

**Ж.Н. ДУГАРОВ, Д.Р. БАЛДАНОВА, Л.Д. СОНДУЕВА, Т.Г. БУРДУКОВСКАЯ,
Т.Р. ХАМНУЕВА, Л.В. ТОЛОЧКО, М.Д.-Д. БАТУЕВА, О.Б. ЖЕПХОЛОВА**

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН,
670047, Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6, Россия,
zhar-dug@biol.bscnet.ru, darima_baldanova@mail.ru, sondl@mail.ru, tburduk@yandex.ru,
khamnu@mail.ru, lar-tolochko@yandex.ru, badmm_@rambler.ru, o.zhepholova@yandex.ru

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКОЙ СИТУАЦИИ У БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ В ЧИВЫРКУЙСКОМ ЗАЛИВЕ ОЗЕРА БАЙКАЛ

Приведены результаты анализа многолетнего ряда наблюдений (1976–2018 гг.) за зараженностью паразитами байкальского омуля в Чивыркуйском заливе оз. Байкал. Байкальский омуль — один из самых экологически важных и ценных промысловых видов рыб оз. Байкал, доминирующий в структуре ихтиоценоза уникального водоема. Паразиты, отмечающиеся в каждый год исследований, выделены в группу ядра; остальные отнесены к сателлитным видам, среди них отдельно рассматриваются редкие виды. У байкальского омуля в Чивыркуйском заливе оз. Байкал отмечен 31 вид паразитов, семь видов составляют ядро его паразитофауны; 24 — отнесены к сателлитным, в их числе выделено 15 редких видов. Среди паразитов байкальского омуля наибольший интерес исследователей вызывает лентец чаечный, имеющий наибольшее эпидемиологическое значение в Бурятии. Жизненный цикл лентеца чаечного сложный, протекающий со сменой трех хозяев: первого промежуточного (веслоногие рачки), второго промежуточного (рыбы) и окончательного (рыбоядные птицы и млекопитающие, включая человека). Байкальский омуль является доминантным вторым промежуточным хозяином лентеца чаечного в оз. Байкал. Уровень зараженности омуля *Proteocephalus longicollis* и *Contracaecum osculatum* снижается, а лентецом чаечным — повышается при поднятии уровня воды в Байкале. Разнонаправленные тренды уровня зараженности байкальского омуля массовыми видами паразитов при изменениях уровня воды в Байкале подчеркивают значимость паразитологических данных для оценки состояния экосистемы уникального водоема.

Ключевые слова: многолетние изменения зараженности паразитами, ядро фауны паразитов, сателлитные виды, лентец чаечный, *Proteocephalus longicollis*, *Contracaecum osculatum*.

**Z.N. DUGAROV, D.R. BALDANOVA, L.D. SONDUEVA, T.G. BURDUKOVSKAYA,
T.R. KHAMNUEVA, L.V. TOLOCHKO, M.D.-D. BATUEVA, O.B. ZHEPKHOLOVA**

Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences,
670047, ul. Sakhyanovoi, 6, Russia, zhar-dug@biol.bscnet.ru, darima_baldanova@mail.ru,
sondl@mail.ru, tburduk@yandex.ru, khamnu@mail.ru, lar-tolochko@yandex.ru,
badmm_@rambler.ru, o.zhepholova@yandex.ru

