОРЕЙ**

**Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей** : Доклады XV международной научной конференции, посвященной 80-летию со дня основания Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2015. – 136 с. : ил.

ISBN 978-5-9610-0254-6

Сборник включает отдельные доклады состоявшейся 18–19 ноября 2014 г. в Петропавловске-Камчатском XV международной научной конференции по проблемам сохранения биоразнообразия Камчатки и прилегающих к ней морских акваторий. Рассматривается история изучения и современное биоразнообразие отдельных групп флоры и фауны полуострова и прикамчатских вод. Обсуждаются различные аспекты сохранения биоразнообразия в условиях возрастающего антропогенного воздействия.

УДК 57 (265.53)  
ББК 28.688

Редакционная коллегия:

В. Ф. Бугаев, д.б.н., А. М. Токранов, д.б.н. (отв. редактор), О. А. Чернягина

Перевод на английский язык Е. М. Ненашевой

Издано по решению Ученого Совета КФ ТИГ ДВО РАН

## ПЕРВЫЕ СВЕДЕНИЯ О ПАРАЗИТАХ ГОЛЬЦА *SALVELINUS MALMA* ОЗЕРА КРОКУР (ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА)

О. Ю. Бусарова\*, Л. А. Анисимова\*\*, Г. Н. Маркевич\*\*\*

\*Приморская государственная сельскохозяйственная академия, Уссурийск

\*\*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва

\*\*\*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

В статье приводятся первые сведения о паразитах, питании и экологии мальмы из озера-маара Крокур (Восточная Камчатка). У рыб этого водоёма отмечено 13 видов пресноводных паразитов: *Trichodina* sp., *Myxobolus arcticus*, *M. neurobius*, *Myxidium salvelini*, *Henneguya zschokki*, *Crepidostomum farionis*, *Diplostomum* sp., *Cyathocephalus truncatus*, *Diphyllbothrium ditremum*, *Eubothrium salvelini*, *Proteocephalus longicollis*, *Cucullanus truttae*, *Sterliadochona ephemeridarum*, *Philonema oncorhynchi*. Мальма оз. Крокур питается как планктоном, так и бентосом, не переходя к ихтиофагии. Популяция рыб неоднородна по пищевым предпочтениям: наблюдается некоторое смещение трофических векторов в планкто- или бентофагию без видимых морфологических адаптаций у рыб. По характеру зараженности паразитами мальма оз. Крокур наиболее сходна с мальмой р. Кроноцкой и значительно отличается от гольца из ближайшего маара – озера Дальнего (Узон).

## PRIMARY DATA ABOUT PARASITES OF CHARR *SALVELINUS MALMA* FROM THE KROKUR LAKE (EASTERN KAMCHATKA)

O. Yu. Busarova\*, L. A. Anisimova\*\*, G. N. Markevich\*\*\*

\*Primorskaya State Academy of Agriculture, Ussuriisk

\*\*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow

\*\*\*Lomonosov Moscow State University

This article represents primary data about parasites, feeding and life history of Dolly Varden of explosion crater Krokur Lake (East Kamchatka). Thirteen parasite species were observed in these fishes: *Trichodina* sp., *Myxobolus arcticus*, *M. neurobius*, *Myxidium salvelini*, *Henneguya zschokki*, *Crepidostomum farionis*, *Diplostomum* sp., *Cyathocephalus truncatus*, *Diphyllbothrium ditremum*, *Eubothrium salvelini*, *Proteocephalus longicollis*, *Cucullanus truttae*, *Sterliadochona ephemeridarum*, *Philonema oncorhynchi*. Dolly Varden of lake Krokur feeds either on plankton or on benthos, but never switches to predatory feeding. The fish population was segregated on their food preferences: the minor shifts to planktivorous or benthivorous feeding strategy were observed, no morphological adaptations were found for these groups of fishes. By the parasite assembly Dolly Varden from Krokur Lake is more similar to Dolly Varden of Kronotskaya River than to charrs of nearest explosion crater lake Dal'nee in the Uzon Valley.

