

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ОБЩЕЙ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ БИОЛОГИИ

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
SIBERIAN BRANCH
INSTITUTE OF GENERAL AND EXPERIMENTAL BIOLOGY

T.G. BURDUKOVSKAYA,
N.M. PRONIN

COPEPODS
(CRUSTACEA: COPEPODA) —
FISHES PARASITES
OF THE LAKE BAIKAL
AND ITS BASIN

Editor
Dr. Sc. (Biology) *V.V. Takhteev*



NOVOSIBIRSK
«NAUKA»
2013

Т.Г. БУРДУКОВСКАЯ,
Н.М. ПРОНИН

ВЕСЛОНОГИЕ РАКООБРАЗНЫЕ
(CRUSTACEA: COPEPODA) —
ПАРАЗИТЫ
РЫБ БАЙКАЛА
И ЕГО БАССЕЙНА

Ответственный редактор
доктор биологических наук *В.В. Тахтеев*



НОВОСИБИРСК
«НАУКА»
2013

УДК 576.8:59 (571.5)

ББК 28.083 (2P54)

Б91

Бурдуковская Т.Г. Веслоногие ракообразные (Crustacea: Copepoda) — паразиты рыб Байкала и его бассейна / Т.Г. Бурдуковская, Н.М. Пронин. — Новосибирск: Наука, 2013. — 155 с.

ISBN 978–5–02–019132–7.

В монографии обобщены результаты многолетних исследований авторов по фауне, биологии и экологии паразитических копепод оз. Байкал и водоемов его бассейна. Приведены аннотированный список фауны копепод, паразитирующих на рыбах Байкальского региона, а также анализ их таксономического и экологического разнообразия. Дана зоогеографическая характеристика фауны, паразитохозяинных связей и специфичности отдельных видов Copepoda parasitica. Представлены оригинальные данные по возрастной, сезонной и многолетней динамике зараженности рыб копеподами, рассмотрены некоторые параметры экологических ниш двух видов рода *Salmincola* и вопросы взаимоотношений в системах «копеподы — рыбы».

Книга рассчитана на паразитологов, ихтиопатологов, гидробиологов, байкаловедов, преподавателей и студентов биологических факультетов вузов.

Табл. 24. Ил. 34. Библиогр.: 233 назв.

Burdukovskaya T.G. Copepods (Crustacea: Copepoda) — fishes parasites of the Lake Baikal and its basin / T.G. Burdukovskaya, N.M. Pronin. — Novosibirsk: Nauka, 2013. — 155 p.

Results of long-term authors' investigations on parasitic copepods fauna, biology and ecology of this crustaceans in the Lake Baikal and water bodies of its basin were generalized in the monograph. It is presented the annotated list of the fauna of copepods parasiting on Baikal region fishes. Fauna's taxonomic, ecological and geographical biodiversity; parasite-host relationships and specificity of certain Copepoda parasitica species are analyzed. It is presented original data on age, seasonal and long-term dynamic of fish infestation with copepods. Some parameters of ecological niches of two species from *Salmincola* genus and problems of relationship in «copepods — fishes» systems are discussed.

Tab. 24. Ill. 34. Bibliogr. 233.

Рецензенты

доктор биологических наук, профессор *А.Н. Матвеев*,
доктор биологических наук, профессор *Ц.З. Доржиев*,
кандидат биологических наук *Ж.Н. Дугаров*

Утверждена к печати Ученым советом
Института общей и экспериментальной биологии СО РАН

© Т.Г. Бурдуковская, Н.М. Пронин, 2013
© Институт общей и экспериментальной
биологии СО РАН, 2013
© Редакционно-издательское оформление.
«Наука». Сибирская издательская фирма
РАН, 2013

ISBN 978–5–02–019132–7

ВВЕДЕНИЕ

Экологическая группа паразитических копепод *Copepoda parasitica* (класс Crustacea, подкласс Copepoda, группа Parasitica) включает значительное число видов, широко распространенных в пресных и морских водоемах. Видовое разнообразие паразитических копепод 20 лет назад оценивалось в 1600–1800 видов [Kabata, 1992], а позднее В.Н. Казаченко [2001] насчитал 3114 номинативных видов, из которых 1857 он отнес к валидным. Хозяевами паразитических веслоногих являются морские и пресноводные рыбы, китообразные, редко — земноводные, а также морские беспозвоночные (сифонофоры, кораллы, моллюски, полихеты, иглокожие и др.). Жизненный цикл рачков — прямой, развитие с метаморфозом и состоит из свободноживущих (науплиусы и копеподиты) и паразитической (половозрелые самцы и самки) стадий [Маркевич, 1956; Змерзлая, 1972; Kabata, Cousens, 1973]. Половозрелые самки многих видов рачков являются эктопаразитами промысловых и непромысловых рыб. Предпочитаемым местом прикрепления являются жабры, жаберные крышки, жаберная и ротовая полости, обонятельные ямки, плавники, поверхность тела. По реализованной встречаемости паразитические копеподы делятся на узкоспецифичные (паразиты одного или нескольких видов хозяев) или широкоспецифичные (паразиты нескольких видов и родов). Многие паразитические ракообразные имеют большое эпизоотическое значение. В прудовых хозяйствах значительный ущерб представляют эргасилусы (род *Ergasilus*) и лернеи (род *Lernaea*) для карповых рыб, а для лососевых — рачки рода *Salmincola*. При паразитировании копепод у рыб изменяется состав крови, происходит снижение массы, повреждение жаберного аппарата и кожного покрова, потеря зрения, что приводит к гибели рыб [Абросов, Бауэр, 1959; Бауэр, 1959; Змерзлая, 1972; Пронин и др., 1975; Бауэр и др., 1977; Kabata, 1970; Dzidziul, 1973; Einszporn-Oreska, 1973; Voxshall, 1977].

Мировая сводка по паразитическим копеподам и жаброхвостым издана полвека назад С. Ямагути [Yamaguti, 1963]. Известно небольшое количество монографических работ по паразитическим

ракообразным рыб разных стран. Это, прежде всего, книги выдающегося краустицеолога З. Кабаты по копеподам рыб Великобритании [Kabata, 1979, 1992] и Канады [Kabata, 1988]. Этому же автору принадлежит оригинальный труд «Ракообразные как враги рыб» («Crustacea as enemies of fishes») [Kabata, 1970] в серии «Болезни рыб» («Diseases of fishes»).

Единственной монографической работой по Copepoda parasitica в акваториях стран бывшего Советского Союза является книга А.П. Маркевича [1956]. Необходимо упомянуть также замечательные работы А.В. Гусева, вошедшие в определители паразитов пресноводных рыб [Определитель..., 1962, 1987]. Из последующих монографических работ российских паразитологов следует отметить сводку О.Н. Пугачева [2004], обобщившего литературные данные по регистрации паразитических копепод у рыб Северной Азии. Важным событием является издание монографии В.Н. Казаченко «Определитель семейств и родов паразитических копепод (Crustacea: Copepoda) рыб» [Казаченко, 2001]. Таким образом, предлагаемая монография по паразитическим копеподам Байкала является первой региональной (бассейновой) сводкой по этой группе зоопаразитов рыб в акваториях России и Монголии.

Приведем краткий экскурс в историю изучения Copepoda parasitica Байкала. Впервые паразитические ракообразные рыб оз. Байкал собраны во время экспедиции Зоологического музея Московского университета в 1917 г. И.И. Месяцевым [Messjatzeff, 1926]. Обработка данного материала была проведена после Октябрьской революции и Гражданской войны. И.И. Месяцев зарегистрировал 6 видов рачков, из которых 5 описал как новые для науки. Позднее А.П. Маркевич [1937] провел ревизию этих видов. Из видов, описанных И.И. Месяцевым, только *Salmincola cottidarum* остался валидным. Этому байкальскому эндемику посвящено несколько работ по гостальной встречаемости [Коряков, 1951, 1952] и морфологической изменчивости [Кабата, Коряков, 1974]. Необходимо отметить, что «регистрация» *S. cottidarum* у песчаной широколобки из бассейна р. Лена [Коряков, 1959] была ошибочной в связи с неточной этикеткой фиксированного материала в коллекции Д.Н. Талиева. Эта ошибка и основанные по ней рассуждения широко цитировались и еще встречаются в литературе [Определитель..., 1987]. Более того, *S. cottidarum* кроме оз. Байкал пока не отмечен у песчаной широколобки в других водоемах (озера Гусиное, Арахлей, Хубсугул), относящихся непосредственно к Байкальскому бассейну. Кроме того, Е.А. Коряков [1951] описал новый эндемичный вид *Coregonicola bai-*

calensis из ротовой полости подкаменщика *Limnocottus bergianus*. В.А. Догель и И.И. Боголепова [1957] указали для Байкала 9 видов паразитических ракообразных рыб, включая *Paraergasilus rylovi*, найденного в то время только в составе зоопланктона на стадии копеподит [Грезе, 1951]. Паразитические стадии *P. rylovi* позднее были найдены в обонятельных ямках ельца [Заика, 1965] и байкальского осетра [Пронин, 19756]. Нахождение *Salmincola* (синоним *Achtheres*) *strigatus* у рыб Байкала, провизорно включенного В.А. Догелем и И.И. Боголеповой [1957] в состав паразитофауны рыб водоема, в дальнейшем не подтвердилось. В обобщающей работе В.Е. Заики [1965] по паразитам рыб Байкала содержатся данные о 12 видах паразитических раков. Экзотический вид из рода *Lernaea* был завезен с амурским сазаном. Рачок перешел на местные виды рыб и вызвал их эпизоотию [Пронин и др., 1975]. А.В. Поддубная, просмотревшая наш материал, подтвердила близость обнаруженных лерней к дальневосточной форме *L. elegans* morph *stenopharyngodontis*. У тайменя из р. Селенга (приток оз. Байкал) найден рачок *Salmincola salmoneus* [Матвеев и др., 1996]. Это первая регистрация специфического паразита лососей в Азии. В обонятельных ямках косоогольского хариуса оз. Хубсугул (Монголия, бассейн оз. Байкал) в 1988 г. С.В. Прониной [Pronin, Pronina, 1998] впервые выявлен рачок под названием *Salmincola longimanus*, ранее описанный А.Н. Гундризером [1974] от монгольского хариуса как новый вид. После сравнительного исследования морфологии раков из обонятельных ямок хариусовых рыб раки от косоогольского и байкальского хариусов описаны в качестве нового вида *S. svetlanovi* [Бурдуковская, Пронин, 2010].

Результаты многолетних исследований паразитических копепод от рыб Байкальского региона отражены в ряде публикаций, в том числе по экологии [Пронин, Шагдуров, 1977; Пронин и др., 1980; Пронин, 1981; Пронин, Шиверская, 1982; Пронин, Бурдуковская, 2006; Бурдуковская и др., 2007, 2008; Pronin et al., 2010]; мониторингу динамики зараженности и эпизоотической ситуации [Пронин и др., 1975, 1980, 1999; Бурдуковская и др., 2008]; частично обобщены фаунистические исследования [Пронин и др., 1999, 2004].

В настоящей монографии впервые обобщены результаты исследований авторов и литературные данные по систематическому составу копепод — паразитов рыб Байкальского региона; распределению их у облигатных хозяев в зависимости от локализации и возраста; особенностям пространственного распределения хозяев; по сезонной и многолетней зараженности рыб, а также некоторым аспектам взаимоотношений в системе «Copepoda parasitica — рыбы».

Авторы искренне благодарны сотрудникам лаборатории паразитологии и экологии гидробионтов Института общей и экспериментальной биологии СО РАН С.В. Прониной, Ж.Н. Дугарову, М.Д. Бадмаевой, Д.Р. Балдановой, Е.М. Болоневу, О.С. Васильевой, О.Б. Жепхоловой, В.Л. Ринчино, О.Т. Русинек, Л.Д. Сондуевой, Ю.А. Сокольникову, Г.Д. Тармаханову, Л.В. Толочко, Т.Р. Хамнуевой, в разные годы принимавшим участие в комплексных паразитологических исследованиях на Байкале и водоемах его бассейна; заведующим лабораториями ихтиологии и гидробиологии Лимнологического института СО РАН [Н.Г. Мельник] и О.А. Тимошкину за возможность сбора материала на научно-исследовательском судне «Г. Верещагин», а также сотрудникам этого института за визуальное разделение омуля в уловах на морфоэкологические группы Н.С. Смирновой, П.Н. Аношко, И.В. Ханаеву; сотрудникам биолого-почвенного факультета Иркутского государственного университета А.Н. Матвееву, В.П. Самусёнку, А.Л. Юрьеву за помощь в получении материала по подкаменщиковым рыбам; участникам совместных экспедиций на оз. Байкал из Федерального агентства по рыболовству Ангаро-Байкальского территориального управления М.Г. Воронову; из ФГУП Байкальского филиала «Госрыбцентра» В.А. Петерфельду, А.В. Базову, А.И. Бобкову, а также С.Г. Майстренко за консультацию по пространственному распределению омуля в оз. Байкал; из Государственного ветеринарного надзора «Байкальского межрайонного специализированного участка по борьбе с болезнями рыб и других гидробионтов» В.И. Елизову, А.В. Молчанову, Д.П. Никонову за помощь в получении материала по сиговым и хариусовым рыбам. Особую признательность выражают коллегам по лаборатории С.В. Прониной за консультации и описание гистологических препаратов, Ж.Н. Дугарову за помощь в статистической обработке данных, Д.В. Матафонову — за своевременные и практические советы по компьютерной работе, О.Б. Жепхоловой — за помощь в определении возраста рыб.

Работа выполнена по базовому проекту РАН VI.43.1.3 «Паразитарные системы и сообщества гидробионтов в пресноводных экосистемах: структура и механизмы адаптации к изменениям среды обитания и экспансии чужеродных видов»; при поддержке: гранта РФФИ 97-04-96212 «Паразитарные системы в биоте оз. Байкал»; интеграционного проекта СО РАН № 99 «Анализ и моделирование трансформации вещества в системе «река Селенга — дельта оз. Байкал»; междисциплинарного интеграционного проекта СО РАН М-49 «Разнообразие, биогеографические связи и история формирования биот долгоживущих озер Азии» и проекта Р 30.10 Программы Президиума РАН «Живая природа России».

ГЛАВА 1

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В настоящей работе использованы коллекционный материал лаборатории паразитологии и экологии гидробионтов Института общей и экспериментальной биологии (ИОЭБ) СО РАН с 1972 г., собственные и литературные данные, на основе которых составлен аннотированный список паразитических копепод — паразитов рыб бассейна оз. Байкал (с 1917 по 2011 г.) по широко используемым системам [Гусев, Иванов, 1981; Кабата, 1983; Гусев, 1987; Kabata, 1969].

Видовой состав исследуемых рыб бассейна оз. Байкал представлен согласно работе А.Н. Матвеева и В.П. Самусенка [Рыбы..., 2007]. Материал получен из траловых, сетевых и неводных уловов. По общепринятой в паразитологии методике полных паразитологических вскрытий [Быховская-Павловская, 1985] и специального вскрытия по выявлению и определению зараженности рыб паразитическими раками с 1998 по 2011 г. исследовано 8505 экз. 34 видов рыб (табл. 1).

Таблица 1

Видовой состав и число исследованных рыб (экз.) оз. Байкал и водоемов его бассейна (1998–2011 гг.)

Таксон	Оз. Байкал	Водоемы бассейна оз. Байкал	Итого
1	2	3	4
Отряд Salmoniformes			
Сем. Coregonidae			
<i>Coregonus baicalensis</i> — байкальский сиг	260	5	265
<i>C. migratorius</i> — байкальский омуль	1477	328	1805
Сем. Thymallidae			
<i>Thymallus baicalensis</i> — черный байкальский хариус	371		371
<i>T. brevipinnis</i> — белый байкальский хариус	170	18	188
<i>T. baicalolenensis</i> — байкалоленский хариус		15	15
<i>T. nigrescens</i> — косогольский хариус		89	89
Сем. Salmonidae			
<i>Brachymystax lenok</i> — ленок		19	19

Окончание табл. 1

1	2	3	4
Отряд Esociformes			
Сем. Esocidae			
<i>Esox lucius</i> — обыкновенная щука	488	132	620
Отряд Cypriniformes			
Сем. Cyprinidae			
<i>Carassius carassius</i> — обыкновенный карась	40	9	49
<i>Abramis brama</i> — лещ	6		6
<i>Leuciscus idus</i> — язь	143	57	200
<i>L. leuciscus baicalensis</i> — сибирский елец	933	300	1233
<i>Rutilus rutilus</i> — плотва	1328	227	1555
Отряд Siluriformes			
Сем. Siluridae			
<i>Silurus asotus</i> — амурский сом	18	1	19
Отряд Gadiformes			
Сем. Lotidae			
<i>Lota lota</i> — налим	6	38	44
Отряд Perciformes			
Сем. Percidae			
<i>Perca fluviatilis</i> — речной окунь	478	157	635
Отряд Scorpaeniformes			
Сем. Cottidae			
<i>Leocottus kesslerii</i> — песчаная широколобка	48		48
<i>Batrachocottus multiradiatus</i> — пестрокрылая широколобка	49		49
<i>B. talievi</i> — широколобка Талиева	19		19
<i>Cottomephorus alexandrae</i> — северобайкальская широколобка	45		45
<i>C. grewingkii</i> — желтокрылка	175		175
<i>C. inermis</i> — длиннокрылая широколобка	417		417
Сем. Comephoridae			
<i>Comephorus baicalensis</i> — большая голомянка	197		197
<i>C. dybowski</i> — малая голомянка	272		272
Сем. Abyssocottidae			
<i>Asprocottus herzensteini</i> — шершавая широколобка	6		6
<i>A. intermedius</i> — полуголая широколобка	3		3
<i>A. platycephalus</i> — плоскоголовая широколобка	4		4
<i>Cottinella boulegeri</i> — короткоголовая широколобка	1		1
<i>Cyphocottus eurytomus</i> — ширококрылая широколобка	26		26
<i>C. megalops</i> — горбатая широколобка	33		33
<i>Limnocottus bergianus</i> — плоская широколобка	12		12
<i>L. godlewskii</i> — крапчатая широколобка	2		2
<i>Procottus jeittelesii</i> — красная широколобка	1		1
<i>P. major</i> — большая широколобка	82		82
Итого...	7110	1395	8505

Исследованиями охвачены основные районы Байкала, включая стационарные пункты в прибрежно-соровой зоне (ПСЗ) — Чивыркуйский залив, заливы Черкалов сор и Посольский сор, водоемы и водотоки дельты р. Селенга (рис. 1).

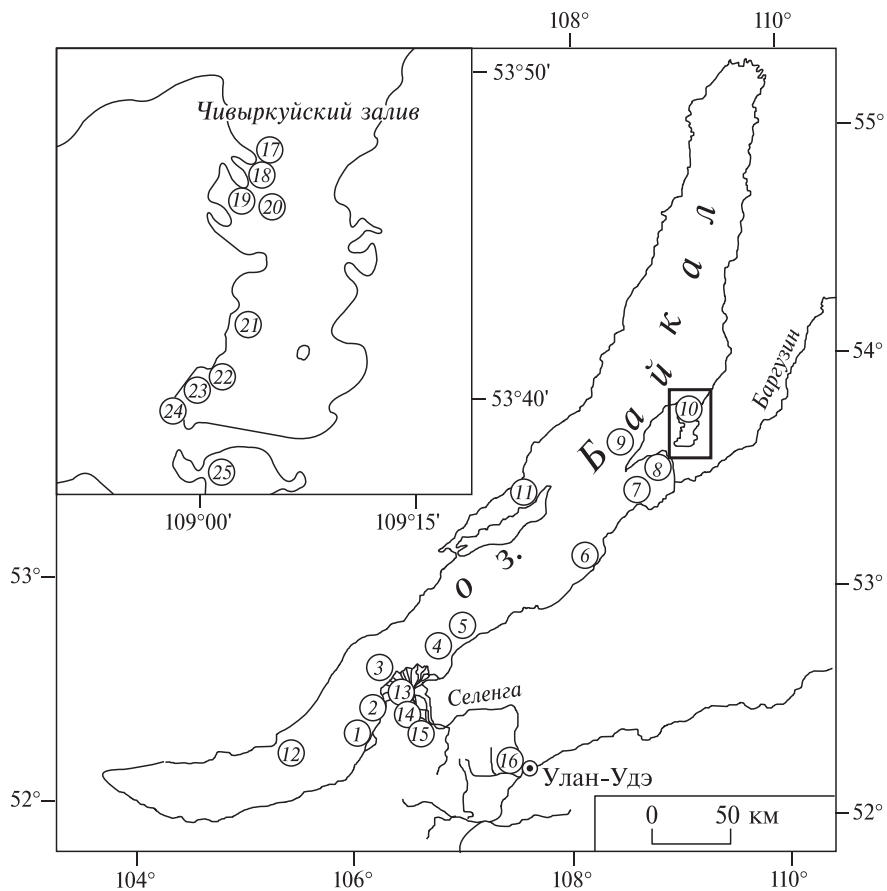


Рис. 1. Основные пункты ихтиопаразитологических исследований на оз. Байкал, р. Селенга и в Чивыркуйском заливе оз. Байкал.

оз. Байкал: 1 — Посольский сор, 2 — Черкалов сор, 3 — Селенгинское мелководье, 4 — Энхалук, 5 — Таланки, 6 — Турка, 7 — Баргузинский залив (Максимиха), 8 — Баргузинский залив (Глинка), 9 — Академический хребет, 10 — Чивыркуйский залив, 11 — Малое Море, 12 — Большое Голоустное; **р. Селенга:** 13 — дельта, 14 — Мурзино, 15 — Колесово, 16 — г. Улан-Удэ; **Чивыркуйский залив:** 17 — о. Большой Калтыгей, 18 — м. Фертик, 19 — м. Онгокон, 20 — о. Малый Калтыгей, 21 — ст. Курбулик, 22 — ст. Монахово, 23 — ст. Межевая, 24 — бух. Котово, 25 — оз. Арангатуй.

в Чивыркуйском заливе оз. Байкал (хариус — 1981–1984 гг.; частичковые рыбы — 1999–2009 гг.).

Анализ многолетних изменений зараженности байкальского омуля и байкальского хариуса рачками проведен по пробам рыб в возрасте 3+ — 6+ из уловов на постоянной станции (треугольник м. Онгокон — м. Фертик — о. Калтыгей) в Чивыркуйском заливе оз. Байкал в одни и те же сроки (с 20 июня по 5 июля). Многолетние исследования зараженности косогольского хариуса проводились по пробам рыб из сетных уловов из Ханхинского залива оз. Хубсугул (1971–1973, 1985, 1987–1988, 1990, 2011 гг.).

Исследование гостального распределения раков в жаберном аппарате плотвы и ельца проведено в Чивыркуйском заливе оз. Байкал. Учет раков вели по секторам жаберных дужек.

Для фиксации копепод использовали 70%-й раствор этанола. Для изготовления постоянных препаратов использовали жидкость Фора-Берлезе и глицерин-желатин. Просветление раков проводили в смеси глицерина с водой по схеме Н.Б. Чернышевой [Чернышева и др., 2009] или в молочной кислоте [Бродский и др., 1983].

Для выявления патоморфологических изменений в жаберном аппарате карповых рыб (язь, елец, плотва) при заражении рачками жаберные дужки от 5 экз. каждого вида рыб фиксировали 4%-м раствором формалина, жидкостью Карнуа, смесью Буэна и Шабадаша. Для приготовления гистологических препаратов изготавливали парафиновые срезы толщиной 5–6 мкм, окрашивали гематоксилином Эрлиха-эозином, для выявления углеводных компонентов — постановкой PAS-реакции, основным коричневым по Шубичу, альциановым синим по Сиддмену [Волкова, Елецкий, 1982].

Микроскопию препаратов проводили при использовании микроскопов: МБС-10, МБД-1, МБИ-6, «Микромед-1». Фотографии выполнены с помощью цифровой фотокамеры САМ-2800.

В качестве основных показателей зараженности паразитов использованы: экстенсивность и интенсивность инвазии, индекс обилия [Динамика..., 1991]. Ошибки их рассчитывали по формулам К.П. Федорова и Б.Ф. Ласкина [1980]. Доверительные интервалы для экстенсивности инвазии использовали из таблицы В.А. Ройтмана и А.Л. Лобанова [1985]. Негативно-биномиальное и распределение Пуассона определяли по методике К.А. Бреева [1972], коэффициент корреляции, достоверность различий показателей экстенсивности инвазии и индекса обилия — по критерию Стьюдента. Статистическую обработку проводили с помощью программ Excel и Statistica 6 с использованием биометрических методов [Лакин, 1990].

ГЛАВА 2

ФАУНА И РАЗНООБРАЗИЕ СОРЕРОДА PARASITICA БАЙКАЛА И ЕГО БАССЕЙНА

Прежде чем перейти к основному содержанию главы, целесообразно привести краткую характеристику особенностей организации паразитических ракообразных на основе данных монографических работ С. Ямагути [Yamaguti, 1963], А.П. Маркевича [1956], З. Кабаты [Kabata, 1970, 1992], В.Н. Казаченко [2001].

Паразитические ракообразные приспособлены к разным условиям существования. Ряд видов сохраняют подвижность, могут перемещаться по телу хозяина, переходить с одной рыбы на другую и оставлять хозяина в случае его гибели (например, раки родов *Caligus*, *Lepeophtheirus*), другие виды прочно фиксируются на теле хозяина и отличаются сильным упрощением организации, потерей сегментации тела, видоизменением конечностей. Паразиты приобретают червеобразную форму тела и теряют сходство с ракообразными. Паразитические ракообразные рыб — преимущественно эктопаразиты, среди морских рыб имеются и эндопаразиты.

Группы сходных сегментов выделяются в особые отделы тела (тагмы): голову, грудь и брюшко. Передние сегменты могут частично или полностью сливаться, образуя головогрудь. Голова состоит из акрона, 4 сегментов и 5 пар конечностей, представленных двумя парами антенн I (антеннулы) и антенн II, мандибулами (жвалы) и двумя парами максилл — I и II. Число сегментов груди и брюшка варьирует. Грудные конечности разнообразны по строению и состоят из 5 пар плавательных ног (*Ergasilidae*) или 1 пары максиллепед (*Lernaeopodidae*), выполняющих функции дыхания, движения, удержания, захвата пищи. Нередко пятая нога редуцирована. Конечности брюшного отдела имеются или редуцированы. Брюшко заканчивается тельсоном, несущим анальное отверстие. У многих видов на тельсоне имеются парные придатки, образующие вилочку (уропод) или фуркальные ветви. Исходный тип строения конечностей раков — двуветвистый: внешняя ветвь называется экзоподитом, внутренняя — эндоподитом. На члениках ветвей обычно имеются щетинки и шипы. Тело покрыто прозрачной, гладкой, иногда с шипиками (*Ergasilidae*) хитиновой кутику-

лой. Под кутикулой находится гиподермальный эпителий. Мускулатура поперечнополосатая, в виде отдельных мышечных пучков. Хорошо развита пищеварительная система. Дыхание осуществляется всей поверхностью тела. Газообмен сведен к минимуму благодаря употреблению легкоусвояемой пищи и отсутствию способности к свободному передвижению. Органами выделения являются антеннальные (личинки) и максиллярные (взрослые раки) железы. Кровеносная система отсутствует. Сердце функционально замещается кишкой, которая специальной мускулатурой приводится в пульсаторное движение. Нервная система упрощается, ганглии нервной системы сливаются в сплошную массу. Хорошо развиты органы чувств, представленные сосочками, щетинками, науплиальным глазом. Большинство раков раздельнополы, нередко имеются сильно выраженные различия между самцами и самками (половой диморфизм), вплоть до карликовости самцов. При спаривании самец удерживает самку пятой парой грудных ножек и первыми антеннами и при помощи той же пятой пары ног прикрепляет сперматофоры (склеенные сперматозоиды, покрытые общей оболочкой) у половых отверстий самок. Из сперматофора сперма попадает в семяприемник самки.

Очень часто самцы паразитических раков становятся половозрелыми на более ранних стадиях развития, чем самки. Морфологические различия между самцами и самками на свободноживущей фазе состоят в строении антеннул и пятой пары плавательных ног. Самцы часто прикрепляются у половых органов самок по несколько экземпляров. У многих семейств самцы живут свободно, не паразитируя, и после оплодотворения самок быстро погибают. Имеются виды, у которых самцы паразитируют наравне с самками на том же хозяине (*Caligidae*). Самки после оплодотворения прикрепляются к хозяину и претерпевают регрессивный метаморфоз.

Развитие с метаморфозом. Из оплодотворенных яиц выходит свободноплавающая личинка — науплиус, с одним фасеточным глазом и тремя парами конечностей: антенны I и II, мандибулы. Следующая стадия — метанауплиус, личинка имеет нижние челюсти и передние грудные конечности. В связи с тем что тело раков покрыто хитинизированной кутикулой, рост личинок происходит путем многократных линек (сбрасывание старой кутикулы и замена ее новой). Свободноплавающие науплиусы после линьки переходят в копеподитные стадии, которые отличаются сегментацией брюшка, обособлением грудных сегментов, постепенным развитием плавательных ножек. Для завершения метаморфоза ракам требуется раз-

личное время. Различают 11–12 стадий развития: 5–6 науплиальных, 5 копеподитных и взрослую половозрелую. У паразитических раков развитие бывает сокращено, а некоторые стадии могут целиком выпадать. Например, представители многих семейств *Copepoda parasitica* выходят из яйца на стадии метанауплиуса или копеподитной личинки [Маркевич, 1956].

Вильсон [Wilson, 1911] установил пять типов развития паразитических ракообразных:

1. Личинки на всех стадиях развития ведут свободный образ жизни, а паразитируют только взрослые раки (*Ergasilidae*).

2. Личинки на ранних стадиях и половозрелые формы — свободноживущие, паразитируют промежуточные стадии развития (*Monstrillidae*, самцы рода *Ascidicola*, самки многих *Caligidae*).

3. Свободноживущими являются науплиус и метанауплиус, все остальные стадии паразитические (*Chondracanthidae*, *Pandarinae*, *Seseripinae*).

4. Науплиус и метанауплиус развиваются в яйце, затем следует двойная смена хозяев (*Lernaeidae*).

5. Науплиус и метанауплиус развиваются в яйце, первая копеподитная личинка — свободноплавающая, личинки следующих стадий развития и взрослые формы ведут паразитический образ жизни (*Lernaeopodidae*).

Эволюция паразитических ракообразных проходит путем упрощения организации и даже полного исчезновения ряда органов, потерявших свое значение в условиях паразитизма, или прогрессивным развитием некоторых органов, связанных с приспособлением организма к паразитарным условиям существования [Маркевич, 1956].

2.1. АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ФАУНЫ ПАЗАДИТИЧЕСКИХ КОПЕПОД БАЙКАЛА

Обобщенные данные по встречаемости видов паразитических копепод с указанием зараженности хозяев по водоемам приведены в приложении.

2.1.1. СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СПИСОК
ДОСТОВЕРНО ЗАРЕГИСТРИРОВАННЫХ ВИДОВ
ТИП ARTHROPODA Siebold et Stannius, 1848
ПОДТИП BRANCHIATA Lang, 1888
Класс CRUSTACEA Lamarck, 1801
Подкласс СОРЕПОДА Edwards, 1840
ГРУППА СОРЕПОДА PARASITICA
ОТРЯД ПОДОПЛЕА
Подотряд РОЕСИЛОСТОМАТОИДА Thorell, 1859
Семейство ERGASILIDAE Edwards, 1840
Род *Ergasilus* Nordmann, 1832
Ergasilus briani Markewitsch, 1932 (рис. 2)

Хозяева в бассейне оз. Байкал. Пелядь — *Coregonus peled*, черный и белый байкальский хариус — *Thymallus baicalensis*, *T. brevipinnis*, щука — *Esox lucius*, язь — *Leuciscus idus*, елец — *L. leuciscus baicalensis*, плотва — *Rutilus rutilus*, карась — *Carassius carassius*, карликовый алтайский осман — *Oreoleuciscus humilis*, обыкновенный голянь — *Phoxinus phoxinus*, окунь — *Perca fluviatilis*.

Локализация. На внутренней стороне жаберных лепестков, в промежутке между их рядами.

Эколого-географическая характеристика. Специфичный паразит преимущественно карповых рыб. Палеаркт. Термофильный лимнофил. Паразит относится к бореально-равнинному фаунистическому комплексу.

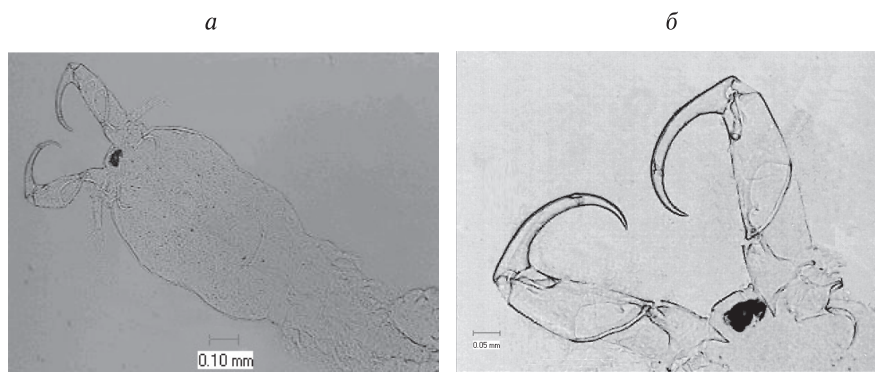


Рис. 2. *Ergasilus briani* (плотва, Чивыркуйский залив оз. Байкал). Оригинал.
а — внешний вид с дорсальной стороны; б — антенны II.

Распространение в Байкальском регионе и автор находки. Впервые обнаружен у ельца, плотвы и голяна на западном берегу оз. Байкал, включая район Малого моря, в 1950 г. Е.А. Коряковым [1954].

Озеро Байкал: западный берег и сор Посольский [Коряков, 1954], м. Поворот и бух. Колокольная [Заика, 1965], зал. Чивыркуйский [Пронин и др., 1999; Сондуева и др., 2005; Бурдуковская и др., 2007; Русинек, 2007], соры Черкалов и Посольский [Сондуева, Бурдуковская, 2004; Бурдуковская, 2005; Сондуева и др., 2005; Бурдуковская и др., 2007; Русинек, 2007].

Водоёмы и водотоки бассейна оз. Байкал: оз. Большой Ундугун [Пронин, 1975а], оз. Щучье [Хохлова, 1985], озера Арангатуй, Арахлей, Гусиное [Пронин и др., 1999; Бурдуковская и др., 2007], оз. Снежное [Русинек, Русинек, 2000], р. Селенга [Пронин и др., 1999; Бурдуковская, 2005; Бурдуковская и др., 2007], р. Мишиха [Русинек, 2007], оз. Уст-Нур (Монголия) [Батуева, 2008, 2011].

Ergasilus sieboldi Nordmann, 1832 (рис. 3)

Хозяева в бассейне оз. Байкал. Байкальский сиг — *Coregonus baicalensis*, байкальский омуль — *C. migratorius*, черный и белый байкальский хариус — *Thymallus baicalensis*, *T. brevipinnis*, ленок — *Brachymystax lenok*, щука — *Esox lucius*, язь — *Leuciscus idus*, елец — *L. leuciscus baicalensis*, плотва — *Rutilus rutilus*, карась — *Carassius carassius*, амурский сазан — *Cyprinus rubrofuscus*, линь — *Tinca tinca*, амурский сом — *Silurus asotus*, налим — *Lota lota*, окунь — *Perca fluviatilis*.

Локализация. Поверхность жаберных лепестков. Встречается в обонятельных ямках.

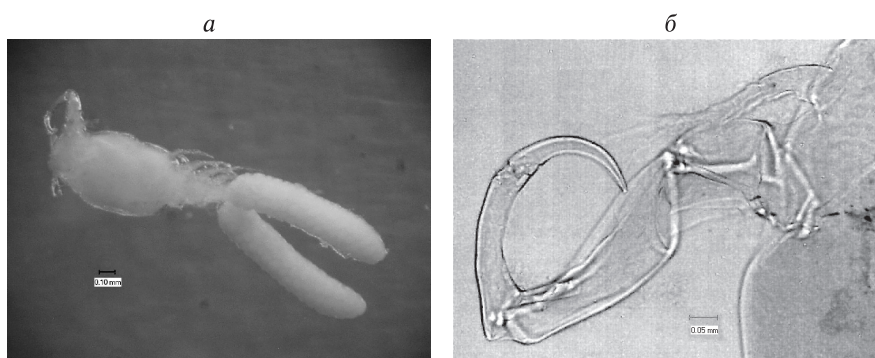


Рис. 3. *Ergasilus sieboldi* (байкальский хариус, Чивыркуйский залив оз. Байкал). Оригинал.

а — внешний вид с дорсальной стороны; б — антенна II.

Эколого-географическая характеристика. Патогенный паразит широкого круга хозяев. Палеаркт. Термофильный лимнофил. Относится к бореально-равнинному фаунистическому комплексу.

Распространение в Байкальском регионе и автор находки. Рачок впервые отмечен у плотвы оз. Байкал в 1917 г. И.И. Месяцевым [Messjatzeff, 1926] как новый вид под названием *E. baicalensis*. В последующем А.П. Маркевич [1937] перевел его в синоним *E. sieboldi*. В 1944 г. зарегистрирован у щуки из зал. Лиственничный оз. Байкал [Догель и др., 1949].

Озеро Байкал: зал. Лиственничный [Догель и др., 1949; Messjatzeff, 1926], сор Посольский [Черепанов, 1962; Заика, 1965; Сондуева, Бурдуковская, 2004; Бурдуковская, 2005; Бурдуковская и др., 2007], у г. Нижнеангарска, м. Поворот, бух. Колокольная [Заика, 1965], зал. Чивыркуйский [Пронин и др., 1980, 1999; Пронин, 1981; Пронина и др., 2005; Сондуева и др., 2005; Бурдуковская и др., 2007; Рыбы..., 2007; Дугаров, Пронин, 2010], у г. Байкальска [Кудинова, Кудинов, 1993], бухты Елохино и Фролиха, сор Ангарский [Пронин и др., 1999], Селенгинское мелководье и сор Черкалов [Сондуева, Бурдуковская, 2004; Бурдуковская, 2005; Бурдуковская и др., 2007; Русинек, 2007].

Водоемы и водотоки бассейна оз. Байкал: озера Арахлей, Большой Ундугун, Иргень, Шакша [Пронин, Цыкунова, 1963; Пронин, 1975а; Пронин и др., 1999]; оз. Арангатуй [Пронин, 1981; Пронин и др., 1999; Васильева, Пронина, 2001]; озера Гусиное и Типуки, р. Верхняя Ангара [Пронин и др., 1999]; оз. Снежное [Русинек О.Т., Русинек Е.В., 2000]; р. Переемная [Русинек О.Т., Русинек Е.В., 2001]; р. Селенга [Бурдуковская, 2005; Бурдуковская и др., 2007; Пронин и др., 2007]; оз. Аллинское [Дугаров и др., 2008]; озера Угий-Нуур и Уст-Нур (Монголия) [Батуева, 2008].

Род *Paraergasilus* Markewitsch, 1937
***Paraergasilus rylovi* Markewitsch, 1937** (рис. 4)

Хозяева в бассейне оз. Байкал. Сибирский осетр — *Acipenser baerii*, байкальский сиг — *Coregonus baicalensis*, байкальский омуль — *C. migratorius*, черный и белый байкальский хариус — *Thymallus baicalensis*, *T. brevipinnis*, щука — *Esox lucius*, язь — *Leuciscus idus*, елец — *L. leuciscus baicalensis*, плотва — *Rutilus rutilus*, лещ — *Abramis brama*, карась — *Carassius carassius*, налим — *Lota lota*, окунь — *Perca fluviatilis*.

Локализация. Обонятельные ямки. Встречается на жабрах (единичные случаи).

Эколого-географическая характеристика. Широкоспецифичный паразит. Палеаркт. Эвритермный. Относится к бореально-равнинному фаунистическому комплексу.

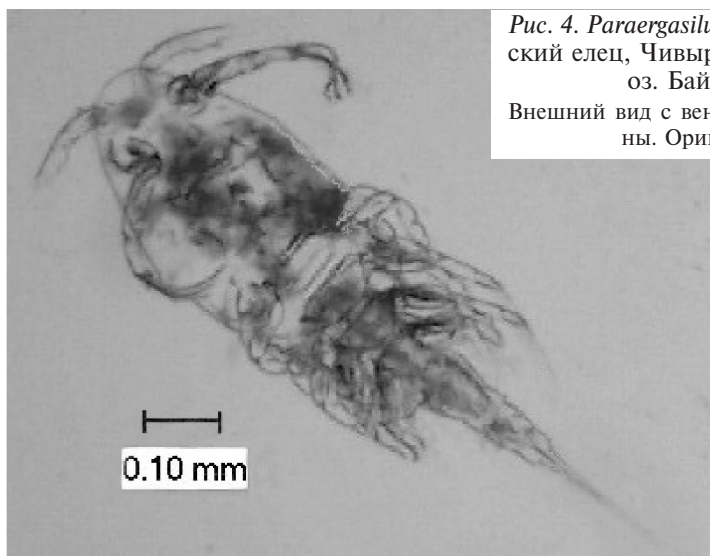


Рис. 4. *Paraergasilus rylovi* (сибирский елец, Чивыркуйский залив оз. Байкал).
Внешний вид с вентральной стороны. Оригинал.

Распространение в Байкальском регионе и автор находки. Впервые обнаружен в зоопланктоне Истокского сора оз. Байкал в 1950 г. В.Н. Грезе [1951].

Озеро Байкал: сор Истокский [Грезе, 1951], м. Поворот [Заика, 1965], зал. Чивыркуйский [Пронин и др., 1999; Бурдуковская и др., 2007], соры Черкалов и Посольский [Бурдуковская, 2005; Бурдуковская и др., 2007; Русинек, 2007], зал. Баргузинский [Русинек, 2007].

Водоемы и водотоки бассейна оз. Байкал: р. Селенга [Пронин, 1975б; Пронин и др., 1999; Бурдуковская, 2005; Бурдуковская и др., 2007; Русинек, 2007]; оз. Гусиное [Пронин, Шагдуров, 1977; Пронин и др., 1999]; оз. Арангатуй [Пронин и др., 1999; Бурдуковская и др., 2007]; оз. Снежное [Русинек О.Т., Русинек Е.В., 2000].

Подотряд CYCLOPOIDA Sars, 1886

Семейство LERNAEIDAE Cobbold, 1879

Род *Lernaea* Linnaeus, 1758

Lernaea elegans morpha *ctenopharyngodontis* Yin, 1960 (рис. 5)

Хозяева в бассейне оз. Байкал. Ленок — *Brachymystax lenok*, щука — *Esox lucius*, плотва — *Rutilus rutilus*, карась — *Carassius carassius*, окунь — *Perca fluviatilis*.

Локализация. Кожа, жабры.

Эколого-географическая характеристика. Эндемик Амурской подобласти. Вселенец, завезен при интродукции амурского сазана. Термофил.

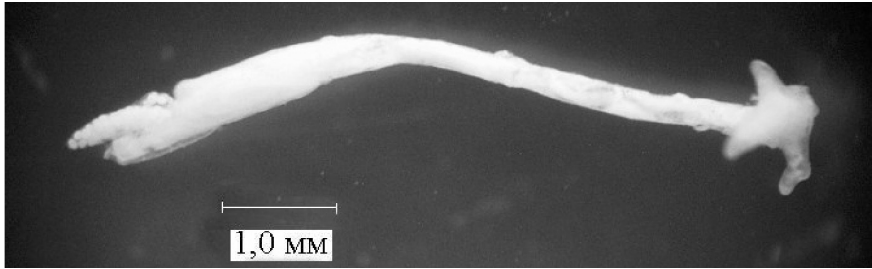


Рис. 5. *Lernaea elegans* morpho *stenopharyngodontis* (плотва, р. Селенга). Оригинал.

Распространение в Байкальском регионе и автор находки. Впервые лернеи у рыб зарегистрированы в 1972 г. и были определены как *Lernaea suprinacea*. Экзотический вид из рода *Lernaea* завезен с акклиматизантами из бассейна Амура в 1969 г., вероятно, с амурским сазаном из Хабаровского рыбхоза, при незапланированном выпуске рыб в оз. Гусиное. В группе Цайдамских озер в 1972 г. наблюдалось высокое заражение лернеями серебряного карася, окуня, плотвы, щуки в условиях жаркого лета и сильного прогрева воды [Пронин и др., 1975; Пронин, 1977а]. А.В. Поддубная, просмотревшая наш материал, подтвердила близость лерней к дальневосточной форме *L. elegans* morpho *stenopharyngodontis*. К сожалению, оперативные рекомендации Байкалрыбпрому и Байкалрыбводу по тотальному облову рыб из Цайдамских озер с целью нераспространения лернеоза в Байкальском регионе не выполнены. И, вероятно, по р. Баян-Гол лернеи проникли в р. Селенга, где были отмечены в 1973–1974 гг. В 1979 г. вспышка эпизоотии лернеоза карасей наблюдалась в оз. Черемуховое, куда возбудитель, очевидно, попал при внеплановой перевозке амурского сазана в 1977 г. [Пронин, 1994; Рыбы..., 2007].

Водоемы и водотоки бассейна оз. Байкал: оз. Цайдам-Южный [Пронин и др., 1975], оз. Гусиное [Пронин, Шагдуров, 1977; Пронин, Шигаев, 1977], оз. Черемуховое [Пронин, 1994], р. Баян-Гол [Пронин и др., 1999], р. Селенга [Пронин и др., 1999, 2006].

Подотряд SIPHONOSTOMATOIDA Latreille, 1829

Семейство LERNAEOPODIDAE Edwards, 1840

Род *Salmincola* Wilson, 1915

***Salmincola thymalli* (Kessler, 1868) (рис. 6)**

Хозяева в бассейне оз. Байкал. Черный байкальский хариус — *Thymallus baicalensis*, белый байкальский хариус — *T. brevipinnis*, байкало-

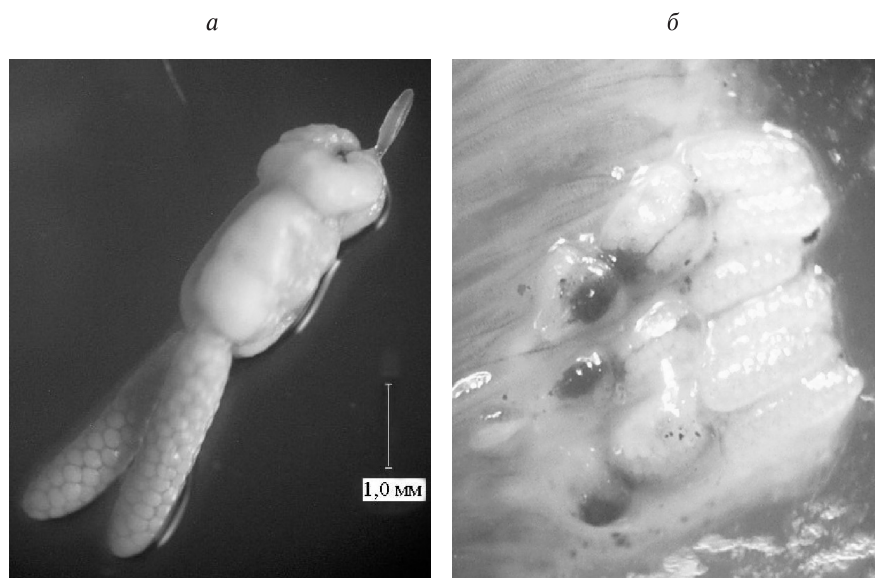


Рис. 6. *Salmincola thymalli* (байкальский хариус, Чивыркуйский залив оз. Байкал). Оригинал.

a — внешний вид с латеральной стороны; *б* — локализация рачков на жаберных лепестках.

ленский хариус — *T. baicalolenensis*, сибирский хариус — *T. arcticus arcticus*, косоогольский хариус — *T. nigrescens*.

Локализация. Жабры.

Эколого-географическая характеристика. Специфичный паразит хариусовых рыб. Голаркт. Относится к бореально-предгорному фаунистическому комплексу.

Распространение в Байкальском регионе и автор находки. Рачок впервые отмечен у байкальского хариуса в 1917 г. И.И. Месяцевым [Messjatzeff, 1926] как новый вид под названием *S. baicalensis*. А.П. Маркевич [1937] перевел этот вид в состав *S. thymalli* в ранге подвида *S. thymalli baicalensis* Messjatzeff, 1926. Позднее Кабата [Kabata, 1969], проведя ревизию раков рода *Salmincola* Wilson, 1915, установил, что изменчивость особей не дает оснований для разделения вида *S. thymalli* на подвиды *S. thymalli thymalli* и *S. thymalli baicalensis*. Между тем М.Б. Шедько [2008], наоборот, считает форму от байкальского хариуса самостоятельным видом *S. baicalensis*. До публикации фактологических данных, включая молекулярно-генетические характеристики этих раков, мы оставляем байкальские и хубсугульские формы в составе вида *S. thymalli*.

Озеро Байкал: зал. Лиственничный [Догель и др., 1949; Messjatzeff, 1926], Селенгинское мелководье, м. Поворот [Заика, 1965], бух. Сосновка-Кабалик, Мужинай [Пронин, Тугарина, 1971; Пронин, 1976; Русинек, 2007], зал. Чивыркуйский [Пронин и др., 1980, 1999], сор Посольский [Пронин и др., 1999], бух. Таланки [Пронин и др., 1999]. Озеро Хубсугул [Томилов, Черепанов, 1967; Пронин, 1976; Пронин, Тугарина, 1976; Пронин и др., 1979, 1999; Батуева, 2008; Hanek, Dulmaa, 1970; Pronin, Pronina, 1998].

Другие водотоки и водоемы бассейна оз. Байкал: реки Баян-Гол, Верхняя Ангара и Селенга [Пронин и др., 1999], оз. Снежное [Русинек О.Т., Русинек Е.В., 2000], реки Переемная [Русинек О.Т., Русинек Е.В., 2001], Баргузин [Дугаров и др., 2007], Эгийн-Гол [Батуева, 2008].

Сведения о структуре нуклеиновых кислот. Известен частичный сиквенс 18 S rDNA [Rusinek et al., 2000].

Salmincola salmoneus (Linnaeus, 1758)

Хозяева в бассейне оз. Байкал. Таймень — *Hucho taimen*.

Локализация. Жабры.

Эколого-географическая характеристика. Специфичный паразит лососевых рыб. Голаркт. Относится к арктическому пресноводному фаунистическому комплексу.

Распространение в Байкальском регионе и автор находки. Впервые зарегистрирован 1 экз. рачка от 20 экз. тайменей в 1974 г. Н.М. Прониным в р. Селенге (у устья р. Хилок) [Матвеев и др., 1996].

Salmincola cottidarum Messjatzeff, 1926 (рис. 7)

Хозяева в бассейне оз. Байкал. Широколобки: песчаная — *Leocottus kesslerii*, каменная — *Paracottus knerii*, большеголовая — *Batrachocottus baicalensis*, жирная — *B. nikolskii*, пестрокрылая — *B. multiradiatus*, широколобка Талиева — *B. talievi*, красная — *Procottus jeittelesii*, карликовая — *P. gurwici*, большая — *P. major*, глубоководная — *Asprocottus abyssalis*, шершавая — *A. herzensteini*, ширококрылая — *Cyphocottus eurystomus*, горбатая — *C. megalops*, крапчатая — *Limnocottus godlewskii*, узкая — *L. pallidus*, желтокрылая — *Cottocomephorus grewingkii*, длиннокрылая — *C. inermis*, тепловодная — *Neocottus thermalis*.