LONG-TERM DYNAMICS OF THE PARASITOLOGICAL SITUATION IN THE BAIKAL OMUL IN THE CHIVYRKUISKY BAY OF LAKE BAIKAL

Presented are the results from analyzing a long-term series of observations (1976–2018) of the infection with parasites of the Baikal omul in the Chivyrkuisky Bay of Lake Baikal. Baikal omul (*Coregonus migratorius*) is one of the most ecologically important and valuable commercial fish species of Lake Baikal, dominating the structure of the ichthyocenosis of the unique reservoir. Parasites observed in each year of research are allocated to the core group; the others are classified as satellite species, and rare species are considered separately among them. There are 31 species of parasites in the Baikal omul in the Chivyrkui Gulf of Lake Baikal, seven species make up the core of its parasitofauna; 24 species are classified as satellite species, including 15 rare species. Among the parasites of the Baikal omul, of the greatest interest to researchers is *Dipyllobothrium dendriticum*, which has the highest epidemiological significance in Buryatia. The life cycle of the *D. dendriticum* is complex, proceeding with the change of three hosts: the first intermediate (Cyclopoida), the second intermediate (various fish species), and definitive ones (fish-eating birds and mammals, including humans). The Baikal omul is the dominant second intermediate host of *D. dendriticum* in Lake Baikal. The level of infection of the Baikal omul with *Proteocephalus longicollis* and *Contracaecum osculatum* decreases, whereas it increases with *D. dendriticum* when the water level in Baikal rises. The multidirectional trends

in the level of infection of the Baikal omul with mass species of parasites due to changes of the water level in Lake Baikal emphasize the importance of parasitological data for assessing the state of the ecosystem of a unique reservoir.

Keywords: long-term changes in parasite infection, core of the parasite fauna, satellite species, *Diphyllbothrium dendriticum*, *Proteocephalus longicollis*, *Contracaecum osculatum baicalensis*.

ВВЕДЕНИЕ

Работы по многолетнему ряду наблюдений за видовым составом и показателями зараженности паразитов рыб в водоемах единичны, среди них выделяется исследование К.Р. Кеннеди по фауне кишечных гельминтов европейского угря в небольшой реке на протяжении 12 лет [1]. В отдельных работах анализируются изменения видового состава и численности паразитов рыб в водоемах за многолетний промежуток времени путем сопоставления данных, полученных ранее другими исследователями, и результатов последних лет. Такие сравнения характеризуются большими разрывами между сопоставляемыми данными (десятки лет), тем не менее они позволяют выявить общие тенденции изменений в составе и численности паразитов рыб [2–4].

С 1976 г. уже несколько поколений сотрудников лаборатории паразитологии и экологии гидробионтов Института общей и экспериментальной биологии (ИОЭБ) СО РАН проводят исследования паразитов рыб в Чивыркуйском заливе на постоянных станциях.

Байкальский омуль (*Coregonus migratorius*) (Georgi, 1775) является одним из самых экологически важных и ценных промысловых видов рыб оз. Байкал, представлен здесь тремя морфоэкологическими группами: прибрежной, пелагической и придонно-глубоководной [5]. Вылов байкальского омуля на протяжении длительного времени (1931–1962 гг.) составлял больше половины от общей добычи рыб в оз. Байкал [6]. Доминирование в структуре ихтиоценоза оз. Байкал создает предпосылки для существенного значения байкальского омуля в функционировании жизненных циклов ряда видов паразитов.

Вся акватория Чивыркуйского залива оз. Байкал входит в состав Забайкальского национального природного парка. Особенности морфометрии, температурного и ледового режимов, ряд гидробиологических характеристик позволяют рассматривать Чивыркуйский залив как акваторию с природной сменой участков разной трофности (в направлении с юга на север): эвтрофного, мезотрофного, олиготрофного и ультраолиготрофного [7].

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Анализ многолетних изменений зараженности байкальского омуля паразитами в Чивыркуйском заливе оз. Байкал проведен по результатам исследований в летний сезон 1976–2018 гг. с отдельными разрывами между годами. Пробы байкальского омуля (15–25 экз.) брались из сетных уловов, в которых преобладали особи в возрасте от 4+ до 6+ лет.

По локализации в организме хозяина среди паразитов различают экто- и эндопаразитов: первые обитают на внешних покровах рыб, на жабрах, в обонятельных ямках рыб; вторые — во внутренних органах рыб [8]. Паразиты разделены на виды ядра (core species) и сателлитные (satellite species) по И. Хански [9]. К видам ядра отнесены паразиты, отмечающиеся ежегодно с высокой интенсивностью, к сателлитным — не каждый год с невысокой интенсивностью. Среди сателлитных видов выделены редкие паразиты, обнаруженные в единичное число лет (не более 5 за 35 лет исследований) с низкой интенсивностью. Виды паразитов байкальского омуля по характеру жизненного цикла разделены на две группы: автогенные — виды, завершающие жизненный цикл в пределах гидробиоценоза; аллогенные — используют рыб и беспозвоночных как промежуточных хозяев, заканчивая развитие в птицах, покидающих водоемы [10]. По приуроченности к определенным видам хозяев паразиты дифференцированы на специалистов и генералистов: первые приурочены к одному виду, роду или семейству хозяина; вторые — к нескольким семействам хозяев [11].