На Камчатке гольцы рода *Salvelinus* распространены повсеместно и представлены проходной и жилой формами. Жилые популяции гольцов, помимо рек и озер, населяют самые необычные биотопы: термальные и вулканические ручьи и реки (Есин и др., 2011, 2014), профундаль и абиссаль глубоководных озер (Маркевич и др., 2014), кратеры вулканов (Есин и др., 2014а, 2015), высокогорные озера (Бугаев, Кириченко, 2008; Маркевич и др., 2011). Уникальная способность гольцов к эффективной адаптации, часто в экстремальных условиях, позволяет с успехом использовать их в качестве объекта для изучения механизмов микроэволюционных процессов. Начальным этапом специализации форм рыб принято считать их экологическую дифференциацию и прежде всего по типу питания (Schluter, 1996, 2001). Одним из лучших информативных методов в изучении экологии рыб, в том числе и трофической специализации близкородственных симпатричных форм, является экологический анализ фауны их паразитов (Шедько, 1990; Буторина и др., 2008, 2009, 2011; Горовая, 2008; Frandsen et al., 1989; Knudsen et al., 2004).

«... В 3 км от истока р. Кроноцкая расположено озеро-маар Крокур...» (цит. по: Крохин, Куренков, 1953), в котором обитает изолированная популяция гольца *Salvelinus malma*. Несмотря на широкомасштабность исследований гольцов озерно-речной системы Кроноцкая (Викторовский, 1978; Буторина и др., 2008; Павлов и др., 2013; Маркевич и др., 2014; и др.) рыбы оз. Крокур и их паразиты до настоящего времени оставались неизученными.

Цель данной работы – провести экологический анализ паразитофауны гольца *Salvelinus malma* из оз. Крокур и изучить экологические особенности этих рыб.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Озеро-маар Крокур расположено в восточной части Камчатского полуострова на территории Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника, в трех километрах от истока реки Кроноцкой (рис. 1). Озеро образовалось в воронке на месте холодного взрыва газа около 4300 лет (Белоусов, Белоусова, 2006). Его площадь составляет 800 м<sup>2</sup>, средняя глубина – 22.5 м, максимальная – 25 м. Озеро питается атмосферными осадками и грунтовыми водами (Крохин, Куренков, 1953). В настоящее время оно совершенно изолировано от каких-либо водотоков. В озере обитает несколько видов планктонных (Крохин, Куренков, 1953) и бентосных организмов и голец *Salvelinus malma*.

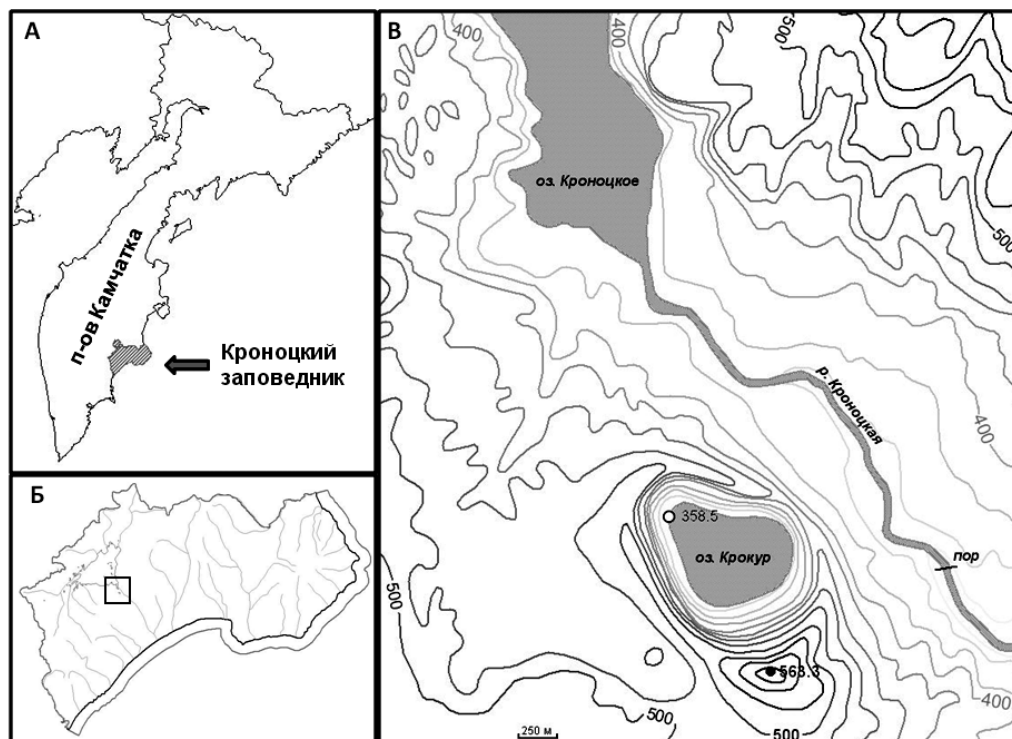


Рис. 1. Кроноцкий заповедник (А), расположение оз. Крокур в заповеднике (Б), прилегающая к оз. Крокур территория (В)