Локализация. Жаберная полость (в верхней части сочленения жаберной дужки и жаберной крышки), жаберная крышка (с внутренней стороны), ротовая полость, редко жабры.

Эколого-географическая характеристика. Байкальский эндемик. Специфичный паразит рыб семейств Cottidae и Comephoridae. Эврибатный (глубина до 1100 м). Относится к байкальскому фаунистическому комплексу.

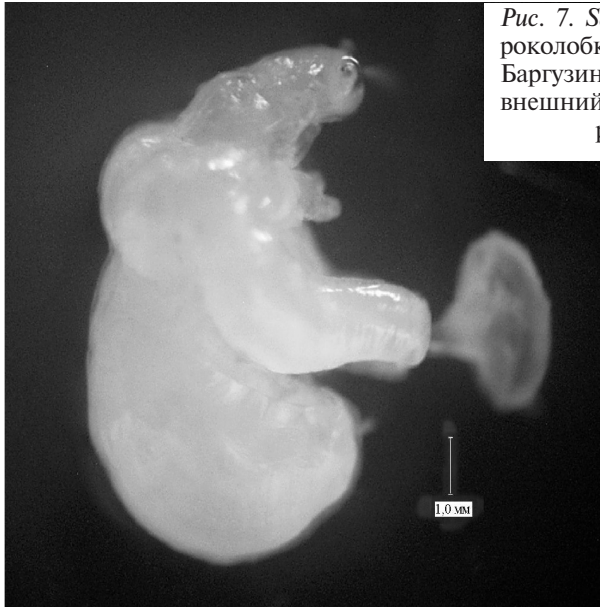


Рис. 7. *Salmincola cottidarum* (широколобка *Batrachocottus talievi*, Баргузинский залив, оз. Байкал): внешний вид с латеральной стороны. Оригинал.

Распространение в Байкальском регионе и автор находки. Впервые найден в 1917 г. и затем описан в качестве нового вида И.И. Месяцевым [Messjatzeff, 1926] от 4 подкаменщиковых рыб (*L. kesslerii*, *P. knerii*, *B. baicalensis*, *P. jettelesii*) из прибрежной зоны оз. Байкал. Позже рачок отмечен по материалам К.С. Смирновой у рыб рода *Procottus* и каменной широколобки [Догель и др., 1949]. Е.А. Коряков [1952] опубликовал данные о зараженности *S. cottidarum* для 22 форм байкальских Cottoidei, из которых 13 оказались носителями паразита, из района зал. Лиственничный — бух. Болотские Коты. В.Е. Заика [1965] зарегистрировал зараженность этим рачком 7 видов рыб, из них впервые у крапчатой широколобки. А.В. Гусев [Определитель..., 1987] добавил к списку еще 2 вида голомянок — большую и малую, хотя, по данным нашим и вышеперечисленных авторов, *S. cottidarum* у этих рыб не обнаружен. О.Т. Русинек [2007] представила данные о зараженности 26 видов рогатковидных рыб, из них впервые — тепловодной и узкой широколобок. По нашим данным, *S. cottidarum* впервые выявлен у широколобок Талиева и ширококрылой.

Озеро Байкал: зал. Лиственничный [Догель и др., 1949; Коряков, 1952; Заика, 1965; Матвеев и др., 2004; Русинек, 2007; Messjatzeff, 1926], Малое Море [Коряков, 1952; Заика, 1965; Пронин и др., 1999], Селенгинское мелководье и м. Поворот [Заика, 1965]; у г. Нижнеан-

гарска [Пронин и др., 1999]; у пос. Гремячинск, Академический хребет, бух. Фролиха [Русинек, 2007].

Водотоки оз. Байкал: реки Большая, Езовка, Мишиха, Переемная [Русинек О.Т., Русинек Е.В., 2000, 2001].

Salmincola svetlanovi Burdukovskaya et Pronin, 2010 (рис. 8)

Хозяева в бассейне оз. Байкал. Черный и белый байкальский хариус — *Thymallus baicalensis*, *T. brevipinnis*, косокольский хариус — *T. nigrescens*.

Локализация. Обонятельные ямки. Место прикрепления буллы — глазная мышца.

Эколого-географическая характеристика. Специфичный паразит рыб рода *Thymallus*, отнесен к сибирской географической группе бореально-предгорного фаунистического комплекса.

Распространение в Байкальском регионе и автор находки. Впервые рачок выявлен у косокольского хариуса оз. Хубсугул в 1988 г. С.В. Прониной [Pronin, Pronina, 1998] под названием *Salmincola longimanus*. В 2009 г. мы первые зарегистрировали раков из обонятельных ямок черного и белого байкальских хариусов из Баргузинского и Чивыркуйского заливов оз. Байкал. В результате сравнительного анализа

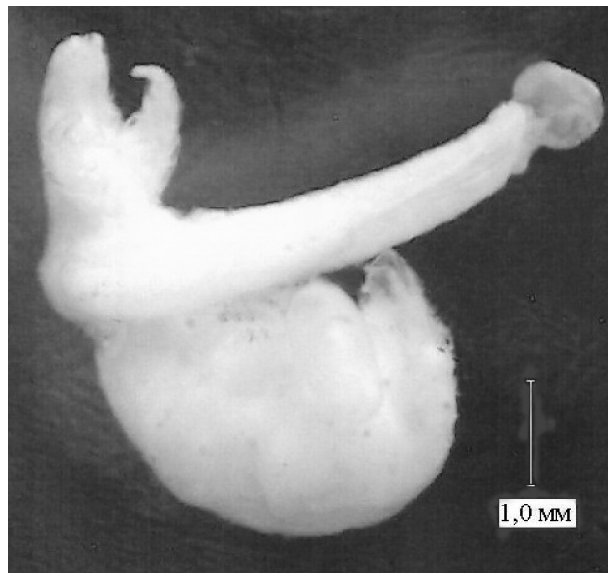


Рис. 8. *Salmincola svetlanovi* (байкальский хариус, Чивыркуйский залив оз. Байкал): внешний вид с латеральной стороны. Оригинал.

морфологии раков рода *Salmincola* от хариусовых рыб двух озер — Хубсугул и Байкал — описан новый вид — *S. svetlanovi* Burdukovskaya et Pronin, 2010 [Бурдуковская, Пронин, 2010].

Озеро Байкал: заливы Баргузинский и Чивыркуйский [Бурдуковская, Пронин, 2010].

Озеро Хубсугул (Монголия): [Бурдуковская, Пронин, 2010; Pronin, Pronina, 1998].

Salmincola extumescens (Gadd, 1901) (рис. 9)

Хозяева в бассейне оз. Байкал. Байкальский сиг — *Coregonus baicalensis*, байкальский омуль — *C. migratorius*.

Локализация. Жаберная полость, в верхней части сочленения жаберной дужки и жаберной крышки. Жаберная крышка, с внутренней стороны.

Эколого-географическая характеристика. Специфичный паразит сиговых рыб. Голаркт. Циркумполярный. Эвритермный. Относится к арктическому пресноводному фаунистическому комплексу.

Распространение в Байкальском регионе и автор находки. Впервые отмечен в 1917 г. у байкальского омуля и байкальского сига И.И. Мессяцевым [Messjatzeff, 1926] как новый вид под названием *S. omuli*. А.П. Маркевич [1937] правильно признал *S. omuli* идентичным с видом *S. extumescens*.

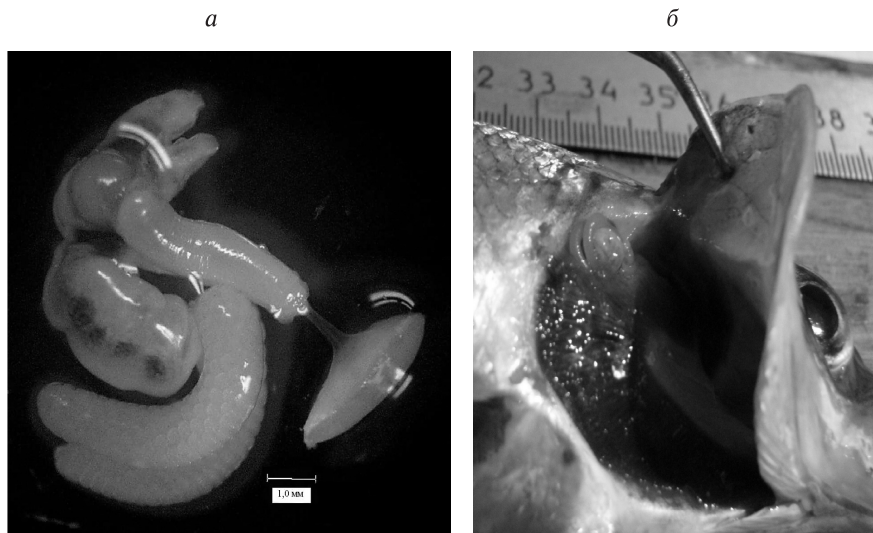


Рис. 9. *Salmincola extumescens* (байкальский омуль, Чивыркуйский залив оз. Байкал). Оригинал.

a — внешний вид с латеральной стороны; *б* — локализация рачка в жаберной полости.

Озеро Байкал: заливы Лиственничный [Догель и др., 1949; Messjatzeff, 1926], Баргузинский [Богданова, 1957a; Пронин и др., 1999], соры Черкалов и Посольский, Малое Море, м. Заворотный [Пронин, 1981], зал. Чивыркуйский [Пронин и др., 1999; Пронин, Бурдуковская, 2006; Дугаров, Пронин, 2010].

Водотоки оз. Байкал: реки Баргузин, Большая Речка, Верхняя Ангара, Кичера, Селенга [Пронин, 1977b, 1981; Пронин и др., 1999].

Salmincola extensus (Kessler, 1868) (рис. 10)

Хозяева в бассейне оз. Байкал. Байкальский сиг — *Coregonus baicalensis*, байкальский омуль — *S. migratorius*.

Локализация. Кожа у основания плавников.

Эколого-географическая характеристика. Специфичный паразит сиговых рыб. Голаркт. Циркумполярный. Стенотермный. Относится к арктическому пресноводному фаунистическому комплексу.

Распространение в Байкальском регионе и автор находки. Впервые отмечен в 1944 г. В.А. Догелем, И.И. Боголеповой и К.В. Смирновой [1949] как *Achtheres extensus* (Kessler). Из сообщения Е.А. Корякова (через О.Н. Бауера) известно, что зараженность омуля рачком

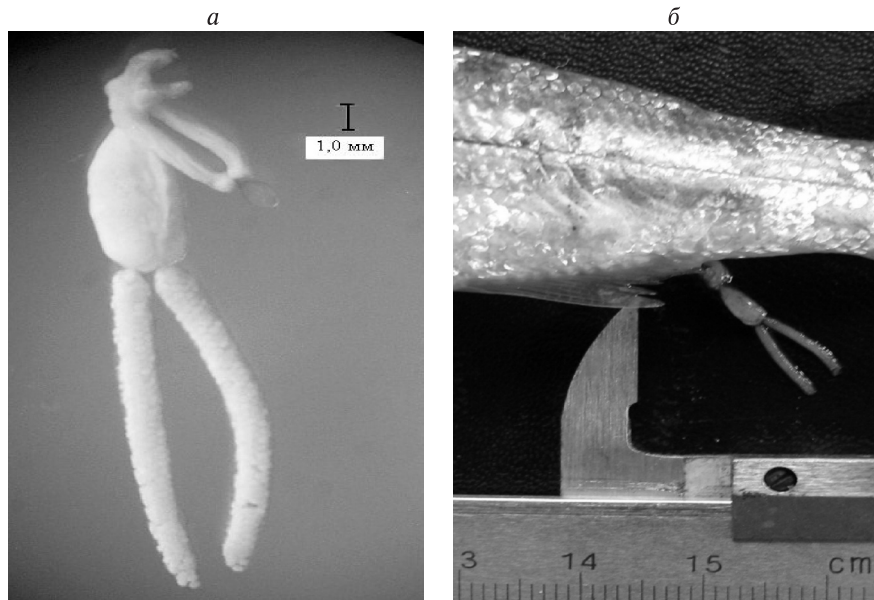


Рис. 10. *Salmincola extensus* (байкальский омуль, Чивыркуйский залив оз. Байкал). Оригинал.

a — внешний вид с латеральной стороны; *b* — локализация рачка у основания плавника.

составляет 4 % при зимнем промысле в Малом Море [Догель, Боголепова, 1957]. В пробах, исследованных В.Е. Заикой [1965], раки не отмечались, вероятно, из-за небольшого количества вскрытых рыб. В настоящее время известно, что *A. extensus* переведен в синоним *Salmincola extensus* [Гусев, 1987].

Озеро Байкал: зал. Лиственничный [Догель и др., 1949], Малое Море [Догель, Боголепова, 1957], у г. Байкальска [Кудинова, Кудинов, 1993], зал. Чивыркуйский [Пронин, Бурдуковская, 2006; Дугаров, Пронин, 2010].

Salmincola lavaretus Burdukovskaya et Pronin,
2010 (рис. 11)

Хозяева в бассейне оз. Байкал. Байкальский сиг — *Coregonus baicalensis*, байкальский омуль — *C. migratorius*.

Локализация. Обонятельные ямки. Место прикрепления буллы — глазная мышца.

Эколого-географическая характеристика. Специфичный паразит сиговых рыб. Относится к сибирской географической группе, арктическому пресноводному фаунистическому комплексу.

Распространение в Байкальском регионе и автор находки. Рачок впервые выявлен в 2009 г. в обонятельных ямках байкальского ому-

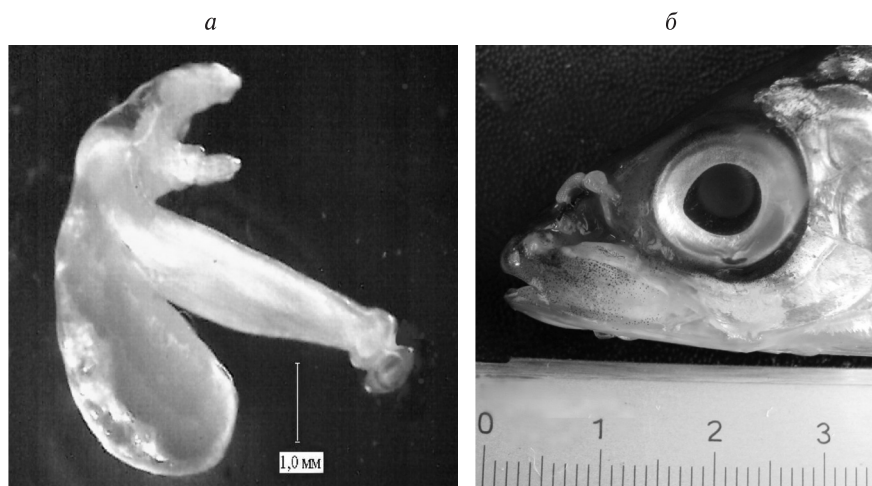


Рис. 11. *Salmincola lavaretus* (байкальский омуль, Чивыркуйский залив оз. Байкал). Оригинал.

a — внешний вид с латеральной стороны; *б* — прикрепление рачка к глазной мышце.

ля и байкальского сига и описан как новый вид *S. lavaretus* Burdukovskaaya et Pronin, 2010 [Бурдуковская, Пронин, 2010].
Озеро Байкал: заливы Баргузинский и Чивыркуйский [Бурдуковская, Пронин, 2010].

Род *Achtheres* Nordmann, 1832
Achtheres percarum Nordmann, 1832 (рис. 12)

Хозяева в бассейне оз. Байкал. Окунь — *Perca fluviatilis*.

Локализация. Жабры, ротовая полость.

Эколого-географическая характеристика. Специфичный паразит окуневых рыб. Палеаркт. Эвритермный, эвригалинный. Относится к бореально-равнинному фаунистическому комплексу.

Распространение в Байкальском регионе и автор находки. Рачок впервые зарегистрирован в оз. Байкал в 1917 г. И.И. Месяцевым [Messjatzeff, 1926] как новый вид под названием *A. sibirica*. А.П. Маркевич [1937] установил идентичность байкальского рачка типичному *A. percarum* Nordmann из других водоемов и соответственно перевел его в синоним последнего.

Озеро Байкал: зал. Лиственничный [Догель и др., 1949; Messjatzeff, 1926], зал. Чивыркуйский [Пронин и др., 1999], соры Черкалов и Посольский [Бурдуковская, 2005; Русинек, 2007].

Водоемы и водотоки оз. Байкал: озера Арахлей [Пронин, Цыкунова, 1963; Пронин, 1975a], Щучье [Вознесенская, Мангирова, 1968], Гусиное [Пронин, Шагдуров, 1977; Пронин, Шиверская, 1982; Пронин и др., 1999], Котокельское [Болонев, Пронин, 1988], Снежное [Русинек О.Т., Русинек Е.В., 2000]; реки Большая Речка, Верхняя Ангара, Селенга [Пронин и др., 1999; Бурдуковская, 2005], Мишиха и Переемная [Русинек О.Т., Русинек Е.В., 2001].

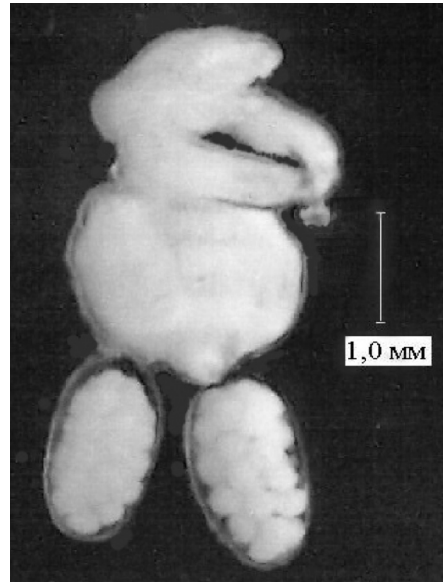


Рис. 12. *Achtheres percarum* (окунь, Чивыркуйский залив оз. Байкал), внешний вид с вентральной стороны. Оригинал.

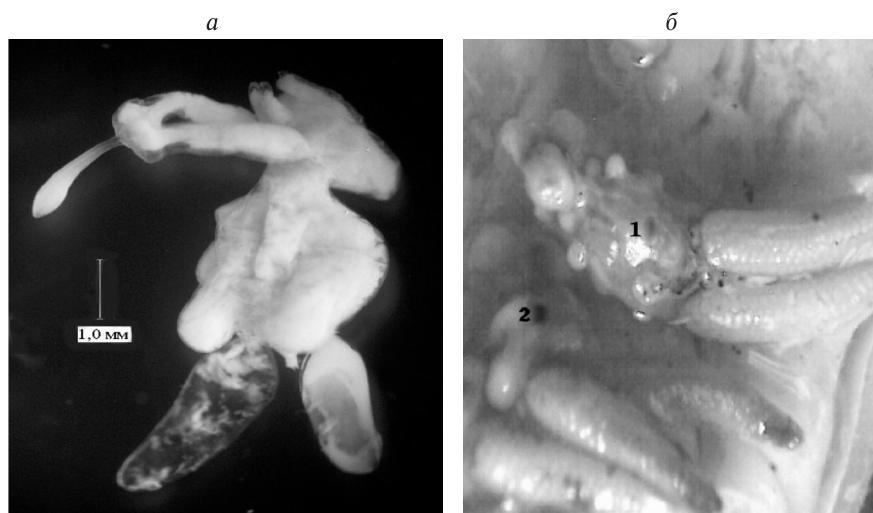


Рис. 13. *Basanistes woskoboynikovi* (таймень, р. Селенга). Оригинал.
 а — внешний вид с вентральной стороны; б — локализация на внутренней стороне жаберной крышки (1, 2 — рачок).

Род *Basanistes* Nordmann, 1832

***Basanistes woskoboynikovi* Markewitsch, 1936 (рис. 13)**

Хозяева в бассейне оз. Байкал. Таймень — *Hucho taimen*.

Локализация. Внутренняя поверхность жаберной крышки.

Эколого-географическая характеристика. Специфичный паразит рыб вида *Hucho taimen*. Палеаркт. Относится к бореально-предгорному фаунистическому комплексу.

Распространение в Байкальском регионе и автор находки. Впервые обнаружен в 1954 г. Е.А. Коряковым [1954] у тайменя (2 экз. у 1 рыбы) из района губы Мамай [Восточный берег Южного Байкала].

Озеро Байкал: губа Мамай [Коряков, 1954], у г. Нижнеангарска [Заика, 1965], сор Ангарский [Матвеев и др., 1996].

Водотоки оз. Байкал: реки Тола [Нанек, Dulмаа, 1970], Селенга [Матвеев и др., 1996], Большая [Русинек, 2007], Эгийн-Гол [Батуева, 2008].

***Basanistes briani* Markewitsch, 1936 (рис. 14)**

Хозяева в бассейне оз. Байкал. Ленок — *Brachymystax lenok*.

Локализация. Внутренняя поверхность жаберной крышки.

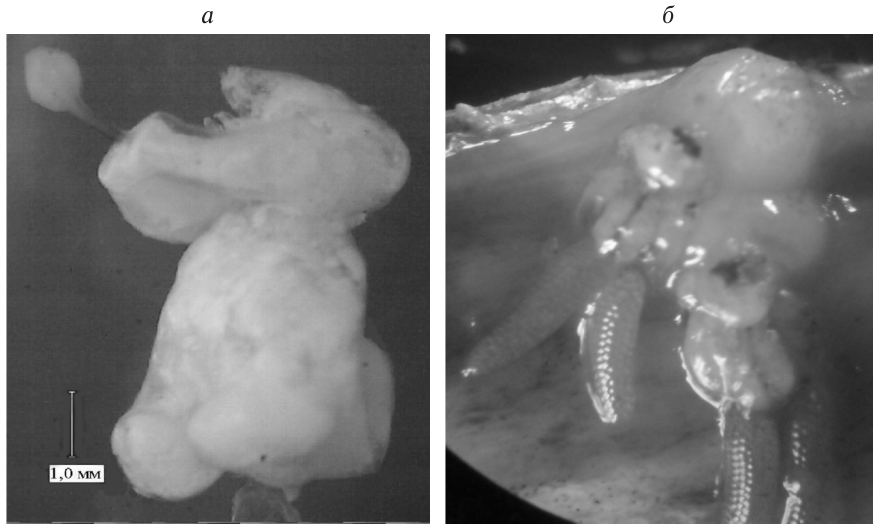


Рис. 14. *Basanistes briani* (ленок, оз. Хубсугул). Оригинал.
 а — внешний вид с латеральной стороны; б — локализация на внутренней стороне жаберной крышки.

Эколого-географическая характеристика. Специфичный паразит *Brachymystax lenok*. Палеаркт. Относится к бореально-предгорному фаунистическому комплексу.

Распространение в Байкальском регионе и автор находки. Впервые обнаружен в 1954 г. Е.А. Коряковым [1954] у ленка из района губы Мамай (восточный берег Южного Байкала).

Озеро Байкал: губа Мамай [Коряков, 1954], бух. Фролиха [Матвеева, Матвеев, 1990].

Озеро Хубсугул [Томилов, Черепанов, 1967; Пронин, 1976; Пронин и др., 1999; Батуева, 2008].

Другие водотоки оз. Байкал: реки Ангара [Заика, 1965], Тола [Нанек, Dulmaa, 1970], Переемная [Русинек О.Т., Русинек Е.В., 2001], Сосновка [Русинек, 2007].

Сведения о структуре нуклеиновых кислот. Известен частичный сиквенс 18 S rDNA [Rusinek et al., 2000].

Род *Coregonicola* Markewitsch, 1936
Coregonicola baicalensis Korjakov, 1951 (рис. 15)

Хозяева в бассейне оз. Байкал. Плоская широколобка — *Limnocottus bergianus*.

Локализация. Ротовая полость.

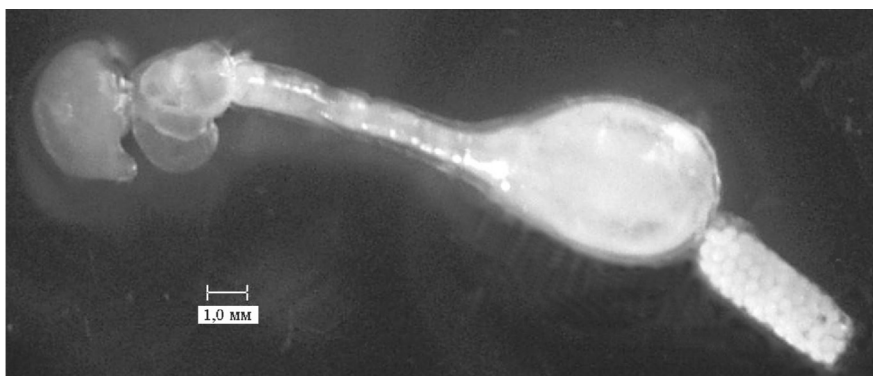


Рис. 15. *Coregonicola baicalensis* (широколобка *Limnocottus bergianus*, Баргузинский залив оз. Байкал): внешний вид с латеральной стороны. Оригинал.

Эколого-географическая характеристика. Эндемик Байкала. Специфичный паразит подкаменщиковых рыб рода *Limnocottus*. Глубоководный стенобионт. Относится к байкальскому фаунистическому комплексу.

Распространение в Байкальском регионе и автор находки. Впервые зарегистрирован Е.А. Коряковым [1951] в заливах Лиственничный и Большие Коты оз. Байкал на глубине 50–400 м.

Озеро Байкал: заливы Лиственничный и Большие Коты [Коряков, 1954], Академический хребет [Русинек, 2007], Баргузинский залив (ориг. данные).

Род *Tracheliastes* Nordmann, 1832

Tracheliastes polycolpus Nordmann, 1832 (рис. 16)

Хозяева в бассейне оз. Байкал. Язь — *Leuciscus idus*, елец — *L. leuciscus baicalensis*, плотва — *Rutilus rutilus*, озерный голянь — *Phoxinus phoxinus*.

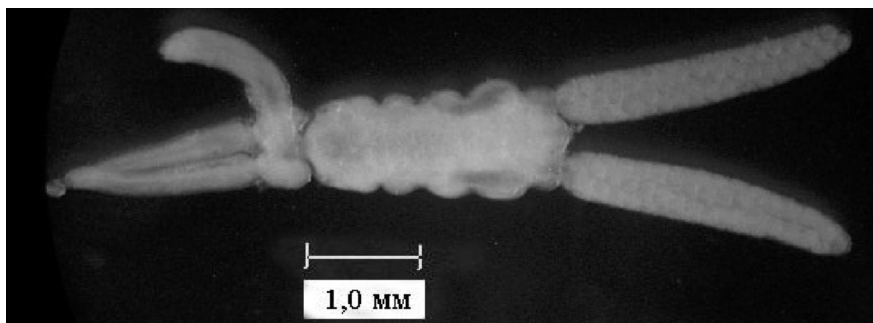


Рис. 16. *Tracheliastes polycolpus* (елец, Чивыркуйский залив оз. Байкал): внешний вид с дорсальной стороны. Оригинал.

Локализация. Основания лучей плавников, реже на коже у основания хвостового плавника.

Эколого-географическая характеристика. Специфичный паразит карповых рыб преимущественно рода *Leuciscus*. Палеаркт. Относится к бореально-равнинному фаунистическому комплексу.

Распространение в Байкальском регионе и автор находки. Рачок впервые отмечен у плотвы оз. Байкал в 1917 г. И.И. Месяцевым [Messjatzeff, 1926] в качестве особой разновидности типичного *T. polycolpus*. А.П. Маркевич [1937] показал, что байкальская форма не имеет существенных отличий от типичных *T. polycolpus* [Догель, Боголепова, 1957].

Озеро Байкал: зал. Лиственничный [Догель и др., 1949; Messjatzeff, 1926], м. Поворот и бух. Колокольная [Заика, 1965], зал. Чивыркуйский [Пронин и др., 1999], сор Черкалов [Бурдуковская, 2005; Русинек, 2007].

Водотоки оз. Байкал: реки Тола [Hanek, Dulmaa, 1970] и Верхняя Ангара [Пронин и др., 1999].

2.1.2. ВИДЫ, ИСКЛЮЧАЕМЫЕ ИЗ СОСТАВА ФАУНЫ БАЙКАЛА

Подотряд SIPHONOSTOMATOIDA Latreille, 1829

Семейство CALIGIDAE Latreille, 1829

Род *Caligus* Müller, 1785

Caligus lacustris Steenstrup et Lutken, 1861

Хозяева в бассейне оз. Байкал. Неизвестен.

Локализация. Жабры, кожа.

Эколого-географическая характеристика. Палеаркт. Вероятно, завезенный вид [Гусев, 1987].

Распространение в Байкальском регионе и автор находки. Указан в целом для Байкала [Гусев, 1987]. В настоящее время нет конкретных данных о регистрации этого вида в Байкале и его бассейне, поэтому предлагаем исключить его из списка паразитофауны Байкала.

Семейство LERNAEOPODIDAE Edwards, 1840

Род *Salmincola* Wilson, 1915

Salmincola strigatus (Markewitsch, 1936)

Хозяева в бассейне оз. Байкал. Неизвестен.

Локализация. Плавники.

Эколого-географическая характеристика. Специфичный паразит сиговых рыб. Палеаркт.

Распространение в Байкальском регионе и автор находки. Этот вид добавлен в список паразитов байкальских рыб под названием *Achtheres strigatus* Markewitsch, 1936 [Догель и др., 1949] по данным К.С. Смирновой, которая нашла рака у 2 омулей по 1 экз. на каждом в 1944 г. [Догель, Боголепова, 1957]. В.И. Заика [1965] исключил *A. strigatus* из паразитофауны рыб Байкала. Вероятно, К.С. Смирнова ошибочно определила этот вид, возможно, она имела дело с *Salmincola extensus*. В настоящее время известно, что *A. strigatus* Markewitsch, 1936 переведен в синоним *Salmincola strigatus* [Markewitsch, 1936], который описан с жирового плавника сибирской ряпушки [Гусев, 1987]. Вначале, в ожидании нахождения этого вида при большом количестве паразитологических вскрытий, один из авторов провизорно оставил *S. strigatus* в списке паразитов омуля [Пронин, 1981]. За 30-летний период исследования более 1000 экз. омулей из разных районов Байкала мы не находили этого рака и исключили его из состава фауны Байкала. О.Т. Русинек [2007] также не находила этого рака у байкальских рыб, но по неизвестной причине оставила его в составе фауны паразитических копепод Байкала. Таким образом, *S. strigatus* бесспорно следует исключить из состава фауны.

2.2. ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПАЗАРИТИЧЕСКИХ РАКООБРАЗНЫХ РЫБ И ИХ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПО ЗОНАМ БАЙКАЛА

На основании данных, приведенных в предыдущем разделе, можно считать, что фауна паразитических копепод Байкала в настоящее время насчитывает 16 видов из 8 родов: *Ergasilus* — 2, *Paraergasilus* — 1, *Lernaea* — 1, *Salmincola* — 7, *Achtheres* — 1, *Basanistes* — 2, *Coregonicola* — 1, *Tracheliastes* — 1. Характеристика таксономического разнообразия ракообразных — паразитов рыб Байкала представлена в табл. 3.

В бассейне оз. Байкал обитает 67 видов и подвидов рыб, непосредственно в Байкале — 56 [Рыбы..., 2007]. Паразитические копеподы зарегистрированы у 39 видов рыб. Разнообразие их фауны в различных экологических зонах Байкала проанализировано по основному составу рыб. В прибрежно-соровой зоне обитает 15 видов рыб, в литорали — 10, в пелагиали — 6 и абиссали — 25. В связи с таким распределением рыб наблюдаются закономерности горизонтального и вертикального распределения копепод, паразитирующих у этих хозяев (табл. 3). Видовое разнообразие фауны Copepoda parasi-

Таблица 3

Таксономическое разнообразие ракообразных — паразитов рыб Байкала и водоемов его бассейна

Акватория	Таксон				
	Семейство	Род	Число	Вид	
				число	% от общего числа
Озеро Байкал и его бассейн	3	8	16	2	12,5
Акватории водосбора	3	7	14	0	0
Оз. Байкал	2	7	14	2	14,3
В том числе:					
прибрежно-соровая зона	2	4	5	0	0
литораль (0–5 м)	2	6	9	1	11,1
сублитораль (5–100 м)	2	3	9	1	11,1
профундаль (100–300 м)	1	2	5	2	40,0
псевдоабиссаль (300–500 м)	1	2	4	2	50,0
абиссаль (>500 м)	1	2	2	2	100

тиса закономерно уменьшается от 9 видов в литорали до 2 в абиссали. Удельная доля эндемичных видов в таксономическом разнообразии паразитических раков, наоборот, закономерно возрастает от литорали (11,1 %) к абиссали (100 %) (табл. 3).

2.3. ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Зоогеографический анализ является одним из заключительных этапов изучения фаун различных организмов. Фауна паразитических ракообразных, обитающих на пресноводных и морских рыбах, насчитывает примерно 1500–1800 видов [Маркевич, 1975; Kabata, 1988, 1992]. По более новым данным В.Н. Казаченко [2001], известно 1857 видов, из них 90 % являются морскими. Анализу видового состава фауны паразитических копепод, обитающих на рыбах, посвящен ряд работ [Маркевич, 1956, 1975; Пугачев, 1984, 2004; Гусев, 1987; Пронин и др., 1999, 2004; Казаченко, 2001; Yamaguti, 1963; Kabata, 1979, 1988, 1992; Hoffman, 1999]. Естественно, что видовое разнообразие паразитических копепод увеличивается с описанием новых для науки видов.

Распространение паразитических ракообразных рыб в водоемах неравномерное. Во-первых, оно зависит от мест обитания их хозяев [Шульман, 1958; Казаченко, Титар, 1980; Пугачев, 1984, 2004; Митинев, 1997; Ермоленко и др., 1998; Митинев, Шульман, 1999; Про-

нин и др., 2000; Yin Wen-ying, 1954; Hanek, Dulmaa, 1970; Margolis, Arthur, 1979; Pronin, Pronina, 1998; Hoffman, 1999], во-вторых, от особенностей гидрологического режима водоемов и водотоков [Добровольский, 1961], а также от происхождения вида в определенном географическом районе, к условиям которого он приспособлен.

В настоящее время анализ фауны паразитических организмов необходимо начинать с выявления групп, являющихся единицами зоогеографического анализа. Изучая вопросы зоогеографии рыб, Г.В. Никольский [1953] предложил применять метод разделения фауны на фаунистические комплексы. Основным признаком фаунистического комплекса является общность исторического развития группы видов, обладающих сходными экологическими потребностями, и их длительным существованием в одной географической зоне [Пугачев, 1990]. Проведя анализ состава паразитов пресноводных рыб Северной Азии, О.Н. Пугачев [1984] сделал заключение, что современная фауна паразитов рыб — это результат расселения рыб и их паразитов, происходившего не за счет проникновения отдельных видов рыб в новые районы, а путем распространения ценотически связанных фаунистических групп.

Заселение Байкала представителями бореально-равнинного фаунистического комплекса (осетр, щука, плотва, язь, окунь) происходило примерно в четвертичный период, когда, приспособившись к условиям низких температур, они стали расселяться с запада на восток [Яковлев, 1964]. В Байкале распространение бореально-равнинного комплекса приурочено к прибрежно-соровой зоне.

Современная гидрографическая сеть Байкальского региона сформировалась в плиоцен-плейстоценовый этап геологической истории, с перестройкой водоразделов между Байкалом и речными системами Енисея, Лены и Амура [Коржув, 1977] и возникновением транзитных участков, способствующих проникновению в бассейн Байкала гидробионтов из Северного Забайкалья и Амура [Матвеев, Самусенок, 2008], в том числе рыб бореально-предгорного комплекса (ленок, таймень, хариусы, елец, обыкновенный голянь).

Рыбы арктического пресноводного комплекса (омуль, сиг, налим) заселили Байкал в голоцене через Ангарский сток из бассейна р. Енисей, когда озеро сформировалось как олиготрофный водоем с благоприятными климатическими условиями для обитания этих рыб [Дорогостайский, 1923; Верещагин, 1949].

Ихтиофауна байкальского фаунистического комплекса состоит из эндемичных рогатковидных рыб [Сиделева, 1982; Sideleva, 2002]. Проникновение байкальских Cottoidei происходило через систему палеоозер Забайкалья и Северной Монголии из Север-Тихоокеанского бассейна около 2 млн лет назад [Дорогостайский, 1923; Талиев, 1955]. Молекулярно-генетические исследования подтверждают эволюционную молодость байкальских Cottoidei и их возникновение 2–3 млн лет назад [Слободянюк и др., 1994]. В результате дальнейшего внутриозерного видообразования они быстро заселили широкий диапазон глубин [Дорогостайский, 1923; Богданов, 2004; Матвеев, Самусенок, 2008]. В настоящее время рыбы байкальского автохтонного комплекса составляют более половины ихтиофауны озера и заселяют все глубины озера от литорали до абиссали. Ихтиофауна литорали и прибрежно-соровой зоны Байкала преимущественно сформирована рыбами бореально-равнинного, бореально-предгорного и арктического комплексов [Рыбы..., 2007].

Паразитические раки рыб Байкала представлены 5 зоогеографическими группами и 4 фаунистическими комплексами (табл. 4).

Голарктические виды (3 вида — 18,8 % от общей фауны), широко распространенные в пресноводных водоемах Европы, Азии и Северной Америки, представлены в Байкале 2 фаунистическими комплексами паразитических раков: бореально-равнинным (1 вид раков, паразитирующий на окуне) и арктическим (2 вида от сиговых рыб).

Доминирующими являются палеарктические виды (50,0 %) ракообразных. Эти раки распространены почти во всех водоемах Северной Евразии. Палеарктическая группа включает 3 фаунистических комплекса: бореально-равнинный (4 вида от карповых рыб), бореально-предгорный (по 3 вида раков от лососевых и хариусовых рыб) и арктический (*S. salmoneus* от тайменя).

Байкальская группа представлена 2 эндемичными видами — *S. cottidarum* и *S. baicalensis* от рогатковидных рыб.

Сибирская географическая группа состоит из двух фаунистических комплексов: бореально-предгорного (*S. svetlanovi* от хариусов) и арктического (*S. lavaretus* от сиговых рыб).

Амурская группа представлена одним видом из экзотических вселенцев бореально-равнинного фаунистического комплекса (*Lernaea elegans* morph *stenopharyngodontis* — карповых рыб).

Зоогеографический анализ показал, что виды паразитических ракообразных определенных групп рыб Байкала принадлежат к тем

Таблица 4

Распределение ракообразных — паразитов рыб Байкала — по зоогеографическим группам и фаунистическим комплексам

Географическая группа	Число видов (%)	Фаунистический комплекс	Число видов (%)	Вид
Голарктическая	3 (18,8)	Бореально-равнинный Арктический	1 (6,3)	<i>Achtheres percarum</i>
			2 (12,5)	<i>Salmincola extumescens</i> <i>S. extensus</i>
Палеарктическая	8 (50,0)	Бореально-равнинный	4 (25,0)	<i>Ergasilus briani</i> <i>E. sieboldi</i> <i>Paraergasilus rylovi</i> <i>Tracheliastes polycolpus</i>
				Бореально-предгорный
		Арктический	1 (6,2)	
		Байкальский	2 (12,5)	<i>S. cottidarum</i> <i>Coregonicola baicalensis</i>
Сибирская	2 (12,5)	Бореально-предгорный	1 (6,2)	<i>S. svetlanovi</i>
Амурская (вселенцы)	1 (6,2)	Бореально-равнинный	1 (6,2)	<i>S. lavaretus</i>
			1 (6,2)	<i>Lernaea elegans morpha ctenopharyngodontis</i>

же фаунистическим комплексам, что и их хозяева, для которых характерны определенные адаптации к абиотическим и биотическим факторам окружающей среды: бореально-равнинному — 37,5 %, бореально-предгорному — 25,0 %, арктическому — 25,0 %, байкальскому — 12,5 % [Бурдуковская, Пронин, 2012].

Крустацеофауна Байкала сложилась в результате одновременного проникновения в водоем рыб различных фаунистических комплексов. По Г.Ю. Верещагину [1935], все население оз. Байкал разделено на три группы (комплекса): сибирский, сибирско-байкальский и байкальский.

Сибирский комплекс представлен 8 видами паразитических ракообразных рыб из 6 родов; их хозяева — лососевые, щуковые, карповые, окуневые рыбы, обитающие в прибрежье, заливах и сорах Байкала (рис. 17).

Сибирско-байкальский комплекс состоит из 5 видов ракообразных одного рода *Salmincola* от осетровых, сиговых и хариусовых видов рыб, обитающих в прибрежной зоне и пелагиали (до 350 м) открытого Байкала, а также вне самого озера.

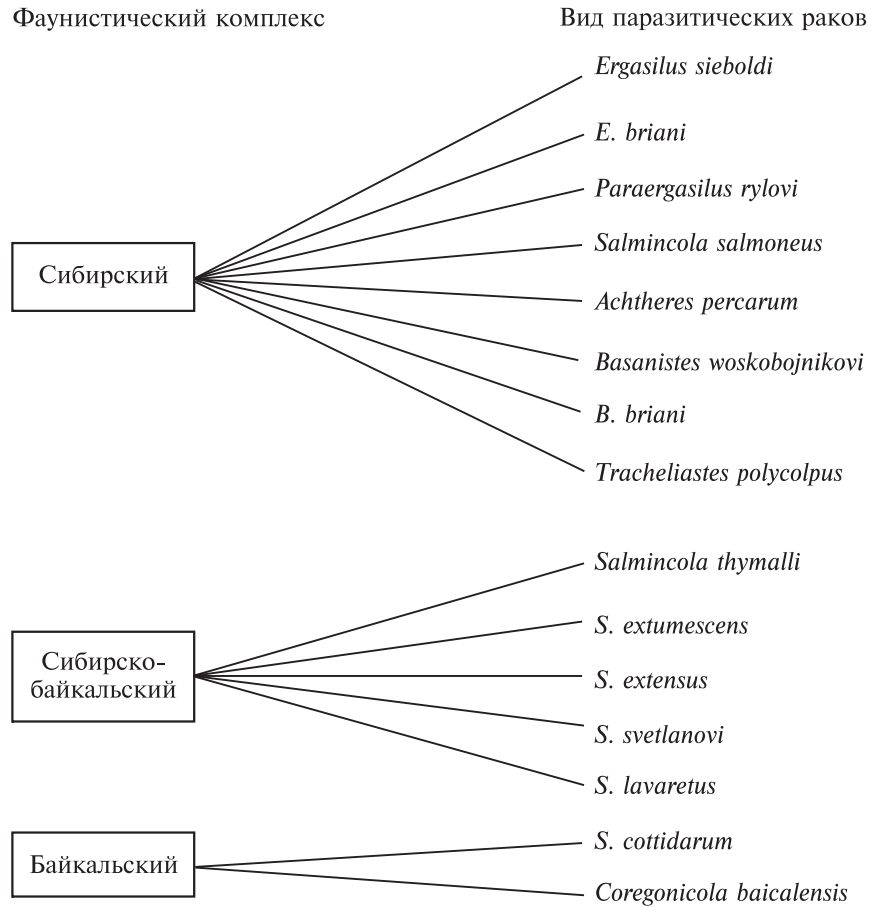


Рис. 17. Распределение паразитических раков по фаунистическим комплексам бассейна оз. Байкал.

Байкальский комплекс представляют 2 эндемичных вида — *S. cottidarum* и *C. baicalensis* — паразиты подкаменщиковых рыб (27 видов — эндемики), распространенных в озере от уреза воды до глубины более 1000 м [Коряков, 1952].

ГЛАВА 3

ЭКОЛОГИЯ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ КОПЕПОД

3.1. ЛОКАЛИЗАЦИЯ, ИЛИ МЕСТООБИТАНИЕ, ПАРАЗИТИЧЕСКИХ РАКООБРАЗНЫХ

Фактически все зоопаразиты имеют определенную локализацию в организме хозяина. Соответственно часть тела, орган или часть органа является его *местообитанием* (станцией обитания). Не вдаваясь в обсуждение вопроса выделения в организме хозяина биотопов и *эндостаций*, по Е.Н. Павловскому [1934], с точки зрения общей экологии в пределах *станции обитания* целесообразно выделять *микростанции*, термин предложен В.Б. Дубининым [1950, 1951] для обозначения места локализации высокоспециализированных перьевых клещей в различных частях перьев птиц.

Экологическое разнообразие паразитических ракообразных бассейна оз. Байкал мы рассматриваем в нескольких аспектах: по локализации и векторам экологической валентности.

Паразитические раки, являясь эктопаразитами рыб, локализуются в организме рыб (хозяина) в/на различных участках тела. На некорректность обобщенной локализации паразитических копепод обратил внимание В.Н. Казаченко [2009]. Например, во многих работах местом локализации раков указываются «жабры» (*sensu lato*), которые состоят из жаберных дуг с лепестками и тычинками, поэтому правильно указывать более точную локализацию конкретных видов. По локализации, или месту обитания, паразитические раки Байкала распределяются на следующие группы:

- паразиты жаберных лепестков: *E. briani*, *E. sieboldi*, *L. elegans* morpha *ctenopharyngodontis*, *S. thymalli*, *S. salmoneus*, *A. percarum*;
- паразиты жаберных дужек и тычинок: *A. percarum*;
- паразиты жаберных крышек: *B. woskoboynikov*, *B. briani*;
- паразиты жаберной полости (верхняя часть сочленения жаберной дужки и жаберной крышки): *S. cottidarum*, *S. extumescens*;
- паразиты ротовой полости (нёбо, язык): *C. baicalensis*, *S. cottidarum*, *A. percarum*;
- паразиты обонятельных ямок: *P. rylovi*, *S. svetlanovi*, *S. lavaretus*;
- паразиты кожного покрова: *L. elegans* morpha *ctenopharyngodontis*, *S. extensus*;
- паразиты лучей плавников: *T. polycolpus*.

Таким образом, по специализации к органам и местам обитания наиболее разнообразен видовой состав паразитов жаберных лепестков (5 видов), тогда как другие группы представлены 1–3 видами. Паразиты жаберных лепестков являются абсолютными доминантами по численности их гостальных гемипопуляций.

В свое время З. Кабата [Kabata, 1976] предложил выделить копепод, внедряющихся головой и частью туловища в ткани хозяина (*Lernaea* spp. и др.), в особую категорию — *мезопаразиты*, обособленную от эктопаразитов. К сходному выводу пришел В.Н. Казаченко [1981] при изучении паразитических копепод океанических промысловых рыб, выделяя этих раков в особую группу — *интропаразиты*. А.В. Гусев [1987] сделал краткую ремарку о недостаточной обоснованности предложений З. Кабата и В.Н. Казаченко без какой-либо аргументации. Мы считаем, что паразитические копеподы, которые глубоко внедряются в ткани хозяина, существенно отличаются от типичных эктопаразитов, которые прикрепляются на/в покровные ткани хозяина, и за ними следует сохранить название *интропаразиты*, предложенные В.Н. Казаченко. А вот категория *мезопаразиты*, безусловно, подходит к обитателям обонятельных капсул рыб, поскольку они не соприкасаются с открытой окружающей средой.

3.2. ОБОНЯТЕЛЬНЫЕ ЯМКИ ЛОСОСЕВИДНЫХ РЫБ КАК МЕСТООБИТАНИЯ ОСОБОЙ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ГРУППЫ МЕЗОПАРАЗИТОВ РОДА *SALMINCOLA*

Более 30 лет назад А.Н. Гундризер [1974] описал новый вид *S. longimanus* Gundrizer, 1974 из обонятельных ямок монгольского хариуса *T. brevirostris* Kessler, 1879 из оз. Мумудай (бассейн р. Кобдо, Республика Тыва, Россия). Отличительной чертой нового вида являются длинные максиллы II («руки»), согласно которой и дано название «*longimanus*». Позднее известный специалист по паразитическим копеподам З. Кабата [Kabata, 1977] провел переописание *S. longimanus* по 2 экз. самок из коллекции А.Н. Гундризера, подтвердив его валидность. Впоследствии *S. longimanus* был найден у нового вида хозяев — косоогольского хариуса *T. nigrescens* Dorogostaisky, 1923 из оз. Хубсугул (бассейн оз. Байкал, Монголия) [Pronin, 1998; Pronin, Pronina, 1998], но морфологические особенности раков от нового вида хозяев из ранее неизвестного для него географического района не были изучены [Пронин и др., 2004].

До недавнего времени паразитические копеподы из обонятельных ямок хариусовых и сигаговых рыб из других районов Евразии, в том числе из оз. Байкал, не были известны, вероятно, вследствие того что этот орган не исследовали и/или ввиду редкой встречаемости паразитов с данной локализацией. У черного и белого байкальских хариусов из оз. Байкал до недавнего времени был известен только один вид паразитического рачка — *S. thymalli* [Kessler, 1868]. В мае 2009 г. авторами сделаны первые находки раков рода *Salmincola* в обонятельных ямках у черного байкальского хариуса из Баргузинского залива, а после (июль 2009–2010 гг.) — из Чивыркуйского залива оз. Байкал. В это же время (май — июнь 2009 г., май — июль 2010 г.) раки этого рода найдены в обонятельных ямках байкальского омуля и байкальского сига из Чивыркуйского залива. Это были первые находки паразитических ракообразных в обонятельном органе рыб семейства Coregonidae. На основе сравнительного анализа морфологии копепод из озер Хубсугул и Байкал, авторами описаны 2 новых вида: *S. svetlanovi* Burdukovskaya et Pronin, 2010 от косогольского и черного байкальского хариусов и *S. lavaretus* Burdukovskaya et Pronin, 2010 от байкальского сига и байкальского омуля [Бурдуковская, Пронин, 2010].

Ранее кроме нативного вида *S. longimanus* А.Н. Гундризер [1974] зарегистрировал другую форму этого рачка в ранге подвида *S. longimanus sibiricum* из обонятельных ямок локальной формы сибирского хариуса *T. arcticus arcticus* из оз. Хариусовое (Каратоть) в бассейне р. Хамсара (правый приток р. Большой Енисей), сопроводив единственный рисунок общего вида следующим предельно кратким описанием «От номинального вида отличается не сердцевидной, а сферической формой буллы, несколько иным строением максиллепед II, более короткими максиллепедами I. Третий членик максиллепед II на вершине кулачковидно-расширен и вооружен двумя выростами» [Гундризер, 1974, с. 65]. Исходя из этого описания, основным отличительным признаком *S. l. sibiricum* является форма буллы и принадлежность другому виду хозяев, поэтому необходимо полное морфологическое описание этой формы. Однако форма и размеры буллы имеют таксономическое значение для каждого таксона семейства Lernaeopodidae [Kabata, Cousens, 1972], в том числе и рода *Salmincola* [Шедько, 2008], поэтому мы считаем вполне возможным наличие у сибирского хариуса особой формы *S. longimanus* complex в ранге подвида. Следует заметить, что при анализе другого специфического паразита рыб семейства Thymallidae М.Б. Шедько [2008] пришла к выводу о наличии в составе *S. thymalli* 6 форм в ранге вида,

в том числе считает валидными *S. thymalli* (Kessler, 1868); *S. baicalensis* Messjatzeff, 1926; *S. mongolicus* Gundriser, 1972.