Материалом для работы послужили сборы паразитов с 17 экз. мальмы, отловленных в оз. Крокур в июле 2014 г. Отлов рыб осуществляли жаберными сетями (шаг ячеи 20, 25, 30, 35 и 45 мм). Рыб фиксировали 4%-м раствором формальдегида. Перед исследованием рыб отмачивали в течение 10 дней с периодической сменой воды. У всех особей измеряли длину по Смитту (АС, см) и массу тела (m, г). Средняя длина рыб составила 18.3 (11.3–20.0) см, средняя масса – 65.5 (35.6–81.5) г. Большинство рыб имело III стадию зрелости гонад.

Рыб обследовали методом полного паразитологического вскрытия по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985), но не были исследованы поверхность тела, плавники и желчные пузыри на наличие простейших. Видовую принадлежность паразитов устанавливали по «Определителю паразитов пресноводных рыб СССР» (Определитель..., 1987). В работе использованы традиционные показатели зараженности (Буторина и др., 2008): экстенсивность инвазии (ЭИ) – доля зараженных рыб в выборке в %; интенсивность инвазии (ИИ) – среднее число особей паразитов в отдельной инвазированной рыбе; средняя интенсивность инвазии (ИИср) – сумма всех особей паразитов одного вида, деленная на число зараженных особей хозяина; индекс обилия (ИО) – среднее число паразитов на одну особь в изученной выборке хозяина.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего у крокурской мальмы было обнаружено 14 видов пресноводных паразитов, относящихся к 5 классам: Protozoa, Mxosporidia, Trematoda, Cestoda, Nematoda (табл. 1). Все виды входят в состав пресноводного комплекса и широко распространены на Камчатке (Коновалов, 1971; Горюва, 2008; Буторина и др., 2011).

Таблица 1. Паразиты гольцов озера Крокур

Вид паразита	ЭИ	ИИ		ИО
		ИИ ср.	ИИ lim	
<i>Trichodina nigra</i>	29.4	-	-	-
<i>Myxobolus arcticus</i>	11.8	-	-	-
<i>M. neurobius</i>	11.8	-	-	-
<i>Myxidium salvelini</i>	47.1	-	-	-
<i>Henneguya zschokki</i>	58.8	-	-	-
<i>Crepidostomum farionis</i>	58.8	9.2	1–35	5.4
<i>Diplostomum</i> sp.	52.9	6.0	1–34	3.2
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	35.3	16.5	1–60	5.8
<i>Diphyllbothrium ditremum</i>	11.8	1.0	1	0.1
<i>Eubothrium salvelini</i>	64.7	23.4	1–60	15.1
<i>Proteocephalus longicollis</i>	5.8	2.0	2	0.1
<i>Cucullanus truttae</i>	41.2	1.9	1–4	0.8
<i>Sterliadochona ephemeridarum</i>	64.7	2.7	1–7	1.8
<i>Philonema oncorhynchi</i>	47.1	4.3	1–10	2.0

Примечание: ЭИ – экстенсивность инвазии, ИИ – интенсивность инвазии, ИО – индекс обилия.

Ресничные инфузории *Trichodina nigra* единично локализовались на жаберных лепестках у 4 из обследованных рыб.

Микоспоридии представлены у рыб 4 видами: *Myxobolus arcticus*, *M. neurobius*, *Myxidium salvelini* и *Henneguya zschokki*, которые локализовались в продолговатом мозге, мочевом пузыре и в толще кожи, соответственно. Облигатными хозяевами этих паразитов являются олигохеты (Wolf, Markiw, 1984), из кишечника которых актиноспоры выходят в воду и активно, через покровы, проникают в рыб.

Трематоды у рыб оз. Крокур представлены двумя видами: *Crepidostomum farionis* и *Diplostomum* sp. *C. farionis* – кишечный гельминт, который встречается у 55.6 % рыб в озере. Его жизненный цикл связан с моллюсками из семейств Sphaeriidae и Euglesidae (первые промежуточные хозяева) (Буторина, Синьбокова, 1987; Прозорова, Шедько, 2003) и амфиподами и/или личинками поденок (вторые промежуточные хозяева), при питании которыми рыбы заражаются этими паразитами (Caira, 1989; Шедько, 2003; Орловская, 2010). *Diplostomum* sp. локализовался во внутренней среде глаз у 50 % обследованных рыб. Заражение рыб диплостомидами происходит при контакте с моллюсками *Radix* и *Limnea* (Прозорова, Шедько, 2003). Церкарии активно проникают в рыб через кожу и заносятся кровотоком в глаза (Размашкин, 1990). Трематоды рода *Diplostomum* используют рыб в качестве дополнительных хозяев, основные хозяева – рыбоядные птицы (Судариков и др., 2002).

У мальмы оз. Крокур отмечено 4 вида цестод: *Cyathocephalus truncatus*, *Diphyllbothrium ditremum*, *Eubothrium salvelini* и *Proteocephalus longicollis*. Заражение рыб *C. truncatus* происходит при питании гаммарусами (Буторина, 1985; Соколов, Гордеев, 2014; Vik, 1958; Knudsen et al., 2004). Остальные виды цестод в качестве промежуточных хозяев используют планктонных ракообразных (Авдеева и др., 1983; Делямуре и др., 1985; Vik, 1963; Boyce, 1974).

Крокурский голец заражен тремя видами нематод: *Cucullanus truttae*, *Sterliadochona ephemeridarum* и *Philonema oncorhynchi*. Жизненный цикл *C. truttae* остается до конца не выясненным (Соколов, 2010). *S. ephemeridarum* заражает рыб при питании поденками и их личинками (Moravec, 1971; De, Moravec, 1979; Nagasawa et al., 1987). Как правило, зараженность рыб этими видами гельминтов используют в качестве маркера пребывания и питания рыб в проточных водах (ручьях, речках) (Буторина и др., 1980). Однако оз. Крокур является совершенно изолированным и не имеет каких-либо притоков. Нематоду полости тела *Ph. oncorhynchi* рыбы приобретают, потребляя планктон (Platzer, Adams, 1967; Ko, Adams, 1969).

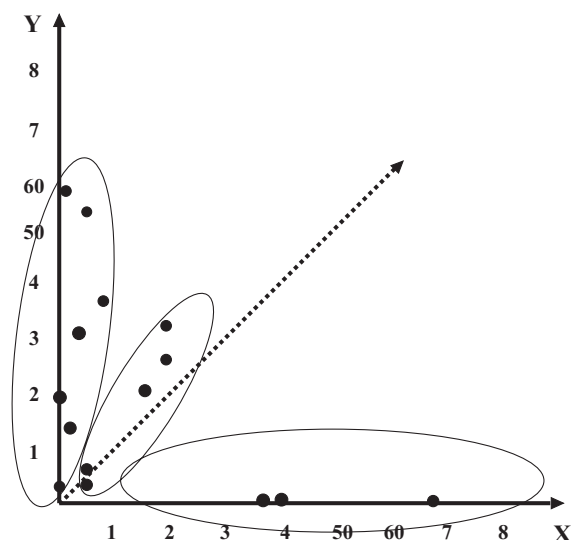
По полученным нами данным паразитологического анализа крокурская мальма питается как планктоном (зараженность *D. ditremum*, *E. salvelini*, *P. longicollis*, *Ph. oncorhynchi*), так и бентосом (инвазия *C. farionis*, *C. truncatus*, *S. ephemeridarum*).

Кишечники рыб содержали прежде всего личинок хирономид и в меньшем числе – моллюсков, гаммарусов и планктонных ракообразных.

Показатели зараженности рыб оз. Крокур всеми видами паразитов достаточно низкие (максимальный индекс обилия 15.1 отмечен лишь для цестоды *E. salvelini*), гораздо ниже, чем для расположенного рядом оз. Кроноцкого (Буторина и др., 2008).

По зараженности паразитами, передающимися через планктонные и бентосные организмы, популяция гольца оказалась неоднородной. Рыбы в выборке разделились на три группы: инвазированные преи-

мощественно планктонными видами паразитов, преимущественно бентосными видами и рыбы, у которых паразиты этих двух групп представлены практически в равном соотношении (рис. 2). При этом все рыбы были морфологически идентичны и не имели каких-либо внешних морфологических различий (например, форма рта – верхний или нижний и др.). У крокурской мальмы, видимо, существует тенденция зависимости характера питания от размера рыб. Мелкие рыбы длиной 11 см потребляли исключительно планктон, рыбы среднего размера (16–20 см) имели смешанное питание. Зависимость выбора объектов питания от размера рыб в средней размерной группе не выявлена. У этих рыб каннибализм не отмечен.