При описании новых видов нами сделано предварительное обобщение о составе хозяев и ареалах копепод рода *Salmincola*, имеющих строгую локализацию в полости обонятельных ямок (капсул) лососевидных рыб [Бурдуковская, Пронин, 2010]. Так, в монографии О.Н. Пугачева [2004] указано, что ареал *S. longimanus* ограничен водоемами Западной Монголии. В этом обзоре для *S. longimanus* указываются р. Енисей (для сибирского хариуса) и р. Кобдо (для монгольского хариуса) без указания государственной принадлежности территории. На карте ареалов в этой работе верно отмечено нахождение вида в Западной Монголии (бассейн р. Кобдо) и в России (бассейн р. Енисей, Республика Тыва), однако в тексте общий ареал (только Западная Монголия) указан ошибочно. Первоописание *S. longimanus* сделано А.Н. Гундризером из бассейна р. Кобдо (оз. Мумудай) на территории России [Гундризер, 1974]. В той же работе описан подвид *S. longimanus sibiricum* из другого озера (Хариусовое или Каратоть) в бассейне р. Хамсары (притока Большого Енисея). Таким образом, изначально *S. longimanus* и *S. longimanus sibiricum* описаны с территории России из двух разных бассейнов (Центрально-Азиатского и Енисейско-Ледовитоморского).

Лишь недавно, по сообщению М.Б. Шедько [2008], проведено исследование морфологической изменчивости *S. longimanus* по материалам О.Н. Пугачева из оз. Ногон (бассейн р. Кобдо, Западная Монголия), результаты которого пока не опубликованы (личное сообщение М.Б. Шедько). Таким образом, именно эти находки следует считать первой регистрацией вида в Монголии.

Итак, в настоящее время установлено, что в обонятельных ямках лососевидных рыб семейств Coregonidae и Thymallidae паразитируют 3 вида копепод рода *Salmincola* (*S. longimanus*, *S. svetlanovi*, *S. lavaretus*) и 1 подвид (*S. l. sibiricum*). Статус последнего необходимо определить после детального переописания морфологии. Все 4 формы кроме общей локализации в полости обонятельного органа имеют визуально отличимый признак — «длиннорукость» (максиллепеды II длиннее тела раков), по которому они могут рассматриваться как группа *S. longimanus complex*, аналогично *S. thymalli complex* (по М.Б. Шедько [2008]) с достаточно высокой видовой дифференциацией по ряду морфологических характеристик: числу дистальных шипиков антенны I (отсутствие *S. longimanus*, 1–2 — *S. svetlanovi*, 3 — *S. lavaretus*); наличию сосочка на предпоследнем членике максиллепеды у *S. longimanus* (редуцированы у *S. svetlanovi*, *S. lavaretus*); нали-

чию дополнительного шипа на субхеле максиллепеды у *S. lavaretus*; наличие экзоподита в виде конического сосочка максиллы I у *S. longimanus* и *S. lavaretus* (редуцирован у *S. svetlanovi*); по количеству апикальных папилл эндоподита максиллы I (3 — *S. longimanus*, 2 — *S. svetlanovi*, 3 — *S. lavaretus*); отсутствию шипиков на бугорчатом отростке (4) эндоподита антенны II у *S. lavaretus* и 1 экз. *S. longimanus*. Визуально виды различаются по форме буллы: *обратнойцевидная* — *S. longimanus*, *шаровидная* — *S. svetlanovi*, *грибовидная* — *S. lavaretus*.

Все находки видов рода *Salmincola* в обонятельных ямках хариусовых и сиговых рыб зарегистрированы только в озерных водоемах. Известные в настоящее время ареалы форм *S. longimanus* complex ограничиваются водоемами Центрально-Азиатского (бассейн р. Кобдо на территории Западной Монголии и юге Республики Тыва, Россия) и Байкало-Енисейского (верховья Большого Енисея и озера Байкал и Хубсугул) бассейнов (рис. 18). Пока можно констатировать отсутствие каких-либо форм *S. longimanus* у хариусовых рыб бассейна р. Амур и других рек Дальнего Востока России [Шедько, 2008]. Слабая паразитологическая изученность обонятельных ямок лососевидных рыб и вероятная узкая специфичность «носовых» паразитических копепод рода *Salmincola* не исключают их находок у других видов рыб подотряда Salmonoidei в других районах Евразии, поэтому прогноз нахождения видов или подвидов *S. longimanus* complex может стать реальностью в ближайшее время (рис. 18).

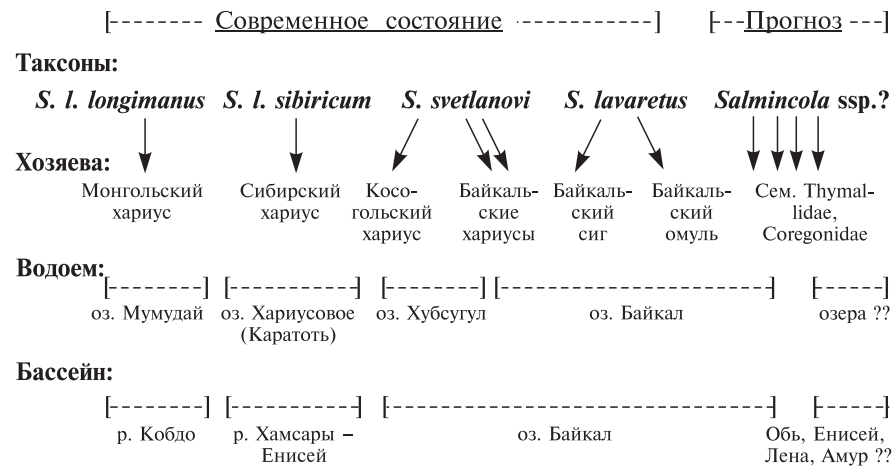


Рис. 18. Современное состояние и прогноз гостально-пространственного распределения *Salmincola longimanus* complex — паразитов обонятельных ямок хариусовых (Thymallidae) и сиговых (Coregonidae) рыб.

Особенности морфологии новых видов и регистрация новых хозяев этого комплекса в новых регионах нахождения могут стать началом нового этапа изучения экологической ниши видов рода *Salmincola*, локализующихся в обонятельном органе рыб как особо экологической группы мезопаразитов (промежуточной между экто- и эндопаразитами) и познания процессов коэволюции их с хозяевами из семейств хариусовых и сиговых рыб.

3.3. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАКОВ *ERGASILUS BRIANI* И *E. SIEBOLDI* В ЖАБЕРНОМ АППАРАТЕ КАРПОВЫХ РЫБ оз. БАЙКАЛ

На основании обзора публикаций о распределении рачков в жаберном аппарате рыб выдвинуто предположение об их отрицательной реакции на свет [Абросов, Бауер, 1959], а само распределение в значительной степени зависит от потока воды, проходящей через жабры [Доровских, 1988; Gnadeberg, 1949]. Гнадеберг [Gnadeberg, 1949], закрывая линиям рот с помощью маски из мельничного газа, экспериментально доказал, что заражение рыб проходит через жабры. При этом он подчеркивает хорошо выраженную реакцию личинок рачков на течение воды. Они всегда двигаются против течения, и, попадая в струю воды, идущую из-под жаберной крышки рыбы, устремляются в поток, подплывают к жаберным лепесткам и прикрепляются к ним. Е. Нейгауз [Neuhaus, 1929] детально описал процесс перемещения рачков, пересаженных на периферическую часть жабры (к дужке). Установлена закономерность отношения длины антенн *E. sieboldi*, которыми он обхватывает жаберный лепесток хозяина, к толщине жаберного лепестка [Доровских и др., 1985; Доровских, Черняй, 1994]. Жаберные паразиты рыб имеют специфические особенности распределения численности по жаберным дужкам [Васильева, Пронина, 2001; Некипелова, 2003]. Известно, что *E. briani* локализуется с внутренней стороны лепестков, в промежутке между рядами, антеннами вниз, а *E. sieboldi* обычно прикрепляется с наружной стороны жаберных лепестков [Коряков, 1954]. Паразиты рыб почти одинаково заселяют правую и левую половины жаберного аппарата [Абросов, Бауер, 1959; Змерзлая, 1972; Доровских, Матрохина, 1987]. Авторы объясняют это их «функциональной равнозначностью». По нашим исследованиям установлено, что численность *E. sieboldi* на правой и левой стороне жаберного аппарата карповых рыб Чивыркуйского залива оз. Байкал, близка к 1:1, и разница не превышает 2–2,5 % [Бурдуковская и др., 2001].

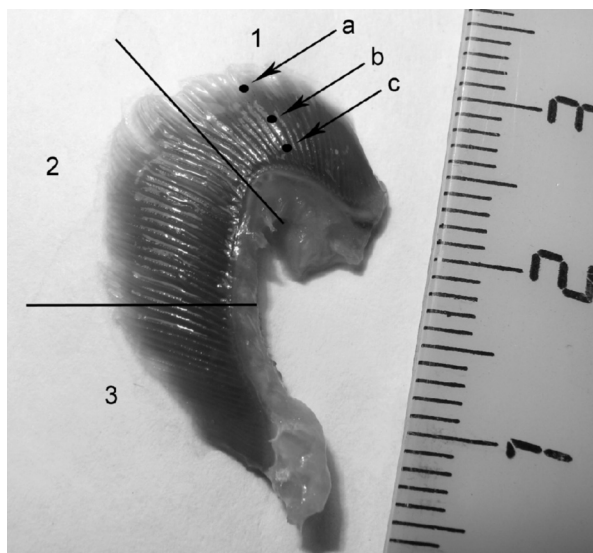


Рис. 19. Схема деления жабры.

Сектор жаберных дужек: 1 — спинной, 2 — средний, 3 — брюшной; участки жаберных лепестков: а — концевая треть, б — средняя треть, в — базальная треть.

Анализ распределения *E. briani* и *E. sieboldi* в жаберном аппарате язя (4+...6+), сибирского ельца (4+...5+) и плотвы (3+...6+) проведен по результатам вскрытий рыб из Чивыркуйского залива (октябрь 1999 г.) и из сора Черкалов (апрель 2004 г.) оз. Байкал. Для подсчета раков жабры были разделены на сектора дужек (спинной, средний и брюшной) и участки по длине лепестков (концевая, средняя и базальная треть) (рис. 19).

E. briani. Предпочитаемым местом прикрепления *E. briani* является средняя треть жаберных лепестков. Результаты определе-

Таблица 5

Распределение *E. briani* (в % от общего числа) по секторам жаберных дужек ельца и язя из зал. Черкалов сор оз. Байкал (апрель 2004 г.)

Сектор жаберной дужки	Елец (15 экз.)					Язь (11 экз.)				
	Жаберная дужка									
	первая	вторая	третья	четвертая	доля	первая	вторая	третья	четвертая	доля
Брюшной	0	5,3	10,5	10,5	26,3	0	9,1	9,1	9,1	27,3
Средний	10,4	5,3	5,3	5,3	26,3	9,1	0	18,2	0	27,3
Спинной	5,3	0	10,5	31,6	47,4	9,1	0	9,1	27,2	45,4

ния относительной численности рачков этого вида на различных секторах жаберных дужек язя и ельца показали, что около половины (45,4–47,4 %) их от общего числа локализуются на спинном секторе дужек при почти одинаковой доле в брюшном и среднем секторах (табл. 5). Следует подчеркнуть совпадение распределения *E. briani* по секторам у разных видов рыб одного рода *Leuciscus*.

Определение относительной численности *E. briani* на разных жаберных дужках не выявило определенной зависимости. В то же время показатель индекса обилия *E. briani* имеет четкую тенденцию к повышению на третьей и четвертой дужках как у ельца (в 3 раза), так и у язя (в 2 раза) (табл. 6). При этом индексы обилия на разных дужках 2 видов хозяев близки и не имеют достоверности различия (табл. 6).

***E. sieboldi*.** Установлено, что *E. sieboldi* прикрепляются на базальной трети жаберных лепестков ельца и язя из залива Черкалов сор Байкала.

Распределение по секторам дужек неравномерное и не имеет четкой зависимости у обоих видов (табл. 7). Тем не менее следует отметить, что у ельца большинство рачков локализуется на среднем секторе дужки (70,0 %), а у язя — на брюшном (42,1 %).

Анализ распределения рачков по индексу обилия на жаберных дужках у 2 видов хозяев показал, что у язя большее число копепод регистрируется на второй (0,64 экз.) и третьей (0,64 экз.) дужках,

Таблица 6

Распределение *E. briani* по индексу обилия на жаберных дужках ельца и язя из зал. Черкалов сор оз. Байкал (апрель 2004 г.)

Жаберная дужка	Елец	Язь	t_{st}
	$M_1 \pm m_1$	$M_2 \pm m_2$	
Первая	0,20 ± 0,14	0,18 ± 0,12	0,10
Вторая	0,13 ± 0,09	0,09 ± 0,09	0,33
Третья	0,33 ± 0,19	0,36 ± 0,15	0,12
Четвертая	0,60 ± 0,19	0,36 ± 0,15	0,97

Примечание. $M \pm m$ — индекс обилия ± ошибка, экз.; t_{st} — критерий Стьюдента.

Таблица 7

Распределение *E. sieboldi* (в % от общего числа) по секторам жаберных дужек ельца и язя из зал. Черкалов сор оз. Байкал (апрель 2004 г.)

Сектор жаберной дужки	Елец (15 экз.)					Язь (11 экз.)				
	Жаберная дужка									
	первая	вторая	третья	четвертая	доля	первая	вторая	третья	четвертая	доля
Брюшной	0	10,0	0	10,0	20,0	0	10,5	21,1	10,5	42,1
Средний	10,0	0	50,0	10,0	70,0	0	10,5	10,5	5,3	26,3
Спинной	10,0	0	0	0	10,0	5,3	15,7	5,3	5,3	31,6

Примечание. Жирным шрифтом выделена доминирующая доля.

Таблица 8

Распределение *E. sieboldi* по индексу обилия на жаберных дужках ельца и язя из зал. Черкалов сор оз. Байкал (апрель 2004 г.)

Жаберная дужка	Елец	Язь	t_{st}
	$M_1 \pm m_1$	$M_2 \pm m_2$	
Первая	0,13 ± 0,09	0,09 ± 0,09	0,33
Вторая	0,07 ± 0,07	0,64 ± 0,15	3,43
Третья	0,33 ± 0,16	0,64 ± 0,20	1,17
Четвертая	0,13 ± 0,09	0,36 ± 0,15	1,30

Примечани. Здесь и далее: t_{st} — при достоверных различиях выделено жирным шрифтом.

Таблица 9

Распределение *E. sieboldi* (в % от общего числа) на жаберных дужках карповых рыб в Чивыркуйском заливе оз. Байкал (октябрь 1999 г.)

Жаберная дужка	Елец (30 экз.)	Язь (7 экз.)	Плотва (33 экз.)
Первая	14,9	16,7	14,3
Вторая	31,9	20,0	14,3
Третья	29,8	43,4	14,3
Четвертая	23,4	20,0	57,1

а у ельца — на третьей (0,33 экз.) (табл. 8). При этом достоверны различия по индексу обилия у 2 хозяев только по локализации на второй дужке (табл. 8).

Общий анализ распределения *E. sieboldi* на жабрах карповых рыб (язь, сибирский елец, плотва) из Чивыркуйского залива показал, что наибольшее количество рачков локализуется на базальной и частично средней трети жаберного лепестка. Рачки на концевой трети лепестков не обнаружены. Благоприятным местом их прикрепления являются брюшной и средний сектора жаберных дужек [Бурдуковская и др., 2001]. У всех 3 исследованных видов рыб наименьшее количество рачков локализуется на первой жаберной дужке, наибольшая доля рачков приходится на вторую дужку у ельца, третью у язя, четвертую у плотвы (табл. 9).

Сравнение выборок распределения *E. sieboldi* на жаберных дужках сибирского ельца и язя из двух районов Байкала (сор Черкалов и Чивыркуйский залив) показало, что относительная численность рачков выше в Чивыркуйском заливе, чем в зал. Черкалов сор. Наи-

Таблица 10

Распределение *E. sieboldi* по индексу обилия на жаберных дужках сибирского ельца и язя из различных районов оз. Байкал

Жаберная дужка	Елец			Язь		
	Черкалов сор	Чивыркуйский залив	t_{st}	Черкалов сор	Чивыркуйский залив	t_{st}
	$M_1 \pm m_1$			$M_2 \pm m_2$		
Первая	0,13 ± 0,09	0,47 ± 0,21	1,47	0,09 ± 0,09	0,71 ± 0,57	1,09
Вторая	0,07 ± 0,07	1,00 ± 0,34	2,65	0,64 ± 0,15	0,86 ± 0,46	0,46
Третья	0,33 ± 0,16	0,93 ± 0,31	1,70	0,64 ± 0,20	1,86 ± 1,12	1,07
Четвертая	0,13 ± 0,09	0,73 ± 0,28	2,04	0,36 ± 0,15	0,86 ± 0,40	1,14

более низкие показатели индекса обилия *E. sieboldi* отмечаются на первой и четвертой дужках у ельца и язя из обоих заливов, за исключением четвертой дужки у язя из Чивыркуйского залива. Высокая численность рачков выявлена на второй и третьей дужках и остается постоянной (табл. 10).

Таким образом, установлено, что у 2 видов раков *E. briani* и *E. sieboldi* в жаберном аппарате карповых рыб выявлена приуроченность к определенной локализации: по продольным участкам жаберных лепестков: средняя треть — *E. briani*, базальная треть — *E. sieboldi*; по секторам жаберных дужек: спинной — *E. briani*, средний и брюшной — *E. sieboldi*; по жаберным дужкам: третья и четвертая — *E. briani*, вторая и третья — *E. sieboldi*.

3.4. ГОСТАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, СПЕЦИФИЧНОСТЬ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ КОПЕПОД И ВЗАИМОСВЯЗЬ С ЭВОЛЮЦИЕЙ ИХ ХОЗЯЕВ

Адаптация к среде обитания характерна для каждого живого организма. У паразитов это явление усложнено и носит принципиально иной характер. Во-первых, отличием в образе жизни паразита является наличие «двойной» среды его обитания: это хозяин паразита — среда I порядка и окружающая среда — среда II порядка [Павловский, 1934; Догель, 1941]. Во-вторых, среда I порядка является живым организмом, который активно реагирует на существование в нем паразита [Шульман, 1958]. Основным моментом в определении специфичности паразитов должна быть именно их приспособленность к среде I порядка. В понятие приспособленности входят формы адаптации паразита к хозяину: экологическая и морфофизиологическая приспособленность к условиям существования в данном хозяине, способность преодоления защитных реакций, которые хозяин противопоставляет паразиту, и ответные приспособительные реакции паразита. Таким образом, специфичность является экологически обусловленным фактором [Шульман, 1958]. В экологической паразитологии специфичность рассматривается как приуроченность паразитических организмов к определенному виду или группе видов хозяев [Дубинина, 1953; Гусев, 1955; Быховский, 1957; Шульман, 1958].

По мнению В.Е. Заики [1965], специфичность (гостальная специализация) паразитов включает потенциальную и реализованную (реальную) специфичность. Потенциальная специфичность — способность паразита существовать в определенном круге хозяев (ло-

кализация паразита, способ проникновения в хозяина, жизненные циклы паразита и хозяина). Реальная специфичность — результат реализации потенциальной специфичности в конкретных условиях. Условия реализации специфичности состоят из следующих факторов: физиологическое состояние, образ жизни хозяина, взаимоотношения паразита с другими организмами (с членами паразитоценоза — в хозяине, с членами биоценоза — в среде II порядка). Принято выделять две категории специфичности: узкую (моноксению), свойственную паразитам, приуроченным к одному виду хозяев; широкую (олигоксению и поликсению), свойственную животным, обитающим более чем в (на) одном виде хозяев.

В свое время Н.П. Орлов [1957] рассматривал специфичность как приспособленность не только к определенным хозяевам, но и к определенным органам, тканям и клеткам (т.е. к местообитанию), и выделял 4 формы ее проявления: гостальную (хозяинную), региональную (топическую), возрастную и сезонную. Топическая специфичность рассмотрена в разделе 3.1. В данном разделе проанализируем гостальное распределение паразитических копепод Байкала, или гостальную специфичность, по Н.П. Орлову.

В схему паразитохозяинных связей *Copepoda parasitica* оз. Байкал не включен *Lernaea elegans morpho stenopharyngodontis* как экзотический вселенец, пока не отмеченный в самом Байкале. Своеобразием паразитической крустацеофауны оз. Байкал является ее высокая специфичность (рис. 20).

Из 15 видов паразитических копепод байкальской фауны большинство — 12 (80 %) специфичны для 1 рода или семейства хозяев, 4 вида (*Basanistes woskoboynikovi*, *B. briani*, *Salmincola salmoneus*, *Achtheres percarum*) специфичны для 1 вида (таймень, ленок, окунь) хозяев, образуя простые моногостальные паразитарные системы.

Другие виды (*Salmincola extumescens*, *S. extensus*, *S. lavaretus*, *S. thymalli*, *S. svetlanovi*) специфичны для 1 рода (*Coregonus* или *Thymallus*), 1 вид (*Tracheliastes polycolpus*) специфичен для 1 семейства (Cyprinidae), 2 вида (*S. cottidarum*, *Coregonicola baicalensis*) — для 3 семейств (Cottidae, Comphoridae, Abyssocottidae) из подотряда Рогатковидные (Cottoidei).

Только 2 вида рачков — *S. cottidarum* и *C. baicalensis*, специфичные паразиты эндемичных рыб, являются эндемиками Байкала.

К широкоспецифичным относятся 3 вида ракообразных (*Ergasilus sieboldi*, *E. briani*, *Paraergasilus rylovi*) из семейства Ergasilidae.

Рассматривая встречаемость паразитических копепод как реализованную специфичность, нельзя, хотя бы бегло, не остановиться на

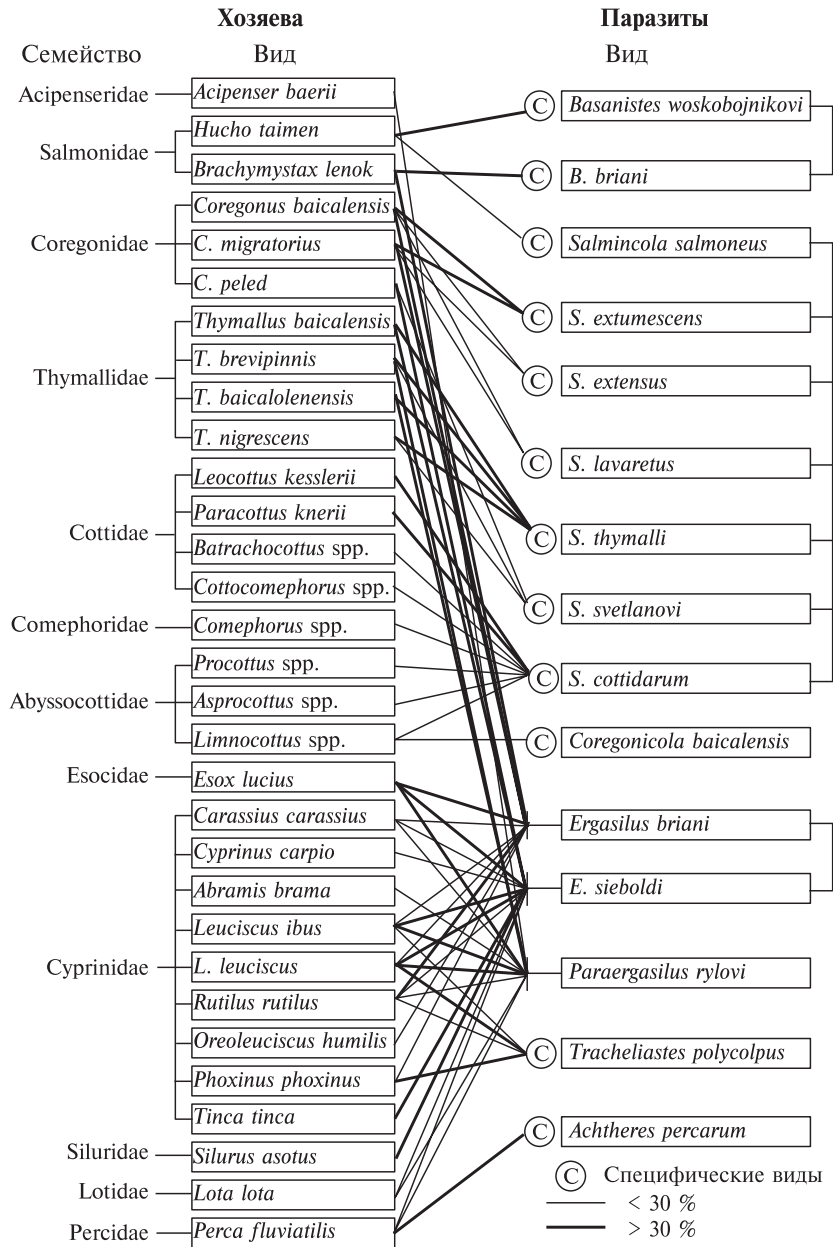


Рис. 20. Паразитохозяйинные связи *Sorerosa parasitica* оз. Байкал [по: Пронин и др., 1999, с дополнениями].

вопросе о коэволюции (сопряженной эволюции) в системах «паразит — хозяин». Под сопряженной эволюцией понимается «длительный процесс совместного исторического сосуществования видов паразита и хозяина, при котором одновременно или почти одновременно с эволюционными изменениями хозяина происходят изменения и живущего на нем или в нем паразита» [Быховский, 1957, с. 292]. Пионерным постулатом в этом вопросе является правило Фурмана, впервые сформулированное им при анализе встречаемости цестод отдельных отрядов по отрядам птиц [Fuhrmann, 1909]. В более поздней формулировке автора (1932 г.) оно означает «...каждый отряд птиц обладает особой фауной цестод» [цит. в переводе по: Быховский, 1957, с. 294]. Правило Фурмана позднее отнесено ко всем гельминтам со сложным, а затем и с прямым циклами развития. В общем виде в правило Фурмана укладываются в эмпирические данные по фауне паразитических копепод у отдельных отрядов рыб Байкала. В свое время Б.Е. Быховский [1957] теоретически сформулировал 8 вариантов филогенетических взаимоотношений паразита и хозяина. Эти варианты можно объединить в 3 группы: 1 — эволюционные изменения паразитов идут параллельно с эволюцией (видообразованием) их хозяев; 2 — видообразование паразитов следует за эволюцией хозяев; 3 — видообразование паразитов опережает эволюцию хозяев.

Рассматривая встречаемость специфичных паразитических копепод у эндемичных рогатковых рыб Байкала, можно констатировать, что их сопряженная эволюция в системе «паразит — хозяин» идет по второму типу (группе), но со значительным отставанием видообразования у *Copepoda parasitica*. Из 32 рогатковых (сем. Cottidae) видов 30 относятся к эндемичной автохтонной байкальской фауне из 10 эндемичных родов и 3 эндемичных подсемейств [Рыбы..., 2007]. У них пока зарегистрировано только 2 вида раков (*S. cottidarum* и *Coregonicola baicalensis*), которые эндемичны только на видовом уровне. Таким образом, видовое разнообразие специфичной рогатковофауны рогатковых рыб на порядок меньше разнообразия их хозяев, даже с учетом их недостаточной паразитологической изученности. Уровень (род и подсемейство) таксонов эндемичных хозяев также на порядок выше таксономического уровня паразитов.

Относительно специфичной рогатковофауны рыб пока можно говорить о коэволюции форм *Salmincola longimanus complex* на видовом уровне, т.е. о первой группе филогенетических отношений.

3.5. ОСОБЕННОСТИ ГОСТАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ *E. SIEBOLDI* СРЕДИ КАРПОВЫХ РЫБ В ЧИВЫРКУЙСКОМ ЗАЛИВЕ оз. БАЙКАЛ

Сравнение зараженности 3 видов (язь, сибирский елец, плотва) хозяев паразитическим рачком *E. sieboldi* проведено по объединенным пробам рыб, исследованных в июне – июле 1999 г. в Чивыркуйском заливе оз. Байкал (табл. 11).

Таблица 11

Зараженность карповых рыб *E. sieboldi* в Чивыркуйском заливе (июнь – июль 1999 г.)

Показатель	Плотва	Елец	Язь
Экстенсивность заражения, %	23,2±4,66	35,4±4,88	93,3±6,46
Интенсивность инвазии (min–max), экз.	1–7	1–16	2–46
Индекс обилия, экз.	0,50±0,07	2,26±0,28	19,33±3,98
Число исследованных рыб, экз.	82	96	15

Установлено, что абсолютно предпочитаемым хозяином *E. sieboldi* в Чивыркуйском заливе оз. Байкал был язь — как по экстенсивности инвазии (93,3 %), так и по индексу обилия (19,33 экз.). Второе место по индексу обилия *E. sieboldi* занимает елец, последнее — плотва. Максимальные показатели интенсивности инвазии снижаются в том же порядке хозяев. Среди карповых рыб язь является облигатным хозяином *E. sieboldi* и самым малочисленным видом по сравнению с плотвой и ельцом, хотя в уловах и по местам обитания он чаще встречается с плотвой, у которой наблюдается минимальный индекс обилия рачков. Однако с учетом численности популяции хозяев очевидно, что наибольшая роль в поддержании численности паразитического рака принадлежит сибирскому ельцу. Вероятно, за счет гостальной гемипопуляции *E. sieboldi* у ельца в отдельные годы может происходить заражение хариуса и омуля в северных бухтах Чивыркуйского залива.

3.6. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПАЗАРИТИЧЕСКИХ КОПЕПОД ПО ВОЗРАСТНЫМ ГРУППАМ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ

Важным фактором, влияющим на показатели зараженности рыб паразитами, является возраст хозяина. Это оформлено в одно из экологических правил паразитологии В.А. Догеля [1958, 1962] о том, что зараженность паразитами увеличивается с возрастом хозяина.

Общие закономерности изменения зараженности рыб паразитическими ракообразными в зависимости от возраста хозяина, полу-

ченные разными исследователями, отражаются двумя основными зависимостями:

— увеличение зараженности рыб рачками с возрастом хозяина: *Ergasilus briani* — молодь воблы дельты Волги [Богданова, 19576]; *E. sieboldi* — линь [Neuhaus, 1929], ряпушка, щука, карповые рыбы и окунь озер Алольской группы [Змерзлая, 1972], молодь радужной форели Урала [Кашковский, 1975], щука и язь бассейна средней Вычегды (Республика Коми) [Доровских и др., 1985; Доровских, Черняй, 1994], плотва и лещ оз. Плещеево [Тирахов и др., 2004]; *Sinergasilus lienii* — толстолобики Московской области и Краснодарского края [Мирзоева, 1971]; *Salmincola corpulentus* — сиги оз. Гурон [Bowen, Stedman, 1990]; *Achtheres percarum* — окунь оз. Гусиное [Пронин, Шагдуров, 1977; Пронин, Шиверская, 1982] и оз. Котокельское бассейна оз. Байкал [Болонев, Пронин, 1988];

— уменьшение зараженности рыб рачками с возрастом хозяина: *Salmincola extensus* — ладожский сиг [Бауер, Никольская, 1957], *Lernaeae suprinacea* — рыбы р. Рут (приток оз. Мичиган) [Amin et al., 1973], окунь оз. Гусиное [Пронин, Шагдуров, 1977].

Механизм этих зависимостей в большинстве работ не раскрывается. Е. Нейгауз [Neuhaus, 1929] констатировал, что у рыб в мальковом возрасте размер жаберного аппарата незначительный, и рачки не могут удержаться на жаберных лепестках. С возрастом рыб происходит увеличение размеров и утолщение жаберных лепестков. Это дает основание предполагать, что заражение рыб зависит от размеров жаберного аппарата. Так, увеличение численности *Achtheres percarum* зависит от размера жаберных тычинок, концы которых являются местом прикрепления рачка [Пронин, Шагдуров, 1977]. Г.Н. Доровских [Доровских и др., 1985] установил, что с увеличением жаберных филламентов происходит удлинение антенн *E. sieboldi*. А.Д. Тирахов [Тирахов и др., 2004] предполагал, что увеличение численности *E. sieboldi* связано с уходом карповых рыб старших возрастных групп из зоны с высшей водной растительностью. Для эргазирид «заразаемость» водоемов считается лимитирующим фактором [Шульман, Рыбак, 1961]. Рачки *E. sieboldi* очень чувствительны к недостатку кислорода и, вероятно, поэтому в заморных и периодически заморных озерах они не выживают [Лопухина, Лукьянцева, 1983].

Данные по распределению 8 видов раков по возрастным группам популяции рыб оз. Байкал и дельты р. Селенги приведены в табл. 12. Рассмотрим данные по экстенсивности заражения и индексу обилия разных видов раков по возрастным группам хозяев.

Таблица 12

Возрастная динамика зараженности паразитическими раками разных видов рыб оз. Байкал (май — август 1982, 1984, 1999, 2001–2004 гг.) и дельты р. Селенги (май — июнь 2001–2003 гг.)

Возраст	$E \pm m$	lim	$M \pm m$	N
1	2	3	4	5
<i>Ergasilus briani</i> (хозяин — плотва)				
0+...1+	0	0	0	29
2+	0	0	0	20
3+	0	0	0	14
4+	15,0 ± 6,87	1	0,15 ± 0,08	20
5+	16,7 ± 7,61	1 – 6	0,54 ± 0,30	24
6+	19,2 ± 7,72	1 – 16	1,04 ± 0,64	26
7+...10+	0	0	0	30
<i>E. sieboldi</i> (хозяин — хариус)				
0+	0	0	0	39
1+	9,1 ± 4,34	1–2	0,14 ± 0,10	44
2+...3+	5,3 ± 5,14	1	0,05 ± 0,03	19
4+	3,6 ± 3,52	1	0,03 ± 0,03	28
5+	32,3 ± 8,02	1–6	0,79 ± 0,30	34
6+	44,0 ± 9,93	1–32	4,0 ± 1,59	25
7+...8+	82,5 ± 6,01	1–71	8,12 ± 1,92	40
<i>E. sieboldi</i> (хозяин — елец)				
0+...1+	0	0	0	38
2+	25,0 ± 12,51	1–4	0,58 ± 0,36	12
3+	25,0 ± 6,85	1–4	0,35 ± 0,12	40
4+	32,4 ± 7,70	1–12	1,08 ± 0,39	37
5+	54,8 ± 8,93	1–12	2,0 ± 0,50	31
6+	89,5 ± 7,03	1 – 19	5,42 ± 1,16	19
<i>Paraergasilus rylovi</i> (хозяин — елец)				
0+...1+	0	0	0	38
2+	25,0 ± 12,51	1–6	1,08 ± 0,67	12
3+	57,1 ± 8,36	1–34	3,63 ± 1,24	35
4+	75,0 ± 7,22	1–11	3,39 ± 0,55	36
5+	67,9 ± 8,83	1–12	2,25 ± 0,52	28
6+	56,2 ± 12,40	1– 9	2,38 ± 1,19	16
<i>Salmincola thymalli</i> (хозяин — хариус)				
0+	15,4 ± 5,78	1	0,15 ± 0,06	39
1+	15,9 ± 5,51	1–3	0,32 ± 0,12	44
2+...3+	42,1 ± 11,32	1–3	0,68 ± 0,22	19
4+	39,4 ± 8,51	1–4	0,76 ± 0,19	33
5+	25,0 ± 7,22	1–8	0,94 ± 0,37	36
6+	34,0 ± 6,91	1–20	1,42 ± 0,53	47
7+...8+	38,9 ± 8,12	1–9	1,08 ± 0,33	36

Окончание табл. 12

1	2	3	4	5
<i>S. extensus</i> (хозяин — омуль)				
0+	16,2 ± 4,5	1–4	0,22 ± 0,07	68
1+	25,0 ± 8,30	1–2	0,29 ± 0,11	24
2+	11,1 ± 7,4	1	0,11 ± 0,08	18
3+	3,6 ± 2,50	1	0,03 ± 0,02	56
4+	3,1 ± 2,20	2	0,05 ± 0,03	64
5+	1,2 ± 1,2	2	0,02 ± 0,02	82
6+	0	0	0	21
7+	0	0	0	6
<i>S. extumescens</i> (хозяин — омуль)				
0+	0	0	0	68
1+	0	0	0	24
2+	0	0	0	18
3+	8,9 ± 3,80	1	0,09 ± 0,04	56
4+	10,9 ± 3,0	1	0,11 ± 0,04	64
5+	8,5 ± 3,10	1	0,08 ± 0,03	82
6+	9,5 ± 6,40	1	0,09 ± 0,07	21
7+	0	0	0	6
<i>Achtheres percarum</i> (хозяин — окунь)				
0+...1+	0	0	0	50
2+	3,1 ± 3,0	2	0,06 ± 0,06	32
3+	29,4 ± 11,06	2–50	4,53 ± 3,07	17
4+	42,4 ± 8,61	1–10	1,21 ± 0,38	33
5+...6+	66,7 ± 9,62	1–3	1,12 ± 0,19	24
7+...8+	58,8 ± 11,95	1–5	1,53 ± 0,41	17
<i>Tracheliastes polycolpus</i> (хозяин — елец)				
0+...1+	2,6 ± 2,60	1	0,03 ± 0,03	38
2+	33,3 ± 13,62	2	0,67 ± 0,28	12
3+	10,3 ± 5,64	1	0,10 ± 0,06	29
4+	14,6 ± 5,10	1–3	0,25 ± 0,10	48
5+	8,7 ± 4,16	3	0,13 ± 0,07	46
6+	0	0	0	21

Примечание. Здесь и далее: *N* — число исследованных рыб, экз.; *E* — экстенсивность инвазии, %; *M* — индекс обилия, экз.; *m* — ошибка.

***Ergasilus briani*.** Анализ возрастной динамики зараженности плотвы проведен по данным вскрытий рыб из дельты р. Селенга в мае–июне 2001–2003 гг. Сеголетки и младшевозрастные группы плотвы до 4-летнего возраста не заражены рачками. Заражение начинается на пятом (4+) году жизни. Экстенсивность заражения с возрастом увеличивается незначительно, а индекс обилия возрастает в несколько раз. Однако в объединенной выборке старшевозрастных рыб (7+...10+) рачки отсутствуют. В целом наблюдается высокая положительная корреляция индекса обилия *E. briani* (0,88) с возрастом плотвы (табл. 13).

***E. sieboldi*.** Анализ возрастной динамики зараженности ельца сибирского (июнь–август 1999, 2002–2004 гг.) и черного байкальского хариуса (июнь–август 1982, 1984 гг.) проведен по данным вскрытий рыб Чивыркуйского залива оз. Байкал. Заражение *E. sieboldi* начинается у хариуса в возрасте 1+, ельца — 2+. Зараженность обоих видов хозяев имеет четкую прямую зависимость с возрастом рыб (рис. 21) с высоким коэффициентом корреляции (табл. 13, 14).

***Paraergasilus rylovi*.** Анализ возрастной динамики зараженности ельца сибирского проведен в июне–августе 1999, 2002–2004 гг. по данным вскрытий рыб в Чивыркуйском заливе оз. Байкал. Заражение ельца начинается на 3-м (2+) году жизни. Экстенсивность заражения с возрастом увеличивается. Выявлена высокая положительная корреляция экстенсивности инвазии *P. rylovi* с возрастом ельца (см. табл. 13).

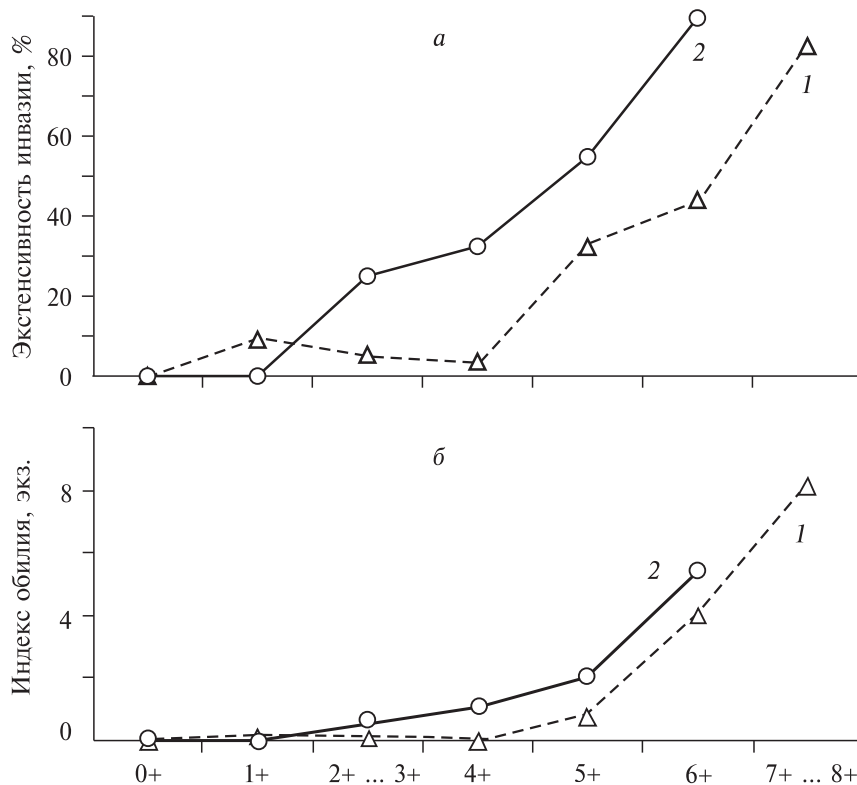


Рис. 21. Возрастная динамика зараженности *E. sieboldi* черного байкальского хариуса (1) и ельца сибирского (2) в Чивыркуйском заливе оз. Байкал.

Таблица 13

Коэффициенты корреляции экстенсивности заражения разными видами раков и возраста рыб

Рак	Хозяин				
	Плотва	Елец	Хариус	Омуль	Окунь
<i>E. briani</i>	0,46	—	—	—	—
<i>E. sieboldi</i>	—	0,94	0,85	—	—
<i>P. rylovi</i>	—	0,80	—	—	—
<i>S. thymalli</i>	—	—	0,59	—	—
<i>S. extensus</i>	—	—	—	-0,86	—
<i>S. extumescens</i>	—	—	—	0,43	—
<i>A. percarum</i>	—	—	—	—	0,91
<i>T. polycolpus</i>	—	-0,37	—	—	—

Таблица 14

Коэффициенты корреляции индекса обилия разных видов раков и возраста рыб

Рак	Хозяин				
	Плотва	Елец	Хариус	Омуль	Окунь
<i>E. briani</i>	0,88	—	—	—	—
<i>E. sieboldi</i>	—	0,85	0,78	—	—
<i>P. rylovi</i>	—	0,59	—	—	—
<i>S. thymalli</i>	—	—	0,93	—	—
<i>S. extensus</i>	—	—	—	-0,86	—
<i>S. extumescens</i>	—	—	—	0,41	—
<i>A. percarum</i>	—	—	—	—	0,24
<i>T. polycolpus</i>	—	-0,35	—	—	—

***Salmincola extumescens*.** Анализ возрастной динамики зараженности байкальского омуля проведен по материалам исследований в мае — июне 2003 г. на литорали оз. Байкал. Сеголетки и младшевозрастные группы омуля не заражены рачками до 3 лет (2+). Заражение начинается с 4-летнего возраста и остается стабильно на одном уровне в возрастных группах 3+...6+ (рис. 22).

***S. extensus*.** Анализ возрастной динамики зараженности байкальского омуля проведен в мае–июне 2003 г. по данным вскрытий рыб из литорали оз. Байкал. *S. extensus* является паразитом неполовозрелой части популяции байкальского омуля. Зараженность стабильна у молоди рыб (0+...2+). В возрасте 3+...5+ показатели экстенсивности и индекса обилия понижаются, а у старшевозрастных рыб (6+...7+) этот вид рака отсутствует (рис. 22). Наблюдается высокая отрицательная корреляция (-0,86) экстенсивности инвазии (см. табл. 13) и индекса обилия (см. табл. 14) с возрастом рыб.

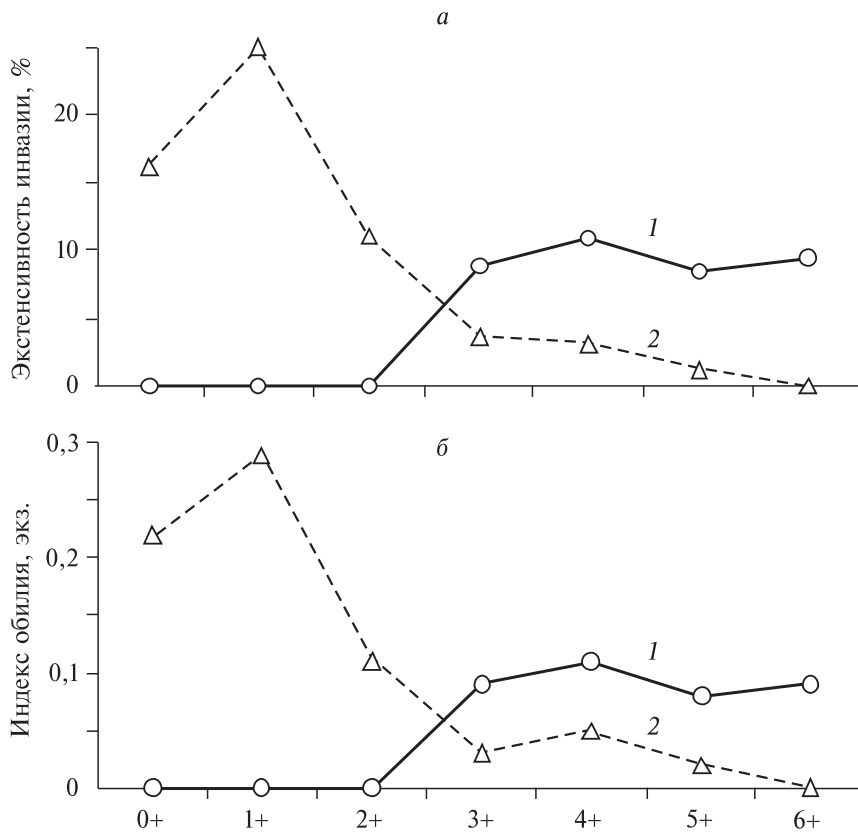


Рис. 22. Распределение паразитических раков *S. extumescens* (1) и *S. extensus* (2) по возрастным группам байкальского омуля.

***S. thymalli*.** Анализ возрастной динамики зараженности байкальского хариуса *S. thymalli* проведен по данным, полученным в июне–августе 1982 и 1984 гг. по результатам вскрытий рыб из Чивыркуйского залива оз. Байкал. Заражение рыб *S. thymalli* начинается на первом (0+) году жизни. Зараженность хариуса имеет прямую зависимость от возраста рыб (см. табл. 12). Установлена высокая (0,93) положительная корреляция индекса обилия рачка с возрастом хариуса (см. табл. 14).

***Achtheres percarum*.** Анализ возрастной динамики зараженности окуня проведен по данным вскрытий рыб в Чивыркуйском заливе оз. Байкал в июне — июле 2001–2004 гг. Заражение окуня *A. percarum* происходит в 3-летнем возрасте (2+). Наибольшие показатели экстенсивности инвазии отмечены у рыб в возрасте 6–9 лет, а индекса оби-

лия — у рыб 4 лет (см. табл. 12). Положительная корреляция экстенсивности инвазии рачка с возрастом рыб очень высокая (0,91) (см. табл. 13).

Tracheiastes polycolpus. Анализ возрастной динамики зараженности ельца сибирского *T. polycolpus* проведен по данным вскрытий рыб в Чивыркуйском заливе оз. Байкал в июне – августе 1999, 2002–2004 гг. Заражение ельца начинается на первом году жизни (0+). Максимальная зараженность зарегистрирована у ельцов в возрасте 3 лет как по экстенсивности инвазии (33,3 %), так и по индексу обилия (767 экз.) (см. табл. 12). С 4-летнего возраста зараженность рыб понижается. Раки у ельца сибирского в возрасте 7 лет не обнаружены.

По нашим данным установлено, что зараженность рыб рачками в зависимости от возраста хозяина подчиняется правилам В.А. Догеля [1958; Бауер, Никольская, 1957]. Паразитические ракообразные рыб Байкала по возрастной структуре популяций хозяев характеризуются двумя основными зависимостями:

- увеличение зараженности с возрастом хозяина: *E. briani*, *E. sieboldi*, *P. rylovi*, *S. extumescens*, *A. percarum*;
- уменьшение ее с возрастом хозяина: *S. extensus*, *T. polycolpus*.

3.7. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ВАЛЕНТНОСТЬ COPEPODA PARASITICA

Адаптация к среде обитания характерна для каждого живого организма. Экологическая валентность паразитических ракообразных рыб по отношению к разным гидрологическим факторам среды очень разнообразная:

Виды экологической валентности	Паразит
Стенотермные (холодноводные)	<i>Salmincola extensus</i>
Термофильные	<i>Ergasilus briani</i>
	<i>E. sieboldi</i>
	<i>Lernaea elegans</i> morpha <i>ctenopharyngodontis</i>
Эвритермные	<i>Paraergasilus rylovi</i>
	<i>Salmincola thymalli</i>
	<i>S. salmoneus</i>
	<i>S. svetlanovi</i>
	<i>S. extumescens</i>
	<i>S. lavaretus</i>
	<i>Achtheres percarum</i>
	<i>Basanistes woskobochnikovi</i>
	<i>B. briani</i>
	<i>Tracheiastes polycolpus</i>
Стенобатные	<i>Coregonicola baicalensis</i>
Эврибатные	<i>S. cottidarum</i>
Эвригалинные	<i>A. percarum</i>

Большинство паразитических раков Байкала (10 видов) относятся к эвритермным видам, поскольку способны переносить значительные колебания температур. К stenothermным, живущим в узких пределах температурного режима, относится холодноводный вид *S. extensus*, предпочитающий низкую температуру. К термофильным видам, способным обитать в условиях высоких температур, относятся паразитические раки двух родов — *Ergasilus* и *Lernaea*.

Эндемик *S. cottidarum* — эврибатный вид, он адаптирован к широкому диапазону давления при обитании от литорали до абиссали. Второй эндемик — *S. baicalensis* — является stenobатным глубоководным видом, обитающим в абиссальной зоне (до 1000 м) оз. Байкал.

Эвригалинные виды раков хорошо переносят разную степень засоленности воды, из них *A. percarum* является как эвритермным, так и эвригалинным.

3.8. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАКОВ РОДА *ERGASILUS*

3.8.1. ПАЗАРИТЫ КАРПОВЫХ РЫБ НА ТРАНСЕКТЕ «р. СЕЛЕНГА — ДЕЛЬТА р. СЕЛЕНГА — оз. БАЙКАЛ»

Исследования паразитов рыб оз. Байкал и его бассейна в основном проводились на озерных экосистемах. В меньшей степени изучены речные экосистемы, в том числе р. Селенга — главный приток Байкала — и ее притоки. Первые сведения о паразитах рыб р. Селенга приведены в монографии В.Е. Заики [1965]. В дальнейшем ихтиопаразитологические исследования позволили собрать данные по паразитофауне нерестового стада байкальского осетра [Пронин, 1975б], селенгинской расы омуля [Пронин, 1977б, 1981] и частичковым рыбам [Пронин и др., 2002, 2006, 2008; Сондуева и др., 2005; Бурдуковская и др., 2007; Дельта..., 2008; Pronin et al., 2010]. Ихтиопаразитологические исследования в бассейне р. Селенга на территории Монголии проводились на р. Тола чехословацкими специалистами Р. Эргенс и Ф. Моравец и на оз. Хубсугул — сотрудниками Советско-Монгольской комплексной Хубсугульской экспедиции [Пронин, 1976]. В дальнейшем паразитофауну основных видов промысловых рыб водоемов Монголии исследовали монгольские ученые [Пэрэнлэйжамц, Данзан, 1989; Пэрэнлэйжамц, 1993]. Данные по видовому составу паразитических копепод представлены в монографиях [Аннотированный список..., 2004; Пугачев, 2004].