**Рис. 2.** Распределение паразитов, передающихся через планктон и бентос, у рыб оз. Крокур, где ось X – число особей паразитов, передающихся бентосными организмами; ось Y – число особей паразитов, передающихся планктонными организмами; точки – отдельные рыбы

Мы провели сравнение паразитофауны мальмы оз. Крокур с другими, сходными, по нашему мнению, популяциями мальмы (табл. 2).

**Таблица 2.** Паразитофауна мальмы оз. Крокур, р. Кроноцкой и оз. Дальнего (Узон)

Вид паразита	оз. Крокур	оз. Дальнее <sup>1</sup>	р. Кроноцкая <sup>2</sup>	Белый голец оз. Кроноцкого <sup>3</sup>
<i>Trichodina</i> sp.	+	0	Нет данных	Нет данных
<i>Myxobolus arcticus</i>	+	0	Нет данных	+
<i>M. neurobicus</i>	+	0	Нет данных	0
<i>Myxidium salvelini</i>	+	0	Нет данных	0
<i>Henneguya zschokki</i>	+	+	0	+
<i>Chloromyxum coregoni</i>	0	+	Нет данных	0
<i>Chloromyxum wardi</i>	0	0	Нет данных	+
<i>Diplostomum</i> sp.	3	0	Нет данных	28.4
<i>Crepidostomum farionis</i>	5.1	0	0.9	65.8
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	5.5	0	0.1	21.4
<i>Diphyllbothrium ditremum</i>	0.2	0	0.1	0
<i>Eubothrium salvelini</i>	14.3	5.4	1.0	0.8
<i>Proteocephalus longicollis</i>	0.1	0.4	0.3	25.7
<i>Cucullanus truttae</i>	0.7	0.2	3.1	0.3
<i>Cystidicola farionis</i>	0	0	0.7	9.3
<i>Sterliadochona ephemeridarum</i>	1.7	0	0.3	0.6
<i>Philonema oncorhynchi</i>	1.9	0	1.9	0.4
<i>Neoechinorhynchus salmonis</i>	0.9	0	0.7	0.8

Примечание: <sup>1</sup> – по данным Бусаровой и Есина (2015); <sup>2</sup> – по данным Буториной с соавторами (2008); <sup>3</sup> – по данным Кнудсена с соавторами (в печати).



В озере-мааре Дальнем, расположенном в кальдере вулкана Узон, также обитает локальная изолированная популяция мальмы (Есин и др., 2014а). Маар Дальнего был образован 3300 лет назад (Белоусов, Белоусова, 2006), что на тысячу лет позже, чем маар Крокура. У дальнеозерского гольца отмечено лишь 5 видов паразитов при очень низких значениях инвазии (Бусарова, Есин, 2015). Причем все они передаются через планктонные виды беспозвоночных. Возникает предположение о конвергентном сходстве мальмы из двух расположенных сравнительно неподалеку друг от друга мааровых озер. Однако эти рыбы значительно различаются как по морфологии, так и по экологии. Дальнеозерский голец имеет характерную крупную голову, прогонистое тело и другие морфологические особенности (Есин и др., 2014а). Молодь этих рыб питается планктоном и по достижении размера всего 11 см начинает переходить на питание собственной молодью (Есин и др., 2014а; Бусарова, Есин, 2015). Крокурская мальма характерных морфологических отличий не имеет, экологически относится к эврифагам и не переходит к ихтиофагии. У этих рыб есть одна общая черта, практически несвойственная другим популяциям мальмоидных гольцов Камчатки. Их молодь питается планктоном. В других водоемах молодь мальмы обычно начинает свое питание с бентоса (Буторина, 1978).

В географическом аспекте к крокурской мальме наиболее близка туводная мальма из р. Кроноцкой. Эти рыбы держатся ниже речных порогов. Здесь сравнение можно провести только по зараженности рыб кишечными гельминтами (Буторина и др., 2008). Гельминтофауна мальмы из р. Кроноцкой богаче лишь на 1 вид, это *Cystidicola farionis* – нематода плавательного пузыря. Значения индексов обилия всеми гельминтами находятся примерно на одном уровне. Паразитофауна крокурской мальмы и мальмы р. Кроноцкой оказалась наиболее сходной.