Паразитические рачки *E. briani* и *E. sieboldi* встречаются совместно, поэтому интересна закономерность их пространственного распределе-

ния у карповых рыб по трансекту «р. Селенга (напротив дер. Мурзино, ниже г. Улан-Удэ) — дельта р. Селенга (протоки Галутай, Гусевская, Массовиха, Шаманка) — прибрежно-соровая зона (ПСЗ) (сор Черкалов, сор Посольский) оз. Байкал». Исследовано 256 экз. рыб: язя 46 экз. (3+...6+), ельца 47 экз. (3+...6+), плотвы 163 экз. (3+...6+).

Анализ распределения *E. briani* и *E. sieboldi* у 3 видов хозяев на трансекте показал, что показатели экстенсивности инвазии и индекса обилия увеличиваются в ряду: р. Селенга — дельта р. Селенга — ПСЗ (рис. 23).

Бассейн р. Селенга характеризуется условиями резко континентального климата с большими годовыми и суточными колебаниями температуры воздуха и с неравномерным распределением атмосферных осадков. Главный источник питания Селенги и ее притоков —

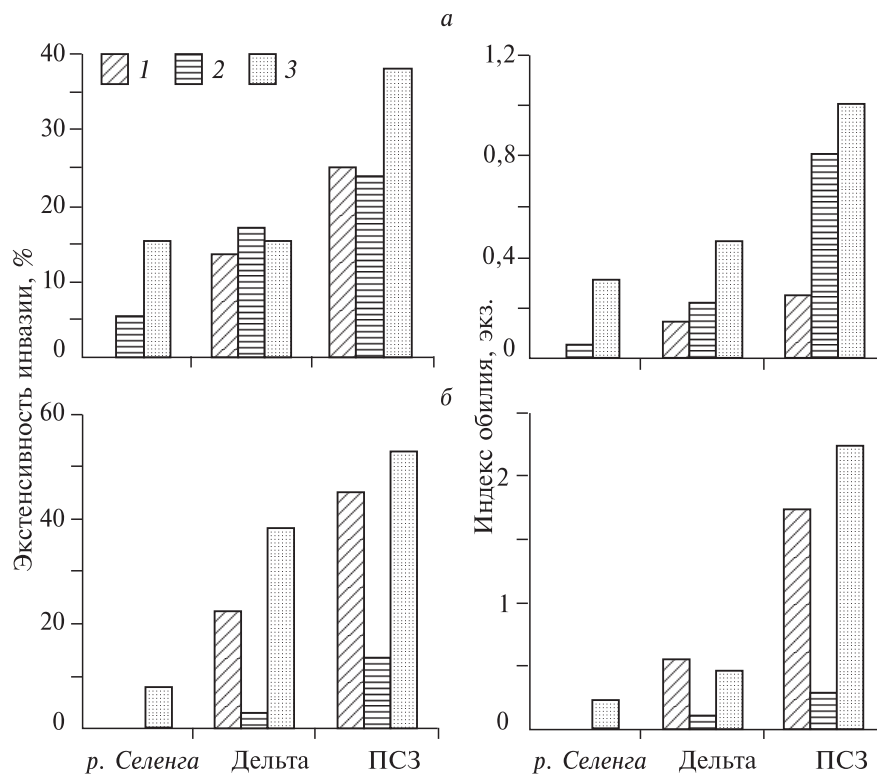


Рис. 23. Пространственное распределение *E. briani* (а) и *E. sieboldi* (б) карповых рыб по трансекту «р. Селенга — дельта р. Селенга — ПСЗ».

1 — язь; 2 — плотва; 3 — елец.

дожди. Снежный покров, талые и подземные воды принимают малое участие в питании реки. Речные воды слабоминерализованы, по составу гидрокарбонатные кальциевые. Ниже крупных городов и промышленных заводов воды рек зачастую сильно загрязнены бытовыми и промышленными стоками [Экосистемы..., 2005]. Анализ пространственного распределения *E. briani* и *E. sieboldi* проведен в различных районах р. Селенги, где была зарегистрирована минимальная зараженность *E. briani* у плотвы (5,4 %; 0,05 экз.) и ельца (15,4 %; 0,31 экз.) (рис. 23, а), экстенсивность инвазии *E. sieboldi* у ельца составила 7,7 % при индексе обилия 0,23 экз. (рис. 23, б), а в пробах плотвы на период исследования рачок не выявлен.

Дельта р. Селенга представляет собой сложную ландшафтно-геохимическую систему, которая функционирует при постоянном интенсивном поступлении и осаждении минеральных осадков, растворенных органических веществ, углеводов и глубинного тепла, фильтрации и концентрации химических элементов и их соединений, поступающих с природными и техногенными стоками р. Селенга. Здесь формируется главная защитная зона Байкала, регулирующая чистоту его вод и сохраняющая биоразнообразие [Дельта..., 2008].

Анализ пространственного распределения *E. briani* и *E. sieboldi* в дельте Селенги показал увеличение уровня показателей зараженности рыб (рис. 23) по сравнению с рекой. Поскольку паразитические копеподы в своем цикле развития имеют свободноживущие стадии, на них большое влияние оказывают различные факторы внешней среды. Одними из основных благоприятных факторов, влияющих на численность эргазилл, являются содержание кислорода в воде, уровень минерализации (100–300 мг/л) и химический состав воды; в частности, среди ионов сильных кислот основную роль составляют ионы SO_4^{2-} [Лопухина, Лукьянцева, 1983].

Рассматриваемый здесь участок ПСЗ Байкала расположен к югу от дельты р. Селенги, характеризуется мелководностью, интенсивным прогревом воды в летний период и зарастанием водными растениями. Вода по химическому составу неоднородна, что обусловлено влиянием вод притоков. Основное различие химического состава вод ПСЗ от открытого Байкала заключается в более низком содержании гидрокарбонатов кальция и повышенном содержании кремния, железа и органического вещества [Вотинцев, 1961; Дельта..., 2008]. В ПСЗ нагуливаются пелагическая и глубоководная морфоэкогруппы байкальского омуля, обитают осетр, сиг и белый хариус. Особенно значительна продуктивность бентоса, фито- и зоопланктона, сорных рыб там, где экосистемы формируются в

зоне углеводородного и теплового потоков. В ПСЗ установлены наиболее высокие показатели зараженности *E. briani* и *E. sieboldi* для 3 видов карповых рыб. По относительной численности рачков среди рыб доминирует елец (рис. 23).

Одинаковая закономерность увеличения относительной численности раков рода *Ergasilus* в направлении от р. Селенга к ПСЗ свидетельствует об их лимно- и термофильности, а определяющим фактором является также и химический состав воды.

3.8.2. *ERGASILUS SIEBOLDI* ПЛОТВЫ В ЧИВЫРКУЙСКОМ ЗАЛИВЕ оз. БАЙКАЛ

Анализ пространственного распределения *E. sieboldi* плотвы проведен по результатам исследования проб из Чивыркуйского залива (станции Монахово и Межевая, бухты Котово и Онгокон), отобранных с июня по август 1999 г. по 15 экз. рыб из каждого района одинакового размерно-возрастного состава (табл. 15).

Бухта Котово является самой южной частью Чивыркуйского залива, которая характеризуется мелководностью и накоплением илов, а в летний период — интенсивным прогревом и обильным зарастанием водными растениями. Район Монахово характеризуется как открытая бухта с наиболее динамичными гидрологическими условиями и менее зарастающей растительностью по сравнению с бух. Котово [Базарова, Пронин, 2010]. Как известно, зарастание водоема высшей

Таблица 15

Пространственное распределение *E. sieboldi* плотвы в Чивыркуйском заливе оз. Байкал (1999 г.)

Показатель	Монахово (22.06)	Котово (02.07)	Межевая (03.08)	Онгокон (05.08)
Экстенсивность инвазии, %	20,0 ± 10,33	26,7 ± 11,42	66,7 ± 12,17	13,3 ± 8,77
Интенсивность инвазии (min-max), экз.	1-3	1-2	1-7	1-2
Индекс обилия, экз.	0,40 ± 0,23	0,33 ± 0,16	1,80 ± 0,60	0,20 ± 0,14
Длина тела рыб, мм:				
лимиты	243-314	227-332	247-326	251-290
средняя	272	283	286	197
Масса тела рыб, г:				
лимиты	143-338	150-415	160-344	160-270
средняя	209	246	245	197
Возраст	6+...7+	6+...7+	6+...7+	6+...7+

водной растительностью ухудшает условия для развития *E. sieboldi* [Шульман и др., 1974; Gnadeberg, 1949]. В период с 22 июня по 2 июля температура воды в верхнем слое водоема в этих двух районах составляла от 19 до 20 °С. Зараженность рыб рачками относительно одинаковая и невысокая, экстенсивность инвазии колеблется в пределах 20,0–26,6 %, а индекс обилия — 0,33–0,40 экз. Различия численности *E. sieboldi* статистически недостоверны.

Наиболее благоприятные условия для нагула плотвы и развития рачков складываются в районе ст. Межевая. Температура воды здесь повышалась до 22–23 °С в последней декаде июля и по 3 августа. Это период самого массового развития рачков, так как *E. sieboldi* — термофил [Бауер, 1959], с повышением температуры воды ускоряются сроки развития и увеличивается численность эргазилид [Змерзлая, 1972; Куперман, Шульман, 1977; Halisch, 1939; Gnadeberg, 1949].

Бухта Онгокон является северной частью Чивыркуйского залива, характеризующаяся относительной холодноводностью и менее развитой растительностью. Близость к открытому Байкалу обуславливает более низкую температуру воды — 14–15 °С (последняя декада июля — 5 августа). Зараженность плотвы рачками в бух. Онгокон ниже зараженности из южной части залива в 5 раз по экстенсивности инвазии и в 9 раз по индексу обилия [Бурдуковская и др., 2001]. Под влиянием низкотемпературного режима замедляется жизненный цикл эргазилид и уменьшается их численность. Минимальное заражение наблюдается у рыб в глубоководных озерах [Змерзлая, 1972; Стрелков, 1983, 1986].

Таким образом, по нашим данным установлена существенная разница зараженности плотвы рачками из бух. Онгокон по сравнению с районом Межевая. Относительная численность *E. sieboldi* у плотвы на ст. Межевая выше, чем в бух. Онгокон ($t_{st} = 2,70$; $P < 0,05$). Одним из основных факторов внешней среды, влияющих на зараженность рыб в Чивыркуйском заливе эргазилусами, является температурный режим. Вероятно, в Чивыркуйском заливе у плотвы имеются субпопуляционные локальные группировки, приуроченные к отдельным бухтам.

3.9. ОБ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШЕ ЗООПАРАЗИТОВ НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ РОДА *SALMINCOLA*

3.9.1. ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ ПАРАЗИТОВ

Понятие экологическая ниша (ЭН) рассматривается во всех современных монографиях и учебниках по экологии, однако конкретных исследований реализованной ЭН крайне мало, да и сам термин в работах не используется или упоминается всуе. В лучшем случае

понятие ЭН подменяется неэквивалентной «трофической» нишей. Так, в материалах IX съезда гидробиологов России [IX съезд..., 2006] из 531 тезиса докладов только один был посвящен экологической нише гидробионтов. Очевидно, отчасти «виновата» сама «многомерность» фундаментальной экологической ниши по Э. Хатчинсону, ставшая недоступной для анализа «узким» специалистам, изучающим отдельные параметры биологии организмов и экологии популяций.

Еще более редка встречаемость термина ЭН в экологической паразитологии. После интересных высказываний Б.И. Лебедева [1984] о соотношении фундаментальных понятий *специфичность* и ЭН, последнее фактически не употребляется за редчайшим исключением [Нигматулин, 2004; Пронин, 2007]. Возможно, поэтому ЭН отсутствует в декларации основ теоретической паразитологии, выполненной С.А. Беэром [2004].

В свое время, дискутируя с А.П. Маркевичем о гидропаразитологии, Н.М. Пронин [1978, 1979] предложил считать основной задачей этого направления экологической паразитологии «изучение места и роли паразитов гидробионтов в водных экосистемах». Эта задача фактически совпадает с понятием ЭН в трактовке Н.Ф. Реймерса [1990]: «ЭН — место вида в природе, включающее не только положение вида в пространстве, но и функциональную роль его в сообществе...». Изучение роли паразитов в экосистемах — одна из задач теоретической паразитологии по С.А. Беэру [2004]. Если афоризм Ю. Одуме о том, что «местообитание — прописка, а ЭН — профессия», не воспринимать буквально, а исходить из сущности, то ЭН по Одуму является суммой условий мест обитания (в широком смысле) и «профессия» вида [Нигматулин, 2004].

Одной из основных причин игнорирования или, вернее, умолчания понятия ЭН в экологической паразитологии, по нашему мнению, является увеличение многомерности ЭН паразитическими организмами за счет удвоения их среды обитания (среда I порядка (внешняя) — абиотические условия; среда II порядка (организм хозяев) — биотические факторы) и, как следствие, трудности даже мысленного и, тем более, фактического отображения ее в пространстве и времени.

В связи с этим одним из авторов сделана попытка формализованной характеристики некоторых параметров (векторов) ЭН зоопаразитов [Пронин, 2007].

При отображении, в том числе графическом, многомерной ЭН паразитических организмов предлагается исходить из наличия фено-

менов двух сред (I и II порядка) обитания. Второй «мерой» (вектором) ЭН паразита является отсутствие или наличие смены хозяев в его жизненном цикле. Этот чрезвычайно информативный, «метаксенобионтный» вектор (или ксеность) ЭН предложено [Пронин, 2007] обозначать римской цифровой символикой:

- I — паразиты без смены хозяев (моноксены);
- II — паразиты с одним промежуточным хозяином (дисксены);
- III — паразиты с двумя промежуточными хозяевами (триксены);
- IV — паразиты с двумя промежуточными хозяевами и резервуарными хозяевами (тетраксены).

Другой важнейший фактор ЭН паразитов — гостальность, или реализованная специфичность (встречаемость) на каждой фазе развития, формализуется в баллах: встречаемость у одного вида хозяина — 1; у видов одного рода — 2; семейства — 3; отряда — 4; класса — 5. Цифровые символы двух векторов (ксенобионтности и гостальности) ЭН паразитов формализуют ранее предложенное схематическое отображение структуры метаксенических паразитических систем [Пронин, 1991]. При анализе вектора гостальности необходимо классифицировать хозяев по их реальной роли в жизненном цикле паразита [Нигматулин, 2004].

Следующий вектор ЭН паразитических организмов — локализация — также может быть формализован цифровыми символами по возрастающей от узкоспециализированных паразитов:

- 1 — внутриклеточная специализация (*цитобионты*);
- 2 — тканевая специализация в пределах одного органа (*гистобионты*);
- 3 — *органобионты* или *органисты* (обитатели конкретного органа);
- 4 — системы органов (*мультиорганисты*).

При этом следует иметь в виду, что имеющиеся характеристики локализации носят обобщенный характер (на уровне органа или системы органов) и часто не соответствуют фактической. Например, гистологические исследования почек плотвы сибирской выявили пространственно-тканевую специализацию 5 видов миксоспоридий в одном органе, когда каждый вид локализуется в определенной эндостации: *Muxidium rhodei* — боуменовые капсулы, *Muxobolus ellipsoides* — интерстициальная ткань, *M. muelleri* — соединительная оболочка, *Henneguya cutanea* — интерстиций, *Spirosuturia* sp. — почечные каналы [Badmaeva et al., 2005].

Наш анализ экологии двух симпатрических видов паразитических рачков *S. extumescens* и *S. extensus* [Пронин, Бурдуковская, 2006] показал наличие внутригостальных механизмов их изоляции (рас-

хождение ЭН): по локализации, по возрастным группам структуры популяции хозяина, по пространственному (вертикальному и горизонтальному) распределению в оз. Байкал, по сезонной встречаемости.

3.9.2. ЛОКАЛИЗАЦИЯ САЛЬМИНКОЛ У БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ

Два вида паразитических рачков рода *Salmincola* характеризуются очень строгой локализацией.

S. extumescens локализуется в жаберной полости, в верхней части сочленения жаберной дужки и жаберной крышки. Литературные данные о локализации рачков «в жаберной полости» являются обобщенными, а все указания локализации «на жабрах», очевидно, ошибочны.

S. extensus локализуется в мышечной ткани у основания грудных, брюшных, спинного, анального, жирового и хвостового плавников, чаще — у основания парных плавников, реже — у хвостового и спинного, что в целом согласуется с литературными данными, когда локализация рачков указывается точно [Митенев, Шульман, 1999]. Указание некоторых авторов о локализации этих рачков на плавниках следует считать неточным.

3.9.3. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ *S. EXTUMESCENS* И *S. EXTENSUS* ПО МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКИМ ГРУППАМ БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ

Байкальского омуля принято разделять на три морфоэкологические группы: пелагическую (селенгинская популяция), прибрежную (северобайкальская и баргузинская популяции) и придонно-глубоководную (популяции малых притоков Байкала) [Смирнов, Шумилов, 1974]. Дискриминационный анализ морфологии тела [Bronte et al., 1999] и митохондриального ДНК [Burnham Curtis et al., 2002] байкальского омуля из разных районов Байкала выявили особый тип прибрежной морфоэкологической группы омуля из Чивыркуйского залива, который в данной работе рассматривается как чивыркуйская популяция.

Нами впервые проведено исследование распределения паразитических рачков *S. extumescens* и *S. extensus* по морфоэкологическим группам байкальского омуля. Для данного анализа использовано 252 экз. омуля (май — июнь 2003 г.), принадлежность которых к той или иной морфоэкологической группе предварительно была определена специалистами-ихтиологами (Н.С. Смирнова и П.Н. Аношко), исследующими структуру популяций этого вида.

Таблица 16

Зараженность различных морфоэкологических групп байкальского омуля *S. extumescens* и *S. extensus* (оз. Байкал, май — июнь 2003 г.) [по: Пронин, Бурдуковская, 2006]

Морфоэкологическая группа омуля	N	<i>S. extumescens</i> <i>S. extensus</i>		t_{st}	<i>S. extumescens</i> <i>S. extensus</i>		t_{st}
		$E \pm m$			$M \pm m$		
Пелагическая	107	8,4 ± 2,7	4,7 ± 2,0	1,98	0,08 ± 0,03	0,06 ± 0,03	22
Прибрежная	94	7,4 ± 2,7	7,4 ± 2,7	1,98	0,06 ± 0,02	0,10 ± 0,04	15
Придонно-глубоководная	51	1,9 ± 1,9	3,9 ± 2,7	2,0	0,02 ± 0,20	0,10 ± 0,19	—

Примечание. t_{st} — критерий Уилкоксона.

Результаты проведенного анализа позволяют констатировать отсутствие приуроченности каждого вида рачков *S. extumescens* и *S. extensus* к какой-либо морфоэкологической группе омуля. Различия по экстенсивности инвазии (критерий Стьюдента) и индексу обилия (критерии Уилкоксона и Краскелла — Уоллиса) недостоверны ($P < 0,05$ %) (табл. 16).

Вместе с тем зараженность *S. extumescens* увеличивается в ряду: придонно-глубоководный — прибрежный — пелагический омуль от 1,9 до 8,4 % по экстенсивности инвазии и от 0,02 до 0,08 экз. по индексу обилия.

Различия между морфоэкологическими группами омуля, зараженного *S. extumescens*, по индексу обилия достоверны в парах: пелагическая — прибрежная ($P > 0,05$), прибрежная — придонно-глубоководная ($P > 0,05$), пелагическая — придонно-глубоководная ($P > 0,001$). По экстенсивности инвазии различия достоверны только между одной парой: пелагическая — придонно-глубоководная ($P = 0,05$).

Экстенсивность инвазии омуля *S. extensus* увеличивается в ряду: придонно-глубоководный (3,9 %) — пелагический (4,7 %) — прибрежный омуль (7,4 %), и различия между этими морфоэкологическими группами незначительны ($P < 0,05$). Различия по индексу обилия достоверны ($P > 0,001$) в парах групп: пелагическая — прибрежная и прибрежная — придонно-глубоководная.

Отсутствие «популяционной» специфичности *S. extumescens* и *S. extensus* к определенным морфоэкологическим группам байкальского омуля позволяет проводить анализ распределения этих раков в зависимости от других факторов по генеральной пробе всех исследованных омулей в этот период, без разделения на морфоэкологические группы.

3.9.4. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ *S. EXTUMESCENS* И *S. EXTENSUS*

В литературных источниках имеются немногочисленные данные о пространственном распределении паразитических ракообразных на свободноживущих (науплиусы, копеподиты, циклопоиды) фазах раз-

вития: *E. sieboldi* — оз. Аракуль [Кашковский, Кашковская-Соломатова, 1986], *E. sieboldi* и *Paraergasilus rylovi* — озера Врево, Ученое и Пелюга [Чернышева, 1983; Чернышева, Кротенко, 1983]. Свободноживущие стадии эргазилид, вероятно, обладают широкой экологической валентностью. В разных типах озер распределение рачков неравномерно. Н.Б. Чернышевой [1983] выявлена динамика встречаемости свободноживущих стадий *P. rylovi* в различных биотопах и глубинах (от менее 1 до 20 м). Свободноживущие рачки в основном обитают на мелководье, с максимальной численностью в верхнем слое воды (0–1 м), с увеличением глубины их количество уменьшается. При вертикальных миграциях *E. sieboldi* отмечено дневное распределение раков во всей толще воды от 0 до 5 м с преобладанием в нижних слоях и ночное — у поверхности воды [Чернышева, Кротенко, 1983]. По данным В.В. Кашковского и В.П. Кашковской-Соломатовой [1986], личинки эргазилид опускаются ночью в более низкие горизонты.

Распределение эндемичного паразитического рачка *S. cottidarum* по хозяевам и глубинам оз. Байкал представлено в работе Е.А. Корякова [1952]. Эти паразиты имеют рекордный показатель глубокowodности (900–1100 м, трал) для пресноводных паразитических веслоногих.

Горизонтальное распределение. Исследование горизонтального распределения раков проведено по объединенным пробам байкальского омуля, без дифференцировки его на морфоэкологические и возрастные группы, из трех районов Байкала: Южного (Большое Голоустное, против сора Черкалов, Селенгинского мелководья и Энхалука), Среднего (бухты Таланка, Максимиха, Малое Море), Северного (Академический хребет, створ Чивыркуйского залива) (табл. 17).

Все три объединенные пробы оказались близки по возрастному (0+...6+) и размерно-весовому составу, т.е. отвечают требованию единственного различия репрезентативных выборок. Сравнение трех суммарных проб омуля по экстенсивности инвазии и индексу обилия паразитических раков выявило отсутствие существенной разницы этих показателей из различных районов Байкала. Экстенсивность заражения омулей *S. extumescens* (от 6,2 до 8,6 %) и *S. extensus* (от 5,4 до 6,2 %) из Южного, Среднего и Северного Байкала фактически одинакова ($P < 0,05$), при практически равном индексе обилия.

Вертикальное распределение. Для анализа вертикального распределения мы использовали схему батиметрического деления [Талиев, 1955]: литоральная зона — 0–5 м; сублиторальная — 5–100 м; про-

Таблица 17

Зараженность байкальского омуля паразитическими раками в различных районах оз. Байкала (май — июнь 2003 г.) [по: Пронин, Бурдуковская, 2006]

Вид рака и характеристики хозяина	Районы оз. Байкал					
	Южный		Средний		Северный	
	$E \pm m$	$M \pm m$	$E \pm m$	$M \pm m$	$E \pm m$	$M \pm m$
<i>S. extumescens</i>	7,5 ± 2,2	0,07 ± 0,02	6,2 ± 2,5	0,06 ± 0,02	8,6 ± 3,3	0,10 ± 0,04
<i>S. extensus</i>	5,4 ± 2,0	0,06 ± 0,02	6,2 ± 2,5	0,09 ± 0,04	5,7 ± 2,8	0,07 ± 0,04
Число исследованных рыб, экз.	146		96		70	
Возраст рыб	0+...6+		0+...6+		1+...6+	
Длина тела рыб (l), мм						
лимиты	120 – 351		129 – 372		120 – 320	
средняя	226		252		238	
Масса тела, г						
лимиты	15 – 582		23 – 610		15 – 423	
средняя	154		198		174	

фундальная — 100–300 м; псевдоабиссальная — 300–500 м; абиссальная — ниже 500 м.

Одинаковая экстенсивность заражения байкальского омуля раками в разных районах Байкала позволяет объединить всех исследованных рыб в генеральную выборку и рассмотреть изменение зараженности омуля в зависимости от глубин вылова. Полученные результаты показывают достаточно четкую обратную зависимость зараженности *S. extumescens* от глубины обитания хозяина и, наоборот, увеличение зараженности *S. extensus* с увеличением глубины: от отсутствия в литорали до 8,6 % на глубине более 300 м (рис. 24).

Установлено расхождение реализованных экологических ниш 2 видов раков байкальского омуля в зависимости от глубины обитания хозяина в водоеме. Таким образом, *S. extumescens* мы относим к литоральным, эвритермным видам, а *S. extensus* — к глубоководным и стенотермным (холодолюбивым). По исследованию этих данных становится понятным отсутствие *S. extensus* в пробах омуля в период его летних привалов в литораль. Вероятно, это зависит от годового цикла развития рачков и от различия температурного режима пелагиали и литорали в период кормовой миграции омуля. Возможно, сказываются оба фактора, как биотический (годовой цикл), так и абиотический (разные температурные условия).

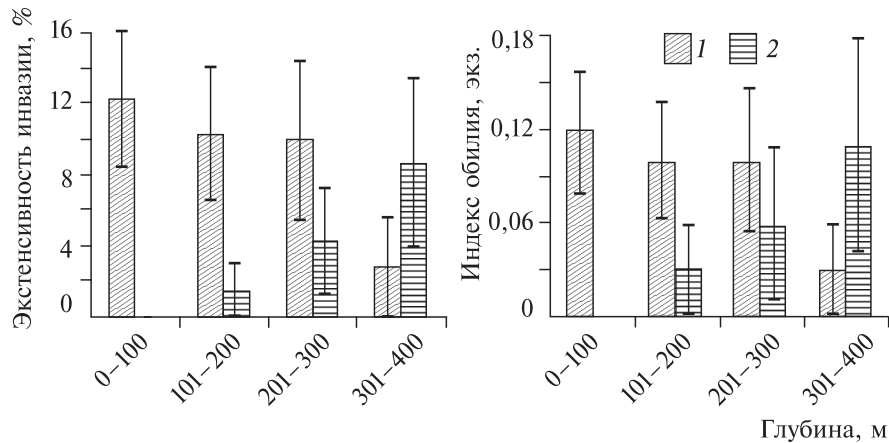


Рис. 24. Зараженность омуля паразитическими раками по глубинам оз. Байкал (май — июнь 2003) [по: Пронин, Бурдуковская, 2006].

1 — *Salmincola extumescens*, 2 — *S. extensus*

3.9.5. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАКОВ ПО ВОЗРАСТНЫМ ГРУППАМ БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ

При анализе распределения 2 видов раков рода *Salmincola* по возрастным группам необходимо отметить, что в период исследований в открытом Байкале морфоэкологические группы всех возрастов байкальского омуля используют общие районы нагула.

Приведенные данные в табл. 18 показывают, что *S. extensus* является паразитом неполовозрелой части популяции омуля. Зараженность его стабильна у молоди рыб (0+...2+). У омулей в возрасте 3+...5+ показатели экстенсивности инвазии и индекса обилия понижаются, а у старшевозрастных (6+...7+) этот вид рака отсутствует.

Статистическое распределение *S. extensus* у омуля изменяется с возрастом хозяина. Так, для сеголеток (0+) омуля численность раков описывается негативно-биномиальным (перерасеянным) распределением, для рыб 1+...4+ — распределением Пуассона (равномерно-случайным). В возрастной группе 5+ относительная численность *S. extensus* минимальна и не подчиняется ни одному из двух типов статистического распределения. Снижение относительной численности рачка в возрастном ряду хозяина сопровождается сменой негативно-биномиального распределения на пуассоновское (равномерно-случайное).

Таблица 18

Параметры распределения паразитических раков рода *Salmincola* байкальского омуля оз. Байкал (май — июнь, 2003 г.) [по: Пронин, Бурдуковская, 2006]

Возраст	N	$E \pm m$	$M \pm m$	S^2	S^2/M
<i>S. extensus</i>					
0+	68	16,2±4,5	0,22±0,07	0,383	1,738 (НБ)
1+	24	25,0±8,3	0,29±0,11	0,302	1,037 (П)
2+	18	11,1±7,4	0,11±0,08	0,104	0,941 (П)
3+	56	3,6±2,5	0,03±0,02	0,035	0,982 (П)
4+	64	3,1±2,2	0,05±0,03	0,045	0,968 (П)
5+	82	1,2±1,2	0,02±0,02	0,049	1,999
6+	21	0	0	—	—
7+	6	0	0	—	—
<i>S. extumescens</i>					
0+	68	0	0	—	—
1+	24	0	0	—	—
2+	18	0	0	—	—
3+	56	8,9±3,8	0,09±0,04	0,083	0,927 (П)
4+	64	10,9±3,0	0,11±0,04	0,099	0,904 (П)
5+	82	8,5±3,1	0,08±0,03	0,077	0,903 (П)
6+	21	9,5±6,4	0,09±0,07	0,090	0,950 (П)
7+	6	0	0	—	—

Примечание. S^2 — дисперсия; S^2/M — индекс агрегированности; НБ — негативно-биномиальное распределение; П — распределение Пуассона.

В отличие от *S. extensus* паразитические раки *S. extumescens*, наоборот, отсутствуют у рыб младших возрастных групп (0+...2+). Заражение начинается с 4-летнего возраста и остается стабильным в последующих возрастных группах. Численность *S. extumescens* в возрастных группах омуля (3+...6+) описывается распределением Пуассона, имеющим равномерно-случайный характер (средняя интенсивность инвазии не превышает 1 экз.).

Во всей исследованной выборке отмечен только один случай совместной встречаемости 2 видов раков у омуля в возрасте 5+.

Очевидно, раньше *S. extensus* регистрировался в пробах рыб очень редко и с минимальной интенсивностью [Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Пронин и др., 1999], поскольку данные этих исследований основывались на вскрытии преимущественно половозрелых (старшевозрастных) рыб из промысловых уловов, которые не заражаются этим раком. Более того, поскольку численность младшевозрастных групп омуля в структуре его популяции в несколько раз превосходит численность старшевозрастных рыб, то и абсолютная численность популяции *S. extensus* значительно превышает численность *S. extu-*

mescens. Таким образом, при отсутствии географической изоляции *S. extensus* и *S. extumescens* мы имеем дело с интрагостальным расхождением экологических ниш 2 видов раков рода *Salmincola* по возрастной структуре популяции хозяина.

Подводя итог материалов данного раздела, можно констатировать, что впервые получены некоторые характеристики многомерной экологической ниши 2 видов раков рода *Salmincola* — специфических паразитов байкальского омуля. Они строго изолированы друг от друга по локализации и не могут вступать в конкурентные отношения на уровне особей. Тем не менее, за редчайшим исключением, они не встречаются совместно у одной особи. Изоляция друг от друга в популяции одного вида хозяина происходит за счет приуроченности *S. extensus* к младшевозрастным группам, а *S. extumescens* — к старшевозрастным. Выявлена определенная закономерность встречаемости рачков в зависимости от глубины обитания хозяина: *S. extensus* относится к глубоководным и относительно стенотермным видам, а *S. extumescens* — к литоральным и эвритермным. Вместе с тем эти экологические характеристики рачков не проявляются в строгой приуроченности видов к каким-либо экоформам байкальского омуля, хотя мы не исключаем выявление этих закономерностей при исследовании большего объема материала в разные сезоны года. Относительная численность обоих рачков у байкальского омуля из различных районов Байкала одинакова и относительно стабильна в многолетней динамике у чивыркуйской популяции. Пример 2 видов паразитических раков рода *Salmincola* показывает сложность характеристик ЭН паразитов с прямым циклом развития на его паразитической фазе развития, поскольку данные об экологии этих паразитических копепод на личиночных (науплии и копеподиты) стадиях развития отсутствуют. Можно представить, насколько усложняется задача отображения ЭН со сменой хозяев.

При анализе параметров ЭН организмов со сложным циклом развития необходимо исходить из двух аксиом:

1. Каждой стадии жизненного цикла соответствует своя обособленная ЭН [Hutchinson, 1978], которую Ч.М. Нигматулин [2004] предложил называть *субнишей*.

2. ЭН популяции организма со сложным циклом развития не может быть «суммой» ЭН (субниш) его гемипопуляций на всех фазах (стадиях) жизненного цикла.

Наиболее существенным различием экологических субниш личинок, помимо гостального, будут пространственный и временной векторы, обусловленные не только сменой сред обитания, но и про-

должительностью жизни гемипопуляции паразита на каждой фазе развития.

Таким образом, перечисленные основные векторы ЭН определяют «прописку» или гостально-пространственную характеристику места обитания паразита во времени. Роль паразитических организмов в экосистемах в отличие от свободноживущих организмов определяется не их численностью и биомассой, а характером взаимоотношений популяций хозяев с гемипопуляциями паразита на всех уровнях его развития. Соответственно определение места и роли таких видов в экосистеме возможно только при признании количественной структуры паразитических систем на всех уровнях метаксенобиоза и количественной характеристики взаимоотношений гемипопуляций паразита с популяциями промежуточных и дефинитивных хозяев.

ГЛАВА 4

ДИНАМИКА ЗАРАЖЕННОСТИ РЫБ ПАРАЗИТИЧЕСКИМИ КОПЕПОДАМИ

4.1. СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ

Изучение сезонных изменений зараженности и жизненных циклов паразитов рыб в значительной степени зависит от гидрологического режима водоема, в котором обитает хозяин [Догель, 1958; Змерзлая, 1972; Гуркина, 1983]. Большое значение при этом имеет температура воды, определяющая сроки наиболее интенсивного развития паразитов, которые могут сдвигаться во времени в зависимости от годичных колебаний температуры [Гинецинская, 1958; Halisch, 1939]. Выявление закономерностей изменения численности паразитов в зависимости от сезона года позволяет прогнозировать паразитологическую ситуацию в водоеме [Гуркина, 1983; Лосева, 1983]. Сезонная динамика зараженности и относительная численность паразитов с годовым жизненным циклом может у разных видов хозяев определяться особенностями их годового физиологического цикла, детерминированного временем нереста и нагула рыб [Пронин, 2004].

Работы по исследованию жизненных циклов паразитических рачков и сезонной динамики зараженности хозяев немногочисленны. Биология и жизненные циклы копепод довольно тщательно изучены у раков семейства Ergasilidae: *Ergasilus briani* и *E. minor* [Halisch, 1939], *E. sieboldi* [Маркевич, 1956; Змерзлая, 1972; Кашковский, Кашковская-Соломатова, 1985; Neuhaus, 1929; Gnadeberg, 1949], *Paraergasilus rylovi* [Чернышева, 1983, 1985], *Sinergasilus lieni* [Мирзоева, 1971]. В литературных источниках имеются сведения по сезонной динамике зараженности *E. sieboldi* ладожского сига [Бауер, Никольская, 1957], щуки [Маркова, 1958], плотвы [Кашковский, 1967; Гуркина, 1983], налима [Лопухина и др., 1979], густеры [Лосева, 1983]. Этими исследователями установлено, что ведущим фактором, определяющим численность рачков, служит температура воды в водоеме. Так, наибольшая зараженность рыб *E. sieboldi* отмечается в летний период, а затем снижается. В экспериментальном исследовании Б.И. Купермана и Р.Е. Шульмана [1972, 1977] выявлено, что формирование яйцевых мешков рачков с января до середины лета зависит только от температуры, а с середины лета и осенью — от длины светового дня.

Вероятно, что для *E. sieboldi* характерно и явление фотопериодизма, благодаря чему в конце лета и осенью даже при благоприятной температуре яйцевые мешки не образуются [Лосева, 1983]. М.Н. Горбунова [1936] наблюдала исчезновение яйцевых мешков у *E. sieboldi* от плотвы уже в мае.

Жизненный цикл *E. sieboldi* в естественных условиях из двух озер — Островито и Белое — Алольской системы, отличающихся по температурному режиму, исследовала Е.И. Змерзлая [1972]. Она установила, что в течение года наблюдается два пика зараженности — во время появления рачков первой и второй генерации. Увеличение численности рачков происходит в августе — сентябре, к октябрю наступает быстрое их снижение. При осеннем понижении температуры прекращается образование и созревание яйцевых мешков. В течение зимы рачки с яйцевыми мешками не встречаются. В зимне-весенний период численность рачков снижается постепенно. В апреле при повышении температуры воды до 5,7–7 °С отмечается образование яйцевых мешков. В этот период яйца в яйцевых мешках находятся в состоянии первой и второй стадии зрелости, после повышения температуры воды до 10–12 °С начинается переход в третью стадию. Прикрепление молодых самок первой генерации отмечается при температуре воды 18,4–21,1 °С в конце июня — начале июля. В это время рачки генерации предшествующего года полностью отмирают. Самки второй генерации появляются в конце июля — начале августа. Массовое развитие *E. sieboldi* приходится на середину августа — середину сентября.

В этой же работе Е.И. Змерзлой [1972] представлены данные по жизненному циклу *E. sieboldi* при экспериментальных условиях, максимально приближенных к естественным. Исследования проводились по аналогии с жизненным циклом *E. briani*, ранее изученным Галишом [Halisch, 1939]. Выявлено, что от яйца до стадии прикрепленной самки *E. sieboldi* проходят 9 стадий развития, в том числе 3 науплиальных, 5 копеподитных и 1 циклопоидную (свободноживущие самки и самцы). Появлению новой стадии предшествует линька.

По результатам наблюдений Р.А. Гуркиной [1983] и Т.Г. Лосевой [1983] за сезонными изменениями паразитофауны рыб оз. Врево в 1970 г. установлено, что *E. briani* встречается на плотве и густере практически круглый год. Заражение рыб раками усиливается в теплое время. Экстенсивность заражения плотвы в августе достигает 60,0 % при индексе обилия 1,8 экз., густеры — 35,7 %, 0,43 экз.

Наиболее подробно исследованы особенности биологии паразитических раков семейства Lernaeidae, рода *Lernaea*: *L. cyprinacea* [Су-

хенко, 1968; Nakai, 1927; Grabda, 1958, 1963; Yashouv, 1959], *L. elegans* morpha *ctenopharyngodontis* (синонимы *L. ctenopharyngodontis* и *L. quadrinucifera*) [Поддубная, 1974]. Установлено, что *Lernaea* ssp. имеют годичный цикл развития. Длительность развития лерней зависит от температуры воды в водоеме и не зависит от вида рачка. Оптимальная температура для развития составляет 23–30 °С [Бауер и др., 1981]. При понижении температуры до 14 °С развитие лерней прекращается [Ванятинский и др., 1979] или продолжается, но медленно [Доровских, 2001]. При исследовании жизненного цикла *L. elegans* morpha *ctenopharyngodontis* выявлено две генерации: зимняя с длительностью развития 7–8 мес и летняя — 3–4 [Поддубная, 1974]. В зависимости от географического распространения лерней и температурного режима водоема *L. suprinacea* в течение года дает одну генерацию в северных участках ареала, две–три — в центральных, и пять–шесть — в южных [Сухенко, 1968; Поддубная, 1974; Доровских, 2001].

Жизненный цикл *L. suprinacea* установлен на основе культурированных яиц в пробирках и искусственно зараженных рыб в лабораторных условиях [Grabda, 1958, 1963]. Выявлено 9 стадий развития рачка: 3 науплиальных, 5 копепоидных и 1 циклопоидная (свободноживущие самка и самец). Каждой стадии предшествует линька. Самки после оплодотворения прикрепляются к хозяину (рыбе) с постоянной локализацией.

Биология паразитических раков исследована у некоторых видов семейства Lernaeopodidae: *Salmincola salmoneus* у лососевых рыб [Friend, 1941], *S. coregonorum* у сиговых рыб [Zandt, 1935; Kabata, Cousens, 1973], *S. californiensis* у нерки [Kabata, Cousens, 1973], *S. edwardsii* у арктического гольца [Stankowska-Radziun, Radziun, 1993], *Pseudotracheliastes stellatus* у осетра [Сыроватка, 1990], *Achtheres percarum* у окуня [Valtonen et al., 1993; Piasecki, Kuzminska, 2007]. По наблюдениям многих авторов, жизненные циклы различных Lernaeopodidae сопровождаются сложным метаморфозом и разнятся по числу стадий развития, особенно науплиальных. Так, у *S. californiensis* и *S. coregonorum* цикл развития состоит из 6 стадий (свободноживущий копепоид, 4 стадии халимуса, прикрепленные вторыми максиллами к жабрам рачки, и взрослая стадия, внедрение в жаберный лепесток буллой), а у *S. edwardsii* и *Achtheres percarum* — из 7 стадий (науплиус, копепоид, 4 стадии халимуса и взрослая стадия). Рачки переходят к паразитированию на копепоидной стадии, прикрепляясь к жаберным лепесткам рыб. Копепоиды живут вне хозяина не более 2 дней. Стадии разделены линьками. В процессе линек каждая стадия халимуса прикрепляется

к жаберным лепесткам рыб вновь, при помощи лобной нити. Самки оплодотворяются до достижения зрелости на стадии IV халимуса. Срок развития от копеподитной стадии до взрослой самки составляет 2 нед, а до взрослого самца — 5 сут, при температуре 10–12 °С [Kabata, Cousens, 1973; Piasecki, Kuzminska, 2007]. Установлено, что заражение рыб *S. salmoneus* происходит в ноябре — декабре; в этот период на жабрах встречаются все стадии развития рачков. В мае зарегистрированы исключительно зрелые самки [Friend, 1941]. По данным сезонной динамики зараженности *S. extensus* ладожского сига, выявлено, что показатели экстенсивности инвазии и индекса обилия *S. extensus* увеличиваются с июля по октябрь, достигая максимума в октябре — 47,0 % и 1,5 экз. [Бауер, Никольская, 1957]. У *Achtheres percarum* первая копеподитная стадия появляется в июле. С июля по сентябрь отмечаются все стадии развития. В конце лета и осенью зарегистрирована вторая генерация рачков. Повышение температуры воды свыше 20 °С угнетает рачков. Зимой отмечаются преимущественно самки, которые в мае быстро созревают при повышении температуры воды до 8,0–8,3 °С [Valtonen et al., 1993].

4.2. СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗАРАЖЕННОСТИ *ERGASILUS SIEBOLDI* РЫБ ЧИВЫРКУЙСКОГО ЗАЛИВА БАЙКАЛА

Анализ результатов исследования сезонных изменений зараженности *E. sieboldi* проведен по данным за ряд лет у 4 видов рыб: хариуса (3+...6+), щуки (2+...6+), ельца (3+...8+), плотвы (3+...6+) Чивыркуйского залива оз. Байкал. Пробы отобраны из мест нагула рыб с разным температурным режимом: хариус — из олиготрофной зоны (бух. Онгокон), щука и плотва — из эвтрофной (станции Монахово и Межевая), а елец — из эвтрофной и олиготрофной, так как в летний период он мигрирует из эвтрофной, когда температура воды повышается до 20–23 °С, в олиготрофную зону — более холодноводные бухты Онгокон — Фертик и прилегающую литораль прибрежной зоны открытого Байкала.

По классификации Гнадеберга [Gnadeberg, 1949] определяли стадию зрелости яиц в яйцевых мешках: I стадия — яйца белого цвета, II — прозрачные, III стадия — голубые.

В результате исследований выявлены сезонные изменения зараженности *E. sieboldi* у 4 видов рыб: байкальский хариус, щука, сибирский елец и плотва (табл. 19). Рассмотрим динамику зараженности каждого вида рыб.

Таблица 19
Сезонная динамика зараженности рыб *E. sieboldi* в Чивыркуйском заливе оз. Байкал

Месяц	Байкальский хариус			Щука			Сибирский елец			Плотва		
	N	$E \pm m$	ϕ	N	$E \pm m$	ϕ	N	$E \pm m$	ϕ	N	$E \pm m$	ϕ
Январь	25	64,0 ± 9,6	44,2–81,6	—	—	—	16	31,2 ± 11,5	—	12	8,3 ± 8,0	0,0–30,2
Февраль	31	41,9 ± 8,9	25,1–59,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Март	29	51,7 ± 9,3	33,5–69,7	9	100 ± 0	64,5–100	—	—	—	15	6,7 ± 6,5	0,0–24,6
Апрель	36	44,4 ± 8,3	28,5–61,0	11	72,7 ± 13,4	43,5–94,0	20	40,0 ± 11,0	3,9–41,3	13	23,1 ± 11,7	4,9–49,3
Май	—	—	—	—	—	—	9	22,2 ± 13,9	2,2–49,4	—	—	—
Июнь	47	36,2 ± 7,0	22,9–50,6	25	44,0 ± 9,9	25,1–63,8	27	33,3 ± 9,1	16,9–52,3	20	5,0 ± 4,9	0,0–18,0
Июль	34	11,8 ± 5,5	3,2–24,8	10	100 ± 0	74,1–100	17	94,1 ± 5,7	78,1–100	13	53,8 ± 13,9	27,0–79,5
Август	37	48,6 ± 8,2	32,6–64,9	—	—	—	15	20,0 ± 10,3	4,2–43,7	6	66,6 ± 19,2	13,0–70,9
Сентябрь	25	76,0 ± 8,5	57,3–90,6	12	66,7 ± 13,6	38,2–89,7	—	—	—	15	20,0 ± 10,3	4,2–43,7
Октябрь	25	60,0 ± 9,8	40,1–78,3	19	100 ± 0	85,4–100	23	69,6 ± 9,6	49,3–86,5	15	6,7 ± 6,5	0,0–24,6
Ноябрь	6	33,3 ± 19,2	2,2–49,4	—	—	—	24	50,0 ± 10,2	30,2–69,8	15	13,3 ± 8,8	1,3–34,9
Декабрь	21	66,7 ± 10,2	45,2–85,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. ϕ — доверительные интервалы экстенсивности инвазии; (—) — не исследовано; жирным шрифтом выделены пики зараженности.

Байкальский хариус. Исследования паразитофауны байкальского хариуса выявили высокий уровень зараженности *E. sieboldi* в 80-х годах прошлого столетия. В этот период собран материал по сезонной динамике зараженности. Выявлено, что экстенсивность инвазии с января по июль постепенно снижается с 64,0 до 11,8 % (табл. 20). Максимальные показатели зараженности выявлены в сентябре (76,0 %) и декабре (66,7 %). С октября по ноябрь экстенсивность заражения понижается. Индекс обилия и средняя интенсивность инвазии паразитических рачков повторяют динамику экстенсивности заражения (рис. 25). В период с января по апрель происходит отмирание рачков поколения предшествующего года.

Первое небольшое повышение интенсивности инвазии и индекса обилия происходит в июне за счет прикрепления молодых рачков новой генерации. В это время на рыбах зарегистрированы рачки двух поколений предшествующего года: молодые без яйцевых мешков (рачки I генерации) и рачки предшествующего года с яйцевыми мешками I–III стадии зрелости. Наиболее низкие показатели за-

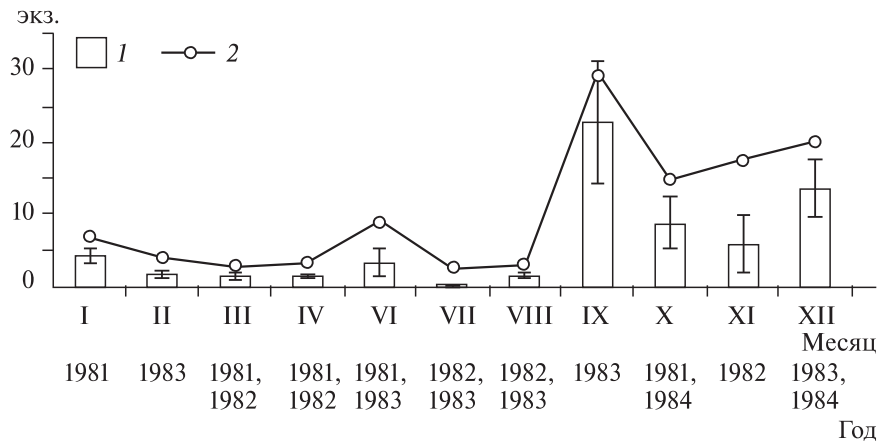


Рис. 25. Сезонные изменения индекса обилия (1) и средней интенсивности инвазии (2) *E. sieboldi* черного байкальского хариуса в Чивыркуйском заливе оз. Байкал. Оригинал.

раженности в июле связаны с полным отмиранием поколения предшествующего года. В августе отмечается увеличение численности рачков I генерации и прикрепления рачков II генерации. Индекс обилия достигает максимума в сентябре (29,84 экз.), что в 5 раз выше по сравнению с апрелем — маем с максимальной интенсивностью до 215 экз. Повышение зараженности в декабре происходит за счет потомства рачков II генерации. С сентября по май процесс яйцеобразования прекращается. Таким образом, установлено, что в течение года наблюдаются два относительно высоких пика зараженности хариуса *E. sieboldi* (сентябрь и декабрь) и один незначительный в июне.

Шука. Анализ сезонных изменений *E. sieboldi* шуки показал три подъема экстенсивности инвазии (до 100 % в марте, июле и октябре) (см. табл. 19) и два пика (март и июль) по показателям индекса обилия и средней интенсивности инвазии (рис. 26). В марте повышение зараженности возрастает за счет прикрепления молодых самок I генерации. С марта по апрель происходит отмирание рачков предшествующего года. В июне отмечается увеличение численности рачков I генерации и прикрепления рачков II генерации, достигающего максимума (18,82 экз.) в июле. Доверительные интервалы экстенсивности инвазии не перекрываются в июне — июле (см. табл. 19). Следующее повышение зараженности в октябре происходит за счет потомства рачков II генерации. Таким образом, гостальная гемипо-

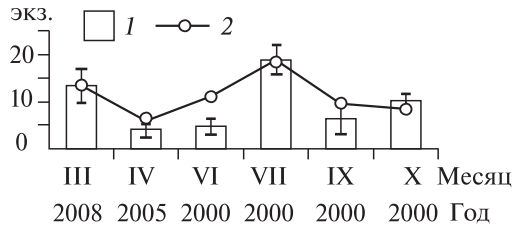


Рис. 26. Сезонные изменения индекса обилия (1) и средней интенсивности инвазии (2) *E. sieboldi* щуки в Чивыркуйском заливе оз. Байкал. Оригинал.

пуляция *E. sieboldi* у щуки имеет две генерации рачков и три пика зараженности (март, июль, октябрь).

Сибирский елец. Анализ сезонных изменений зараженности *E. sieboldi* сибирского ельца в Чивыркуйском заливе проведен по двум выборкам за 1999–2004 гг. и 2008–2009 гг. По показателям экстенсивности инвазии и индекса обилия установлены три пика (табл. 19, рис. 27). Интенсивность инвазии *E. sieboldi* в подледный период (октябрь — ноябрь) снижается (рис. 27). В это время происходит постепенное отмирание рачков предшествующего года. Первый пик индекса обилия и экстенсивности инвазии в 2004 г. прихо-

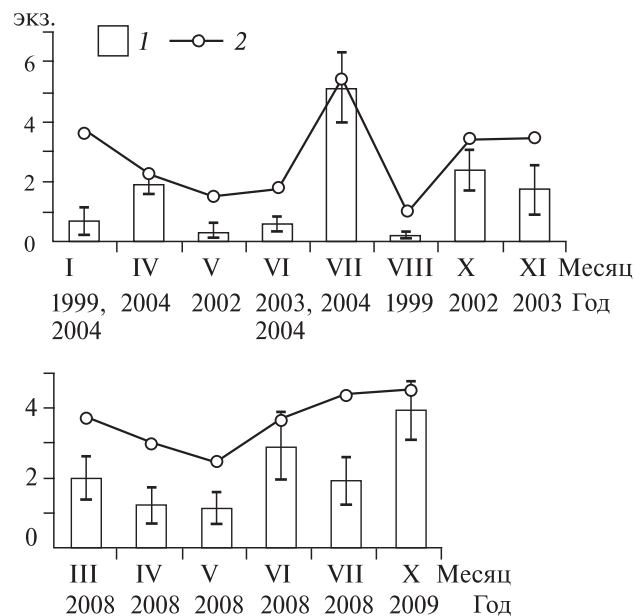


Рис. 27. Сезонные изменения индекса обилия (1) и средней интенсивности инвазии (2) *E. sieboldi* сибирского ельца в Чивыркуйском заливе оз. Байкал. Оригинал.

дился на апрель, а в 2008 г. — на март за счет прикрепления молодых самок I генерации. Второй пик инвазии в июне 2008 г. связан с развитием рачков I генерации и сохранившихся рачков предшествующего года с яйцевыми мешками I–III стадии зрелости, а июле 2004 г. — с увеличением численности рачков I генерации с яйцевыми мешками (I–III стадии зрелости) и прикрепления рачков II генерации. Доверительные интервалы экстенсивности инвазии в июне — июле не перекрываются (табл. 19). Средняя интенсивность инвазии *E. sieboldi* в июне 2008 г. составила 4,40 экз., а в июле 2004 г. — 5,44 экз. при индексе обилия 5,12 экз. Третий пик отмечен в выборках 2004 и 2008 гг. в октябре. Индекс обилия колеблется от 2,39 экз. (2002 г.) до 3,93 экз. (2009 г.). Этот пик определяется количеством прикрепленных рачков II генерации без яйцевых мешков. В зимний период заражение рыб не происходит. Таким образом, в сезонной динамике зараженности сибирского ельца *E. sieboldi* выявлено две генерации рачков и три пика зараженности (март — апрель, июль, октябрь).

Плотва. В сезонной динамике зараженности *E. sieboldi* плотвы выявлено три подъема экстенсивности инвазии (апрель, август и ноябрь) (табл. 19). В апреле повышение зараженности происходит за счет прикрепления молодых самок I генерации. В майской пробе рачки отсутствовали. Самая высокая интенсивность зараженности плотвы рачками зарегистрирована в июле — августе (рис. 28), примерно через 6–7 нед после появления яйцевых мешков у рачков I генерации. Процесс прикрепления молодых самок II поколения сильно увеличивался в конце июля — начале августа, совпадая со временем

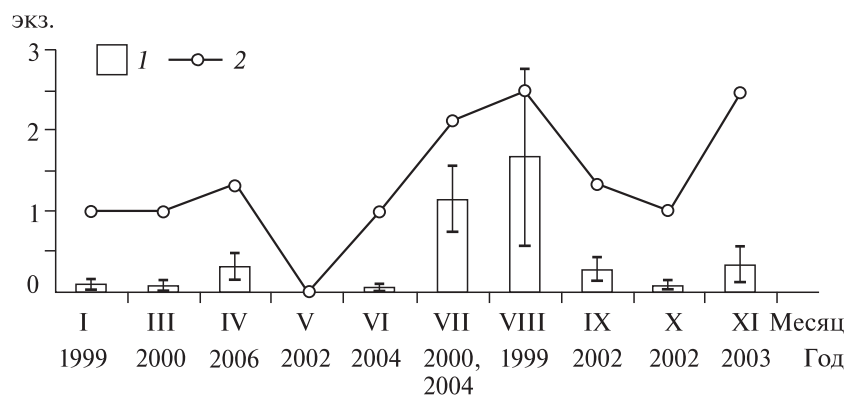


Рис. 28. Сезонные изменения индекса обилия (1) и средней интенсивности инвазии (2) *E. sieboldi* плотвы в Чивыркуйском заливе оз. Байкал. Оригинал.

максимальных температур воды (22,0–23,0 °С, ст. Монахово). К сентябрю процесс созревания яиц в яйцевых мешках и образование новых яйцевых мешков у рачков прекращается, что связано с понижением температуры воды в водоеме. В ноябре резкое повышение уровня зараженности плотвы совпадает с массовым развитием молодых самок II генерации. Таким образом, в гемипопуляции *E. sieboldi* у плотвы выявлено две генерации и три пика зараженности (апрель, август, ноябрь).

Исходя из данных по размерно-возрастной структуре гостальных гемипопуляций *E. sieboldi* у разных хозяев, можно однозначно констатировать, что в условиях Чивыркуйского залива оз. Байкал в годовом цикле развития *E. sieboldi* имеется две генерации, так же как в европейских водоемах Средней полосы [Змерзлая, 1972]. Прикрепление молодых самок рачков I генерации к жаберным лепесткам рыб происходит с апреля по июнь, а II генерации — с июля по октябрь. Раки без яйцевых мешков зарегистрированы на жаберных лепестках рыб в течение всего года, а с яйцевыми мешками разной стадией зрелости — с III декады мая до середины августа.

Установлено, что в течение года наблюдается три пика зараженности *E. sieboldi* у всех 4 видов рыб в Чивыркуйском заливе оз. Байкал. Прикрепление молодых самок I генерации *E. sieboldi* к жаберному аппарату рыб определяет первый пик зараженности рыб, который приходится на март — апрель у частиковых рыб (щука, сибирский елец, плотва) и на июнь — у байкальского хариуса. Второй пик зараженности зависит от температурного режима воды и сопряженного с ним массового развития рачков I и II генераций. Для частиковых рыб наиболее благоприятен июль — август, для хариуса — сентябрь, так как он обитает в более холодноводной части залива, где вода прогревается намного позже. Третий пик — это массовое развитие молодых самок II генерации; заражение рыб ими отмечается в октябре — декабре. Отмирание поколения предшествующего года рачков происходит в зимне-весенний период.

4.3. МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА

4.3.1. ЗАРАЖЕННОСТИ БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ *S. EXTUMESCENS* В ЧИВЫРКУЙСКОМ ЗАЛИВЕ БАЙКАЛА

Для длительного ряда наблюдений многолетних изменений зараженности чивыркуйского омуля литоральной морфоэкоформы использовали данные паразитологических проб с 1976 по 2010 г. с постоянной станции (треугольник м. Онгокон — м. Фертик —

о. Калтыгей) Чивыркуйского залива в одни и те же сроки: с 20 июня по 5 июля.

Анализ исследования показал, что обычные показатели экстенсивности инвазии омуля *S. extumescens* (12,0–20,0 %) чередуются с низкими (4,0–8,0 %) через 1–2 года (табл. 20). Максимальный пик установлен в 2010 г. (30,0 %, 0,30 экз.). Изменение индекса обилия фактически повторяет годовые изменения экстенсивности зараженности. С 2007 по 2009 г. показатели зараженности омуля стабильные (20,0–23,5 %, 0,20–0,23 экз.). В том и другом случаях годовые различия встречаемости недостоверны и, скорее всего, отражают незначительные флуктуации относительно стабильной численности паразитических раков.

Таблица 20

Многолетние изменения зараженности прибрежного омуля *S. extumescens* в Чивыркуйском заливе оз. Байкал (20 июня — 5 июля, 1976–2010 гг.)

Год	N	$E \pm m$	Встречаемость, %	$M_{\text{ср}}$	Индекс обилия, экз.	S^2
1976	19	15,8 ± 8,4	3,2–35,5	1,0	0,16 ± 0,08	0,178
1977	25	4,0 ± 3,9	0–15,3	1,0	0,04 ± 0,04	0,081
1978	25	20,0 ± 8,0	6,8–37,9	1,0	0,20 ± 0,08	0,166
1979	25	8,0 ± 5,4	0,8–21,9	1,50	0,12 ± 0,09	0,179
1980	14	7,1 ± 8,2	0–26,2	1,0	0,07 ± 0,07	0,152
1982	15	20,0 ± 10,3	4,2–43,7	1,0	0,20 ± 0,11	0,227
1983	25	8,0 ± 5,4	0,8–21,9	1,0	0,08 ± 0,05	0,113
1984	25	16,0 ± 7,3	4,4–33,0	1,50	0,24 ± 0,12	0,243
1986	30	20,0 ± 7,3	7,7–36,3	1,0	0,20 ± 0,07	0,150
1989	27	11,1 ± 6,0	2,2–25,8	1,33	0,15 ± 0,09	0,178
1990	30	20,0 ± 7,3	7,7–36,3	1,17	0,23 ± 0,09	0,185
1992	30	6,7 ± 4,6	0,6–18,4	1,0	0,07 ± 0,05	0,093
1993	25	8,0 ± 5,4	0,8–21,9	2,0	0,16 ± 0,11	0,226
1994	20	20,0 ± 8,9	5,7–40,2	1,0	0,20 ± 0,09	0,190
1995	14	7,1 ± 8,2	0–26,2	1,0	0,07 ± 0,07	0,152
1997	25	0	0–11,3	0	0	0
1998	25	12,0 ± 6,5	2,3–27,7	1,33	0,16 ± 0,09	0,193
1999	50	2,0 ± 2,0	0–7,8	1,0	0,02 ± 0,02	0,040
2000	23	13,0 ± 7,0	2,6–29,0	1,0	0,13 ± 0,07	0,147
2001	25	8,0 ± 5,4	0,8–21,9	1,5	0,12 ± 0,09	0,179
2002	25	0	0–11,3	0	0	0
2003	25	16,0 ± 7,3	4,4–33,0	1,25	0,20 ± 0,10	0,204
2004	25	20,0 ± 8,0	6,8–37,9	1,0	0,20 ± 0,08	0,167
2005	7	14,3 ± 13,4	0–35,5	1,0	0,14 ± 0,14	0,143
2006	25	16,0 ± 7,33	4,4–33,0	1,0	0,16 ± 0,07	0,140
2007	17	23,5 ± 10,28	6,8–46,4	1,0	0,23 ± 0,11	0,191
2008	25	20,0 ± 8,0	6,8–37,9	1,0	0,20 ± 0,08	0,167
2009	15	20,0 ± 10,33	4,2–43,7	1,0	0,20 ± 0,11	0,171
2010	20	30,0 ± 10,25	12,1–51,8	1,0	0,30 ± 0,11	0,221

В целом мониторинг зараженности байкальского омуля *S. extumescens* в Чивыркуйском заливе оз. Байкал показал незначительную флуктуацию зараженности и относительно благополучную эпизоотическую ситуацию по данному крустацеозу.

4.3.2. ЗАРАЖЕННОСТЬ *S. THYMALLI* ЧЕРНОГО БАЙКАЛЬСКОГО ХАРИУСА оз. БАЙКАЛ И КОСОГОЛЬСКОГО ХАРИУСА оз. ХУБСУГУЛ

Многолетние слежения за динамикой зараженности рыб важно не только для контроля эпизоотической ситуации в популяциях промысловых и экологически важных видов, но и для оценки изменения годовых физиологических циклов хозяев в зависимости от фенологических особенностей в среде обитания в разные годы. Это в полной мере относится к хариусовым рыбам озер Байкал и Хубсугул [Пронин, Тугарина, 1971; Пронин и др., 1980, 1984].

Мониторинг многолетних исследований зараженности черного байкальского хариуса *S. thymalli* проведен с 1976 по 2011 г. в Чивыркуйском заливе оз. Байкал на постоянной станции (треугольник м. Онгокон — м. Фертик — о. Лохматый Калтыгей); мониторинг косокольского хариуса приведен по результатам периодических исследований с 1971 по 2011 г. из Ханхинского залива оз. Хубсугул. Паразитологические вскрытия рыб осуществлялись в июне — июле при выборке рыб по 25–30 экз. Косокольский хариус — самый многочисленный вид в оз. Хубсугул, занесенный в Красную книгу МСОП по III категории как узкоареальный эндемичный вид [Павлов и др., 1994].

Анализ проведенных исследований показал, что с 1976 по 2006 г. экстенсивность инвазии байкальского хариуса *S. thymalli* в Чивыркуйском заливе обычно составляла от 20,0 до 48,5 % (рис. 29), а индекс обилия колебался в большей мере, почти на порядок величин (0,40–1,74 экз.) (рис. 29). В последующие годы, т.е. с 2007 г., уровень зараженности хариуса рачками поднялся. Показатели относительной численности по индексу обилия совпадают с годами высокой экстенсивности инвазии, и их колебания составляли от 2,18 до 4,67 экз. (рис. 29). Максимальные пики зараженности отмечены в 1993 г. (88,0 %, 3,36 экз.) и в 2009 г. (83,3 %, 4,67 экз.).

Экстенсивность зараженности *S. thymalli* косокольского хариуса Ханхинского залива оз. Хубсугул в различные годы прошлого столетия была более стабильная по сравнению с зараженностью байкальского хариуса и колебалась незначительно — 37,5–41,6 %, но резко

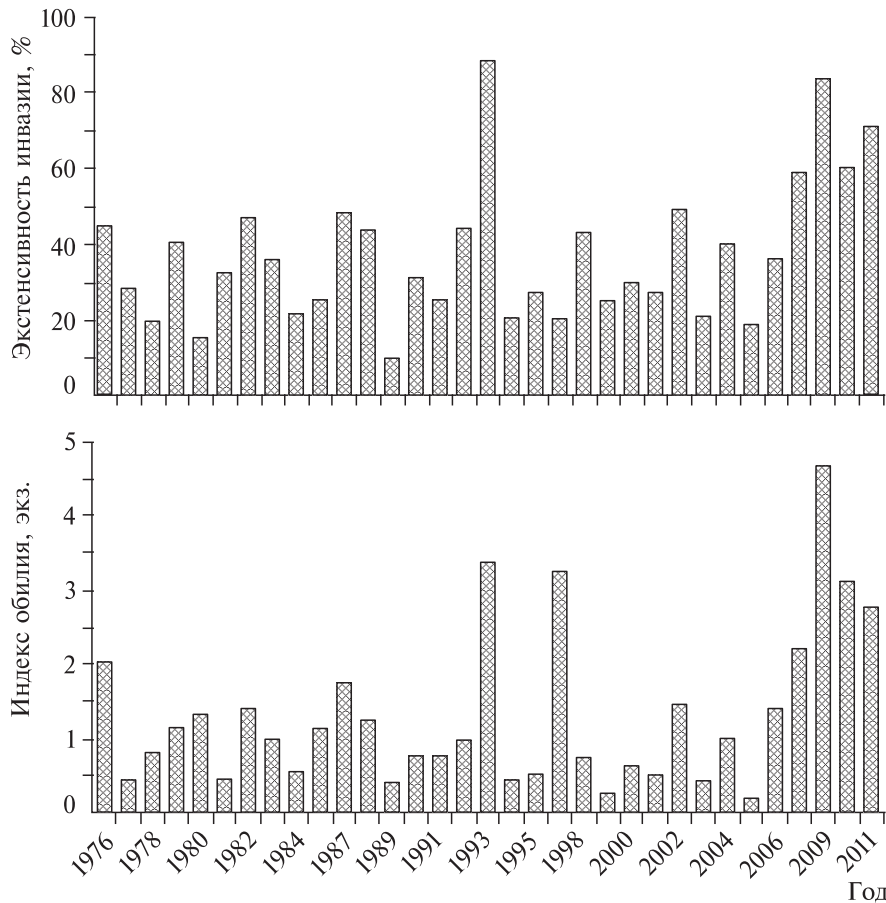


Рис. 29. Межгодовые изменения экстенсивности инвазии и индекса обилия черного байкальского хариуса *S. thymalli* в Чивыркуйском заливе оз. Байкал (1976–2011 гг.).

(в 2 раза) возросла в 2011 г. В том же году резко увеличился (более чем в 2 раза) индекс обилия паразита (рис. 30).

Для объяснения причин колебания численности паразитических раков неприемлем постулат о прямой зависимости численности паразита от численности хозяев, поскольку значительная часть жизненного цикла (науплии и первые стадии копеподит) паразитических копепод проходят в водной среде, и они не могут передаваться от одной особи хозяина к другой. Более того, есть пример значительного увеличения индекса обилия *Achtheres percarum* — специфичного

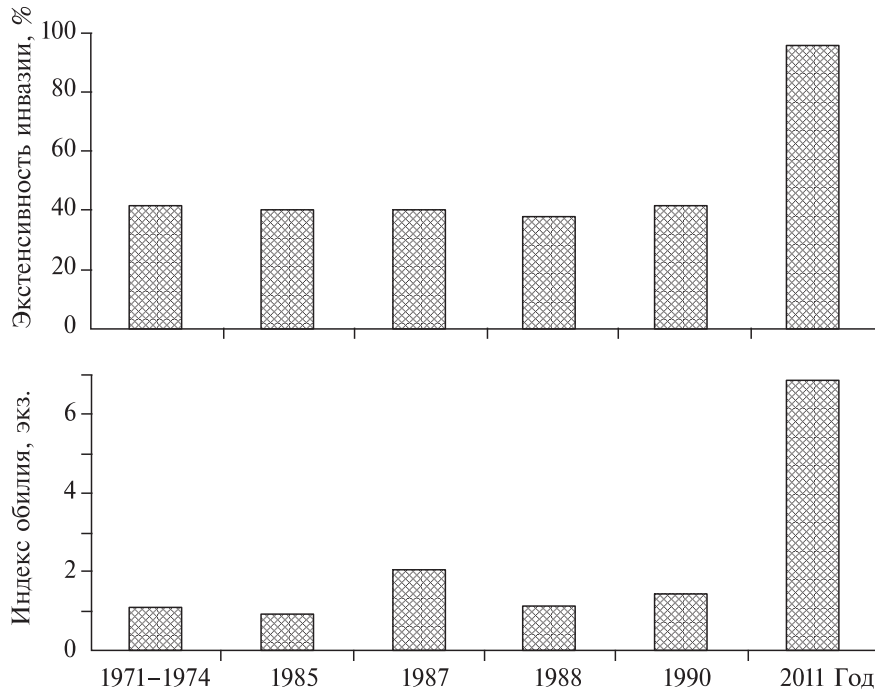


Рис. 30. Межгодовые изменения экстенсивности инвазии и индекса обилия косогольского хариуса *S. thymalli* в Ханхинском заливе оз. Хубсугул (1971–2011 гг.).

паразита окуня — после массовой гибели хозяина и резкого сокращения численности его популяции в оз. Гусиное [Пронин, Шиверская, 1982].

В целом проведенное мониторинговое исследование в акваториях двух озер свидетельствует о стабильности численности популяции байкальского черного хариуса в Чивыркуйском заливе оз. Байкал и косогольского хариуса оз. Хубсугул и условий их обитания при относительно благополучной эпизоотической ситуации по crustaceans.

4.3.3. ЗАРАЖЕННОСТЬ БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ И БАЙКАЛЬСКОГО ХАРИУСА *E. SIEBOLDI* В ЧИВЫРКУЙСКОМ ЗАЛИВЕ БАЙКАЛА

Зараженность *E. sieboldi* популяций ценных промысловых рыб сильно изменяется по годам в зависимости от особенностей температурного режима и миграций рыб в летний период. В многолетней

динамике зараженности черного байкальского хариуса *E. sieboldi* в Чивыркуйском заливе наблюдались значительные колебания с абсолютным максимумом в октябре 1979 г. (73,3 %, с индексом обилия 61,63 экз.) и с минимумом в июне 1989 г. (3,3 %, с индексом обилия 0,10 экз.) [Пронин и др., 1999].

Также в сентябре 1979 г. зарегистрировано чрезвычайно редкое явление — зараженность *E. sieboldi* у байкальского половозрелого омуля (11,8 %) в Чивыркуйском заливе [Пронин, 1981]. Пик зараженности омуля этим рачком наблюдался в августе 1991 г., показатели частоты встречаемости составили 45,4 % при индексе обилия 1,0 экз. Заражение омуля *E. sieboldi* свидетельствует о резкой дестабилизации условий его нагула, в результате он заходит в бухты с высоким прогревом воды и приобретает паразита, не свойственного ему в обычных условиях.

Еще более редкое явление встречаемости *E. sieboldi* — у байкальского озерного сига. Так, в октябре 2007 г. в бух. Монахово Чивыркуйского залива зарегистрирована очень высокая экстенсивность зараженности *E. sieboldi* (100 %, с индексом обилия до 9,20 экз.) сига в период осенней нерестовой миграции его в Чивыркуйский залив.

Возможно, что не ежегодная инвазия сиговых и хариусовых рыб *E. sieboldi* происходит за счет гостальных гемипопуляций рачка карповых (елец, язь и плотвы) рыб, которые в годы с высокой прогреваемостью вод Чивыркуйского залива мигрируют в сторону открытого Байкала.

ГЛАВА 5

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В СИСТЕМАХ «СОРЕПОДА PARASITICA — РЫБЫ»

Взаимоотношения в системах «паразит — хозяин» была и остается основной проблемой общей паразитологии как экологической науки. Нет сомнения, что исследования различных аспектов взаимодействия различных аспектов взаимоотношений в системах «паразитические копеподы — рыбы» могут принести существенные фактологические данные для анализа различных концепций паразитизма, как патоморфологической (симбиологической), так и экологической. Однако в данной работе мы не ставили задачи теоретического анализа имеющихся литературных данных по этому вопросу. Поэтому ограничимся двумя фрагментами собственных исследований реакций хозяев к специфичным (*Ergasilus* spp.) и неспецифичному (*Lernaea elegans morpho stenopharyngodontis*) паразитам.

5.1. МИКРОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ ЖАБЕР РЫБ ПРИ ИНВАЗИИ *ERGASILUS* SSP.

Патогенность паразитических рачков рыб проявляется как в локальных повреждениях пораженных органов, так и в токсическом воздействии на организм хозяина. В патогенезе крустацеоза большое значение имеют повреждения в жаберном аппарате, причиняемые рачками. Жаберный аппарат — орган газообмена в водной среде. Строение жабр разных видов рыб имеет много общего и достаточно подробно описано в ряде работ [Матей, Мальгина, 1979; Аминева, Яржомбек, 1984; Пронина, Дугаров, 1988; Иванов, 2003; Groman, 1982].

Наибольшие патоморфологические изменения в жаберных лепестках рыб наблюдаются при инвазии рачками рода *Ergasilus*. У зараженных рыб наблюдаются местные воспаления, деформация лепестков, сдавливание кровеносных сосудов, разрушение и некроз ткани, кровоточащие ранки и язвы, на которые поселяются плесневые грибки *Saprolegnia* и патогенная микрофлора [Бауер и др., 1977; Гинецинская, Добровольский, 1978]. Эргазиллюсы влияют и на общее состояние организма хозяина. При массовом заражении оказывают

механическое и токсическое воздействие на рыб: разрушают жаберную ткань, вызывают обильное слизиотделение; снижают интенсивность газообмена. По данным Е.И. Змерзлой [1972], при высокой интенсивности заражения (более сотни рачков у одной рыбы) наблюдается сильный отек на жабрах с обильным слизиотделением. Это создает впечатление, что *E. sieboldi* «сидит» на толстом слое белого налета; снижается упитанность и темп роста рыб.

В крови рыб, зараженных рачками рода *Ergasilus*, значительно увеличивается количество нейтрофилов [Ляйман, 1966; Бауер и др., 1977; Einszporn-Orecka, 1973]. Масса печени у линей составляет 1,2 % от общей массы против 4–5 % незараженных [Гинецинская, Добровольский, 1978]. Зараженные рыбы погибают при ярко выраженных признаках асфиксии. Нередко гибель рыб бывает массовой [Бауер и др., 1977]. Источником питания *E. sieboldi* являются эпителиальные и кровяные клетки среди клеточных элементов хозяина [Molnar, Szekely, 1997]. Результаты анализа иммуногистохимии, ультраструктуры и патологии жабр леща, зараженного *E. sieboldi*, представлены в работе Б.С. Дизфули [Dezfuli et al., 2003]. Особенно высокая зараженность *E. sieboldi* отмечалась у пеляди при интродукции и разведении ее в озерах Псковской области [Абросов, Бауер, 1959]. У больных эргазилезом рыб масса тела уменьшалась в 2 раза.

Анализ гистопатологических изменений в жаберном аппарате карповых рыб, зараженных *E. briani* и *E. sieboldi*, проведен на основе специальных паразитологических исследований язя, ельца и плотвы в июне — августе 1999–2001 гг. из Чивыркуйского залива оз. Байкал. В это время экстенсивность зараженности плотвы *E. sieboldi* достигала 66,6 %, у ельца — от 14,3 до 68,0, у язя — от 85,7 до 93,3 %. Экстенсивность заражения у плотвы *E. briani* была более низкой — 6,25 %, а средняя экстенсивность зараженности у ельца — 30,0 %.

Рачки *E. briani* локализуются на жабрах с внутренней стороны лепестков, *E. sieboldi* — на внешней стороне жаберных лепестков. Микроморфологические исследования жаберного аппарата язя, ельца и плотвы при заражении *E. briani* и *E. sieboldi* выражены в структурных изменениях жаберных лепестков в области прикрепления рачка и местах соприкосновения с телом паразита. Первичные лепестки в местах прикрепления рачков деформированы в результате сдавливания их антеннами (рис. 31).

В этих местах наблюдается уменьшение высоты вторичных пластинок, а в некоторых случаях — их полный некроз. Большинство кровеносных капилляров атрофированы, а у сохранившихся наблю-



Рис. 31. Место прикрепления *E. sieboldi* к жаберным лепесткам плотвы.
 Окраска: гематоксилин-эозин. Оригинал.
 1, 2 — коготь антенны II.

дается склероз стенок. Базальная мембрана кровеносного сосуда рядом с паразитом отчетливо видна при окраске гематоксилин-эозином. В участках, граничащих с местом прикрепления паразита, наблюдаются запускание капилляров и их частичная атрофия. В капиллярах вторичных лепестков, пораженных рачком, снижается количество эритроцитов по сравнению с жаберными лепестками в норме (рис. 32, а, б).

Цитоплазма эритроцитов окрашивается слабо, что предполагает низкое содержание гемоглобина. Эти факты указывают на снижение интенсивности газообмена в пораженных жаберных лепестках.

Наряду с изменениями структуры жаберных лепестков наблюдается разрыхление опорного эпителия основания вторичных лепестков, граничащих с очагом повреждения (рис. 33).

Жаберная ткань вокруг паразита представлена детритной массой клеток. Мукозные клетки у всех зараженных рыб гипертрофированы, в результате чего количество слизи в жаберных лепестках увеличено (рис. 34). Это свидетельствует о развитии защитной реакции хозяина на присутствие паразита. Клетки эпителия в местах соприкосновения с телом паразита уплощены. Рачки, находясь между жаберными лепестками, сдавливают кровеносные сосуды и препятствуют нормальному кровообращению.

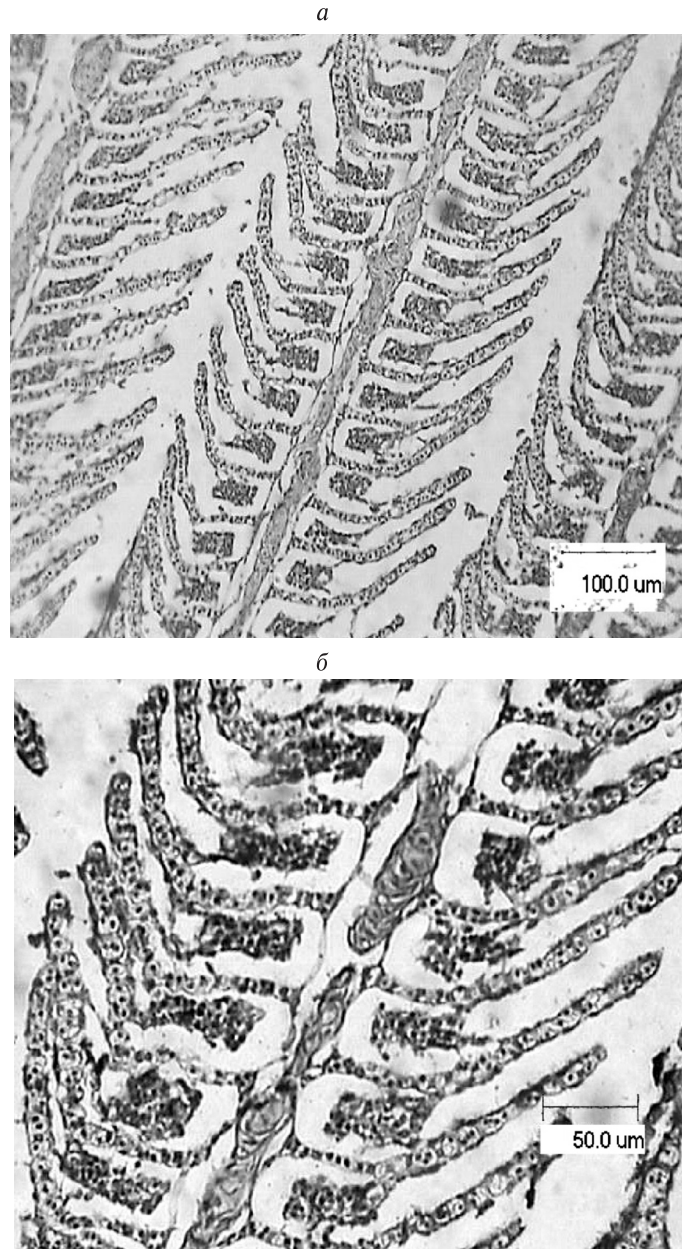


Рис. 32. Жаберные лепестки плотвы (*a*) и вторичные жаберные лепесточки плотвы (*б*) в норме. Окраска: гематоксилин-эозин. Оригинал.

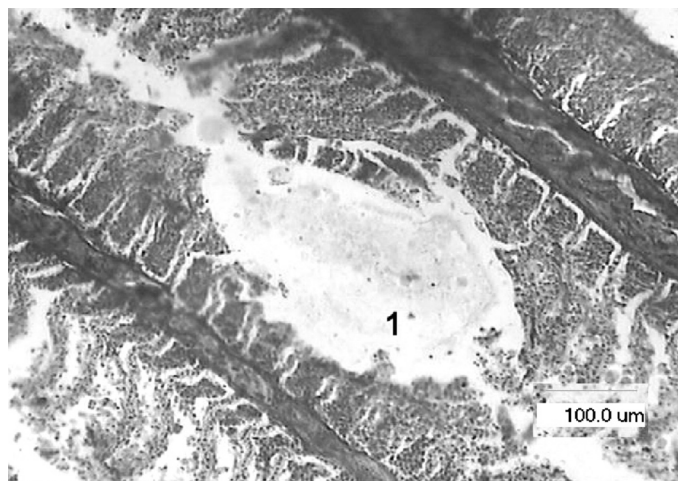


Рис. 33. Локализация *E. sieboldi* на жаберных лепестках ельца. Окраска: гематоксилин-эозин. Оригинал.
1 — рачок.

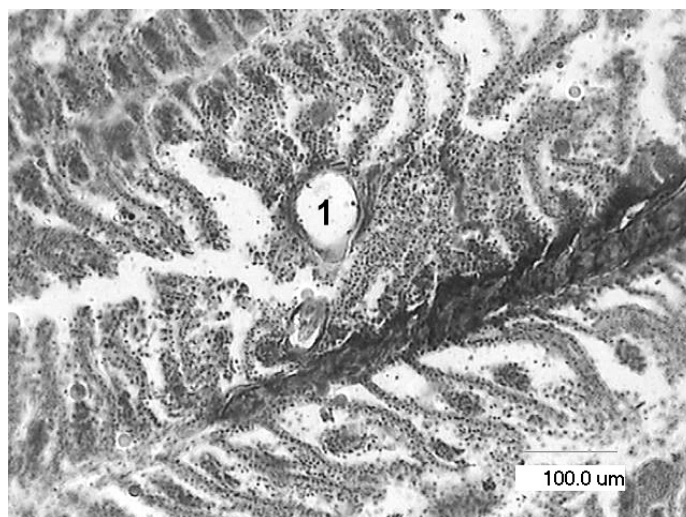


Рис. 34. Локализация *E. briani* на вторичных жаберных лепесточках язя. Окраска: гематоксилин-эозин. Оригинал.
1 — коготь антенны II.

В целом микроморфологические исследования не выявили видовой специфики патологических реакций. При низкой интенсивности заражения зарегистрированы только очаговые изменения в местах прикрепления копепод.

5.2. ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ *CARASSIUS AURATUS GIBELIO* НА ИНВАЗИЮ НЕСПЕЦИФИЧНОГО ПАРАЗИТА *LERNAEA ELEGANS MORPHA CTENOPHARYNGODONTIS*

Паразитические рачки рода *Lernaea*, локализующиеся на поверхности тела различных видов рыб, вызывают заболевание лернеоз, распространенное в естественных водоемах и прудовых хозяйствах во всех странах мира. Рачки разрушают чешую и кожные покровы рыб, вызывают кровоизлияния и язвы на поверхности тела. При лернеозе у рыб отмечено увеличение доли фагоцитирующих элементов в лейкоцитарной формуле крови [Шполянская, 1953; Сокольская, Житинева, 1975]. Лернеи, проникая через дерму во внутренние органы, например в печень, вызывают очаговый травматический гепатит. Появление грануляционной ткани и превращение ее в фиброзную в печени приводит к очаговому циррозу и жировой инфильтрации [Бауер и др., 1977]. Наиболее полно изучены гистопатологические изменения в кожном покрове и мышечной ткани рыб при паразитировании *Lernaea* ssp. [Столяров, 1936; Лаптев, 1969; Kabata, 1970; Dzidziul, 1973; Khalifa, Post, 1976; Shariff, Roberts, 1989]. В.И. Лаптевым [1969] описано развитие патологического процесса при инвазии лернеями, которое проходит в три фазы: первая — внедрения и альтерации, вторая — регенерации и третья — инкапсуляции, причем наиболее патогенное воздействие рачки оказывают на первых двух этапах.

В июле 1972 г. при проведении ихтиопаразитологических исследований на водоемах Гусино-Убукунской группы (бассейн р. Селенги) зарегистрирована вспышка лернеоза у рыб Цайдамских озер, расположенных в истоке р. Баян-Гол, по которой осуществляется сток из оз. Гусиное в р. Селенгу. При контрольных обловах на оз. Цайдам-Южный 12 и 18 июля все серебряные караси в возрасте от 1+ до 4+ были заражены лернеями; окунь от 1+ до 4+ — на 60 %, щука от 1+ до 4+ — на 80 % и плотва до 4 лет — на 40 %. Максимальная интенсивность инвазии не превышала 5–6 экз. [Пронин и др., 1975].

Ранее лернеи у рыб из водоемов бассейна оз. Байкал и Забайкалья в целом не отмечались. Не было их и у карасей Цайдамских озер,

в 1964–1965 гг. и 1967–1969 гг., по данным Н.Г. Вознесенской (устное сообщение), которая не могла не заметить такого паразита, как лернея. Это позволило нам сделать заключение, что найденные лернеи относятся к форме *L. elegans* morpha *stenopharyngodontis*. Специалист по лернеям А.В. Поддубная [1974] подтвердила близость найденных лерней к дальневосточной форме *L. elegans* morpha *stenopharyngodontis*. Очевидно, раки были завезены с амурским сазаном из Хабаровского рыбхоза в 1969 г. и попали в Гусино-Убукунскую озерную систему при последнем незапланированном выпуске сазана в оз. Гусиное. Таким образом, *L. elegans* morpha *stenopharyngodontis* является чужеродным вселенцем в бассейне оз. Байкал. Эпизоотия лернеоза карася Цайдамских озер была в свое время описана Н.М. Прониным с соавт. [1975], в данной главе мы повторяем основное содержание этой работы.

У погибших карасей из Цайдамских озер в 1972 г. регистрировалось сравнительно незначительное количество лернеозных язв (7–8). Пониженная резистентность карасей из Цайдамских озер к лернеозу, возможно, обусловлена двумя причинами. Во-первых, лернеи являются новым паразитом для рыб этих водоемов. Во-вторых, низкий уровень Цайдамских озер в 1972 г., когда прекратился поверхностный сток р. Баян-Гол из оз. Гусиное, способствовал высокой прогреваемости этих водоемов (до 26–28 °С), что создало оптимальные условия для развития *L. elegans* morpha *stenopharyngodontis* (23–30 °С) и экстремальные — для карася.

Для определения физиологического состояния карасей проведено определение СОЭ и содержания гемоглобина в крови, поскольку данные А.Ю. Шполянской [1953] о влиянии лерней на организм карася ограничиваются сведениями о картине белой крови. Она обнаружила значительное увеличение фагоцитирующих элементов крови, связанное с воспалительным процессом при лернеозе.

С 18 по 25 июля кровь исследована у 51 экз. карасей по общепринятой методике [Коржув, 1962]. У рыб учитывались количество паразитирующих рачков и лернеозные язвы, которые остаются на теле рыб после того как самки лерней покидают хозяина. Из 51 экз. карасей, у которых определены гематологические показатели, рачки отмечены у 56,8 % (средняя интенсивность инвазии — 2,2 экз.), лернеозные язвы без рачков — у 60,5 % (средняя интенсивность инвазии — 2,0 экз.), поэтому общая частота встречаемости с лернеями и лернеозными язвами составила 82,3 %. За период исследования проведено определение СОЭ и гемоглобина только у 9 карасей, не инвазированных лернеями и без следов лернеозных язв, путем специального отбора их из улова.

Таблица 21

Характер зараженности исследованных карасей лернеями и показатели крови [по: Пронин и др., 1975]

Численность группы, показатели крови	Неинвазированные	Зараженные рачками	Зараженные + язвы	Язвы без рачков
N	9	3	26	18
B % от общего числа	17,6	5,9	51,0	25,5
Гемоглобин, г %	$\frac{7,3-10,0}{8,60}$	$\frac{9,2-11,4}{9,96}$	$\frac{6,2-10,6}{9,18}$	$\frac{6,3-10,2}{8,04}$
СОЭ, мм/ч	$\frac{2,0-4,0}{3,25}$	$\frac{3,5-4,0}{3,66}$	$\frac{2,5-7,0}{3,71}$	$\frac{2,0-5,0}{3,49}$

Анализ встречаемости рачков и лернеозных язв по возрастным группам карасей не выявил существенной зависимости степени инвазии лернеями от возраста хозяина, что позволяет провести сравнение СОЭ и содержание гемоглобина в зависимости от характера и интенсивности инвазии для всей совокупности исследованных рыб. Анализ показал, что инвазия лернеями вызывает повышение содержания гемоглобина в крови карасей и некоторое ускорение СОЭ (табл. 21).

У карасей с остаточными лернеозными язвами и без рачков происходит снижение содержания гемоглобина. Средний показатель СОЭ у этих карасей приближается к норме (табл. 21).

Сравнение показателей содержания гемоглобина и СОЭ у карасей в зависимости от интенсивности инвазии рачками (без учета наличия язв) по возрастным группам выявило одинаковую тенденцию увеличения концентрации гемоглобина с увеличением интенсивности инвазии по всем возрастным группам (табл. 22). Это позволило объединить материалы по всем возрастным группам.

Повышение концентрации гемоглобина проявляется уже при инвазии 1 рачком (табл. 23). Выявлены достоверные различия между содержанием гемоглобина у неинвазированных и у карасей с инвазией 3–4 рачками. Разность показателей по СОЭ для этих выборок недостоверна (табл. 23).

Таким образом, реакция организма карасей на сравнительно невысокую инвазию лернеями проявляется в повышении концентрации гемоглобина в крови на 20 % в отличие от «типичного» понижения, наблюдаемого при многих инвазиях, преимущественно эндопаразитов. При этом СОЭ проявляет тенденцию к повышению. У карасей с остаточными лернеозными язвами содержание гемоглобина ниже по сравнению с инвазированными и нормой.

Таблица 22

Содержание гемоглобина и СОЭ крови карасей при разной интенсивности инвазии по возрастным группам (без учета наличия язв) [по: Пронин и др., 1975]

Возраст	Показатель	M			
		0	1	2	3-4
1+	Гемоглобин, г %	8,1	8,5	8,4	8,8
	СОЭ, мм/ч	3,0	3,8	4,0	4,0
	N	5	2	1	3
2+	Гемоглобин, г %	7,4	8,8	9,9	8,9
	СОЭ, мм/ч	4,1	3,3	3,75	6,5
	N	3	3	2	2
3+	Гемоглобин, г %	8,7	9,25	8,1	10,9
	СОЭ, мм/ч	2,5	2,9	3,5	3,2
	N	8	6	2	4
4+	Гемоглобин, г %	8,3	9	8,9	10,9
	СОЭ, мм/ч	3,5	3,0	4,0	4,7
	N	6	1	1	2

Таблица 23

Показатели крови и упитанности в зависимости от интенсивности инвазии (без учета наличия язв) [по: Пронин и др., 1975]

Показатель	M				t_{st}	
	0	1	2	3-4	$M - M_1$	$M - M_3$
	$M \pm m$	$M_1 \pm m_1$	$M_2 \pm m_2$	$M_3 \pm m_3$	$\sqrt{m^2 + m_1^2}$	$\sqrt{m^2 + m_3^2}$
Гемоглобин, г %	8,26 ± 0,20	8,99 ± 0,26	8,90 ± 0,30	9,97 ± 0,27	2,22	5,08
СОЭ, мм/ч	3,10 ± 0,10	3,10 ± 0,11	3,75 ± 0,24	4,43 ± 0,45	—	2,08
Упитанность:						
K_F	3,44 ± 0,06	3,30 ± 0,08	3,17 ± 0,12	3,12 ± 0,07	1,4	3,55
K_k	2,72 ± 0,05	2,75 ± 0,07	2,63 ± 0,11	2,62 ± 0,06	—	1,19
N	22	12	6	11	—	—

Случай лернеоза в Цайдамских озерах является ярким примером вспышки численности чужеродного вида в процессе его натурализации в новых условиях обитания, а сильные реакции нового вида хозяина к неспецифичному паразиту отражают несбалансированность взаимоотношений партнеров в новой паразитохозяйинной системе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В оз. Байкал и его бассейне у рыб зарегистрировано 16 видов паразитических ракообразных из 8 родов (*Ergasilus*, *Paraergasilus*, *Lernaea*, *Salmincola*, *Achtheres*, *Basanistes*, *Coregonicola*, *Tracheliastes*) и 3 семейств (*Ergasilidae*, *Lernaeidae*, *Lernaeopodidae*). Два вида (*Salmincola cottidarum* и *S. baicalensis*) являются эндемиками, один (*Lernaea elegans* morph *ctenopharyngodontis*) — экзотическим вселенцем. Авторами описаны два новых для науки вида: *Salmincola svetlanovi* Burdukovskaya et Pronin, 2010 от косоногого и черного байкальского хариусов и *S. lavaretus* Burdukovskaya et Pronin, 2010 от байкальского сига и байкальского омуля. Видовое разнообразие *Soropoda parasitica* Байкала во много раз уступает разнообразию свободноживущих копепод (112 видов) при незначительной разнице таксономического разнообразия на высоком уровне (2 отряда и 3 семейства у паразитических и 3 отряда и 5 семейств у свободноживущих раков).

Виды паразитических ракообразных определенных групп рыб Байкала принадлежат к тому же фаунистическому комплексу, что и их хозяева, для которых характерны определенные адаптации к абиотическим и биотическим факторам окружающей среды: бореально-равнинный — 37,5 %, бореально-предгорный — 25,0 %, арктический — 25,0 %, байкальский — 12,5 %.

Фауна *Soropoda parasitica* Байкала сложилась в результате временного проникновения в водоем рыб различных фаунистических комплексов и все население оз. Байкала распределено на три фаунистических комплекса: сибирский — 8 видов из 6 родов паразитических ракообразных рыб, сибирско-байкальский — 5 видов одного рода *Salmincola*, байкальский — 2 эндемичных вида *S. cottidarum* и *S. baicalensis* паразиты подкаменщиковых рыб.

По специализации к органам и местам обитания наиболее разнообразен видовой состав паразитов жаберных лепестков (5 видов), тогда как другие группы представлены 1–3 видами. Паразиты жаберных лепестков абсолютно доминантны по численности их гостальных гемипопуляций.

Особенности морфологии и регистрация новых видов хозяев *S. longimanus complex* и новых регионов нахождения могут стать началом нового этапа изучения экологической ниши видов рода *Salmincola*, локализующихся в обонятельном органе рыб. На основании этого, кроме *экто-* и *эндопаразитов* предложено выделить особую экологическую группу — паразитических организмов *мезо-паразитов*.

Паразитическая crustaceofauna рыб оз. Байкал своеобразна высокой специфичностью. Большинство паразитических ракообразных рыб специфичны для отдельных семейств и родов, в том числе 4 вида (*Basanistes woskoboynikovi*, *B. briani*, *Salmincola salmoneus*, *Achtheres percarum*) строго специфичны для одного вида (таймень, ленок, окунь) хозяев, образуя простые моногостальные паразитарные системы. Пять видов рода *Salmincola* (*S. extumescens*, *S. extensus*, *S. lavaretus*, *S. thymalli*, *S. svetlanovi*) специфичны для 1 рода (*Coregonus* или *Thymallus*), 1 вид (*Tracheliastes polycolpus*) — для 1 семейства (Cyprinidae) и 2 вида (*S. cottidarum*, *Coregonicola baicalensis*) — для 3 семейств (Cottidae, Comephoridae, Abyssocottidae) из подотряда рогатковидных (Cottoidei). Видовое разнообразие специфичных паразитов более чем на два порядка меньше разнообразия их хозяев — эндемичных подкаменщиковых рыб.

Установлены два типа зависимости зараженности рыб Байкала паразитическими рачками от возраста: прямая, или увеличение с возрастом хозяина (*E. briani*, *E. sieboldi*, *P. rylovi*, *S. extumescens*, *A. percarum*), и обратная, или уменьшение с возрастом хозяина (*S. extensus*, *T. polycolpus*). Разные векторы распределения копепод по возрастным группам популяций рыб не зависят от вида хозяев и, вероятно, определяющим фактором видовых особенностей являются морфобиологические характеристики паразитов.

Выявлены закономерности гостально-пространственного распределения раков *E. briani* и *E. sieboldi* у карповых рыб в бухтах Чивыркуйского залива и на трансекте «река Селенга — дельта р. Селенга — оз. Байкал». Определяющими факторами пространственного распределения являются численность популяции хозяев, лимно- и термофильность, а также химический состав воды.

Установлено расхождение реализованных экологических ниш двух симпатрических видов рачков байкальского омуля по локализации, по *приуроченности* к возрастной структуре хозяина (*S. extensus* — паразит младшевозрастных групп, *S. extumescens* — старшевозрастных) и по *зависимости от глубины обитания* хозяина в водоеме (*S. extensus* — глубоководно-стенотермный вид, *S. extumescens* — литоральный, эвритермный).

По размерно-возрастной структуре гостальных гемипопуляций *E. sieboldi* у разных хозяев можно констатировать, что в условиях Чивыркуйского залива оз. Байкал в годовом цикле развития *E. sieboldi* имеются две генерации. Прикрепление молодых самок рачков I генерации к жаберным лепесткам рыб происходит с апреля по июнь, а II генерации — с июля по октябрь. Установлено, что в течение года наблюдается три пика зараженности *E. sieboldi*. Прикрепление молодых самок I генерации *E. sieboldi* к жаберному аппарату рыб определяет первый пик зараженности рыб, который приходится на март — апрель у частичковых рыб (щука, сибирский елец, плотва) и на июнь — у байкальского хариуса. Второй пик зараженности зависит от температурного режима воды и сопряженного с ним массового развития рачков I и II генераций. Для частичковых рыб наиболее благоприятен июль — август, для хариуса — сентябрь. Третий пик — это массовое развитие молодых самок от II генерации и заражение рыб ими отмечается в октябре — декабре. Отмирание поколения предшествующего года рачков происходит в зимне-весенний период.

Результаты многолетних исследований зараженности *S. extumescens* у чивыркуйской популяции байкальского омуля и *S. thymalli* у черного байкальского хариуса оз. Байкал и косогольского хариуса оз. Хубсугул показали незначительную флуктуацию зараженности и относительно благополучную эпизоотическую ситуацию по крестцеозам. За счет гостальной гемипопуляции *E. sieboldi* в отдельные годы может происходить заражение популяций байкальского хариуса, байкальского сига и чивыркуйского омуля. Неежегодная инвазия *E. sieboldi* сиговых и хариусовых рыб происходит за счет постоянной зараженности карповых рыб.

Морфопатологические изменения в жаберном аппарате различных видов карповых рыб при заражении специфичными паразитами *E. sieboldi* и *E. briani* не имеют гостальных особенностей. У облигатных хозяев (язь, елец, плотва) при низкой интенсивности заражения зарегистрированы только очаговые изменения в местах прикрепления паразита, что может свидетельствовать о сбалансированности взаимоотношений в исследованных паразитозооценозах. При заражении необлигатного хозяина (серебряный карась) неспецифичным чужеродным видом *L. elegans* morpha *stenopharyngodontis* наблюдаются хорошо выраженные гематологические реакции и даже гибель рыб при низкой интенсивности инвазии.

Целесообразно отметить некоторые нерешенные вопросы познания фауны, биологии, экологии и филогении паразитических копепоид Байкала и перспективы дальнейших исследований. Во-пер-

вых, нельзя считать законченной инвентаризацию фауны *Copepoda parasitica* Байкала, пока остается фактически не исследована крестофауна 20 видов эндемичных рогатковых рыб. Во-вторых, следует ожидать нахождение новых видов раков при изучении фауны мезо-паразитов — обитателей обонятельных ямок. Безусловно, заслуживают специальных исследований эндемики Байкала, их биология и особенности гостального и пространственного распределения. Несомненно, ожидаются новые открытия при молекулярно-генетических исследованиях паразитических ракообразных. В результате изучения взаимоотношений в системах «*Copepoda parasitica* — рыбы» на молекулярном, клеточном, органном, организменном и популяционном уровнях будут получены новые фундаментальные знания по эволюции паразитических копепод и коэволюции их с хозяевами.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Абросов В.Н.** Эргазилез в озерах Псковской области / В.Н. Абросов, О.Н. Бауер // Изв. ГосНИОРХ. — Л., 1959. — Т. 49. — С. 213–216.
- Аминева В.А.** Физиология рыб / В.А. Аминева, А.А. Яржомбек. — М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1984. — 200 с.
- Аннотированный** список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна: в 2 т. — Новосибирск: Наука, 2004. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 2. — 1679 с.
- Базарова Б.Б.** *Elodea canadensis* Michaux на границе мирового водораздела Ледовитого и Тихого океанов / Б.Б. Базарова, Н.М. Пронин // Рос. журн. биол. инвазий. — 2010. — № 3. — С. 2–12.
- Батуева М.Д.** Паразитофауна и структура сообществ паразитов рыб водоемов и водотоков бассейна р. Селенги на территории Монголии / М.Д. Батуева // Вестн. Бурят. гос. ун-та. Сер. биология, вып. 4. — Улан-Удэ: Изд-во Бурят. гос. ун-та, 2008. — С. 152–157.
- Батуева М.Д.** Паразитофауна и структура сообществ паразитов карликового алтайского османа *Oreoleuciscus humilis* Wapachowski, 1889 озера Уст-Нур (бассейн реки Селенги) и реки Туин-Гол (Долина озер) (Монголия) / М.Д. Батуева // Паразитология. — 2011. — Т. 45, № 5. — С. 379–383.
- Бауер О.Н.** Динамика паразитофауны ладожского сига и ее эпизоотическое значение / О.Н. Бауер, Н.П. Никольская // Паразиты и болезни рыб. — Л., 1957. — С. 227–242. — (Изв. ВНИОРХ; Т. 42).
- Бауер О.Н.** Экология паразитов пресноводных рыб / О.Н. Бауер. — Л., 1959. — 206 с. — (Изв. ГосНИОРХ; Т. 49).
- Бауер О.Н.** Ихтиопатология / О.Н. Бауер, В.А. Мусселиус, В.М. Николаева, Ю.А. Стрелков. — М., 1977. — С. 356–377.
- Бауер О.Н.** Болезни прудовых рыб / О.Н. Бауер, В.А. Мусселиус, Ю.А. Стрелков. — М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1981. — 320 с.
- Беэр С.А.** Теоретическая паразитология, как ее понимать, что входит в ее задачи / С.А. Беэр // Современные проблемы паразитологии, зоологии и экологии: материалы I и II Международ. чтений, посвященных памяти и 85-летию со дня рождения С.С. Шульмана. — Калининград: Изд-во КГТУ, 2004. — С. 45–66.
- Богданов Б.Э.** К дискуссии о происхождении, эволюции и систематике байкальских рогатковидных рыб / Б.Э. Богданов // Тр. кафедры зоологии позвоночных. — Иркутск, 2004. — Т. 2. — С. 84–105.
- Богданова Е.А.** Паразиты сига и омуля оз. Байкал / Е.А. Богданова // Паразиты и болезни рыб. — Л., 1957а. — С. 315–322. — (Изв. ВНИОРХ; Т. 42).