Мы сравнили также гольцов из оз. Крокур с белым гольцом оз. Кроноцкого той же размерной группы. Белый голец – самая многочисленная форма в Кроноцком озере. Это эврифаг, который питается бентосом, планктоном и рыбами (Маркевич и др., 2014). Качественный состав паразитов белого гольца длиной до 20 см очень сходен с таковым крокурских гольцов. Однако в оз. Крокур в среднем на 1 рыбу приходится максимум 14 экз. гельминтов, а в оз. Кроноцком – 65 экз. (табл. 2).

Необычайно высокие показатели зараженности гельминтами рыб оз. Кроноцкого отмечали многие исследователи (Павлов и др., 2003; Атрашкевич и др., 2005; Буторина и др., 2008, 2014; Бусарова и др., 2014). Экстремально высокую численность паразитов в оз. Кроноцком объясняли эффектом Кребса (Буторина и др., 2008), когда в островных (изолированных) популяциях наблюдается повышенный паразитарный фон по сравнению с открытыми (материковыми) экосистемами, это связано с тем, что паразиты не удаляются из водоема, а накапливаются там (Воронов, 1987). Однако в изолированных озерах Крокур и Дальнее наблюдается обратная ситуация – очень низкая зараженность рыб паразитами.

Таким образом, проведенный анализ паразитофауны мальмы оз. Крокур показал, что состав паразитов достаточно разнообразен и включает виды с простыми и сложными (двух- и треххозяйными) жизненными циклами; по зараженности паразитами мальма оз. Крокур является эврифагом с некоторыми тенденциями в сторону предпочтения планктона или бентоса, экологически мальма оз. Крокур близка мальме из р. Кроноцкой.

Авторы благодарны д.б.н., профессору Т. Е. Буториной (ФГБОУ ВПО «Дальрыбвтуз») за ценные рекомендации при работе над рукописью и С. В. Рамусь за помощь в обработке материала. В сборе материала неоценимую помощь оказали Ф. В. Казанский и Т. П. Егоров (Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник).

## ЛИТЕРАТУРА

- Аникиева Л. В., Малахова Р. П., Иешко Е. П. 1983. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. – Л. : Наука. – 167 с.
- Атрашкевич Г. И., Орловская О. М., Михайлова Е. И. и др. 2005. Гельминты лососевых рыб Кроноцкого озера (Камчатка) // Матер. II межрегион. науч. конф. Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. – Новосибирск : Комп. Арт-Авеню. – С. 8–10.
- Белоусов А. Б., Белоусова М. Г. 2006. Закономерности распределения и механизм извержений мааров полуострова Камчатка // Докл. Академии Наук. Т. 406. – С. 1–4.
- Бугаев В. Ф., Кириченко В. Е. 2008. Нагульно-нерестовые озера азиатской нерки. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – 280 с.
- Бусарова О. Ю., Буторина Т. Е. 2014. Сообщество паразитов ушковского гольца (*Salvelinus malma*) (Камчатка) // Систематика и экология паразитов. Тр. центра паразитологии. – М. : изд-во КМК. – С. 45–47.
- Бусарова О. Ю., Есин Е. В. 2015. Паразитофауна гольцов (*Salvelinus*, Salmonidae) озерно-речной системы кальдере Узон (Камчатка) // Вopr. ихтиологии (в печати).
- Буторина Т. Е. 1978. Экологический анализ паразитофауны гольцов (род *Salvelinus*) рек Камчатки и Охоты // Дис. .... канд. биол. наук. – Баку. – 182 с.
- Буторина Т. Е. 1985. Некоторые вопросы популяционной биологии гельминтов лососевых рыб озера Азабачьего (Камчатка) // Биол. исслед. лососевых. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР. – С. 169–184.

Буторина Т. Е., Пугачев О. Н., Хохлов П. П. 1980. Некоторые вопросы экологии и зоогеографии гольцов рода *Salvelinus* тихоокеанского бассейна // Популяционная биология и систематика лососевых. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР. – С. 82–95.

Буторина Т. Е., Синебокова М. Б. 1987. К фауне личинок трематод из пресноводных моллюсков Камчатки // Биология и систематика гельминтов животных Дальнего Востока. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР. – С. 86–100.

Буторина Т. Е., Шедько М. Б., Горовая О. Ю. 2008. Экологические особенности гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) бассейна озера Кроноцкого (Камчатка) по паразитологическим данным // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 5. – С. 652–667.