- Богданова Е.А.** Материалы к фауне паразитов мальков воблы из ряда волжских нерестово-выростных хозяйств / Е.А. Богданова // Паразиты и болезни рыб. — Л., 1957б. — С. 323–325. — (Изв. ВНИОРХ; Т. 42).
- Болонев Е.М.** Паразиты окуня озера Котокель и сравнительная характеристика распределения плероцеркоидов *Trienophorus nodulosus* / Е.М. Болонев, Н.М. Пронин // Биопродуктивность евтрофных озер Иркана и Котокель бассейна оз. Байкал. — Л., 1988. — Вып. 279. — С. 107–117.
- Бреев К.А.** Применение негативно-биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов / К.А. Бреев // Методы паразитологических исследований. — Л.: Наука, 1972. — Вып. 6. — 72 с.
- Бродский К.А.** Веслоногие ракообразные морей и сопредельных вод (Copepoda: Calanoida) / К.А. Бродский, Н.В. Вышкварцева, М.С. Кос, Е.Л. Мархасева. — Л.: Наука, 1983. — Т. 1. — 358 с.
- Бурдуковская Т.Г.** Гостально-пространственное распределение ракообразных — паразитов частичковых рыб по трансекту «река Селенга — дельта — оз. Байкал» / Т.Г. Бурдуковская // Междунар. науч. конф. «Основные факторы и закономерности формирования дельт и их роль в функционировании водно-болотных экосистем в различных ландшафтных зонах». — Улан-Удэ, 2005. — С. 34–38.
- Бурдуковская Т.Г.** Новые виды паразитических копепод рода *Salmincola* (Copepoda, Lernaeopodidae) из обонятельных ямок хариусовых (*Thymallidae*) и сиговых (*Coregonidae*) рыб бассейна оз. Байкал / Т.Г. Бурдуковская, Н.М. Пронин // Изв. Иркут. гос. ун-та. Серия «Биология. Экология». — 2010. — Т. 3, № 2. — С. 20–29.
- Бурдуковская Т.Г.** Copepoda parasitica рыб озера Байкал и его бассейна: гостальное распределение и зоогеография / Т.Г. Бурдуковская, Н.М. Пронин // Изв. Иркут. гос. ун-та. Серия «Биология. Экология». — 2012. — Т. 5, № 4. — С. 101–110.
- Бурдуковская Т.Г.** Динамика зараженности паразитических ракообразных (Crustacea: Copepoda) байкальского хариуса *Thymallus baicalensis* / Т.Г. Бурдуковская, Н.М. Пронин, С.В. Пронина // Актуальные вопросы инвазионной и инфекционной патологии животных: материалы междунар. науч.-практ. конф. — Улан-Удэ: Изд-во Бурят. гос. с.-х. академии, 2008. — С. 25–28.
- Бурдуковская Т.Г.** Ергазилезы рыб оз. Байкал и р. Селенга: эпизоотическая ситуация и патоморфология / Т.Г. Бурдуковская, Н.М. Пронин, Л.Д. Сондуева // Проблемы патологии, иммунологии и охраны здоровья рыб и других гидробионтов: расширенные материалы междунар. науч.-практ. конф. — Борок, 2007. — С. 314–318.
- Бурдуковская Т.Г.** Особенности распределения паразитического рака *Ergasilus sieboldi* Nordmann, 1832 (Crustacea: Copepoda) у карповых рыб в Чивыркуйском заливе озера Байкал / Т.Г. Бурдуковская, Л.Д. Сондуева, Н.М. Пронин // Современные проблемы байкаловедения: сборник трудов молодых ученых. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2001. — С. 143–149.
- Быховская-Павловская Е.И.** Паразиты рыб: руководство по изучению / Е.И. Быховская-Павловская. — Л.: Наука, 1985. — 121 с.
- Быховский Б.Е.** Моногенетические сосальщики, их система и филогения / Б.Е. Быховский. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. — 509 с.

- Ванятинский В.Ф.** Болезни рыб / В.Ф. Ванятинский, Л.М. Мирзоева, А.В. Поддубная. — М.: Пищ. пром-сть, 1979. — 232 с.
- Васильева О.С.** Видовой состав и распределение по органам паразитов щуки Чивыркуйского залива оз. Байкал / О.С. Васильева, С.В. Пронина // Современные проблемы гидробиологии Сибири: тез. докл. всерос. конф. — Томск, 2001. — С. 143–144.
- Верещагин Г.Ю.** Два типа биологических комплексов Байкала / Г.Ю. Верещагин // Тр. Байкал. лимнол. ст. АН СССР. — 1935. — Т. 6. — С. 199–212.
- Верещагин Г.Ю.** Байкал / Г.Ю. Верещагин. — М.: Госгеографгиз, 1949. — 228 с.
- Вознесенская Н.Г.** К паразитофауне рыб Гусино-Убукунских озер / Н.Г. Вознесенская, Н.Н. Мангирова // Тр. Бурят. научно-производств. вет. лаборатории. — Улан-Удэ, 1968. — Вып. 2. — С. 148–150.
- Волкова О.В.** Основы гистологии с гистологической техникой / О.В. Волкова, Ю.К. Елецкий. — М.: Медицина, 1982. — 304 с.
- Вотинцев К.К.** Гидрохимия озера Байкал / К.К. Вотинцев. — М.: Изд-во АН СССР, 1961. — 311 с. — (Тр. Байкал. лимнол. ст.; Т. 20).
- Гинецинская Т.А.** Жизненные циклы и биология личиночных стадий паразитических червей рыб / Т.А. Гинецинская // Основные проблемы паразитологии пресноводных рыб. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1958. — С. 144–183.
- Гинецинская Т.А.** Частная паразитология. Паразитические черви, моллюски и членистоногие / Т.А. Гинецинская, А.А. Добровольский. — М.: Высш. шк., 1978. — 292 с.
- Горбунова М.Н.** Возрастные изменения щуки и плотвы / М.Н. Горбунова // Уч. зап. Ленингр. ун-та. — Л., 1936. — Вып. 3, № 7. — С. 5–30.
- Грезе В.Н.** К обнаружению *Paraergasilus rylovi* Markewitsch на Байкале / В.Н. Грезе // Докл. АН СССР. — 1951. — Т. 79, № 2. — С. 361–363.
- Гундризер А.Н.** Паразитические веслоногие рыб Тувы / А.Н. Гундризер // Тр. НИИ биологии и биофизики при Том. гос. ун-те. — 1974. — Т. 3. — С. 61–68.
- Гуркина Р.А.** Сезонные изменения паразитофауны плотвы озера Врево / Р.А. Гуркина // Проблемы экологии паразитов рыб. — Л., 1983. — С. 85–99. — (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 197).
- Гусев А.В.** Материалы по моногенетическим сосальщикам рыб Амура / А.В. Гусев // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1955. — Т. 19. — С. 171–398.
- Гусев А.В.** Тип членистоногие — Arthropoda / А.В. Гусев // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3: Паразитические многоклеточные. Ч. 2. — Л.: Наука, 1987. — С. 378–514.
- Гусев А.В.** Паразитические копеподы британских рыб / А.В. Гусев, А.В. Иванов // Паразитология. — 1981. — Т. 15, вып. 4. — С. 383–385.
- Дельта реки Селенги** — естественный биофильтр и индикатор состояния озера Байкал. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. — 314 с.
- Динамика** зараженности животных гельминтами / Н.М. Пронин, Д.-С.Д. Жалцанова, С.В. Пронина и др. — Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО АН СССР, 1991. — 202 с.
- Добровольский А.Д.** Об определении водных масс / А.Д. Добровольский // Океанология. — 1961. — Т. 1, вып. 1. — С. 12–24.

- Догель В.А.** Курс общей паразитологии / В.А. Догель. — Л.: Гос. уч.-пед. изд-во Наркомпроса РСФСР, 1941. — 287 с.
- Догель В.А.** Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб / В.А. Догель // Основные проблемы паразитологии рыб. — Л.: ЛГУ, 1958. — С. 9–54.
- Догель В.А.** Общая паразитология / В.А. Догель. — Л.: ЛГУ, 1962. — 287 с.
- Догель В.А.** Паразитофауна рыб Байкала / В.А. Догель, И.И. Боголепова // Труды Байкальской лимнологической станции. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. — Т. 15. — С. 427–464.
- Догель В.А.** Паразитофауна рыб озера Байкал и ее зоогеографическое значение / В.А. Догель, И.И. Боголепова, К.В. Смирнова // Вестн. ЛГУ. — 1949. — № 7. — С. 13–34.
- Доровских Г.Н.** Распределение паразитов на жабрах красноперки / Г.Н. Доровских // Паразитология. — 1988. — Т. 22, вып. 1. — С. 76–82.
- Доровских Г.Н.** *Lernaea suprinacea* (Copepoda: Lernaeidae) в условиях бассейна среднего течения реки Вычегды / Г.Н. Доровских // Паразитология. — 2001. — Т. 35, вып. 2. — С. 154–158.
- Доровских Г.Н.** Зависимость длины антенн *Ergasilus sieboldi* (Copepoda, Ergasilidae) от возраста хозяина / Г.Н. Доровских, И.В. Екимова, С.А. Рочева // Паразитология. — 1985. — Т. 9, вып. 6. — С. 483–484.
- Доровских Г.Н.** Распределение некоторых видов паразитов на жабрах ерша / Г.Н. Доровских, С.Н. Матрохина // Паразитология. — 1987. — Т. 21, вып. 1. — С. 64–68.
- Доровских Г.Н.** Зависимость морфометрических признаков *Ergasilus sieboldi* Nordmann, 1832 (Copepoda, Ergasilidae) от размера и возраста хозяина / Г.Н. Доровских, М.Н. Черняй // Тр. Коми НЦ УрО РАН. — 1994. — № 136. — С. 121–132.
- Дорогостайский В.Ч.** К систематике хариусов Байкальского бассейна / В.Ч. Дорогостайский // Тр. Иркутского о-ва естествоисп., антропол. и этногр. — Иркутск, 1923. — Т. 1, вып. 1. — 75 с.
- Дубинин В.Б.** О специфичности перьевых клещей в связи с эволюцией их хозяев / В.Б. Дубинин // Успехи соврем. биол. — 1950. — Т. 29, вып. 3. — С. 442–457.
- Дубинин В.Б.** Перьевые клещи (Analgesoidea). Ч. I: Введение в их изучение / В.Б. Дубинин // Фауна СССР. Паукообразные. Нов. сер. — М.; Л., 1951. — Т. 6, вып. 5. — 364 с.
- Дубинина М.Н.** Специфичность у ремнецов на разных фазах их жизненного цикла / М.Н. Дубинина // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. — 1953. — Т. 15. — С. 234–251.
- Дугаров Ж.Н.** Сообщества паразитов байкальского сига *Coregonus baicalensis* Dybowski, 1874 и возраст хозяина / Ж.Н. Дугаров, Н.М. Пронин // Изв. РАН. Сер. биол. — 2010. — № 6. — С. 731–739.
- Дугаров Ж.Н.** Паразитофауна симпатрических подвидов сибирского хариуса в верховьях реки Баргузин / Ж.Н. Дугаров, Н.М. Пронин, К.А. Просекин, А.Н. Матвеев // Байкал. экол. вестн. — Улан-Удэ: Изд-во Бурят. гос. ун-та, 2007. — Вып. 4. — С. 114–118.

- Дугаров Ж.Н.** Паразитофауна рыб верховьев реки Баргузин и оз. Аллинское / Ж.Н. Дугаров, Н.М. Пронин, Л.Д. Сондуева и др. // Природа Байкальской Сибири. — Улан-Удэ: Изд-во Бурят. гос. ун-та, 2008. — С. 47–51. — (Тр. завед. и нац. парков Байкал. Сибири; Вып. 1).
- Ермоленко А.В.** Фауна паразитов лососевых рыб (Salmonidae, Salmoniformes) Приморского края / А.В. Ермоленко, В.В. Беспрозванных, С.В. Шедько. — Владивосток: Дальнаука, 1998. — 89 с.
- Заика В.Е.** Паразитофауна рыб озера Байкал / В.Е. Заика. — М.: Наука, 1965. — 106 с.
- Змерзлая Е.И.** *Ergasilus sieboldi* Nordmann, 1832, его развитие, биология и эпизоотическое значение / Е.И. Змерзлая // Паразиты и болезни рыб в озерах Северо-Запада РСФСР. Изв. ГосНИОРХ. — Л., 1972. — Т. 80. — С. 132–176.
- Иванов А.А.** Физиология рыб / А.А. Иванов. — М.: Мир, 2003. — 284 с.
- Кабата З.П.** Эволюция и систематика паразитических копепод / З.П. Кабата // Тр. ЗИН АН СССР. — 1983. — Т. 109. — С. 123–139.
- Кабата З.П.** Морфологическая изменчивость *Salmincola cottidarum* Messjatzeff 1926 (Copepoda, Lernaeopodidae) — паразита байкальских бычков / З.П. Кабата, Е.А. Коряков // Паразитология. — 1974. — Т. 8, вып. 4. — С. 306–311.
- Казаченко В.Н.** Паразитические копеподы (Crustacea: Copepoda) основных промысловых рыб Тихого и Индийского океанов: автореф. дис. ... канд. биол. наук / В.Н. Казаченко. — 1981. — 23 с.
- Казаченко В.Н.** Определитель семейств и родов паразитических копепод (Crustacea: Copepoda) рыб: в 2 ч. / В.Н. Казаченко. — Владивосток: Дальрыбвтуз, 2001. — Ч. 1. — 161 с.
- Казаченко В.Н.** Строение рыб и локализация на них паразитических копепод (Crustacea: Copepoda) / В.Н. Казаченко // Науч. тр. Дальрыбвтуза. Ч. 1: Ихтиология, экология. — 2009. — Вып. 21. — С. 11–21.
- Казаченко В.Н.** Географическое распространение паразитических копепод, встречающихся у рыб с обширным ареалом / В.Н. Казаченко, В.М. Титар // IX Конф. УРНОП. — 1980. — Ч. 2. — С. 107–108.
- Кашковский В.В.** Сезонные изменения паразитофауны плотвы *Rutilus rutilus* (L.) Ириклинского водохранилища / В.В. Кашковский // Вопр. ихтиологии. — 1967. — Т. 7, вып. 2 (43). — С. 378–386.
- Кашковский В.В.** О паразитах и болезнях рыб радужной форели на Урале / В.В. Кашковский // Проблемы паразитологии: материалы VIII науч. конф. паразитологов УССР. — Киев: Наук. думка, 1975. — Ч. 1. — С. 208–210.
- Кашковский В.В.** Изучение популяции *Ergasilus sieboldi* (Copepoda parasitica) в оз. Аракуль / В.В. Кашковский, В.П. Кашковская-Соломатова // Паразитология. — 1985. — Т. 19, вып. 3. — С. 195–205.
- Кашковский В.В.** Экология личинок *Ergasilus sieboldi* (Copepoda parasitica) в оз. Аракуль / В.В. Кашковский, В.П. Кашковская-Соломатова // Паразитология. — 1986. — Т. 20, вып. 1. — С. 32–38.
- Коржув П.А.** О методах изучения крови рыб / П.А. Коржув // Руководство по методике исследований физиологии рыб. — М.: Изд-во АН СССР, 1962. — С. 5–14.
- Коржув С.С.** Морфоструктурный анализ речных долин и гидроэнергетическое строительство / С.С. Коржув. — М.: Наука, 1977. — 175 с.

- Коряков Е.А.** Новый представитель паразитических веслоногих рода *Coregonicola* на бычковых Байкала / Е.А. Коряков // Докл. АН СССР. — 1951. — Т. 79, № 2. — С. 365–368.
- Коряков Е.А.** Распределение паразитического веслоногого *Salmincola cottidarum* Messjatzeff по хозяевам бычкам и глубинам Байкала / Е.А. Коряков // Докл. АН СССР. — 1952. — Т. 99. — С. 325–326.
- Коряков Е.А.** Новые находки *Soropoda parasitica* на рыбах оз. Байкал / Е.А. Коряков // Докл. АН СССР. — 1954. — Т. 99, № 4. — С. 661–662.
- Коряков Е.А.** Паразит — неозндемик Байкала в бассейне р. Лена / Е.А. Коряков // Тр. совещ. по болезням рыб АН СССР. — 1959. — Вып. 9. — С. 168–173.
- Кудинова М.А.** Сведения к паразитическому мониторингу на Байкале / М.А. Кудинова, С.В. Кудинов // IV симпозиум по паразитам и болезням рыб и гидробионтов Ледовитоморской провинции. — Улан-Удэ, 1993. — С. 17.
- Куперман Б.И.** Опыт экспериментального исследования влияния температуры на некоторых паразитов леща и щуки / Б.И. Куперман, Р.Е. Шульман // Вестн. ЛГУ. — Л., 1972. — Т. 3, вып. 1. — С. 5–16.
- Куперман Б.И.** О влиянии некоторых абиотических факторов на развитие *Ergasilus sieboldi* (Crustacea, Soropoda) / Б.И. Куперман, Р.Е. Шульман // Паразитология. — 1977. — Т. 11, вып. 2. — С. 117–121.
- Лакин Г.Ф.** Биометрия / Г.Ф. Лакин. — М.: Высш. шк., 1990. — 352 с.
- Лаптев В.И.** Патологические изменения и некоторые вопросы патогенеза при поражении рыб рачками рода *Lernaea* / В.И. Лаптев // Прудовое хоз-во. — М.: ВНИИПРХ, 1969. — Вып. 2. — С. 203–206.
- Лебедев Б.И.** Экологическая ниша и различные формы отбора у паразитических организмов: экология и эволюционная теория / Б.И. Лебедев // Сборник научных трудов Института истории естествознания и техники АН СССР. — Л.: Наука, 1984. — С. 217–225.
- Лопухина А.М.** Экологический анализ паразитофауны половозрелого налима озера Верхнее Врево / А.М. Лопухина, О.Н. Юнчис, Н.Б. Чернышева, В.Н. Воронин // Экология паразитов рыб. — Л., 1979. — С. 26–47. — (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 140).
- Лопухина А.М.** О факторах, снижающих численность *Ergasilus sieboldi* в малых озерах / А.М. Лопухина, Е.Н. Лукьянцева // Проблемы экологии паразитов рыб. — Л., 1983. — С. 55–59. — (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 197).
- Лосева Т.Г.** Сезонная динамика паразитофауны густеры озера Врево / Т.Г. Лосева // Проблемы экологии паразитов рыб. — Л., 1983. — С. 74–84. — (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 197).
- Ляйман Э.М.** Курс болезней рыб / Э.М. Ляйман. — М.: Высш. шк., 1966. — 331 с.
- Маркевич О.П.** *Soropoda parasitica* прісних вод СРСР / О.П. Маркевич. — Киев: АН УРСР, 1937. — 222 с.
- Маркевич А.П.** Паразитические веслоногие рыб СССР / А.П. Маркевич. — Киев: АН Укр. ССР, 1956. — 259 с.
- Маркевич А.П.** Тип членистоногие — Arthropoda / А.П. Маркевич // Определитель паразитов позвоночных Черного и Азовского морей. — Киев, 1975. — С. 465–489.
- Маркова Т.Г.** Сезонные изменения паразитофауны щуки р. Оки / Т.Г. Маркова // Зоол. журн. — 1958. — Т. 37, вып. 12. — С. 1801–1807.

- Матвеев А.Н.** Биология каменной широколобки *Paracottus knerii* (Dybowski, 1874) / А.Н. Матвеев, Б.Э. Богданов, П.Б. Хрущелевский и др. // Труды кафедры зоологии позвоночных. — Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2004. — Т. 2. — С. 5–42.
- Матвеев А.Н.** Экология тайменя водоемов бассейна оз. Байкал / А.Н. Матвеев, Н.М. Пронин, В.П. Самусенок // Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце XX столетия. — Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 1996. — С. 86–104.
- Матвеев А.Н.** Происхождение (источники и пути проникновения) ихтиофауны озера Байкал / А.Н. Матвеев, В.П. Самусенок // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на земле: доклады науч.-практ. конф. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. — С. 401–414.
- Матвеева Е.Н.** Сравнительный анализ паразитофауны ленка / Е.Н. Матвеева, А.Н. Матвеев // Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. — Новосибирск: Наука, 1990. — С. 69–74.
- Матей В.Е.** Действие пестицидов на жаберный эпителий карася / В.Е. Матей, Н.А. Мальгина // Физиология и паразитология пресноводных животных. — Л.: Наука, 1979. — С. 68–80. — (Тр. ИБВВ АН СССР; Вып. 38, № 41).
- Мирзоева Л.М.** *Sinergasilus lienii* Yin, 1949 (Copepoda parasitica), его жизненный цикл, биология и патогенное значение: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Л.М. Мирзоева. — М., 1971. — 19 с.
- Митинев В.К.** Паразиты пресноводных рыб Кольского Севера / В.К. Митинев. — Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1997. — 199 с.
- Митинев В.К.** Паразиты рыб Мурманской области. Систематический каталог / В.К. Митинев, Б.С. Шульман. — Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1999. — 72 с.
- Некипелова Е.И.** Особенности распределения паразитов в жабрах щуки *Esox lucius* (Чивыркуйский залив оз. Байкал) / Е.И. Некипелова // Экология и проблемы защиты окружающей среды: тез. докл. X Всерос. студ. конф. — Красноярск: Красноярский гос. ун-т, 2003. — С. 72.
- Нигматулин Ч.М.** К теории жизненных циклов паразитов. Терминология и классификация хозяев по их роли в жизненных циклах гельминтов / Ч.М. Нигматулин // Современные проблемы паразитологии, зоологии и экологии: материалы I и II Междунар. чтений, посвящ. памяти и 85-летию со дня рождения С.С. Шульмана. — Калининград: Изд-во КГТУ, 2004. — С. 97–119.
- Никольский Г.В.** О биологической специфичности фаунистических комплексов и значения их анализа для зоогеографии / Г.В. Никольский // Очерки по общим вопросам ихтиологии. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. — С. 65–76.
- Определитель** паразитов пресноводных рыб СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. — 776 с.
- Определитель** паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3: Паразитические многоклеточные, ч. 2. — Л.: Наука, 1987. — 583 с.
- Орлов Н.П.** Биологические основы лечения и профилактики паразитарных заболеваний / Н.П. Орлов. — М., 1957. — 15 с.
- Павлов Д.С.** Редкие и исчезающие животные. Рыбы / Д.С. Павлов, К.А. Савваитова, Л.И. Соколов, С.С. Алексеев. — М.: Высш. шк., 1994. — 334 с.
- Павловский Е.Н.** Организм как среда обитания / Е.Н. Павловский // Природа. — 1934. — № 1. — С. 80–91.

- Поддубная А.В.** Паразитические ракообразные рода *Lernaea* прудовых рыб (изменчивость, биология, эпизоотическое значение и меры борьбы): автореф. дис. ... канд. биол. наук / А.В. Поддубная. — Л., 1974. — 19 с.
- Пронин Н.М.** Паразитофауна окуня, плотвы, ельца и карася Ивано-Арахлейских озер / Н.М. Пронин // Зоологические исследования в Забайкалье. — Улан-Удэ, 1975а. — Вып. 13. — С. 38–58.
- Пронин Н.М.** Паразитофауна селенгинского стада байкальского осетра / Н.М. Пронин // Зоологические исследования в Забайкалье. — Улан-Удэ, 1975б. — Вып. 13. — С. 58–61.
- Пронин Н.М.** Паразитофауна и болезни рыб / Н.М. Пронин // Природные условия и ресурсы Прихубсугулья в МНР. — М.: Недра, 1976. — С. 317–326.
- Пронин Н.М.** О некоторых видах паразитов рыб — новых или редких для фауны Забайкалья / Н.М. Пронин // Тр. НИИ биологии и биофизики при Томск. гос. ун-те. — 1977а. — Вып. 8. — С. 56–59.
- Пронин Н.М.** Годовые изменения зараженности паразитами Селенгинской расы омуля / Н.М. Пронин // Насекомые и позвоночные Забайкалья. — Улан-Удэ, 1977б. — С. 56–61.
- Пронин Н.М.** Об основной задаче гидропаразитологии и значении ее для гидробиологии / Н.М. Пронин // I съезд паразитоценологов. — Киев: Наук. думка, 1978. — Ч. 1. — С. 58–59.
- Пронин Н.М.** Гидропаразитология Байкала / Н.М. Пронин // Зоопаразитология бассейна озера Байкал. — Улан-Удэ, 1979. — С. 83–105.
- Пронин Н.М.** Паразиты и болезни омуля / Н.М. Пронин // Экология, болезни и разведение байкальского омуля. — Новосибирск: Наука, 1981. — С. 111–159.
- Пронин Н.М.** Паразиты и болезни рыб / Н.М. Пронин // Экология оз. Гусиное. — Улан-Удэ, 1994. — С. 124–134.
- Пронин Н.М.** Экология паразитов гидробионтов бассейна оз. Байкал и структура паразитарных систем / Н.М. Пронин: дис. в виде науч. доклада ... д-ра биол. наук. — Улан-Удэ, 2004. — 75 с.
- Пронин Н.М.** Экологическая ниша зоопаразитов и возможность ее формализованной характеристики / Н.М. Пронин // Материалы IX Всероссийской школы по теоретической и морской паразитологии. — Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 2007. — С. 173–175.
- Пронин Н.М.** Особенности пространственного распределения паразитов частиковых рыб (плотва, елец, окунь, щука) на трансекте «Река Селенга — дельта реки Селенга — озеро Байкал» / Н.М. Пронин, М.Д. Батуева, Л.Д. Сондуева и др. // Паразитология в XXI веке — проблемы, методы, решения: материалы IV Всерос. съезда РАН. — СПб.: Лема, 2008. — Т. 3. — С. 62–64.
- Пронин Н.М.** Паразитофауна и структура сообществ паразитов плотвы Ерано-Харгинских озер (Забайкалье) / Н.М. Пронин, М.Д. Батуева, Л.Д. Сондуева и др. // Вестн. Бурят. гос. с.-х. академии. — Улан-Удэ: Изд-во Бурят. ГСХА, 2009. — № 1 (14). — С. 14–19.
- Пронин Н.М.** Паразитофауна и особенности эпизоотической ситуации в популяциях частиковых рыб дельты реки Селенги / Н.М. Пронин, Е.М. Болонев, О.С. Васильева и др. // Селенга — река без границ: материалы междунар. науч.-практ. конф. — Улан-Удэ: Изд-во Бурят. гос. ун-та, 2002. — С. 117–118.

- Пронин Н.М.** Паразиты окуня (*Perca fluviatilis*) в водоемах бассейна озера Байкал / Н.М. Пронин, Е.М. Болонев, С.В. Пронина // Проблемы общей и региональной паразитологии. — Улан-Удэ: Изд-во Бурят. ГСХА, 2000. — С. 39–40.
- Пронин Н.М.** Об экологической нише двух видов рода *Salmincola* (Crustacea: Sorepoda) — паразитов байкальского омуля / Н.М. Пронин, Т.Г. Бурдуковская // Сиб. экол. журн. — 2006. — Т. 13 (5). — С. 611–618.
- Пронин Н.М.** Разнообразие и эпизоотическое значение паразитов частичковых рыб р. Селенга и прибрежно-соровой зоны Южного Байкала / Н.М. Пронин, Ж.Н. Дугаров, Л.Д. Сондуева и др. // Вестн. Бурят. гос. ун-та. — 2006. — Спец. выпуск. — С. 216–231.
- Пронин Н.М.** Паразитические ракообразные (Crustacea: Sorepoda) водоемов бассейна Байкала / Н.М. Пронин, С.В. Пронина, Т.Г. Бурдуковская // Биоразнообразие Байкальской Сибири. — Новосибирск: Наука, 1999. — С. 141–159.
- Пронин Н.М.** Паразитические ракообразные / Н.М. Пронин, С.В. Пронина, Т.Г. Бурдуковская // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна: в 2 т. — Новосибирск: Наука, 2004. — Т. 1: Озеро Байкал, кн. 2. — С. 845–853.
- Пронин Н.М.** Основные паразитарные болезни рыб / Н.М. Пронин, С.В. Пронина, Ж.Н. Дугаров // Рыбы озера Байкал и его бассейна. — Улан-Удэ: Изд-во Бурят. НЦ СО РАН, 2007. — С. 97–112.
- Пронин Н.М.** Годовые изменения зараженности гельминтами ленка и хариуса оз. Хубсугул / Н.М. Пронин, С.В. Пронина, В.Л. Ринчино и др. // Природные условия и ресурсы некоторых районов МНР: тез. докл. XIII междунар. науч. конф. — Улан-Батор, 1984. — С. 27–29.
- Пронин Н.М.** Годовые изменения экологии байкальского хариуса в Чивыркуйском заливе по зараженности паразитами / Н.М. Пронин, С.В. Пронина, Г.Д. Тармаханов // Гидрофауна и гидробиология водоемов бассейна оз. Байкал и Забайкалья. — Улан-Удэ, 1980. — С. 64–70.
- Пронин Н.М.** Морфофизиологическое и паразитологическое исследование косоногого хариуса (оз. Хубсугул, МНР) / Н.М. Пронин, Л.Н. Рыжова, П.Я. Тугарина, Л.М. Тютрина // Зоопаразитология бассейна озера Байкал. — Улан-Удэ, 1979. — С. 106–121.
- Пронин Н.М.** Сравнительный анализ паразитофауны байкальских хариусов / Н.М. Пронин, П.Я. Тугарина // Исследования гидробиологического режима водоемов Восточной Сибири. — Иркутск, 1971. — С. 76–81.
- Пронин Н.М.** Морфопаразитологический анализ внутривидовой структуры хариуса озера Хубсугул / Н.М. Пронин, П.Я. Тугарина // Природные условия и ресурсы Прихубсугулья. — Иркутск; Улан-Батор, 1976. — Вып. 3. — С. 261–282.
- Пронин Н.М.** Материалы к познанию паразитофауны рыб Ивано-Арахлейских озер / Н.М. Пронин, Э.М. Цыкунова // Учен. зап. Чит. гос. пед. ин-та. — 1963. — Вып. 10. — С. 157–164.
- Пронин Н.М.** Возрастные изменения паразитофауны окуня озера Гусиное / Н.М. Пронин, Б.Х. Шагдуров // Фауна, морфология и экология паразитов позвоночных животных Забайкалья. — Улан-Удэ, 1977. — Вып. 18. — С. 56–67.

- Пронин Н.М.** Лернеоз и некоторые показатели крови карасей в Цайдамских озерах (Бурятия) / Н.М. Пронин, Б.Х. Шагдуров, Н.А. Фролов // Зоологические исследования в Забайкалье. — Улан-Удэ, 1975. — С. 31–37.
- Пронин Н.М.** О стабильности возрастной динамики зараженности окуня специфичными паразитами при разной его численности / Н.М. Пронин, О.Т. Шиверская // Гельминты в пресноводных биоценозах. — М., 1982. — С. 135–145.
- Пронин Н.М.** Паразитофауна щуки оз. Гусиное / Н.М. Пронин, С.Ш. Шигаев // Фауна, морфология и экология паразитов позвоночных животных Забайкалья. — Улан-Удэ, 1977. — Вып. 18. — С. 45–55.
- Пронина С.В.** Многовидовые комбинации паразитов жабр щуки (Чивыркуйский залив оз. Байкал) / С.В. Пронина, О.С. Васильева, Е.И. Некипелова // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке: материалы II Межрегион. науч. конф. — Новосибирск: Арт-Авеню, 2005. — С. 160–162.
- Пронина С.В.** Микроморфологические характеристики некоторых органов рыб из пруда-накопителя / С.В. Пронина, Ж.Н. Дугаров // Гидробиология пруда-накопителя и морфофизиологические адаптации рыб. — Улан-Удэ: Бурят. филиал СО АН СССР, 1988. — С. 79–88.
- Пугачев О.Н.** Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока Азии / О.Н. Пугачев. — Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1984. — 156 с.
- Пугачев О.Н.** Зоогеографические особенности паразитофауны рыб Ледовитоморской провинции / О.Н. Пугачев // Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. — Новосибирск: Наука, 1990. — С. 5–15.
- Пугачев О.Н.** Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи / О.Н. Пугачев // Тр. Зоол. ин-та РАН. — СПб., 2004. — Т. 304. — 250 с.
- Пэрэнлэйжамц Ж.** Гельминты и другие группы паразитов рыб Монголии (фауна, эколого-фаунистическая характеристика, зоогеография): автореф. дис. ... канд. биол. наук / Ж. Пэрэнлэйжамц. — М., 1993. — 33 с.
- Пэрэнлэйжамц Ж.** Некоторые вопросы экологии паразитов рыб Западной Монголии / Ж. Пэрэнлэйжамц, Г. Данзан // Тр. пед. ин-та. — 1989. — № 26. — С. 5–8 (на монг.).
- Реймерс Н.Ф.** Природопользование: словарь-справочник / Н.Ф. Реймерс. — М.: Мысль, 1990. — 637 с.
- Ройтман В.А.** Метод оценки численности гемипопуляций паразитов в популяции хозяина / В.А. Ройтман, А.Л. Лобанов // Тр. гельминтологической лаборатории АН СССР. — М.: Наука, 1985. — Т. 33. — С. 102–123.
- Русинек О.Т.** Паразиты пелагических бычковых рыб / О.Т. Русинек // Атлас и определитель пелагиобионтов Байкала с краткими очерками по их экологии. — Новосибирск: Наука, 1995. — С. 541–581.
- Русинек О.Т.** Паразиты рыб оз. Байкал (фауна, сообщества, зоогеография, история формирования) / О.Т. Русинек. — М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2007. — 571 с.
- Русинек О.Т.** Паразиты рыб / О.Т. Русинек, Е.В. Русинек // Флора и фауна водоемов и водотоков Баргузинского заповедника. — М., 2000. — Вып. 91. — С. 173–175.

- Русинек О.Т.** Тип членистоногие — Arthropoda / О.Т. Русинек, Е.В. Русинек // Флора и фауна водоемов и водотоков Байкальского заповедника. — М., 2001. — Вып. 92. — С. 77–78.
- Рыбы** озера Байкал и его бассейна / Н.М. Пронин, А.Н. Матвеев, В.П. Самусенок и др. — Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2007. — 284 с.
- Сиделева В.Г.** Сейсмодатированная система и экология байкальских подкаменщиковых рыб / В.Г. Сиделева. — Новосибирск: Наука, 1982. — 152 с.
- Слободянюк С.Я.** Vsp MП — семейство тандемно организованных последовательностей ДНК байкальских коттоидных рыб (Cottoidei) / С.Я. Слободянюк, М.Е. Павлова, А.Н. Федоров и др. // Молекуляр. биология. — 1994. — Т. 28, вып. 2. — С. 419–428.
- Смирнов В.В.** Омули Байкала / В.В. Смирнов, И.П. Шумилов. — Новосибирск: Наука, 1974. — 169 с.
- Сокольская Н.П.** Лернеоз прудовых рыб / Н.П. Сокольская, Л.Д. Житинева // Ветеринария. — 1975. — № 9. — С. 79–80.
- Сондуева Л.Д.** Моногении и ракообразные — паразиты плотвы сибирской на трансекте «Дельта р. Селенги — авандельта — Посольский сор» / Л.Д. Сондуева, Т.Г. Бурдуковская // Наука, образование, новые технологии: материалы ежегод. науч.-практ. конф. — Улан-Удэ: Изд-во ФГОУ ВПО Бурят. гос. с.-х. академии, 2004. — С. 73–74.
- Сондуева Л.Д.** Разнообразие паразитов жаберного аппарата плотвы сибирской и ельца сибирского в авандельте реки Селенги (Истоминский сор оз. Байкал) / Л.Д. Сондуева, Н.М. Пронин, Т.Г. Бурдуковская // Вестн. Бурят. гос. ун-та. Сер. 2: Биология. — Улан-Удэ, 2005. — Вып. 7. — С. 219–224.
- Столяров В.П.** Наблюдения над циклом развития *Lernaea cyprinacea* и ее патогенное влияние на кожные ткани рыб / В.П. Столяров // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. — 1936. — Т. 65, вып. 2. — С. 239–253.
- Стрелков Ю.А.** Регуляция численности паразитов в озерных экосистемах у разных групп паразитических животных / Ю.А. Стрелков // Проблемы экологии паразитов рыб. — Л., 1983. — С. 3–16. — (Сб. тр. ГосНИОРХ; Вып. 197).
- Стрелков Ю.А.** Биологические основы регуляции численности паразитов рыб малых озер Северо-Запада СССР: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Ю.А. Стрелков. — Л., 1986. — 36 с.
- Сухенко Г.Е.** О биологии *Lernaea cyprinacea* и организации мер борьбы с нею / Г.Е. Сухенко // V Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб и водных беспозвоночных. — Л.: Наука, 1968. — С. 111–112.
- Сыроватка Н.И.** О жизненном цикле *Pseudotrachealiastes stellatus* / Н.И. Сыроватка // IX Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб. — Л., 1990. — С. 128–129.
- IX съезд** Гидробиологического общества РАН: тез. докл.: в 2 т. — Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. — Т. 1. — 297 с.; Т. 2. — 281 с.
- Талиев Д.Н.** Бычки — подкаменщики Байкала (Cottoidei) / Д.Н. Талиев. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. — 600 с.
- Тирахов А.Д.** Паразиты рыб озера Плещеево / А.Д. Тирахов, З.С. Донец, Л.В. Курмашова и др. // Болезни рыб: сб. науч. тр. — М.: Компания Спутник+, 2004. — С. 165–170.

- Томилов А.А.** Паразиты рыб оз. Хубсугул (МНР) / А.А. Томилов, В.В. Черепанов // Изв. Биол.-геогр. НИИ при Иркут. ун-те. — 1967. — Т. 20. — С. 143–149.
- Федоров К.П.** Автоматизированная обработка гельминтологических материалов / К.П. Федоров, Б.Ф. Ласкин. — Новосибирск: Наука, 1980. — 96 с.
- Хохлова А.Н.** Паразитофауна рыб оз. Щучье Еравно-Харгинской озерной системы / А.Н. Хохлова // Гидробиология и гидропаразитология Прибайкалья и Забайкалья. — Новосибирск: Наука, 1985. — С. 68–78.
- Черепанов В.В.** Паразитофауна амурских рыб акклиматизированных в бассейне Байкала / В.В. Черепанов // Зоол. журн. — 1962. — Т. 11, вып. 10. — С. 1568–1571.
- Чернышева Н.Б.** О биологии свободноживущих стадий *Paraergasilus rylovi* Markewitsch, 1937 из озер Северо-Запада / Н.Б. Чернышева // Проблемы экологии паразитов рыб. — Л., 1983. — С. 17–20. — (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 197).
- Чернышева Н.Б.** Некоторые аспекты таксономии и биологии рачков рода *Paraergasilus* (Copepoda, Ergasilidae) / Н.Б. Чернышева // VIII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: тез. докл. — Л.: Наука, 1985. — С. 150.
- Чернышева Н.Б.** Распределение свободноживущих стадий *Ergasilus sieboldi* Nordmann, 1832 в разных биотопах озер Северо-Запада / Н.Б. Чернышева, Л.П. Кротенко // Проблемы экологии паразитов рыб. — Л., 1983. — С. 21–28. — (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 197).
- Чернышева Н.Б.** Паразитологическое исследование рыб: методическое пособие / Н.Б. Чернышева, Е.В. Кузнецова, В.Н. Воронин, Ю.А. Стрелков. — СПб.: ГосНИОРХ, 2009. — 20 с.
- Шедько М.Б.** Фауна и морфологическая изменчивость копепод рода *Salmincola* (Lernaeorodidae) — паразитов хариусовых рыб (Thymallidae) / М.Б. Шедько // Паразитология в XXI веке — проблемы, методы, решения: материалы IV Всерос. съезда Паразитол. о-ва при РАН. — СПб.: Лема, 2008. — Т. 3. — С. 219–223.
- Шполянская Ю.А.** Инвазии карасей и их влияние на организм рыбы: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Ю.А. Шполянская. — М., 1953. — 8 с.
- Шульман С.С.** Специфичность паразитов рыб / С.С. Шульман // Основные проблемы паразитологии рыб. — Л., 1958. — С. 109–121.
- Шульман С.С.** Изменения паразитофауны рыб Перозера и Кончозера за длительный промежуток времени / С.С. Шульман, В.Ф. Рыбак // Тр. Карельск. фил. АН СССР. — 1961. — Вып. 30. — С. 24–54.
- Шульман С.С.** Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озер Карелии / С.С. Шульман, Р.П. Малахова, В.Ф. Рыбак. — Л.: Наука, 1974. — 108 с.
- Экосистемы** бассейна Селенги. — М.: Наука, 2005. — 359 с.
- Яковлев В.Н.** История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб / В.Н. Яковлев // Вопр. ихтиологии. — 1964. — Т. 4, вып. 1 (30). — С. 10–32.
- Amin O.M.** *Lernaea cyprinacea* Linn (Copepoda: Crustacea) from Root River, Wisconsin, fishes / O.M. Amin, J.S. Balsano, K.A. Pfalzgraf // Amer. Midland Natur. — 1973. — Vol. 89, N 2. — P. 484–487.

- Badmaeva M.D.-D.** Myxosporean-Induced Alteration in Kidneys of Siberian Roach *Rutilus rutilus lacustris* from Lake Baikal / M.D.-D. Badmaeva, N.M. Pronin, S.V. Pronina // Health and Diseases of Aquatic Organisms: Bilateral Perspectives: Proc. of Bilateral conf. Aquatic and Marine Animal Health. — Michigan: Mich. University Publ., 2005. — P. 8–16.
- Bowen (II) C.A.** Host-parasite relationships and geographic distribution of *Salmincola corpulentus* (Copepoda: Lernaeopodidae) on bloater (*Coregonus hoyi*) stocks in Lake Huron / C.A. Bowen (II), R.M. Stedman // Can. J. Zool. — 1990. — Vol. 68, N 9. — P. 1988–1994.
- Boxshall G.A.** The histopathology of infection by *Lepeophtheirus pectoralis* (Müller) (Copepoda; Caligidae) / G.A. Boxshall // J. Fish Biol. — 1977. — Vol. 10, N 4. — P. 411–415.
- Bronte C.G.** Stock structure of Lake Baikal omul as determined by whole-body morphology / C.G. Bronte, G.W. Fleisher, S.G. Maistrenko, N.M. Pronin // J. Fish Biol. — 1999. — N 54. — P. 787–789.
- Burnham Curtis M.K.** Mitochondrial DNA variability among Lake Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) / M.K. Burnham Curtis, T.M. Ramme, N.T. Todd et al. // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. — 2002. — Vol. 57. — P. 85–95.
- Dezfuli B.S.** Immunohistochemistry, ultrastructure and pathology of gills of *Abramis brama* from Lake Mondsee, Austria, infected with *Ergasilus sieboldi* (Copepoda) / B.S. Dezfuli, L.Giari, R. Konecny et al. // Diseases of Aquatic Organisms. — 2003. — Vol. 53. — P. 257–262.
- Dzidziul A.** The pathogenicity of *Lernaea cyprinacea* L. in the cases of heavy infestation, in *Carassius carassius* (L.) / A. Dzidziul // Acta parasitol. pol. — 1973. — Vol. 21, N 18. — P. 281–288.
- Einszporn-Orecka T.** Changes in the picture of peripheral blood of tench *Tinca tinca* (L.) under the influence of *Ergasilus sieboldi* Nordm. II. Changes in the leukocytic system / T. Einszporn-Orecka // Acta parasitol. pol. — 1973. — Vol. 21, N 36. — P. 485–499.
- Friend G.F.** The life-history and ecology of the salmon gill-maggot *Salmincola salmonea* (L.) (Copepod crustacean) / G.F. Friend // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. — 1941. — Vol. 60 (pt. II), N 15. — P. 503–541.
- Fuhrmann O.** Die Cestoden der Vugel / O. Fuhrmann // Zool. Jahrb. — 1909. — Suppl. X. — 232 p.
- Gnadeberg W.** Beiträge zur Biologie und Entwicklung des *Ergasilus sieboldi* v. Nordmann / W. Gnadeberg // Zeitschr. f. Parasitenkunde. — 1949. — Bd 14, H. 1–2. — S. 103–180.
- Grabda J.** Cykl rozwojowy *Lernaea cyprinacea* L. (Developmental cycle of *Lernaea cyprinacea* L.) / J. Grabda // Wiadomosci Parazytologiczne. — 1958. — Vol. 4. — P. 633–636.
- Grabda J.** Life cycle and morfogenesis of *Lernaea cyprinacea* L. / J. Grabda // Acta parasit. pol. — 1963. — Vol. 11, N 14. — P. 169–198.
- Groman D.B.** Histology of the striped bass / D.B. Groman. — Bethesda, Maryland, 1982. — 115 p.

- Halisch W.** Anatomie und Biologie von *Ergasilus minor* / W. Halisch // Zeitschr. f. Parasitenkunde. — 1939. — Bd 11. — S. 284–330.
- Hanek J.** Parasitic copepods of some fish species from Mongolia / J. Hanek, A. Dulmaa // Folia parasitology. — 1970. — Vol. 17, N 1. — P. 77–80.
- Hoffman G.L.** Parasites of North American Freshwater Fishes / G.L. Hoffman. — Com. Pub. Ass. a division of Cornell University Press Ithaca and London, 1999. — 539 p.
- Hutchinson G.E.** An introduction to population ecology / G.E. Hutchinson. — New Haven: Yale University Press, 1978. — 206 p.
- Kabata Z.** Revision of the genus *Salmincola* Wilson, 1915 (Copepoda: Lernaeopodidae) / Z. Kabata // J. Fish. Res. Board. Can. — 1969. — Vol. 26. — P. 2687–3041.
- Kabata Z.** Crustacea as enemies of fishes / Z. Kabata // Diseases of fishes. — Fish. Res. Board of Canada, 1970. — P. 54–100.
- Kabata Z.** A rational look at parasitic Copepoda and Branchiura / Z. Kabata // Wildlife Diseases. — 1976. — N 211. — P. 175–181.
- Kabata Z.** Redescription of *Salmincola longimanus* Gundrizer, 1974 (Copepoda: Lernaeopodidae) / Z. Kabata // Proc. Biol. Soc. Wash. — 1977. — Vol. 90, N 2. — P. 189–193.
- Kabata Z.** Parasitic Copepoda of British fishes / Z. Kabata // Ray. Soc. 1979. — N 152. — 468 p.
- Kabata Z.** Copepoda and Branchiura / In L. Margolis, Z. Kabata (ed.) Guide to parasites of fishes of Canada. P. 2: Crustacea // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. — 1988. — Vol. 101. — P. 1–184.
- Kabata Z.** Copepods parasitic on fishes / Z. Kabata // Synopsis of the British fauna (N.S.). — 1992. — N 7. — P. 1–246.
- Kabata Z.** The structure of the attachment organ of Lernaeopodidae (Crustacea: Copepoda) / Z. Kabata, B. Cousens // J. Fish. Res. Board Can. — 1972. — Vol. 29. — P. 1015–1023.
- Kabata Z.** Life cycle of *Salmincola californiensis* (Copepoda: Lernaeopodidae) / Z. Kabata, B. Cousens // J. Fish. Res. Board. Can. — 1973. — Vol. 30, N 7. — P. 881–903.
- Khalifa A.K.** Histopathological effect of *Lernaea cyprinacea* (a Copepod Parasite) on fish / K.A. Khalifa, G. Post // The progressive fish-culturist. — 1976. — Vol. 38, N 2. — P. 110–113.
- Margolis L.** Synopsis of the parasites of fishes of Canada / L. Margolis, J.R. Arthur // Bull. Res. Canada. — Ottawa, 1979. — Bull. 199. — 270 p.
- Messjatzeff I.I.** Parasitische Copepoden aus dem Baikal-See / I.I. Messjatzeff // Arch. Naturgeschichte. — Berlin, 1926. — Abt. A, H. 4. — S. 120–134.
- Molnar K.** An unusual location for *Ergasilus sieboldi* Nordmann (Copepoda, Ergasilidae) on the operculum and base of pectoral fins of the pikeperch (*Stizostedion lucio-perca* L.) / K. Molnar, Cs. Szekely // Acta veterinaria Hungarica. — 1997. — Vol. 45, N 2. — P. 165–175.
- Nakai N.** On the development of a parasitic copepod *Lernaea elegans*, infesting *Cyprinus carpio* L. / N. Nakai // J. Imperial Fisheries Institute. — Tokyo, 1927. — Vol. 29. — P. 39–58.
- Neuhaus E.** Untersuchungen über die Lebensweise von *Ergasilus sieboldi* Nordm. / E. Neuhaus // Zeitschr. f. Fischerei. — 1929. — Bd 27, H. 3. — S. 341–398.