Буторина Т. Е., Бусарова О. Ю., Ермоленко А. В. 2011. Паразиты гольцов (Salmonidae: *Salvelinus*) Голарктики. – Владивосток : Дальнаука. – 281 с.

Быховская-Павловская И. Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. – Л. : Наука. – 121 с.

Викторовский Р. М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. – М. : Наука. – 106 с.

Воронов А. Г. 1987. Биогеография с основами экологии. – М. : МГУ. – 264 с.

Горовая О. Ю. 2008. Экологические особенности гольцов рода *Salvelinus* (Salmoniformes: Salmonidae) Камчатки: анализ фауны и сообществ паразитов // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток. – 23 с.

Делямуре С. Л., Скрябин А. С., Сердюков А. М. 1985. Основы цестодологии. Т. XI. Дифиллоботрииды – ленточные гельминты человека, млекопитающих и птиц. – М. : Наука. – 199 с.

Есин Е. В., Сорокин Ю. В., Леман В. Н. 2011. Особенности ихтиофауны и экстремальные условия обитания в дельте реки вулканического района (р. Фальшивая, Юго-Восточная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 1. – С. 34–41.

Есин Е. В., Сорокин Ю. В., Метальникова К. В. 2014. Биология жилой мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) из реки с повышенной природной концентрацией токсикантов и взвеси (восточный вулканический пояс Камчатки) // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 1. – С. 68–77.

Есин Е. В., Мюге Н. С., Коваль О. О., Сорокин Ю. В. 2014а. Изолированные гольцы рода *Salvelinus* из озёр кальдеры Узон на Камчатке. I. Голец озера Дальнее // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 6. – С. 704–715.

Есин Е. В., Мюге Н. С., Коваль О. О., Сорокин Ю. В. 2015. Изолированные гольцы рода *Salvelinus* из озёр кальдеры Узон на Камчатке. II. Голец озера Центральное // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 1. – С. 82–94.

Коновалов С. М. 1971. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka*. – Л. : Наука. – 229 с.

Крохин Е. М., Куренков И. И. 1953. Кратерное озеро Крокур у истока р. Кроноцкой. Отчет о НИР. – Петропавловск-Камчатский. – 9 с.

Маркевич Г. Н., Лепская Е. В., Исаев В. А., Бонк Т. В., Свириденко В. Д., Чебанова В. В., Генкал С. И., Введенская Т. Л. 2011. Природные условия, микрофлора и фауна Верхнеавачинских озер (Камчатка) // Изв. ТИНРО. Т. 164. – С. 312–329.

Маркевич Г. Н., Анисимова Л. А., Салтыкова Е. А., Бочарова Е. С., Бусарова О. Ю., Есин Е. В., Кнудсен Р. 2014. Разнообразие и особенности биологии эндемичных форм гольца *Salvelinus malma* из бассейна оз. Кроноцкого // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Тез. докл. XV межд. науч. конф. (Петропавловск-Камчатский, 18–19 ноября 2014 г.). – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 325–330.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3. Паразитические многоклеточные (Вторая часть). 1987. – Л. : Наука. – 583 с.

Орловская О. М. 2010. Новые сведения о жизненных циклах некоторых видов трематод прибрежных вод Северного Приохотья // Тр. Центра паразитологии института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. Т. 46. – С. 186–197.

Павлов С. Д., Ретин М. Ю., Пивоваров Е. А. 2003. Популяционное разнообразие гольцов (род *Salvelinus*) озера Кроноцкого. Морфобиологические особенности // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. IV науч. конф. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. – С. 257–260.

Павлов С. Д., Кузицин К. В., Груздева М. А., Сенчукова А. Л., Пивоварова Е. А. 2013. Фенетическое разнообразие и пространственная структура гольцов (*Salvelinus*) озерно-речной системы Кроноцкая (Восточная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 6. – С. 645–670.

Прозорова Л. А., Шедько М. Б. 2003. Моллюски озера Азабачье (Камчатка) и их биоценоотическое значение // Тр. КФ ТИГ ДВО РАН. Вып. IV. – Петропавловск-Камчатский : Камчат. печатн. двор. – С. 120–151.

Размашкин Д. А. 1990. Типы проникновения в рыб церкарий рода *Diplostomum* // IX всесоюзное совещание по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. (Петрозаводск, март 1991). – Л. : ЗИН АН СССР. – С. 110–111.