- Piasecki W.** Developmental stages of *Achtheres percarum* (Crustacea: Copepoda), parasitic on european perch, *Perca fluviatilis* (Actinopherygii: Perciformes) / W. Piasecki, E. Kuzminska // Acta Ichthyologica et Piscatoria. — 2007. — Vol. 37, N 2. — P. 117–128.
- Pronin N.M.** Changes in the number of dominating parasites as a health indicator of roach *Rutilus rutilus lacustris* and dace *Leuciscus leuciscus baikalensis* (Cyprinidae) population in the transect «the Selenga River — the Selenga River Delta — Lake Baikal» / N.M. Pronin, M.D. Batueva, L.D. Sondueva et al. // Aquatic Ecosystem Health and Management. — 2010. — Vol. 13, N 1. — P. 35–40.
- Pronin N.M.** List of parasitofauna species / N.M. Pronin // Lake Baikal. Evolution and biodiversity. — Leiden: Backhuis Publishers, 1998. — P. 417–447.
- Pronin N.M.** Specificities of the parasite fauna of the Kosogol Greyling — *Thymallus arcticus nigrescens*, a Khobsogol lake endemic (Mongolia) / N.M. Pronin, S.V. Pronina // Parasitology Intern. Abstr. of the IX Intern. Congr. of the parasitology (Icopa IX). — 1998. — Vol. 47 (Suppl.). — P. 283–289.
- Rusinek O.T.** Preliminary data on nucleotide sequences of 18S rDNA of two species of crustaceans parasites from Lake Baikal / O.T. Rusinek, K.D. Kuznedelov, E. Rusinek // Intern. sympos. Ecological parasitology on the turn of millennium. — SPb., 2000. — P. 103–104.
- Shariff M.** The experimental histopathology of *Lernaea polymorpha* Yu, 1938 infection in naïve *Aristichthys nobilis* (Richardson) and a comparison with the lesion in naturally infected clinically resistant fish / M. Shariff, R.J. Roberts // J. of Fish Diseases. — 1989. — Vol. 12, N 5. — P. 405–414.
- Sideleva V.G.** Hypothesis of fish speciation in Lake Baikal / V.G. Sideleva // Ancient Lakes: Speciation, Development in Time and Space, Natural History. — Novosibirsk: Nauka, 2002. — P. 169.
- Stankowska-Radziun M.** Observations on the development of *Salmincola edwardsii* (Olsson, 1869) (Copepoda: Lernaeopodidae) parasitizing the Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)) in the Hornsund region (Vest Spitsbergen) / M. Stankowska-Radziun, K. Radziun / Acta Ichthyologica et Piscatoria, Vol. XXIII, Suppl., Szczecin, 1993. — P. 107–114.
- Valtonen E.T.** Seasonal studies of the biology of *Achtheres percarum* in perch, *Perca fluviatilis*, from four Finnish lakes over a 3-year period / E.T. Valtonen, H. Tuuha, O.N. Pugachev // J. of Fish Biol. — 1993. — Vol. 43. — P. 621–632.
- Wilson C.B.** North American parasitic copepods belonging to family Ergasilidae / C.B. Wilson // Proc. U.S. nat. Mus., 1911. — Vol. 39. — P. 263–400.
- Yamaguti S.** Parasitic Copepoda and Branchiura of fishes / S. Yamaguti. — New York.; London; Sydney: Interscience Publ., 1963. — 1104 p.
- Yashouv A.** On the biology of *Lernaea* in fish ponds / A. Yashouv // Bamidgeh, Bull. of Fish Cult. in Israel. — 1959. — Vol. 11, N 4. — P. 80–89.
- Yin Wen-ying.** *Paraergasilus*, a genus of parasitic Copepods new to China with two species from pound fishes / Yin Wen-ying // Acta Zool. Sinica. — 1954. — Vol. 6, N 1. — P. 23–32.
- Zandt F.** *Achtheres pseudobasanistes* n.n., syn. *Basanistes coregoni* (Neresheimer). Die postembryonale Entwicklung und geographische Verbreitung eines Lernaeopodiden / F. Zandt // Zool. Jahrb. Anat. — 1935. — Vol. 60. — P. 289–344.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Систематический состав паразитических ракообразных (Arthropoda: Crustacea) и характеристика зараженности рыб в водоемах бассейна оз. Байкал (1917–2011 гг.)

Хозяин	Координаты		Водоем	Год (месц)	Зараженность		Библиография
	с.ш.	в.д.			Э.И. %	И.О. экз.	
1	2	3	4	5	6	7	8
			<i>Ergasilus briani</i> Markewitsch, 1932				
Пелядь	56°26'	111°21'	оз. Щучье	1981 (VII–VIII)	9,6	0,10	Хохлова, 1985
Черный и белый байкальский хариус	53°46'	109°02'	оз. Байкал: зал. Чивыркуйский	1998 (VII)	23,5	0,35	Русинек, 2007
Щука	52°08'	106°13'	Селенгинское мелководье	2007 (X)	10,0	0,10	Оригинал
	53°39'	108°59'	оз. Байкал: зал. Чивыркуйский	1976 (VI)	33,3	0,33	Пронин и др., 1999
	53°39'	108°59'	оз. Арангауй	1976 (VI–VII)	16,7	0,17	Там же
Язь	53°38'	108°58'	оз. Байкал: зал. Чивыркуйский	2002 (VI)	+	3*	Бурдуковская и др., 2007
	52°08'	106°17'	сор Черкалов	2002 (X)	12,5	0,62	Оригинал
	52°08'	106°17'	»	2003 (III)	53,3	1,33	»
	52°08'	106°17'	»	2004 (IV)	45,4	1,0	Бурдуковская, 2005
	52°01'	106°10'	сор Посольский	2003 (VII)	25,0	0,25	Бурдуковская и др., 2007
	52°13'	106°16'	р. Селенга, дельта	1972 (V)	23,1	0,61	Пронин и др., 1999
	52°11'	106°16'	»	2001 (VI)	13,6	0,14	Бурдуковская и др., 2007
Елец	53°15'	107°17'	оз. Байкал: западный берег	1950–1954	5,0	1–7*	Коряков, 1954
	51°54'	106°05'	м. Поворот	1959 (VI–VII)	6,0	1*	Запка, 1965
	53°46'	109°02'	зал. Чивыркуйский	2001 (VI)	30,0	1,0	Бурдуковская и др., 2007
	53°39'	109°00'	»	2002 (VI)	8,3	0,08	Оригинал
	53°39'	109°00'	»	2003 (XI)	4,2	0,04	»
	53°39'	109°00'	»	2004 (IV)	46,7	1,27	Сондуева и др., 2005
	53°40'	109°01'	»	2008 (VII)	4,2	0,04	Там же
	53°45'	109°01'	»	2009 (VII)	5,3	0,16	»
	52°08'	106°17'	сор Черкалов	1992 (VII–VIII)	6,7	0,13	Русинек, 2007
	52°08'	106°17'	»	2002 (VII)	5,3	0,05	Оригинал

52°08'	106°17'	»	2003 (III)	28,0	0,64	»
52°08'	106°17'	»	2004 (IV)	46,7	1,27	Бурдуковская, 2005
52°08'	106°17'	»	2007 (IV)	38,1	1,0	Оригинал
52°01'	106°10'	сор Посольский	1952 (IX)	100	70*	Коряков, 1954
51°15'	106°26'	оз. Гусиное	1974 (VI-X)	14,3	0,14	Пронин и др., 1999
52°08'	106°18'	р. Селенга: дельта	2004 (III)	45,4	0,91	Бурдуковская и др., 2007
52°12'	106°26'	пос. Мурзино	1972 (IX)	27,2	0,54	Пронин и др., 1999
52°08'ü	106°33'ü	пос. Колесоно	2008 (IX)	6,7	0,07	Оригинал
51°55'	107°29'	ст. Зенит	2005 (IV)	15,4	0,31	Бурдуковская и др., 2007
53°15'	107°17'	оз. Байкал: западный берег	1950-1954	+	+	Коряков, 1954
52°09'	105°37'	бух. Колокольная	1959 (VII)	10,0	1*	Зайка, 1965
53°39'	109°00'	зал. Чивыркуйский	1982 (VI)	16,6	0,17	Пронин и др., 1999
53°39'	109°00'	»	1998 (VII)	25,9	0,96	Оригинал
53°40'	109°02'	»	1999 (IV)	6,6	0,07	»
53°39'	109°00'	»	2000 (III)	6,1	0,12	»
53°46'	109°02'	»	2001 (VI)	6,2	0,75	Бурдуковская и др., 2007
53°39'	109°00'	»	2002 (VI)	4,3	0,17	Оригинал
53°39'	109°00'	»	2004 (VI)	3,7	0,04	»
53°39'	109°00'	»	2005 (IV)	66,7	3,73	»
53°39'	109°00'	»	2006 (IV)	23,1	5,31	»
53°39'	109°00'	»	2008 (VI)	20,0	0,20	»
52°08'	106°17'	сор Черкалов	1992 (VI-VIII)	28,6	0,71	Русинек, 2007
52°08'	106°17'	»	2001 (IX)	6,7	0,13	Оригинал
52°08'	106°17'	»	2002 (VII)	8,7	0,11	Бурдуковская и др., 2007
52°08'	106°17'	»	2003 (VIII)	16,7	0,22	Сондуева, Бурдуковская, 2004
52°08'	106°17'	»	2004 (IV)	4,8	0,48	Сондуева и др., 2005
52°01'	106°10'	сор Посольский	2002 (II-III)	12,5	0,33	Там же
52°01'	106°10'	»	2003 (VII)	33,3	0,47	Сондуева, Бурдуковская, 2004
53°35'	109°03'	оз. Арангагүй	2001 (VI)	26,7	0,60	Бурдуковская и др., 2007
52°05'	112°33'	оз. Бол. Ундугун	1969 (VI-VII)	50,0	0,1	Пронин, 1975a

Плотва

Продолжение прил.							
1	2	3	4	5	6	7	8
Плотва	51°15'	106°26'	оз. Гусиное	1972 (VII-X)	18,7	0,31	Пронин и др., 1999
	51°15'	106°26'	»	1973 (V-VII)	4,3	0,08	Там же
	51°17'	106°27'	»	1988 (VII)	6,25	0,06	Оригинал
	51°07'	106°17'	»	2003 (VI)	7,8	0,08	»
	52°26'	111°21'	оз. Щучье	1981 (VIII-IX)	20,0	0,3	Хохлова, 1985
	52°26'	111°21'	»	1982 (VIII)	100	13,7	Там же
	52°26'	111°21'	»	2008 (VIII)	20,0	0,20	Пронин и др., 2009
	53°49'	109°39'	оз. Снежное	1998-1999	6,7	3*	Русинек О.Т., Русинек Е.В., 2000
	52°13'	106°23'	р. Селента: дельта	2002 (V)	9,3	0,12	Бурдуковская и др., 2007
	52°12'	106°26'	пос. Мурзино	1972 (VIII)	7,7	0,08	Оригинал
	52°12'	106°26'	»	2001 (V-VI)	5,4	0,05	Бурдуковская и др., 2007
	52°12'	106°26'	»	2002 (V)	35,7	2,43	Бурдуковская, 2005
	Карась	51°05'	106°19'	р. Баян-Гол	1972 (VI)	37,5	1,12
52°12'		112°50'	оз. Арахлей	1969 (VIII)	27,3	0,63	Пронин, 1975а
52°08'		106°17'	оз. Байкал: сор Черкалов	1991 (VI-VIII)	13,3	0,14	Русинек, 2007
49°55'		102°45'	оз. Уст-Нур	2004 (VIII)	83,3	61,5	Батуева, 2011
49°55'		102°45'	»	2005 (VII-VIII)	76,9	42,23	Батуева, 2008
Обыкновенный голец	53°15'	107°17'	оз. Байкал: западный берег	1950-1954	+	+	Коряков, 1954
	51°49'	104°50'	различные районы	1959-1962	+	1-7*	Зайка, 1965
	51°38'	105°32'	р. Мишиха	1999 (VIII)	18,2	0,36	Русинек, 2007
	53°38'	108°58'	оз. Байкал: зал. Чивыркуйский	2009 (VII)	3,85	0,04	Оригинал
	53°35'	109°03'	оз. Арангагуй	2011 (VIII)	16,0	0,20	»
Ленок Байкальский омуль	53°51'	109°13'	<i>Ergasilus sieboldi</i> Nordmann, 1832				
	53°38'	109°09'	оз. Байкал: зал. Чивыркуйский	1995 (VI)	+	1*	Оригинал
	53°40'	109°06'	»	1979 (IX)	11,8	8-11*	Пронин, 1981
			»	1981 (I)	4,0	0,04	Оригинал

Байкальский сит	53°46'	109°02'	»	1983 (VIII)	4,8	0,05	»
	53°46'	109°02'	»	1984 (VIII)	3,7	0,63	»
	53°48'	109°04'	»	1991 (VIII)	45,4	1,0	»
	53°39'	109°02'	»	2002 (X)	10,5	0,10	Бурдуковская и др., 2007
	53°46'	109°02'	»	2009 (VII)	5,9	0,06	Оригинал
	52°08'	106°13'	Селенгинское мелководье	2002 (X)	18,7	0,50	Бурдуковская и др., 2007
	53°35'	109°03'	оз. Арангагүй	1979 (IX)	11,8	8-11*	Пронин, 1981
	51°59'	106°11'	р. Бол. Речка	1981 (X)	16,0	0,84	Оригинал
	53°46'	109°02'	оз. Байкал: зал. Чивыркуйский	1982 (VIII)	+	1*	»
	53°46'	109°02'	»	1984 (IX)	40,0	3,9	»
	53°46'	109°02'	»	1987 (VII-VIII)	8,3	0,17	»
	Черный и белый байкальский хариус	53°42'	109°02'	»	1981-1991 (XII)	0,6	0,01
53°46'		109°02'	»	2007 (X)	100	9,20	Оригинал
53°48'		109°03'	оз. Байкал: зал. Чивыркуйский	1978 (VI)	15,4	3,23	Пронин и др., 1980
53°40'		109°06'	»	1979 (X)	73,3	61,63	Пронин и др., 1999
53°46'		109°02'	»	1980 (VI-VII)	77,5	14,65	Там же
53°46'		109°02'	»	1981 (VI)	60,3	7,8	»
53°46'		109°02'	»	1982 (VII)	6,7	0,06	»
53°48'		109°04'	»	1984 (VII)	26,9	0,96	»
53°46'		109°02'	»	1985 (II)	33,3	1,93	»
53°46'		109°02'	»	1986 (VII)	37,5	1,25	»
53°47'		109°03'	»	1987 (VII)	48,1	1,89	»
53°46'		109°02'	»	1988 (VI-VII)	46,6	1,17	»
53°48'	109°04'	»	1989 (VI)	3,3	0,10	»	
53°46'	109°02'	»	1990 (VI)	31,3	0,69	»	
53°48'	109°03'	»	1991 (VI)	40,6	1,84	»	
53°46'	109°02'	»	1995 (VI)	27,9	1,60	»	
53°46'	109°02'	»	1997 (VI)	16,0	0,24	»	
53°48'	109°04'	»	1999 (VII)	13,3	0,73	Оригинал	
53°46'	109°02'	»	2000 (VI)	15,0	0,70	»	
53°46'	109°02'	»	2001 (VI)	52,0	3,36	Пронин и др., 2007	
53°46'	109°02'	»	2002 (VI)	20,8	0,21	Оригинал	
53°46'	109°02'	»	2003 (VI)	29,2	0,92	»	

Продолжение прил.							
1	2	3	4	5	6	7	8
Черный и белый байкальский хариус	53°46'	109°02'	оз. Байкал: зал. Чивыркуйский » » » » » » » бух. Елохино » Фролиха Селентинское мелководье р. Селенга, пос. Колесово оз. Байкал: зал. Лиственничный зал. Чивыркуйский » » » » » » » » » » » » » » » » » сор Черкалов	2004 (VI)	68,0	2,28	Бурдуковская и др., 2007
	53°46'	109°02'		2005 (VII)	40,7	1,11	Оригинал
	53°48'	109°04'		2006 (VI)	36,0	0,96	Бурдуковская и др., 2007
	53°47'	109°04'		2007 (VI)	17,6	0,23	Оригинал
	53°46'	109°02'		2009 (VI)	+	1*	»
	53°46'	109°02'		2010 (VI)	10,0	0,10	»
	53°46'	109°02'		2011 (VIII)	4,8	0,05	»
	54°32'	108°40'		1984 (X)	11,7	0,18	Пронин и др., 1999
	55°31'	109°50'		1984 (X)	11,0	0,33	Там же
	52°08'	106°13'		2001 (IX)	33,3	0,33	Бурдуковская и др., 2007
	52°08'	106°13'		2007 (X)	20,0	0,30	Оригинал
	52°08'	106°33'		2011 (X)	7,7	0,15	»
	51°49'	104°50'		1944 (VI-VII)	+	+	Дотель и др., 1949
	53°39'	108°59'		1976 (VI)	100	3,25	Пронин и др., 1999
	53°39'	108°59'		1978 (VI-X)	66,0	4,53	Там же
	53°38'	108°58'		1979 (VI)	83,3	6,14	»
	53°44'	109°11'		1993 (VIII)	22,2	0,67	»
53°39'	108°59'	1998 (VII)	15,3	0,23	»		
53°38'	108°58'	1999 (VI)	80,0	9,80	Оригинал		
53°39'	108°59'	2000 (VI-VII)	43,2	3,89	»		
53°39'	108°59'	2001 (VI)	60,0	4,52	Пронина и др., 2005		
53°38'	108°58'	2002 (VI)	28,0	0,76	Там же		
53°39'	108°59'	2003 (VI-VII)	48,0	3,92	Оригинал		
53°39'	108°59'	2004 (VI-VII)	35,0	3,5	»		
53°39'	108°59'	2005 (VI)	80,0	6,72	»		
53°39'	108°59'	2006 (VI)	80,0	5,12	»		
53°39'	108°59'	2007 (VI)	+	1*	»		
53°39'	108°59'	2008 (III)	100	13,33	»		
53°39'	108°59'	2009 (VI)	100	5,57	»		
52°08'	106°17'	1992 (VI-VIII)	20,0	1,07	Русинек, 2007		

52°01'	106°10'	сор Посольский	1959 (VI-VII)	20,0	1*	Запка, 1965
52°01'	106°10'	»	2000 (XII)	73,3	7,33	Оригинал
52°01'	106°10'	»	2001 (IV)	80,0	2,9	Бурдуковская, 2005
52°01'	106°10'	»	2002 (II)	68,7	5,62	Оригинал
52°12'	112°50'	оз. Арахлей	1961 (VII-VIII)	87,5	+	Пронин, Цыкунова, 1963
52°12'	112°50'	»	1969 (VI-VII)	100	10,0	Пронин и др., 1999
52°12'	112°50'	»	1970 (VI-VII)	100	10,5	Там же
53°36'	108°59'	оз. Арангагуй	1976 (VI-VII)	66,7	15,17	»
53°35'	109°03'	»	2000 (VI)	55,5	7,06	Васильева, Проница, 2001
52°05'	112°33'	оз. Большой Ундугун	1969 (VI)	14,2	0,85	Оригинал
52°05'	112°33'	»	1970 (VI)	58,4	1,09	Пронин и др., 1999
51°15'	106°26'	оз. Гусиное	1982 (VII-VIII)	20,0	0,20	Там же
51°59'	112°32'	оз. Иргень	1961 (VII-VIII)	100	+	Пронин, Цыкунова, 1963
55°52'	110°05'	оз. Типуки	1975 (VII)	100	27,36	Оригинал
55°50'	110°04'	р. Верхняя Ангара	1975 (V-VI)	16,6	0,28	»
52°18'	106°45'	р. Селенга, дельта	2002 (IV)	20,0	0,20	Бурдуковская, 2005
55°46'	109°36'	оз. Байкал: г. Нижнеангарск	1959-1962 (IX)	+	1*	Запка, 1965
53°38'	108°58'	зал. Чивыркуйский	1978 (VI-VII)	+	6-26*	Оригинал
53°39'	109°00'	»	1982 (VI)	100	39,50	Пронин и др., 1999
53°38'	108°58'	»	1997 (VI)	66,7	3,33	Там же
53°38'	108°58'	»	1999 (VI)	93,3	19,33	Оригинал
53°38'	108°58'	»	2001 (VI-VII)	100	9,20	»
53°39'	109°00'	»	2005 (IV)	100	34,10	Бурдуковская и др., 2007
53°39'	109°00'	»	2007 (IX)	100	10,75	Оригинал
53°39'	109°00'	»	2008 (III)	100	11,67	»
55°42'	109°52'	сор Ангарский	1975 (V-VII)	6,2	0,50	Пронин и др., 1999
52°08'	106°17'	сор Черкалов	1993 (VI)	33,3	0,50	Русинек, 2007
52°08'	106°17'	»	2002 (III)	70,0	2,10	Оригинал
52°08'	106°17'	»	2003 (III)	60,0	1,07	»
52°08'	106°17'	»	2004 (IV)	54,5	1,73	Бурдуковская, 2005
52°01'	106°10'	сор Посольский	1973 (V)	44,4	2,78	Оригинал
52°01'	106°10'	»	2003 (III)	100	9,50	Бурдуковская и др., 2007

Продолжение прил.							
1	2	3	4	5	6	7	8
Язь	55°52'	110°05'	оз. Тибуки	1975 (VII)	86,7	6,47	Пронин и др., 1999
	53°35'	109°03'	оз. Арангауи	1976 (V)	40,0	9,6	Там же
	52°11'	106°16'	р. Селенга: дельта	2001 (V-VI)	31,8	1,04	Бурдуковская, 2005
	52°11'	106°22'	»	2004 (IV)	22,2	0,55	Оригинал
	52°13'	106°16'	»	2006 (XI)	6,7	0,07	»
	52°10'	106°15'	»	2011 (X)	14,3	0,14	»
	51°54'	106°05'	оз. Байкал: м. Поворот	1959 (VI-VII)	13,0	6*	Зайка, 1965
	53°39'	108°59'	зал. Чивыркуйский	1976 (V-VII)	29,9	0,66	Пронин и др., 1999
	53°48'	109°03'	»	1977 (VI-VII)	16,3	0,16	Там же
	53°39'	108°59'	»	1982 (VI)	28,6	0,29	»
53°39'	108°59'	»	1983 (VII)	55,0	1,9	»	
53°46'	109°02'	»	1984 (VII)	25,0	0,38	»	
53°46'	109°02'	»	1998 (VII)	36,0	1,12	»	
53°46'	109°02'	»	1999 (VI)	68,0	3,20	Оригинал	
53°48'	109°03'	»	2000 (VII)	20,0	0,28	»	
53°44'	109°11'	»	2001 (VI)	42,9	0,86	»	
53°46'	109°02'	»	2002 (VI)	20,0	0,40	»	
53°48'	109°03'	»	2003 (VI)	53,8	1,0	Бурдуковская и др., 2007	
53°48'	109°03'	»	2004 (VII)	94,1	5,12	Оригинал	
53°39'	109°00'	»	2007 (III)	70,4	1,70	»	
53°40'	109°02'	»	2008 (VI)	77,8	2,89	»	
53°45'	109°01'	»	2009 (VII)	73,7	2,95	»	
52°08'	106°17'	сор Черкалов	2001 (IV)	31,8	0,36	»	
52°08'	106°17'	»	2002 (XII)	50,0	0,37	»	
52°08'	106°17'	»	2003 (XII)	48,0	2,48	»	
52°08'	106°17'	»	2004 (IV)	40,0	0,67	Сондуева и др., 2005	
52°08'	106°17'	»	2007 (IV)	52,4	4,27	Оригинал	
52°01'	106°10'	сор Посольский	2001 (IV)	5*	5*	Бурдуковская и др., 2007	
52°06'	106°14'	сор Истоковский	2003 (VII)	53,3	0,80	Оригинал	
55°50'	110°04'	р. Верхняя Ангара	1975 (VII)	4,7	0,04	Пронин и др., 1999	

52°10'	106°15'	р. Селенга: дельта	2001 (VIII)	70,0	1,80	Оригинал
52°11'	106°22'	»	2004 (IV)	22,2	0,55	Бурдуковская и др., 2007
52°10'	106°15'	»	2011 (X)	+	8*	Оригинал
52°12'	106°26'	пос. Мурзино	2001 (V)	16,0	0,76	»
52°12'	106°26'	»	2002 (V)	3,3	0,03	»
52°08'	106°33'	пос. Колесово	2008 (IX)	6,0	0,27	»
51°55'	107°29'	ст. Зенит	2005 (IV)	7,7	0,23	Бурдуковская и др., 2007
51°49'	104°50'	оз. Байгал: зал. Лиственничный	1917	+	+	Messjatzeff, 1926
52°09'	105°37'	бух. Колокольная	1959 (VII)	27,0	1-2*	Заика, 1965
55°21'	109°13'	г. Байкальск	1968 (VI-IX)	+	+	Кудинова, Кулинов, 1993
53°39'	109°00'	зал. Чивыркуйский	1982 (VI)	16,7	0,17	Пронин и др., 1999
53°39'	109°00'	»	1998 (VI)	28,0	1,04	Там же
53°39'	109°00'	»	1999 (VI)	11,5	0,23	Оригинал
53°39'	109°00'	»	2000 (VI-VII)	5,9	0,06	»
53°46'	109°02'	»	2001 (VI)	6,2	0,12	Бурдуковская и др., 2007
53°39'	109°00'	»	2002 (VI)	4,3	0,04	Оригинал
53°39'	109°00'	»	2003 (VI)	6,7	0,07	»
53°39'	109°00'	»	2004 (VI)	3,7	0,04	Бурдуковская и др., 2007
53°39'	109°00'	»	2006 (IV)	23,1	0,31	Оригинал
52°08'	106°17'	сор Черкалов	1992 (VI-VIII)	14,3	0,36	Русинек, 2007
52°08'	106°17'	»	1999 (XI)	9,2	0,11	Оригинал
52°08'	106°17'	»	2001 (IX)	6,7	0,07	»
52°08'	106°17'	»	2002 (III)	5,0	0,05	»
52°08'	106°17'	»	2003 (VI)	5,3	0,05	Сондуева, Бурдуковская, 2004
52°08'	106°17'	»	2004 (V)	4,8	0,05	Бурдуковская и др., 2007
52°01'	106°10'	сор Посольский	2001 (IV)	10,0	0,20	Бурдуковская, 2005
52°01'	106°10'	»	2003 (VII)	13,3	0,27	Сондуева, Бурдуковская, 2004
53°35'	109°03'	оз. Арангауй	2001 (VI)	30,8	0,61	Оригинал
54°39'	110°48'	оз. Аллинское	2006 (VI)	11,1	0,11	Дугаров и др., 2008
52°05'	112°33'	оз. Большой Ундугун	1969 (VI-VII)	44,4	1,0	Оригинал
51°14'	106°23'	оз. Гусиное	2000 (VII)	4,5	0,45	Пронин и др., 2007

Плотва

Продолжение прил.							
1	2	3	4	5	6	7	8
Плотва	51°59'	112°32'	оз. Иргень	1961 (VII-VIII)	65,0	+	Пронин, Цыкунова, 1963
	47°46'	102°44'	оз. Угий-Нуур	2005 (VII-VIII)	68,4	7,57	Батуева, 2008
	49°55'	102°45'	оз. Уст-Нур	2005 (VII-VIII)	20,0	1,06	Там же
	55°50'	110°04'	р. Верхняя Ангара	1975 (V-VI)	5,9	0,52	Пронин и др., 1999
	52°10'	106°15'	р. Селенга: дельта	2001 (VI)	26,7	0,40	Бурдуковская, 2005
	52°18'	106°45'	»	2002 (IV)	13,3	0,33	Оригинал
	52°12'	106°26'	пос. Мурзино	2001 (VI)	13,5	0,24	Пронин и др., 2007
	51°50'	107°33'	г. Улан-Удэ	1998 (VII)	18,7	0,18	Оригинал
	53°39'	109°00'	оз. Байкал: зал. Чивыркуйский	1976 (VI)	5,0	0,05	Пронин и др., 1999
	53°39'	109°00'	»	2000 (X)	+	4*	Оригинал
Карась	52°08'	106°17'	сор Черкалов	1991 (VI-VIII)	6,7	0,07	Русинек, 2007
	53°35'	109°03'	оз. Арангауй	1976 (VI)	25,0	0,25	Пронин и др., 1999
	52°05'	112°33'	оз. Большой Ундугун	1961 (VII-VIII)	+	+	Пронин, Цыкунова, 1963
	52°01'	106°10'	оз. Байкал, сор Посольский	1961 (VI-VIII)	7,0	2*	Черепанов, 1962
	55°50'	111°13'	оз. Иркана	1975 (VI)	66,7	2,92	Оригинал
	52°01'	106°10'	оз. Байкал: сор Посольский	1961 (VI-VIII)	64,0	6-28*	Черепанов, 1962
	53°38'	108°58'	зал. Чивыркуйский	1997 (VI)	100	3,50	Пронин и др., 1999
	53°39'	109°00'	»	2000 (VI)	+	2*	Оригинал
	53°39'	109°00'	»	2003 (VI)	60,0	2,6	»
	53°39'	109°00'	»	2004 (IV)	+	9-36*	Бурдуковская и др., 2007
Налим	52°08'	106°17'	сор Черкалов	2003 (VI)	40,0	0,40	Там же
	53°38'	108°58'	оз. Байкал: зал. Чивыркуйский	1978 (VI-VII)	44,4	17,56	Пронин и др., 1999
	53°38'	108°58'	»	1979 (IV)	50,0	16,7	Оригинал
	53°39'	109°00'	»	2004 (X)	+	1-4*	Бурдуковская и др., 2007
	53°39'	109°00'	»	2007 (IX)	+	1*	Оригинал
	53°39'	109°00'	»	2010 (X)	+	1*	»
	53°39'	109°00'	»	2011 (X)	+	1*	»
	53°39'	109°00'	оз. Байкал: зал. Чивыркуйский	1977 (VIII)	40,0	0,46	Пронин и др., 1999
	53°39'	109°00'	»	1978 (VII-X)	12,5	0,06	Там же

53°38'	108°58'	»	1981 (VII)	4,0	0,04	»
53°38'	108°58'	»	1982 (VIII)	53,3	1,10	»
53°38'	108°58'	»	1985 (VII)	2,0	0,02	»
53°38'	108°58'	»	1993 (VII)	10,0	0,33	Оригинал
53°39'	109°00'	»	1997 (VI)	33,3	0,33	»
53°39'	109°00'	»	1999 (VI)	6,7	0,07	»
53°39'	109°00'	»	2004 (VI)	4,0	0,04	Бурдуковская и др., 2007
53°39'	109°00'	»	2007 (IX)	33,3	0,40	Оригинал
53°39'	109°00'	»	2008 (III)	6,7	0,07	»
53°39'	109°00'	»	2010 (IX)	6,7	0,13	»
53°35'	109°03'	оз. Арангагүй	1977 (VIII)	7,1	0,07	Пронин и др., 1999
53°35'	109°03'	»	1980 (VII-VIII)	55,0	1,33	Там же
53°35'	109°03'	»	1982 (VII)	35,6	0,80	»
53°35'	109°03'	»	1986 (VIII)	65,0	2,1	Оригинал
52°12'	112°50'	оз. Арахлей	1961 (VII-VIII)	12,5	+	Пронин, Цыкунова, 1963
52°12'	112°50'	»	1967 (VIII)	7,7	2,69	Оригинал
52°12'	112°50'	»	1969 (VII)	10,0	0,10	Пронин, Цыкунова, 1963
52°05'	112°33'	оз. Большой Ундугун	1967 (VII)	10,0	0,10	Пронин, 1975a
52°05'	112°33'	»	1968 (VIII)	25,0	4,12	Там же
52°05'	112°33'	»	1969 (VIII)	24,0	0,26	Оригинал
51°15'	106°26'	оз. Гусиное	1980 (VII-VIII)	20,0	0,30	Пронин и др., 1999
51°59'	112°32'	оз. Иргень	1961 (VII-VIII)	6,5	+	Пронин, Цыкунова, 1963
53°49'	109°39'	оз. Снежное	1998-1999	13,4	1-2*	Русинек, Русинек, 2000
47°46'	102°44'	оз. Угий-Нуур	2005 (VII-VIII)	50,0	2,61	Батуева, 2008
52°09'	112°43'	оз. Шакша	1961 (VII-VIII)	+	+	Пронин, Цыкунова, 1963
55°50'	110°04'	р. Верхняя Ангара	1975 (V-VI)	20,0	0,20	Пронин и др., 1999
51°34'	105°18'	р. Переемная	1998 (VI-VIII)	13,4	1-2*	Русинек О.Т., Русинек Е.В., 2001
<i>Paraeuglenella rufolvi</i> Markewitsch, 1937						
52°06'	106°14'	оз. Байкал, сор Истоковский	1950	—	—	Грезе, 1951
52°13'	106°16'	р. Селента: дельта	1972 (VIII)	8,3	6*	Пронин, 1975b
52°09'	106°16'	»	1984-2001 (V-VI)	13,3	0,53	Русинек, 2007
53°26'	108°57'	оз. Байкал: зал. Баргузинский				

Планктон
Осетр

Продолжение прил.							
1	2	3	4	5	6	7	8
Байкальский омуль Байкальский сит Черный и белый байкальский хариус	53°39'	109°02'	оз. Байкал: зал. Баргузинский	2002 (X)	78,9	2,84	Бурдуковская и др., 2007
	53°38'	109°09'	»	2007 (X)	80,0	2,56	Оригинал
	53°39'	109°02'	оз. Байкал: зал. Баргузинский	2011 (X)	21,4	0,25	»
	53°46'	109°02'	оз. Байкал: зал. Баргузинский	2004 (VI)	65,0	4,30	Бурдуковская и др., 2007
	53°48'	109°04'	»	2006 (VI)	24,0	0,88	Там же
	53°48'	109°04'	»	2007 (VI)	23,5	0,29	Оригинал
	53°46'	109°02'	»	2009 (VI)	+	2-4*	»
	53°46'	109°02'	»	2010 (VI)	20,0	0,30	»
	53°39'	109°02'	»	2011 (X)	83,3	3,17	»
	52°18'	106°18'	Селенгинское мелководье	2011 (III)	7,4	0,07	»
	52°08'	106°33'	р. Селенга: пос. Колесово	2011 (X)	23,1	0,54	»
	53°38'	108°58'	оз. Байкал: зал. Чивыркуйский	1999 (VI)	80,0	4,0	»
	53°39'	108°59'	»	2000 (VI)	24,0	1,0	»
	53°39'	108°59'	»	2001 (VI)	24,0	0,48	»
	53°38'	108°58'	»	2002 (VI)	16,0	0,20	»
53°39'	108°59'	»	2003 (VI-VII)	24,0	1,0	»	
53°39'	108°59'	»	2004 (VI-VII)	15,0	0,90	»	
53°39'	108°59'	»	2005 (VI)	59,1	1,54	»	
53°39'	108°59'	»	2006 (VI)	56,5	3,0	»	
53°39'	108°59'	»	2007 (VI)	66,7	3,33	»	
53°39'	108°59'	»	2008 (III)	88,8	3,89	»	
52°08'	106°17'	сор Черкалов	2002 (III)	+	1-2*	»	
52°08'	106°17'	»	2003 (IV)	40,0	1,0	Бурдуковская и др., 2007	
52°01'	106°10'	сор Посольский	2002 (I)	16,0	1,36	Там же	
53°35'	109°03'	оз. Арангауй	1976 (VI-VII)	8,3	0,50	Оригинал	
53°49'	109°39'	оз. Снежное	1998-1999	+	1*	Русинек О.Т., Русинек Е.В., 2000	
52°12'	106°26'	р. Селенга: дельта	2001 (V-VI)	21,6	0,27	Бурдуковская и др., 2007	
52°19'	106°49'	»	2002 (IV)	20,0	0,04	Оригинал	

Язь	53°38'	108°58'	оз. Байкал: зал. Чивыркуйский	2001 (VII)	100	5,40	»
	53°38'	108°58'	»	2002 (VI)	+	4*	»
	53°39'	109°00'	»	2005 (IV)	95,0	22,10	Бурдуковская и др., 2007
	53°39'	109°00'	»	2007 (IX)	87,5	4,12	Оригинал
	53°39'	109°00'	»	2008 (III)	100	12,5	»
	52°08'	106°17'	сор Черкалов	2001 (IX)	+	3*	»
	52°08'	106°17'	»	2002 (III)	100	6,0	»
	52°08'	106°17'	»	2003 (III)	80,0	3,60	»
	52°08'	106°17'	»	2004 (IV)	69,2	1,77	Бурдуковская, 2005
	52°01'	106°10'	сор Посольский	1973 (IV-V)	33,3	1,33	Оригинал
	51°15'	106°26'	оз. Гусиное	1973 (VI-VII)	6,6	0,7	Пронин и др., 1999
	53°35'	109°03'	оз. Арангауй	1976 (V)	20,0	1,0	Там же
	53°35'	109°03'	»	1982 (VI)	+	3-7*	Оригинал
	52°11'	106°16'	р. Селенга: дельта	2001 (V-VI)	35,7	0,64	»
	52°13'	106°16'	»	2006 (XI)	20,0	0,20	»
	52°10'	106°15'	»	2011 (X)	28,6	0,71	»
	Елец	52°13'	106°16'	р. Селенга	1972 (V-IX)	23,1	0,38
51°54'		106°05'	оз. Байкал: м. Поворот	1959 (VI-VII)	6,0	1*	Зайка, 1965
53°39'		109°00'	зал. Чивыркуйский	1976 (V)	33,3	2,40	Пронин и др., 1999
53°46'		109°02'	»	1998 (VII)	40,0	1,40	Там же
53°46'		109°02'	»	1999 (VI)	80,0	3,80	Оригинал
53°46'		109°02'	»	2001 (VI)	53,3	1,30	»
53°46'		109°02'	»	2002 (VI)	53,3	1,40	Бурдуковская и др., 2007
53°48'		109°03'	»	2003 (VI)	100	7,62	Оригинал
53°48'		109°03'	»	2004 (VII)	58,8	1,35	»
53°39'		109°00'	»	2007 (III)	85,2	7,41	»
53°40'		109°02'	»	2008 (VI)	55,5	2,11	»
53°38'		109°08'	»	2009 (X)	100	8,38	»
52°08'		106°17'	сор Черкалов	1992 (VII-VIII)	20,0	0,47	Русинек, 2007
52°08'		106°17'	»	2001 (IV)	90,9	5,45	Оригинал
52°08'		106°17'	»	2002 (III)	83,3	2,83	»

Продолжение прил.							
1	2	3	4	5	6	7	8
Елец	52°08'	106°17'	сор Черкалов	2003 (XII)	92,0	5,08	Оригинал
	52°08'	106°17'	»	2004 (IV)	75,0	5,0	Бурдуковская, 2005
	52°08'	106°17'	»	2007 (IV)	66,7	2,95	Оригинал
	52°01'	106°10'	сор Посольский	1973 (IV)	16,7	6*	»
	52°06'	106°14'	Селентинское мелководье	2003 (VII)	46,7	0,87	»
	53°35'	109°03'	оз. Арангауй	2010 (VI)	12,0	0,12	»
	52°11'	106°18'	р. Селента: дельта	1972 (V-VI)	7,1	0,14	»
	52°10'	106°20'	»	2001 (VIII)	50,0	0,70	Бурдуковская и др., 2007
	52°08'	106°18'	»	2004 (III)	81,8	2,27	Оригинал
	52°10'	106°15'	»	2011 (X)	+	2*	»
	52°12'	106°26'	пос. Мурзино	2001 (V)	18,0	0,52	»
	50°31'	106°15'	пос. Усть-Кяхта	2006 (VII)	10,0	0,10	Бурдуковская и др., 2007
	53°39'	109°00'	оз. Байкал: зал. Чивыркуйский	1999 (X)	48,5	2,09	Оригинал
	53°39'	109°00'	»	2000 (X)	57,1	2,81	»
	Плотнова	53°39'	109°00'	»	2003 (XI)	20,0	0,73
53°42'		109°02'	»	2004 (I)	20,0	0,60	»
53°39'		109°00'	»	2005 (IV)	6,7	0,07	»
53°39'		109°00'	»	2006 (IV)	23,1	0,38	Бурдуковская и др., 2007
53°39'		109°00'	»	2008 (III)	20,0	0,33	Оригинал
52°08'		106°17'	сор Черкалов	1999 (XI)	9,26	0,18	»
52°08'		106°17'	»	2001 (IX)	6,7	0,07	»
52°08'		106°17'	»	2002 (X)	20,0	0,20	»
52°08'		106°17'	»	2003 (III)	6,7	0,07	Бурдуковская и др., 2007
52°01'		106°10'	сор Посольский	2002 (II-III)	12,5	0,12	Бурдуковская, 2005
53°35'		109°03'	оз. Арангауй	2001 (VI)	6,7	0,07	Бурдуковская и др., 2007
52°11'		106°16'	р. Селента, дельта	2002 (V)	6,7	0,07	Бурдуковская, 2005
52°12'		106°26'	пос. Мурзино	2001 (V-VI)	5,4	0,05	Оригинал
52°08'		106°17'	оз. Байкал: сор Черкалов	2007 (IV)	16,7	0,17	»
Карась		53°39'	109°00'	зал. Чивыркуйский	1976 (VI)	45,0	1,15

	53°38'	108°58'	»	1977 (VII)	16,6	0,17	Там же
	53°38'	108°58'	»	1998 (VI)	27,3	0,36	»
	53°39'	109°00'	»	1999 (X)	+	33*	Оригинал
	53°39'	109°00'	»	2000 (X)	+	25*	»
	52°08'	106°17'	»	2001 (IV)	+	3*	»
	53°35'	109°03'	сор Черкалов	1976 (VII)	25,0	0,05	Пронин и др., 1999
	53°35'	109°03'	оз. Арангауы	1977 (VII)	33,3	0,33	Там же
	53°35'	109°03'	»	1998 (VII)	27,3	0,36	Оригинал
	51°15'	106°26'	оз. Гусиное	1973 (VI-VII)	33,3	0,33	Пронин и др., 1999
	51°15'	106°26'	»	1980 (II-III)	3,8	0,03	Там же
	51°05'	106°19'	р. Баян-Гол	1973 (VII)	7,7	0,08	»
	53°38'	108°58'	оз. Байкал: зал. Чивыркуйский	1978 (VI-VII)	22,2	13,44	»
	53°39'	109°00'	»	2007 (IX)	+	37*	Оригинал
	53°39'	109°00'	»	2011 (X)	+	70*	»
	53°39'	108°59'	оз. Байкал: зал. Чивыркуйский	1998 (VII)	20,0	0,30	Пронин и др., 1999
	53°39'	108°59'	»	1999 (X)	45,0	1,95	Оригинал
	53°39'	108°59'	»	2000 (VII)	4,0	0,04	»
	53°39'	108°59'	»	2003 (VI-VII)	3,7	0,04	Бурдуковская и др., 2007
	53°39'	108°59'	»	2007 (VI-VII)	13,3	0,13	Оригинал
	53°39'	108°59'	»	2008 (III)	66,7	2,80	»
	52°08'	106°17'	сор Черкалов	2003 (VIII)	10,0	0,15	Бурдуковская и др., 2007
	51°15'	106°26'	оз. Гусиное	1972 (VI-VII)	5,8	0,7	Пронин, Шагдуров, 1977
	52°13'	106°16'	р. Селенга, дельта	2001 (V)	12,5	0,12	Бурдуковская, 2005
				<i>Letnaea elegans</i> тогрфа <i>steporpha-rugodontis</i> Yin, 1960			
	51°05'	106°19'	р. Баян-Гол	1974 (X)	25,0	0,25	Оригинал
	51°05'	106°19'	оз. Цайдам-Южный	1972 (VII)	80,0	5-6*	Пронин и др., 1975
	51°15'	106°26'	оз. Гусиное	1972 (VI-VII)	18,7	0,87	Пронин, Шигаев, 1977
	52°12'	106°26'	р. Селенга, пос. Мурзино	1972 (V-IX)	6,2	0,06	Пронин и др., 1999
	51°05'	106°19'	оз. Цайдам-Южный	1972 (VII)	40,0	5-6*	Пронин и др., 1975
	52°11'	106°18'	р. Селенга, дельта	2001 (VIII)	6,7	0,07	Пронин и др., 2006
	51°05'	106°19'	оз. Цайдам-Южный	1972 (VII)	82,3	3-4*	Пронин и др., 1975
	51°15'	106°26'	оз. Черемуховое	1979 (VIII)	100	2,67	Пронин, 1994

Ленок

Щука

Плотва

Карась

Продолжение прил.							
1	2	3	4	5	6	7	8
Карась	55°05'	106°19'	р. Баян-Гол	1973 (VII)	33,3	0,33	Пронин и др., 1999
	55°05'	106°19'	»	1979 (VIII)	50,0	0,83	Там же
	51°05'	106°19'	оз. Цайдам-Южный	1972 (VII)	60,0	5-6*	Пронин и др., 1975
	51°15'	106°26'	оз. Гусиное	1972 (VI-VII)	21,4	0,21	Пронин, Шагдуров, 1977
Черный и белый байкальский хариусы	<i>Salmincola thumalli</i> (Kessler, 1868)						
	51°49'	104°50'	оз. Байкал: зал. Лиственничный	1917	+	+	Messjatzeff, 1926
	51°49'	104°50'	»	1944 (VI-VII)	+	+	Догель и др., 1949
	51°54'	106°05'	м. Поворот	1959-62 (VII)	+	1-8*	Зайка, 1965
	54°11'	109°30'	бух. Сосновка-Кабалик	1968 (VII)	44,4	2,0	Пронин, Тугарина, 1971
	54°10'	109°31'	бух. Сосновка	1998 (VII)	23,1	1,0	Русинек, 2007
	53°46'	109°02'	зал. Чивыркуйский	1976 (VI)	40,0	1,08	Оригинал
	53°46'	109°02'	»	1977 (VI)	28,0	0,42	Пронин и др., 1980
	53°46'	109°02'	»	1978 (VI)	22,2	0,78	Оригинал
	53°46'	109°02'	»	1979 (VI)	40,0	1,12	Пронин и др., 1999
	53°46'	109°02'	»	1980 (VI)	15,0	1,35	Оригинал
	53°46'	109°02'	»	1981 (VI)	32,0	0,44	Пронин и др., 1999
	53°46'	109°02'	»	1982 (VI)	47,3	0,94	Оригинал
	53°46'	109°02'	»	1983 (VI)	36,0	0,96	»
	53°46'	109°02'	»	1984 (VI)	20,0	0,44	»
	53°46'	109°02'	»	1985 (II)	55,5	2,04	Пронин и др., 1999
	53°46'	109°02'	»	1986 (VII)	25,0	1,13	Там же
	53°46'	109°02'	»	1987 (VII)	36,4	1,0	Оригинал
	53°46'	109°02'	»	1988 (VI)	43,3	1,27	Пронин и др., 1999
	53°46'	109°02'	»	1989 (VI)	10,0	0,37	Там же
53°46'	109°02'	»	1990 (VI)	31,2	1,0	»	
53°46'	109°02'	»	1991 (VI)	25,0	0,75	»	
53°46'	109°02'	»	1992 (VI)	44,0	1,0	»	
53°46'	109°02'	»	1993 (VI)	88,0	3,36	»	
53°46'	109°02'	»	1994 (VI)	20,0	0,4	»	

53°46'	109°02'	»	1995 (VI)	20,0	0,64	Оригинал
53°46'	109°02'	»	1997 (VI)	20,0	0,64	»
53°46'	109°02'	»	1998 (VII)	42,8	0,71	Пронин и др., 1999
53°46'	109°02'	»	1999 (VI)	25,0	0,25	Оригинал
53°46'	109°02'	»	2000 (VI)	30,0	0,65	»
53°46'	109°02'	»	2001 (VI)	28,0	0,52	»
53°46'	109°02'	»	2002 (VI)	48,5	1,46	»
53°46'	109°02'	»	2003 (VI)	20,8	0,37	»
53°46'	109°02'	»	2004 (VI)	40,0	1,0	»
53°46'	109°02'	»	2005 (VI-VII)	18,5	0,18	»
53°48'	109°04'	»	2006 (VI)	36,0	1,40	»
53°47'	109°04'	»	2007 (VI)	47,0	1,06	»
53°46'	109°02'	»	2010 (VI)	50,0	2,50	»
53°46'	109°02'	»	2011 (VII)	71,4	2,76	»
53°33'	108°50'	зал. Баргузинский	1984 (VIII)	36,4	2,82	»
53°17'	108°44'	»	2009 (V)	72,0	2,76	»
53°17'	108°44'	»	2011 (IV)	53,8	1,61	»
52°42'	107°45'	бух. Таланки	1984 (VIII)	57,8	3,0	Пронин и др., 1999
52°08'	106°13'	сор Черкалов	2001 (IV)	+	1-3*	Оригинал
52°08'	106°13'	»	2002 (III)	70,0	2,90	»
52°08'	106°13'	»	2004 (V)	47,6	2,33	»
52°08'	106°13'	»	2005 (V)	+	2-17*	»
52°08'	106°13'	»	2007 (IV)	68,0	5,96	»
52°06'	106°14'	сор Истокский	2003 (VII)	18,0	1*	»
52°01'	106°07'	сор Посольский	1974 (VII)	33,3	2,17	Пронин и др., 1999
52°11'	106°13'	Селенгинское мелководье	1959-1962 (X)	+	1*	Заика, 1965
52°11'	106°13'	»	2003 (VII)	80,0	2,30	Оригинал
52°10'	106°15'	»	2011 (VII)	86,9	4,30	»
55°17'	111°43'	оз. Амут	2006 (VI)	68,4	3,68	»
53°49'	109°39'	оз. Снежное	1998-1999	20,0	1-3*	Русинек О.Т., Русинек Е.В., 2000
50°57'	104°51'	оз. Таглей	1982 (IX)	25,0	0,75	Оригинал

Продолжение прил.

1	2	3	4	5	6	7	8	
Черный и белый байкальский хариусы	55°50'	110°04'	р. Верхняя Ангара	1976 (II)	33,3	0,86	Пронин и др., 1999	
	55°52'	110°05'	»	1976 (II-III)	27,3	0,45	Там же	
	55°44'	109°53'	»	1998 (VI-VII)	48,0	1,0	»	
	53°28'	109°18'	р. Баргузин	1995 (VII)	9,1	0,09	Оригинал	
	54°51'	108°51'	р. Мужинай	1968 (VI)	33,3	1,0	Пронин, Тугарина, 1971	
	54°51'	108°51'	»	1971 (VI)	41,6	1,08	Пронин, 1976	
	52°12'	106°26'	р. Селенга: пос. Мурзино	1975 (X)	20,0	0,2	Пронин и др., 1999	
	52°08'	106°33'	пос. Колесово	2008 (IX)	20,0	0,2	Оригинал	
	55°05'	106°19'	р. Баян-Гол	1985 (VI)	35,0	0,70	Пронин и др., 1999	
	51°34'	105°18'	р. Переемная	1998 (VI-VIII)	60,0	1-9*	Русинек О.Г., Русинек Е.В., 2001	
	55°14'	111°42'	р. Баргузин	2006 (VI)	40,0	1,30	Дугаров и др., 2007	
	Байкалоленский хариус Косогольский хариус	51°29'	100°39'	оз. Хубсугул: зал. Ханхинский	1960 (VII-VIII)	10,0	1-12*	Томилов, Черепанов, 1967
		50°37'	100°20'	»	1966 (IV-IX)	+	1-21*	Належ, Dulmaa, 1970
		51°29'	100°39'	»	1971-1973 (VII)	41,6	1,08	Пронин, 1976
		51°29'	100°39'	»	1977 (V)	10,0	0,15	Пронин и др., 1999
51°29'		100°39'	»	1987 (VII)	60,0	1,20	Оригинал	
51°29'		100°39'	»	1988 (VII)	44,0	1,84	Prinin, Pronina, 1998	
51°29'		100°39'	»	1989 (V)	20,0	0,28	Пронин и др., 1999	
51°29'		100°39'	»	1990 (VII)	41,7	1,42	Там же	
51°29'		100°39'	»	1991 (X)	24,0	0,32	»	
51°29'		100°39'	»	2011 (VI-VII)	96,0	6,84	Оригинал	
50°35'		100°13'	м. Онголик (Онголог)	1985 (VII)	54,5	1,18	»	
50°35'		100°13'	»	1987 (VII)	60,0	2,80	Пронин и др., 1999	
50°35'		100°13'	»	1988 (VII)	19,2	0,88	Там же	
50°27'		100°10'	пос. Хатгал	2005 (VII-VIII)	31,2	0,62	Батуева, 2008	
55°14'		100°15'	бух. Убур-Хатчим-Гол	1971 (VII)	34,4	1,12	Пронин, Тугарина, 1976	
55°14'	100°15'	»	1975 (VIII)	+	1,44	Пронин и др., 1979		
51°27'	100°43'	р. Ханх-Гол	1980 (V)	40,0	0,65	Пронин и др., 1999		

Сибирский хариус	51°27' 100°43' »	1985 (VI)	40,0	0,90	Там же
	51°27' 100°43' »	1987 (VII)	40,0	2,05	»
	51°27' 100°43' »	2011 (VI)	85,0	4,80	Оригинал
	51°33' 100°30' р. Хоро-Гол	1980 (VI)	73,3	1,93	»
	51°33' 100°30' »	1985 (VI)	20,0	0,33	»
	51°33' 100°30' »	1987 (VII)	25,0	1,18	»
	51°25' 100°46' р. Тураг-Гол	2011 (VII)	81,8	6,0	»
	51°29' 100°39' оз. Хубсугул	1960 (VII-VIII)	10,0	1-12*	Томилов, Черепанов, 1967
	50°37' 100°20' »	1966 (IV-IX)	+	1-21*	Напек, Dulmaa, 1970
	55°14' 100°15' бух. Убур-Хатчим-Гол	1971 (VII)	32,0	0,72	Пронин, Тугарина, 1976
49°59' 100°19' р. Эгийн-Гол	2005 (VII-VIII)	41,7	0,50	Батуева, 2008	
Таймень	51°17' 106°59' р. Селента, устье р. Хилок	<i>Salmincola salmoneus</i> (Linnaeus, 1758)	5,0	0,05	Матвеев и др., 1996
		1974 (IX)			
Широколобка: песчаная	51°49' 104°50' оз. Байкал: зал. Лиственничный	1917	+	+	Messjatzeff, 1926
	51°49' 104°50' »	1944 (VI-VII)	+	+	Дотель и др., 1949
	51°49' 104°50' »	1951 (VI-VIII)	87,1	1-27*	Коряков, 1952
	51°49' 104°50' »	1997 (III-IV)	46,7	1,33	Русинек, 2007
	51°54' 106°05' м. Поворот	1959 (VI-VII)	60,0	1-11*	Заика, 1965
	53°15' 107°17' Малое Море	1988 (VII)	100	7,0	Пронин и др., 1999
	53°41' 109°02' зал. Чивыркуйский	1984 (III)	12,0	0,60	Оригинал
	53°33' 108°50' зал. Баргузинский	2006 (IV)	12,5	0,25	»
	52°08' 106°14' сор Черкалов	2005 (IV)	71,4	1,43	»
	54°27' 109°29' р. Большая, устье	1999 (VI)	20,0	3-5*	Русинек О.Т., Русинек Е.В., 2000
	54°30' 109°29' р. Езовка, устье	1999 (VI)	20,0	3-5*	Там же
	51°38' 105°32' р. Мишиха, устье	1998 (VI-VII)	20,4	3-5*	Русинек О.Т., Русинек Е.В., 2001
	51°34' 105°09' р. Переемная, устье	1999 (VI-VIII)	20,4	3-5*	Там же
	51°49' 104°50' оз. Байкал: зал. Лиственничный	1917	+	+	Messjatzeff, 1926
	51°49' 104°50' »	1944 (VI-VII)	+	+	Дотель и др., 1949
	51°49' 104°50' »	1951 (VI-VIII)	31,6	1-10*	Коряков, 1952

Продолжение прил.							
1	2	3	4	5	6	7	8
каменная	51°49'	104°50'	»	1959–1962 (II)	60,0	1–9*	Заика, 1965
	51°49'	104°50'	»	1995 (II–IV)	20,0	0,60	Магвеев и др. 2004
	51°54'	106°05'	м. Поворот	1959–1962 (VII)	+	+	Заика, 1965
	54°27'	109°29'	р. Большая, устье	1998–1999	20,0	3–5*	Русинек О.Т., Русинек Е.В., 2000
большоголовая	54°30'	109°29'	р. Езовка, устье	1998–1999	20,0	3–5*	Там же
	51°38'	105°32'	р. Мишиха, устье	1998 (VI–VII)	20,4	3–5*	Русинек О.Т., Русинек Е.В., 2001
	51°34'	105°09'	р. Переемная, устье	1999 (VI–VIII)	20,4	3–5*	Там же
	51°49'	104°50'	оз. Байкал: зал. Лиственничный	1917	+	+	Messjatzeff, 1926
	51°49'	104°50'	»	1944 (VI–VII)	+	+	Догель и др., 1949
	51°49'	104°50'	»	1951 (VI–VIII)	0,40	1*	Коряков, 1952
	51°49'	104°50'	оз. Байкал: зал. Лиственничный	1951 (VI–VIII)	10,6	1–8*	Там же
	51°49'	104°50'	оз. Байкал: зал. Лиственничный	1951 (VI–VIII)	9,0	1–8*	»
	51°49'	104°50'	»	1993 (III–IV)	53,3	1,54	Русинек, 2007
	53°49'	109°12'	зал. Чивыркуйский	2005 (IV)	+	1*	Оригинал
Талиева	52°08'	106°14'	сор Черкалов	2005 (IV)	+	1–2*	»
	53°11'	107°18'	Малое Море	1959–1962 (I)	+	1*	Заика, 1965
	53°34'	108°24'	Академический хребет	2003 (VI)	+	1–2*	Оригинал
	53°33'	108°50'	зал. Баргузинский	2004 (IV)	+	1*	»
	52°56'	108°12'	пос. Турка	2004 (IV)	37,5	0,75	»
	51°01'	106°07'	сор Посольский	2005 (III)	+	1*	»
	51°49'	104°50'	оз. Байкал: зал. Лиственничный	1917	+	+	Messjatzeff, 1926
	51°49'	104°50'	»	1944 (VI–VII)	+	+	Догель и др., 1949
	51°49'	104°50'	»	1951 (VI–VIII)	30,9	4*	Коряков, 1952
	51°49'	104°50'	»	1959–1962	10,0	1*	Заика, 1965
карликовая	51°49'	104°50'	»	1990 (III–IV)	20,0	0,53	Русинек, 2007
	51°49'	104°50'	оз. Байкал: зал. Лиственничный	1951 (VI–VIII)	6,6	1*	Коряков, 1952
	51°49'	104°50'	»	?	+	2–4*	Русинек, 2007
большая	53°15'	107°17'	Малое Море	1951 (VI–VIII)	14,6	1–6*	Коряков, 1952

глубоководная шершавая	53°33'	108°50'	зал. Баргузинский	2004 (IV)	8,3	0,08	Оригинал	
	53°49'	109°12'	зал. Чивыркуйский	2004 (IV)	18,2	0,18	»	
	53°49'	109°12'	»	2005 (IV)	5,0	0,05	»	
	51°49'	104°50'	оз. Байкал: зал. Лиственничный	1951 (VI-VIII)	9,5	1-6*	Коряков, 1952	
	51°49'	104°50'	»	1951 (VI-VIII)	28,5	1-17*	Там же	
	51°49'	104°50'	»	1959-1962 (XI)	4,0	1*	Запка, 1965	
	52°11'	106°13'	Селентинское мелководье	1988 (XI)	12,5	0,19	Оригинал	
	53°49'	109°12'	оз. Байкал, зал. Чивыркуйский	2005 (IV)	+	3*	»	
	51°49'	104°50'	оз. Байкал: зал. Лиственничный	1951 (VI-VIII)	54,6	1-13*	Коряков, 1952	
	52°10'	106°15'	Селентинское мелководье	1959-1962 (VII)	15,0	1*	Запка, 1965	
	55°46'	109°36'	г. Нижнеангарск	1988 (VII)	5,9	0,05	Пронин и др., 1999	
	широкорулая горбатая	53°34'	108°24'	Академический хребт	1997 (X)	7,7	0,31	Русинек, 2007
52°08'		106°14'	сор Черкалов	2003 (III)	+	1*	Оригинал	
52°56'		108°12'	пос. Турка	2005 (IV)	45,4	0,73	»	
51°49'		104°50'	оз. Байкал: зал. Лиственничный	1959 (VII-XII)	+	1-3*	Запка, 1965	
51°49'		104°50'	»	1996 (VI-VII)	20,0	0,27	Русинек, 2007	
53°49'		109°12'	зал. Чивыркуйский	2005 (IV)	+	1-4*	Оригинал	
52°48'		107°56'	оз. Байкал, пос. Гремячинск	1996 (IX-X)	13,3	0,13	Русинек, 2007	
55°31'		109°50'	оз. Байкал, бух. Фролиха	1990, 1997	+	2*	Там же	
51°49'		104°50'	оз. Байкал: зал. Лиственничный	1951 (VI-VIII)	0,4	1*	Коряков, 1952	
51°49'		104°50'	»	1992 (II-III)	3,8	0,04	Русинек, 1995	
52°08'		106°14'	сор Черкалов	2005 (IV)	5,5	0,05	Оригинал	
длиннокрылая		52°56'	108°12'	пос. Турка	2005 (IV)	20,0	0,20	»
	51°49'	104°50'	оз. Байкал: зал. Лиственничный	1951 (VI-VIII)	+	+	Коряков, 1952	
	51°49'	104°50'	»	?	13,3	0,20	Русинек, 2007	
	53°49'	109°12'	зал. Чивыркуйский	2007 (III)	6,7	0,07	Оригинал	
	<i>Salmincola svetlanovi</i> Burdukovskaya et Pronin, 2010							
	Черный байкальский хариус	53°17'	108°44'	оз. Байкал: зал. Баргузинский	2009 (V)	12,0	0,12	Бурдуковская, Пронин, 2010
		53°17'	108°44'	»	2011 (IV)	7,7	0,08	Оригинал
		53°46'	109°02'	зал. Чивыркуйский	2009 (VII)	+	1*	»

Продолжение прил.

1	2	3	4	5	6	7	8
Черный байкальский хариус Белый байкальский хариус Косогольский хариус	53°47'	109°03'	оз. Байкал, зал. Чивыркуйский	2010 (VII)	5,5	0,05	Оригинал
	53°46'	109°02'	»	2011 (VIII)	19,0	0,38	»
	52°11'	106°13'	Селенгинское мелководье	2011 (VII)	8,7	0,09	»
	51°29'	100°39'	оз. Хубсугул: Ханхинский залив	1988 (VII)	18,5	20,5	Pronin, Prokina, 1998
	51°29'	100°39'	»	1990 (VII)	12,0	0,12	Оригинал
	51°29'	100°39'	»	1991 (IX-X)	+	1*	»
	51°29'	100°39'	»	2011 (VII)	24,0	0,32	»
	51°27'	100°43'	р. Ханх-Гол	1990 (VII)	21,5	0,22	»
	51°27'	100°43'	»	2011 (VI)	10,0	0,10	»
	51°25'	100°46'	р. Тураг-Гол	2011 (VII)	18,0	0,18	»
<i>Salmincola extimescens</i> (Gadd, 1901)							
Байкальский омуль	51°49'	104°50'	оз. Байкал: зал. Лиственничный	1917	+	+	Messjatzeff, 1926
	51°49'	104°50'	»	1944 (VI-VII)	+	+	Дотель и др., 1949
	53°33'	108°50'	зал. Баргузинский	1955 (IX)	+	1*	Боланова, 1957a
	53°33'	108°46'	»	1984 (VIII)	4,0	0,04	Пронин и др., 1999
	53°33'	108°46'	»	1995 (VI)	4,0	0,04	Там же
	53°33'	108°46'	»	2005 (V)	25,0	0,25	Оригинал
	53°17'	108°44'	»	2006 (V)	5,9	0,06	»
	53°17'	108°44'	»	2009 (V)	16,0	0,16	»
	53°17'	108°47'	»	2010 (VI)	4,0	0,04	»
	53°46'	109°02'	зал. Чивыркуйский	1976 (VII)	15,8	0,16	Пронин, Бурдуковская, 2006
	53°47'	109°03'	»	1977 (VI)	4,0	0,04	Там же
	53°46'	109°02'	»	1978 (VI)	20,0	0,20	»
	53°46'	109°02'	»	1979 (VI)	8,0	0,12	»
53°46'	109°02'	»	1980 (VI)	7,1	0,07	»	
53°48'	109°03'	»	1981 (VIII)	11,1	0,11	Пронин и др., 1999	

53°48'	109°04'	»	1982 (VI)	15,4	0,20	Там же
53°46'	109°02'	»	1983 (VI)	8,0	0,08	Пронин, Бурдуковская, 2006
53°46'	109°02'	»	1984 (VI)	16,0	0,24	Там же
53°46'	109°02'	»	1986 (VI)	20,0	0,20	Пронин и др., 1999
53°45'	109°11'	»	1989 (VI)	11,1	0,15	Там же
53°46'	109°02'	»	1990 (VI)	20,0	0,23	»
53°48'	109°03'	»	1992 (VI)	6,7	0,07	Пронин, Бурдуковская, 2006
53°46'	109°02'	»	1993 (VI)	8,0	0,16	Пронин и др., 1999
53°48'	109°03'	»	1994 (VI)	20,0	0,20	Там же
53°47'	109°03'	»	1995 (VI)	7,1	0,07	Пронин, Бурдуковская, 2006
53°39'	109°02'	»	1997 (IX)	29,0	0,28	Пронин и др., 1999
53°46'	109°02'	»	1998 (VII)	12,0	0,16	Там же
53°51'	109°13'	»	1999 (VI)	2,0	0,02	Пронин, Бурдуковская, 2006
53°47'	109°03'	»	2000 (VI)	13,0	0,13	Там же
53°46'	109°02'	»	2001 (VI)	8,0	0,12	»
53°46'	109°02'	»	2003 (VI)	16,0	0,20	»
53°46'	109°02'	»	2004 (VI)	20,0	0,20	Оригинал
53°46'	109°02'	»	2005 (VII)	14,3	0,14	»
53°48'	109°04'	»	2006 (VI)	16,0	0,16	»
53°47'	109°04'	»	2007 (VI)	23,5	0,23	»
53°47'	109°04'	»	2008 (VII)	20,0	0,20	»
53°46'	109°02'	»	2009 (VI)	20,0	0,20	»
53°48'	109°04'	»	2010 (VII)	30,0	0,30	»
53°48'	109°04'	»	2011 (VIII)	28,0	0,28	»
55°44'	109°46'	сор Ангарский	1981 (VIII)	27,8	0,33	»
55°44'	109°46'	»	1984 (VIII)	16,7	0,17	»
52°08'	106°13'	сор Черкалов	1974 (VII)	22,7	0,23	Пронин, 1981
52°08'	106°13'	»	2002 (III)	13,3	0,20	Оригинал
52°08'	106°13'	»	2003 (V)	16,0	0,16	»

Продолжение прил.							
1	2	3	4	5	6	7	8
Байкальский омуль	52°08'	106°13'	оз. Байкал: сор Черкалов	2007 (X)	11,1	0,22	Оригинал
	52°06'	106°14'	сор Истокский	2003 (VII)	4,0	0,04	»
	51°01'	106°07'	сор Посольский	1974 (VII)	16,0	0,16	Пронин, 1981
	51°01'	106°07'	»	2000 (VII)	32,0	0,36	Оригинал
	51°01'	106°07'	»	2010 (IX)	7,1	0,07	»
	51°01'	106°07'	»	2011 (X)	16,0	0,16	»
	52°11'	106°13'	Селентинское мелководье	1981 (IX)	13,6	0,13	»
	52°11'	106°13'	»	2003 (VI)	8,0	0,08	»
	52°11'	106°13'	»	2010 (III)	20,0	0,20	»
	52°11'	106°13'	»	2011 (III)	30,0	0,30	»
	53°34'	108°24'	Академический хребет	2003 (VI)	4,8	0,05	»
	52°43'	107°36'	бух. Таланка	2003 (VI)	5,7	0,06	»
	52°42'	107°45'	»	2010 (III)	22,2	0,22	»
	53°26'	107°32'	Малое Море	1974 (VIII)	8,0	0,08	Пронин, 1981
	53°13'	107°18'	»	2009 (III)	8,7	0,09	Оригинал
	52°01'	105°25'	м. Голоустный	2003 (V)	6,7	0,07	»
	54°17'	108°30'	м. Заворотный	1974 (VIII)	30,0	0,33	Пронин, 1981
	52°27'	106°52'	м. Облом	1995 (VI)	20,0	0,28	Оригинал
	52°33'	107°04'	пос. Сухая	1984 (VIII)	7,1	0,07	»
	52°56'	108°12'	пос. Турка	2000 (VIII)	22,7	0,27	»
	53°35'	109°03'	оз. Арангауй	2007 (X)	28,0	0,14	»
	55°50'	111°13'	оз. Иркана	1978 (X)	16,0	0,16	»
	55°44'	109°53'	р. Верхняя Ангара	1975 (X)	10,0	0,16	Пронин, 1981
	55°51'	109°47'	р. Кичера: устье	1983 (X)	10,0	0,01	Пронин и др., 1999
	55°51'	109°47'	»	1984 (X)	25,0	0,25	Там же
	53°29'	109°18'	р. Баргузин	1997 (IX)	16,0	0,16	Пронин и др., 1999
	51°59'	106°11'	р. Большая Речка	1973 (X)	16,0	0,20	Пронин, 1981
51°59'	106°11'	»	1976 (X)	5,0	0,02	Пронин и др., 1999	
51°59'	106°11'	»	1981 (X)	8,0	0,12	Там же	
51°59'	106°11'	»	1999 (X)	4,0	0,04	Оригинал	

51°59'	106°11'	»	2003 (X)	3,6	0,03	»
51°59'	106°11'	»	2007 (X)	4,0	0,04	»
51°59'	106°11'	»	2008 (X)	4,8	0,05	»
51°59'	106°11'	»	2010 (X)	20,0	0,20	»
53°57'	109°21'	р. Малая Черемшана	1978 (X)	16,0	0,16	»
53°57'	109°21'	»	1979 (IX)	20,0	0,20	»
53°57'	109°21'	»	1982 (X)	28,0	0,36	»
53°57'	109°21'	»	1983 (IX)	12,0	0,12	»
53°57'	109°21'	»	1984 (IX)	7,4	0,07	»
52°12'	106°26'	р. Селента: пос. Мурзино	1972 (IX)	31,5	0,38	Пронин, 19776
52°12'	106°26'	»	1973 (IX)	21,1	0,22	Там же
52°12'	106°26'	»	1974 (IX)	48,9	1,13	»
52°12'	106°26'	»	1979 (X)	8,0	0,08	Пронин и др., 1999
52°12'	106°26'	»	1984 (IX)	26,0	0,30	Там же
52°08'	106°33'	пос. Колесово	1973 (IX)	20,0	0,20	Пронин, 1981
52°08'	106°33'	»	2007 (X)	16,0	0,20	Оригинал
52°08'	106°33'	»	2008 (IX-X)	10,5	0,10	»
52°08'	106°33'	»	2009 (IX)	15,8	0,16	»
52°08'	106°33'	»	2011 (X)	15,0	0,20	»
52°08'	107°26'	пос. Тагаурово	1998 (IX)	20,0	0,20	Пронин и др., 1999
52°08'	107°26'	»	2003 (X)	4,5	0,04	Оригинал
51°50'	107°33'	г. Улан-Удэ	1975 (X)	20,0	0,24	Пронин, 1981
51°50'	107°33'	»	1976 (X)	33,3	0,06	Там же
51°50'	107°33'	»	2011 (IX)	10,0	0,10	Оригинал
51°46'	107°31'	о. Бол. Улан	1973 (X)	4,0	0,04	»
51°46'	107°31'	»	1978 (X)	4,0	0,04	»
51°15'	106°52'	пос. Сутой	2011 (IX)	20,0	0,30	»
51°49'	104°50'	оз. Байкал: зал. Лиственничный	1917	+	+	Messjatzeff, 1926
51°49'	104°50'	»	1944 (VI-VII)	+	+	Догель и др., 1949
53°46'	109°02'	зал. Чивыркуйский	1976 (VII)	5,5	0,05	Оригинал
53°40'	109°06'	»	1977 (VI-VIII)	+	1*	»
53°46'	109°02'	»	1978 (VII)	13,3	0,13	»

Байкальский сит

Продолжение прил.								
1	2	3	4	5	6	7	8	
Байкальский сиг	53°40'	109°06'	зал. Чивыркуйский »	1981 (IV)	8,0	0,08	Пронин и др., 1999	
	53°46'	109°02'		1982 (VII)	15,4	0,23	Там же	
	53°40'	109°02'		1983 (XII)	4,5	0,05	»	
	53°51'	109°13'		1984 (VII)	20,0	0,27	Оригинал	
	53°46'	109°02'		1987 (VII-VIII)	25,0	0,33	»	
	53°40'	109°02'		1988 (IV)	14,3	0,14	»	
	53°42'	109°02'		1989 (XII)	12,0	0,12	Пронин и др., 1999	
	53°42'	109°02'		1981-1991 (XII)	3,5	0,04	Дугаров, Пронин, 2010	
	53°51'	109°13'		1998 (VI-VII)	18,2	0,18	Пронин и др., 1999	
	53°48'	109°04'		1999 (VII)	16,7	0,17	Оригинал	
	53°48'	109°03'		2000 (VII)	+	2*	»	
	53°46'	109°02'		2003 (VII)	8,3	0,08	»	
	53°46'	109°02'		2004 (VI)	7,7	0,08	»	
	53°47'	109°04'		2007 (VI)	11,8	0,18	»	
	53°39'	109°02'		2009 (X)	8,3	0,08	»	
	53°46'	109°02'		2010 (VII)	23,5	0,23	»	
	53°39'	109°02'		2011 (X)	25,0	0,32	»	
	53°33'	108°50'		зал. Баргузинский	1995 (VI)	15,0	0,15	»
	55°44'	109°53'		р. Верхняя Ангара	1975 (V)	10,5	0,10	»
	55°44'	109°53'		»	1998 (VI)	+	2*	»
52°11'	106°16'	р. Селенга: дельта	1995 (VI)	50,0	0,62	»		
52°12'	106°26'	пос. Мурзино	1972 (V)	+	1*	»		
Байкальский омуль				<i>Salmincola extensus</i> (Kessler, 1868)				
	51°49'	104°50'	оз. Байкал: зал. Лиственничный	1944 (VI-VII)	+	+	Догель и др., 1949	
	55°21'	109°12'	г. Байкальск	1968 (VI-IX)	9,0	+	Кудинова, Кулинов, 1993	
	55°44'	109°46'	сор Ангарский	1981 (VIII)	27,8	0,33	Оригинал	
	52°06'	106°14'	сор Истокский	2003 (VII)	16,0	0,24	»	
	52°08'	106°13'	сор Черкалов	2003 (V)	34,6	1,33	»	
53°40'	109°02'	зал. Чивыркуйский	1984 (V)	4,0	0,04	»		

53°48'	109°03'	»	1992 (VI)	6,7	0,07	»
53°46'	109°02'	»	2003 (VI)	12,5	0,17	»
53°39'	109°02'	»	2005 (IV)	16,7	0,17	»
53°46'	109°04'	»	2006 (VI)	16,0	0,16	»
53°47'	109°04'	»	2007 (VI)	5,9	0,06	»
53°48'	109°04'	»	2008 (III)	10,9	0,11	»
53°46'	109°02'	»	2009 (VI)	13,3	0,13	»
53°51'	109°13'	»	2010 (VII)	7,8	0,08	»
53°42'	109°02'	»	2011 (IV)	8,0	0,08	»
53°33'	108°50'	»	1988 (VII)	3,8	0,04	»
53°18'	108°35'	»	2003 (VI)	7,5	0,10	»
53°33'	108°46'	»	2005 (V)	6,2	0,06	»
53°17'	108°44'	»	2006 (V)	5,9	0,06	»
53°17'	108°44'	»	2009 (V)	4,0	0,04	»
52°11'	106°13'	»	2003 (VI)	5,5	0,05	»
52°11'	106°13'	»	2011 (III)	5,0	0,05	»
53°34'	108°24'	»	2003 (VI)	4,8	0,05	»
52°43'	107°36'	»	2003 (VI)	2,9	5,7	»
53°03'	106°54'	»	1988 (VII)	4,2	0,04	»
53°15'	107°17'	»	2003 (VI)	7,7	0,11	»
52°01'	105°25'	»	2003 (V)	13,0	0,13	»
52°56'	108°12'	»	2005 (IV)	+	1*	»
52°30'	106°59'	»	2003 (VI)	13,0	0,13	»
51°59'	106°11'	»	1999 (X)	8,3	0,08	»
51°49'	104°50'	»	1944 (VI-VII)	+	+	Дотель и др., 1949
53°42'	109°02'	»	1981-1991 (XII)	3,5	0,04	Дугаров, Пронин, 2010
53°39'	109°02'	»	2003 (XI)	20,0	0,33	Оригинал
53°51'	109°13'	»	2004 (VI)	16,7	0,17	»
53°39'	109°02'	»	2007 (X)	10,0	0,10	»
53°46'	109°02'	»	2009 (VII)	5,0	0,05	»
55°44'	109°53'	р. Верхняя Ангара	1975 (V)	26,3	0,47	»

Байкальский сит

Продолжение прил.

1	2	3	4	5	6	7	8
Байкальский омуль	53°17'	108°44'	оз. Байкал: зал. Баргузинский » зал. Чивыркуйский » Малое Море Селенгинское мелководье » сор Посольский » бух. Таланки р. Большая Речка р. Селенга: пос. Колесово г. Улан-Удэ пос. Сутой оз. Байкал: зал. Чивыркуйский » »	2009 (V)	20,0	0,20	Бурдуковская, Пронин, 2010 Оригинал » » » » » » » » » » » » » »
	53°17'	108°44'		2010 (IV)	8,0	0,08	
	53°46'	109°02'		2009 (VI)	6,7	0,07	
	53°48'	109°04'		2010 (VII)	10,0	0,15	
	53°48'	109°04'		2011 (VIII)	12,0	0,16	
	53°11'	107°18'		2009 (III)	13,0	0,17	
	52°11'	106°13'		2010 (III)	4,0	0,04	
	52°11'	106°13'		2011 (III)	15,0	0,20	
	51°01'	106°07'		2010 (XI)	7,1	0,07	
	51°01'	106°10'		2011 (X)	12,0	0,12	
	52°43'	107°36'		2010 (III)	11,1	0,11	
	51°59'	106°11'		2010 (X)	20,0	0,22	
	52°08'	106°33'		2011 (X)	10,0	0,10	
	51°50'	107°33'		2011 (IX)	5,0	0,05	
	51°15'	106°52'		2011 (IX)	5,0	0,05	
Байкальский сиг	53°46'	109°02'	2009 (VII)	10,0	0,10	»	
	53°51'	109°13'	2010 (VII)	16,1	0,16	»	
	53°39'	109°02'	2011 (X)	21,4	0,21	»	
Окунь				<i>Achtheres rezsatum</i> Nordmann, 1832			
	51°49'	104°50'	оз. Байкал: зал. Лиственничный	1917	+	+	Messjatzeff, 1926
	51°49'	104°50'	»	1944 (VI-VII)	+	+	Дотель и др., 1949
	53°39'	109°00'	зал. Чивыркуйский	1976 (V-VII)	33,3	1,28	Оригинал
	53°38'	108°58'	»	1978 (VI-X)	38,8	2,0	Пронин и др., 1999
	53°39'	109°00'	»	1980 (VII)	25,0	1,38	Там же
	53°39'	109°00'	»	1981 (VII)	4,0	0,04	»
	53°39'	109°00'	»	1984 (VI-VII)	31,0	1,16	Оригинал
	53°39'	109°00'	»	1986 (VIII)	16,5	0,30	»
	53°39'	109°00'	»	1997 (VI)	60,0	7,47	»

53°39'	110°04'	»	1998 (VII)	32,0	0,76	Пронин и др., 1999
53°39'	109°00'	»	1999 (VI)	86,7	8,67	Оригинал
53°39'	109°00'	»	2000 (VI)	61,1	0,78	»
53°39'	108°59'	»	2001 (VI)	36,4	0,64	»
53°39'	108°59'	»	2003 (VI-VIII)	48,5	1,18	»
53°39'	108°59'	»	2004 (VI)	16,0	0,44	»
53°39'	109°00'	»	2005 (IV)	17,6	0,18	»
53°39'	108°59'	»	2007 (VI-VIII)	93,3	9,07	»
53°39'	109°00'	»	2009 (VI)	100	12,5	»
53°39'	109°00'	»	2010 (IX)	33,3	0,93	»
52°08'	106°17'	сор Черкалов	1992 (VII-VIII)	33,3	1,0	Русинек, 2007
52°08'	106°17'	»	2001 (IV)	6,7	0,06	Бурдуковская, 2005
52°08'	106°17'	»	2002 (III)	5,0	0,05	Оригинал
52°08'	106°17'	»	2003 (VI)	7,7	0,08	»
52°01'	106°10'	сор Посольский	2001 (IV)	5,6	0,05	Бурдуковская, 2005
52°26'	111°21'	оз. Щучье	1966	5,5	1,0	Вознесенская, Мангирова, 1968
52°12'	112°50'	оз. Арахлей	1961 (VII-VIII)	2,3	+	Пронин, Шыкунова, 1963
52°12'	52°12'	»	1968-1969 (V-IV)	10,0	0,1	Пронин, 1975a
51°15'	106°26'	оз. Гусиное	1972-1974 (V-X)	32,3	0,67	Пронин, Шагдуров, 1977
51°15'	106°26'	»	1979 (V-X)	36,3	0,75	Пронин, Шиверская, 1982
51°17'	106°28'	»	1980 (VI)	33,3	0,73	Оригинал
51°15'	106°26'	»	1987 (VII-VIII)	6,7	0,13	Пронин и др., 1999
51°17'	106°28'	»	1989 (VI-VIII)	66,7	3,22	Там же
51°14'	106°28'	»	1990 (VIII)	20,0	0,44	»
51°14'	106°23'	»	2001 (VII)	13,6	0,18	Оригинал
52°51'	108°11'	оз. Котокольское	1986 (VIII)	5,2	0,05	Болонев, Пронин, 1988
55°52'	109°49'	оз. Кичерское	1975 (VII)	30,0	0,60	Оригинал
55°52'	110°05'	оз. Типуки	1975 (VII)	46,7	1,13	»
53°49'	109°39'	оз. Снежное	1998-1999	15,0	2-14*	Русинек О.Т., Русинек Е.В., 2000
52°59'	106°13'	р. Большая Речка	1974 (VII)	14,3	0,14	Пронин и др., 1999

Продолжение прил.

1	2	3	4	5	6	7	8	
Окунь	55°50'	110°04'	р. Верхняя Ангара	1975 (V-VI)	33,3	0,83	Там же	
	53°39'	109°00'	»	1976 (II-III)	25,0	0,25	»	
	53°39'	109°00'	»	1991 (VII)	4,0	0,08	»	
	52°13'	106°16'	р. Селента: дельта	2001 (V)	37,5	3,25	Бурдуковская, 2005	
	52°10'	106°15'	»	2003 (VI)	20,0	0,20	Оригинал	
	52°12'	106°26'	пос. Мурзино	1973 (VII)	33,3	2,0	Пронин и др., 1999	
	51°38'	105°32'	р. Мишиха, устье	1998 (VI-VII)	6,7	2-3*	Русинек О.Т., Русинек Е.В., 2001	
	51°34'	105°09'	р. Переменная, устье	1999 (VI-VIII)	6,7	2-3*	Там же	
			<i>Vasaniestes woskobojniki</i>	Markewitsch, 1936				
			оз. Байкал: губа Мамай	1954 (VI)	+	2*	Коряков, 1954	
Таймень	51°27'	104°46'	г. Нижнеангарск	1959 (X)	+	2-5*	Зайка, 1965	
	55°46'	109°36'	сор Ангарский	1975 (VII)	100	7,6	Матвеев и др., 1996	
	55°44'	109°46'	р. Селента, устье р. Хилок	1974 (IV-IX)	100	8,65	Там же	
	51°17'	106°59'	р. Большая, устье	1999 (VI)	10,0	1,25	Русинек, 2007	
	54°27'	109°29'	р. Тола, г. Улан-Батор	1966 (IV-IX)	+	2-16*	Напек, Dulmaa, 1970	
	47°50'	106°38'	р. Тола, г. Улан-Батор	2005 (VII-VIII)	100	8,0	Батуева, 2008	
	49°59'	100°19'	р. Эгийн-Гол					
			<i>Vasaniestes briali</i>	Markewitsch, 1936				
	Ленок	51°27'	104°46'	оз. Байкал, губа Мамай	1954 (VI)	76,0	2-6*	Коряков, 1954
		51°51'	104°49'	р. Ангара, исток	1959-1962 (X-XI)	+	2*	Зайка, 1965
55°31'		109°50'	оз. Байкал: бух. Фролиха	1985 (VI-VIII)	81,2	8,4	Матвеева, Матвеев, 1990	
55°31'		109°50'	»	1986 (VI-VIII)	+	1-30*	Там же	
53°51'		109°13'	зал. Чивыркуйский	1995 (VI)	+	4*	Оригинал	
50°57'		104°51'	оз. Таглей	1982 (IX)	+	1-3*	»	
51°29'		100°39'	оз. Хубеутул: зал. Хангинский	1960 (VII-VIII)	16,5	2-5*	Томилов, Черепанов, 1967	
51°29'		100°39'	»	1971 (VI-VII)	61,5	1,23	Пронин, 1976	
51°29'		100°39'	»	1977 (V)	73,3	2,80	Пронин и др., 1999	
51°29'		100°39'	»	1990 (VII)	40,0	1,80	Там же	
51°29'	100°39'	»	1991 (IX)	82,6	4,35	»		

51°29'	100°39'	»	2011 (VI-VII)	23,5	0,65	Оригинал
50°35'	100°13'	м. Онголик (Онголог)	1985 (VII)	60,0	1,4	Пронин и др., 1999
50°35'	100°13'	»	1987 (VII)	70,0	2,0	Там же
51°14'	100°15'	бух. Убур-Хатчим-Гол	1988 (VII)	80,0	3,40	»
50°27'	100°10'	пос. Хатгал	2005 (VII-VIII)	40,0	1,46	Батуева, 2008
51°05'	106°19'	р. Баян-Гол	1974 (X)	12,5	0,12	Оригинал
53°57'	109°21'	р. Малая Черемшана, устье	1981 (VIII)	+	2*	»
51°34'	105°09'	р. Переменная, устье	1999 (VI-VIII)	40,0	4-10*	Русinek О.Т., Русinek Е.В., 2001
54°10'	109°31'	р. Сосновка	1999 (VI-VII)	100	4,88	Русinek, 2007
47°50'	106°38'	р. Тола, г. Улан-Батор	1966 (IV-IX)	+	2-5*	Налеk, Dulmaa, 1970
51°27'	100°43'	р. Ханх-Гол	1980 (V-VI)	94,4	4,05	Пронин и др., 1999
51°27'	100°43'	»	1985 (VI)	53,3	2,33	Там же
51°27'	100°43'	»	1988 (VII)	30,7	2,0	»
51°27'	100°43'	»	1990 (X)	84,6	2,84	»
51°33'	100°30'	р. Хоро-Гол	1985 (VII)	80,0	2,83	»
<i>Coregoniscola baicalensis</i> Kotjakov, 1951						
51°51'	105°00'	оз. Байкал: зал. Лиственничный	1951	4,0	1-4*	Коряков, 1951
53°34'	108°24'	Большие Коты	1998 (X)	13,3	0,13	Русinek, 2007
53°17'	108°44'	Академический хребет	2003 (I)	+	1*	Оригинал
53°18'	108°38'	зал. Баргузинский	2005 (I)	+	1*	»
52°56'	108°12'	пос. Турка	2005 (IV)	+	1-3*	»
<i>Tracheliastes polycolpus</i> Nordmann, 1832						
51°49'	104°50'	оз. Байкал: зал. Лиственничный	1944 (VI-VII)	+	+	Догель и др., 1949
51°54'	106°05'	м. Поворот	1959 (VI-VII)	60,0	1-4*	Заика, 1965
53°39'	109°00'	зал. Чивыркуйский	1976 (V)	13,3	0,30	Пронин и др., 1999
53°39'	109°00'	»	1982 (VI)	14,3	0,14	Там же
53°39'	109°00'	»	1998 (VI-VII)	10,0	0,10	Оригинал
53°39'	109°00'	»	1999 (VI)	40,0	0,60	»
53°46'	109°02'	»	2002 (VI)	6,7	0,07	Оригинал
53°46'	109°02'	»	2003 (VI)	10,0	0,10	»
53°39'	109°00'	»	2004 (VI-VII)	8,3	0,08	»
Широколобка плоская						
Елец						

		Окончание прил.						
1	2	3	4	5	6	7	8	
Елец	53°39'	109°00'	»	2007 (III)	20,0	0,20	»	
	53°39'	109°00'	»	2008 (V)	33,3	0,40	»	
	53°45'	109°01'	»	2009 (VII)	15,8	0,21	»	
	53°39'	109°00'	»	2010 (VIII)	4,35	0,04	»	
	53°39'	109°00'	»	2011 (IV)	8,0	0,12	»	
	52°08'	106°17'	сор Черкалов	1992 (VII-VIII)	20,0	0,20	Русинек, 2007	
	52°08'	106°17'	»	2001 (IV)	9,1	0,09	Оригинал	
	52°08'	106°17'	»	2002 (III)	16,7	0,17	»	
	52°08'	106°17'	»	2003 (XII)	12,0	0,12	»	
	52°08'	106°17'	»	2004 (IV)	26,7	0,33	Бурдуковская, 2005	
	52°08'	106°17'	»	2007 (IV)	9,5	0,09	Оригинал	
	52°06'	106°14'	сор Истоковский	2003 (VII)	73,3	1,07	»	
	53°35'	109°03'	оз. Арангагүй	2010 (VI)	8,0	0,12	»	
	51°17'	106°28'	оз. Гусиное	1980 (III)	3,84	0,03	»	
	55°50'	110°04'	р. Верхняя Ангара	1975 (VI)	14,3	0,19	Пронин и др., 1999	
	52°08'	106°18'	р. Селента: дельта	2004 (III)	45,4	0,64	Оригинал	
52°12'	106°26'	пос. Мурзино	2001 (V)	8,0	0,1	»		
52°08'	106°33'	пос. Колесово	2008 (IX)	20,0	0,27	»		
52°08'	107°26'	пос. Тагаурово	2001 (VIII)	10,0	0,10	»		
51°50'	107°33'	г. Улан-Удэ	2005 (IV)	4,1	0,06	»		
47°50'	106°38'	р. Тола, г. Улан-Батор	1966 (IV-IX)	+	1-2*	Напек, Dulmaa, 1970		
51°49'	104°50'	оз. Байкал: зал. Лиственничный	1917 (?)	+	+	Messjatzeff, 1926		
52°09'	105°37'	бух. Колокольная	1959-1962 (VII)	10,0	1*	Запка, 1965		
52°08'	106°17'	сор Черкалов	1992 (VII-VIII)	21,4	0,21	Русинек, 2007		
52°08'	106°17'	оз. Байкал: сор Черкалов	1993 (VI)	16,6	0,17	»		
52°08'	106°17'	»	2004 (IV)	13,3	0,13	Бурдуковская, 2005		
53°39'	109°00'	зал. Чивыркуйский	2005 (IV)	5,0	0,05	Оригинал		
53°35'	109°03'	оз. Арангагүй	1982 (VI)	+	1*	»		
Озерный гольян	47°50'	р. Тола: г. Улан-Батор	1966 (IV-IX)	+	1-2*	Напек, Dulmaa, 1970		

Примечание. ЭИ. — экстенсивность инвазии; И.О. — индекс обилия; (+) — наличие паразитических копелед; система координат WGS 84.

* Интенсивность инвазии.

**АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ
ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ
ПАРАЗИТИЧЕСКИХ КОПЕПОД
И ИХ ХОЗЯЕВ**

Abramis brama
Abyssocottidae
Achtheres
A. extensus
A. percarum
A. sibirica
A. strigatus
Acipenser baerii
Arthropoda
Ascidicola
Asprocottus abyssalis
A. herzensteini
A. intermedius
A. platycephalus

Basanistes
B. briani
B. woskoboynikovi
Batrachocottus baicalensis
B. multiradiatus
B. nikolskii
B. talievi
Brachymystax lenok
Branchiata

Caligidae
Caligus
C. lacustris
Carassius auratus gibelio
C. carassius
Cecropinae
Chondracanthidae
Comephoridae
Comephorus baicalensis
C. dybowski
Copepoda
Copepoda parasitica
Coregonicola

C. baicalensis
Coregonidae
Coregonus
C. baicalensis
C. migratorius
C. peled
Cottidae
Cottinella boulegeri
Cottocomephorus alexandrae
C. grewingkii
C. inermis
Cottoidei
Crustacea
Cyclopoida
Cyphocottus eury stomus
C. megalops
Cyprinidae
Cypriniformes
Cyprinus rubrofuscus

Ergasilidae
Ergasilus
E. baicalensis
E. briani
E. minor
E. sieboldi
Esocidae
Esociformes
Esox lucius

Gadiformes

Henneguya cutanea
Hucho taimen

Leocottus kesslerii
Lepeophtheirus
Lernaea
L. ctenopharyngodontis

- L. cyprinacea*
L. elegans morpha *ctenopharyngodontis*
L. quadrinucifera
Lernaeidae
Lernaeopodidae
Leuciscus
L. idus
L. leuciscus baicalensis
Limnocottus
L. bergianus
L. godlewskii
L. pallidus
Lota lota
Lotidae

Monstrillidae
Myxidium rhodei
Myxobolus ellipsoids
M. muelleri

Neocottus thermalis

Oreoleuciscus humilis

Pandarinae
Paracottus knerii
Paraergasilus
P. rylovi
Parasitica
Perca fluviatilis
Percidae
Perciformes
Phoxinus phoxinus
Podoplea
Poecilostomatoida
Procottus
P. jeittelesii
P. gurwici
P. major
Pseudotracheliastes stellatus

Rutilus rutilus

Salmincola
- S. baicalensis*
S. californiensis
S. coregonorum
S. corpulentus
S. cottidarum
S. edwardsii
S. extensus
S. extumescens
S. lavaretus
S. longimanus
S. l. longimanus
S. l. sibiricum
S. mongolicus
S. omuli
S. salmoneus
S. strigatus
S. svetlanovi
S. thymalli
S. thymalli baicalensis
S. thymalli thymalli
Salmonidae
Salmoniformes
Salmonoidei
Scorpaeniformes
Siluridae
Siluriformes
Silurus asotus
Sinergasilus lienii
Siphonostomatoida
Spirosuturia sp.

Thymallidae
Thymallus
T. arcticus arcticus
T. baicalensis
T. baicalolenensis
T. brevipinnis
T. brevirostris
T. nigrescens
Tinca tinca
Tracheliastes
T. polycolpus

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	9
ГЛАВА 2. ФАУНА И РАЗНООБРАЗИЕ СОРЕПОДА PARASITICA БАЙКАЛА И ЕГО БАССЕЙНА	14
2.1. Аннотированный список фауны паразитических копепод Байкала	16
2.1.1. Систематический список достоверно зарегистриро- ванных видов	17
2.1.2. Виды, исключаемые из состава фауны Байкала	33
2.2. Таксономическое разнообразие паразитических ракооб- разных рыб и их распределение по зонам Байкала	34
2.3. Зоогеографический анализ	35
ГЛАВА 3. ЭКОЛОГИЯ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ КОПЕПОД	40
3.1. Локализация, или местообитание, паразитических рако- образных	40
3.2. Обонятельные ямки лососевидных рыб как местообита- ния особой экологической группы мезопаразитов рода <i>Salmincola</i>	41
3.3. Распределение раков <i>Ergasilus briani</i> и <i>E. sieboldi</i> в жабер- ном аппарате карповых рыб оз. Байкал	45
3.4. Гостальное распределение, специфичность паразитичес- ких копепод и взаимосвязь с эволюцией их хозяев	49
3.5. Особенности гостального распределения <i>E. sieboldi</i> среди карповых рыб в Чивыркуйском заливе оз. Байкал	53
3.6. Распределение паразитических копепод по возрастным груп- пам популяций рыб	53
3.7. Экологическая валентность <i>Sorepoda parasitica</i>	60
3.8. Пространственное распределение раков рода <i>Ergasilus</i>	61
3.8.1. Паразиты карповых рыб на трансекте «р. Селенга — дельта р. Селенга — оз. Байкал»	61
3.8.2. <i>Ergasilus sieboldi</i> плотвы в Чивыркуйском заливе оз. Байкал	64
3.9. Об экологической нише зоопаразитов на примере видов рода <i>Salmincola</i>	65

3.9.1. Особенности экологических ниш паразитов . . .	65
3.9.2. Локализация сальминкол у байкальского омуля .	68
3.9.3. Распределение <i>S. extumescens</i> и <i>S. extensus</i> по морфо- экологическим группам байкальского омуля . . .	68
3.9.4. Пространственное распределение <i>S. extumescens</i> и <i>S. extensus</i>	69
3.9.5. Распределение раков по возрастным группам бай- кальского омуля	72
ГЛАВА 4. ДИНАМИКА ЗАРАЖЕННОСТИ РЫБ ПАРАЗИТИЧЕ- СКИМИ КОПЕПОДАМИ	76
4.1. Сезонные изменения	76
4.2. Сезонные изменения зараженности <i>Ergasilus sieboldi</i> рыб Чивыркуйского залива Байкала	79
4.3. Многолетняя динамика	84
4.3.1. Зараженность байкальского омуля <i>S. extumescens</i> в Чивыркуйском заливе Байкала	84
4.3.2. Зараженность <i>S. thymalli</i> черного байкальского хариу- са оз. Байкал и косокольского хариуса оз. Хубсугу- л	86
4.3.3. Зараженность байкальского омуля и байкальского хариуса <i>E. sieboldi</i> в Чивыркуйском заливе Байкала	88
ГЛАВА 5. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В СИСТЕМАХ «СОРЕПОДА ПА- РАСИТА — РЫБЫ»	90
5.1. Микроморфологические реакции жабер рыб при инвазии <i>Ergasilus</i> ssp.	90
5.2. Гематологические реакции <i>Carassius auratus gibelio</i> на ин- вазию неспецифичного паразита <i>Lernaea elegans morpha</i> <i>ctenopharyngodontis</i>	95
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	99
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	118
ПРИЛОЖЕНИЕ	103
АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ПАРАЗИ- ТИЧЕСКИХ КОПЕПОД И ИХ ХОЗЯЕВ	149

CONTENTS

PREFACE	5
CHAPTER 1. MATERIALS AND METODS	9
CHAPTER 2. FAUNA AND DIVERSITY OF COPEPODA PARASITICA IN THE LAKE BAIKAL AND ITS BASIN	14
2.1. Annotated list of the copepods fauna of the lake Baikal	16
2.1.1. Systematic list of real species	17
2.1.2. Species excluding from the Baikal fauna	33
2.2. Taxonomic diversity of fishes' parasitic copepods and their distribution in Baikal zones	34
2.3. Zoogeographical analysis	35
CHAPTER 3. ECOLOGY OF PARASITIC COPEPODS	40
3.1. Localization or habitat of parasitic crustaceans	40
3.2. Nasal fossa of salmon fishes as a habitat of the genus <i>Salmincola</i> from the mesoparasites ecological group	41
3.3. Distribution of two cancers species <i>Ergasilus briani</i> and <i>E.</i> <i>sieboldi</i> in the branchial apparatus of the Lake Baikal cyprinid fishes	45
3.4. Hostal distribution and specificity of parasitic copepods and relationship with their host evolution	49
3.5. Peculiarities of <i>E. sieboldi</i> hostal distribution among cyprinid fishes of the Lake Baikal Chivyrkui Bay	53
3.6. Distribution of parasitic copepods among age groups of fishes populations	53
3.7. Ecological valence of Copepoda parasitica	60
3.8. Spatial distribution of the genus <i>Ergasilus</i> cancers	61
3.8.1. Spatial distribution of the genus <i>Ergasilus</i> cancers — parasites of cyprinid fishes along the transect «Selenga river – Selenga river delta – Lake Baikal»	61
3.8.2. Spatial distribution of <i>Ergasilus sieboldi</i> and roach in the Lake Baikal Chivyrkui Bay	64
3.9. About the zooparasites ecological niche by example of two species from the genus <i>Salmincola</i>	65
3.9.1. Features of parasites ecological niches	65
3.9.2. Localization of the genius <i>salmincola</i> on the baikal omul	68

3.9.3. Distribution of <i>S. extumescens</i> and <i>S. extensus</i> among baikal omul morphoecological groups	68
3.9.4. Spatial distribution of <i>S. extumescens</i> and <i>S. extensus</i>	69
3.9.5. Distribution of cancers among baikal omul age groups	72
CHAPTER 4. DYNAMIC OF FISHES INFESTATION WITH PARASITIC COPEPODS	76
4.1. Seasonal dynamic of fishes infestation with Copepods	76
4.2. Seasonal dynamic of fishes infestation with <i>Ergasilus sieboldi</i> in the Lake Baikal Chivyrkui Bay	79
4.3. Long-term dynamic	84
4.3.1. Long-term changes of the baikal omul infestation with <i>S. extumescens</i> in the Lake Baikal Chivyrkui Bay	84
4.3.2. Long-term changes of the baikal grayling infestation with <i>S. thymalli</i> in the Lake Baikal and hovsgol grayling in the Lake Hovsgol	86
4.3.3. Long-term changes of the baikal omul and the baikal grayling with <i>E. sieboldi</i> in the Lake Baikal Chivyrkui Bay	88
CHAPTER 5. INTERRELATIONS IN THE SYSTEMS «COPEPODA PARASITICA – FISHES»	90
5.1. Gill pathology reactions <i>Carassius auratus gibelio</i> of fishes during invasion of the <i>Ergasilus</i> ssp.	90
5.2. Hematological reactions of the goldfish to invasion of the nonspecific host <i>Lernaea elegans</i> morpha <i>ctenopharyngo- dontis</i>	95
CONCLUSION	99
REFERENCE	118
SAPPENDIX	103
ALPHABETIC INDEX OF LATIN NAMES OF PARASITIC COPEPODS AND FISHES	149

Научное издание

Бурдуковская Татьяна Геннадьевна
Пронин Николай Мартемьянович

**ВЕСЛОНОГИЕ РАКООБРАЗНЫЕ (CRUSTACEA: COPEPODA) –
ПАРАЗИТЫ РЫБ БАЙКАЛА И ЕГО БАССЕЙНА**

Редактор *Т.А. Никитина*
Художественный редактор *Л.В. Матвеева*
Художник *Н.А. Горбунова*
Технический редактор *Н.М. Остроумова*
Корректоры *И.Л. Малышева, Л.А. Анкушева*
Оператор электронной верстки *Р.Г. Усова*

Сдано в набор 07.05.13. Подписано в печать 00.00.13. Бумага ВХИ. Формат 60×90 1/16.
Офсетная печать. Гарнитура Times ET. Усл. печ. л. 9,5. Уч.-изд. л. 7,9. Тираж 300 экз. Заказ № 000.

Сибирская издательская фирма «Наука» АИЦ «Наука» РАН.
630007, Новосибирск, ул. Коммунистическая, 1.
ООО «Печатный дом – Новосибирск». 630084, Новосибирск, ул. Лазарева, 33/1.