Соколов С. Г., Гордеев И. И. 2014. Зараженность озерного бокоплава *Gammarus lacustris* Sars, 1863 (Amphipoda: Gammaridae) гельминтами в оз. Кроноцкое (Камчатка) // Паразитология. Т. 48. Вып. 4. – С. 325–335.

Соколов С. Г. 2010. Паразиты сеголеток камчатской микижи *Parasalmo mykiss mykiss* (Osteichthyes: Salmonidae) в р. Ухолок (Северо-Западная Камчатка) // Паразитология. № 44 (4). – С. 336–342.

Судариков В. Е., Шигин А. А., Курочкин Ю. В., Ломакин В. В., Стенько Р. П., Юрлова Н. И. 2002. Метациркурии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России // Метациркурии трематод – паразиты гидробионтов России. Т. 1. – М. : Наука. – 298 с.

Шедько М. Б. 1990. Экологическая дифференциация молоди нерки озера Азабачьего (Камчатка) с использованием паразитов-индикаторов // IX Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. (Петрозаводск, март 1991). – Л. : ЗИН АН СССР. – С. 144–146.

Шедько М. Б. 2003. К биологии и распространению *Crepidostomum chaenogobii* (Digenea: Allocreadiidae) // Паразиты рыб: современные аспекты изучения. Матер. конференции, посвященной памяти д.б.н., проф. Б. И. Купермана (2 августа 2003, пос. Борок). – Борок : ИБВВ. – С. 58–59.



- Boyce N. P. J. 1974. Biology of *Eubothrium salvelini* (Cestoda: Pseudophyllidea), a parasite of juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) of Babine Lake, British Columbia // J. Fish. Board Can. Vol. 31. № 11. – P. 1735–1742.
- Caira J. N. 1989. A revision of the North America papillose Alloeocreadiidae (Digenea) with independent cladistic analyses of larva and adult forms // Bull. Univ. Nebraska State Mus. Vol. 11. № 3. – 58 p.
- De N. C., Moravec F. 1979. Some new data on the morphology and development of the nematode *Cystidicoloides tenuissima* (Zeder, 1800) // Folia parasitol. Vol. 26. – P. 231–237.
- Frandsen F., Malmquist H. J., Snorrason S. S. 1989. Ecological parasitology of polymorphic arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Lake Thingvallavatn, Iceland // J. Fish Biol. V. 34. – P. 281–297.
- Knudsen R., Curtis M. A., Kristoffersen R. 2004. Aggregation of helminths: the role of feeding behaviour of fish hosts // J. Parasitol. Vol. 90. – P. 1–7.
- Ko R. C., Adams J. R. 1969. The development of *Philonema oncorhynchi* (Nematoda: Philometridae) in *Cyclops bicuspidatus* in relation to temperature // Can. J. Zool. Vol. 47. – P. 307–312.
- Moravec F. 1971. Studies on the development of the nematode *Cystidicoloides tenuissima* (Zeder, 1800) // Vestn. C. S. Spolei. Zool. Vol. 35. № 1. – P. 43–55.
- Nagasawa K., Urawa Sh., Awakura T. 1987. A Checklist and bibliography of parasites of salmonids of Japan // Sci. Rep. Hokk. Salmon Hatchery. № 41. – P. 1–75.
- Platzer E. G., Adams J. R. 1967. The life history of a dracunculoid *Philonema oncorhynchi* in *Oncorhynchus nerka* // Can. J. Zool. Vol. 45. – P. 31–43.
- Schluter D. 1996. Ecological speciation in postglacial fishes // Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 351. – P. 807–814.
- Schluter D. 2001. The ecology and origin of species // Trends Ecol. Evol. Vol. 16. – P. 372–380.
- Wolf K., Markiw M. E. 1984. Biology contravenes taxonomy in the Myxozoa: new discoveries show alternation of invertebrate and vertebrate hosts // Science. Vol. 225. – P. 1449–1452.
- Vik R. 1958. Studies of the helminth fauna of Norway. II. Distribution and life cycle of *Cyathocephalus truncatus* (Pallas, 1781) (Cestoda) // Nytt. Mag. Zool. Vol. 6. – P. 97–110.
- Vik R. 1963. Studies of the helminth fauna of Norway. IV. Occurrence and distribution of *Eubothrium crassum* (Bloch, 1779) and *E. salvelini* (Schrunk, 1790) in Norway with notes of their life cycles // Nytt. Mag. Zool. Vol. 11. – P. 47–73.