Сбор и камеральную обработку паразитологического материала осуществляли по общепринятым методам [12]. Статистическая обработка результатов проведена с использованием программного пакета Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В фауне паразитов байкальского омуля из Чивыркуйского залива оз. Байкал насчитывается 33 вида из восьми классов: 1) миксоспоридии (Myxosporaea) — *Myxidium omuli* (Zaika, 1965), отмечали В.Е. За-

ика [13] и Н.М. Пронин [14]), нами в летний сезон с 1976 по 2018 г. не зарегистрирован; *Leptotheca subsphaerica* (Zaika, 1965), обнаруживали В.Е. Заика [13] и Н.М. Пронин [14]), нами в летний сезон с 1976 по 2018 г. не зарегистрирован; *Henneguya zschokkei* (Gurley, 1894), *Chloromyxum coregoni* (Bauer, 1948) (у байкальского омуля отмечается впервые); 2) сосущие инфузории (Suctorina) — *Capriniana piscium* (Bütschli, 1889); 3) кругоресничные инфузории (Peritricha) — апиосома (*Apiosoma* sp.), триходина (*Trichodina* sp.) (у байкальского омуля в природных условиях отмечается впервые); 4) цестоды (Cestoda) — эуботриум (*Eubothrium crassum*, Bloch, 1779), лентец чаечный (*Diphyllbothrium dendriticum*, Nitzsch, 1824) (плероцеркоиды), лентец малый (*D. ditremum*, Creplin, 1825) (плероцеркоиды), циатопцефалус (*Cyathocephalus truncatus*, Pallas, 1781), протеоцефалус (*Proteocephalus longicollis*, Zeder, 1800), триенофорус краскус (*Triaenophorus crassus*, Forel, 1868) (плероцеркоиды), триенофорус нодулозус (*T. nodulosus*, Pallas, 1781) (плероцеркоиды); 5) трематоды (Trematoda) — крепидостомум (*Crepidostomum farionis*, Müller, 1780), филлодистомум (*Phyllodistomum umblae*, (Fabricius, 1780) (syn. *P. conostomum* (Olsson, 1876)), *Diplostomum helveticum* Dubois, 1929) (метацеркарии), *D. paraspithaceum* (Shigin, 1965) (метацеркарии), тилодельфис (*Tylodelphys clavata*, Nordmann, 1832) (метацеркарии), ихтиокотилурус (*Ichthyocotylurus erraticus*, Rudolphi, 1809) (метацеркарии), 6) нематоды (Nematoda) — цистидиколы фарионис (*Cystidicola farionis* Fischer, 1798); контрацекум (*Contracaecum osculatum baicalensis*, Mosgovoy et Ryjikov, 1950) (личинки III стадии), рафидаскарис (*Raphidascaris acus*, Bloch, 1779) (личинки), аскарофис (*Ascarophis skrjabini*, Layman, 1933), филонема (*Philonema sibirica*, Bauer, 1946), камаллянус (*Camallanus lacustris*, Zoega, 1776) (у байкальского омуля отмечается впервые); 7) скребни (*Palaeacanthocephala*) — *Pseudoechinorhynchus borealis* (Linstow, 1901), *Metechinorhynchus salmonis* (Müller, 1780); 8) паразитические ракообразные (Crustacea) — *Salmincola extumescens* (Gadd, 1901), *S. extensus* (Kessler, 1868), *S. lavaretus* (Burdakovskaya et Pronin, 2010); эргасилус (*Ergasilus sieboldi*, Nordmann, 1832); параэргасилус (*Paraergasilus rylovi*, Markewitsch, 1937) [13–17] (см. таблицу).

Большинство видов (23) являются эндопаразитами со сложным циклом развития, включающим промежуточных хозяев (микроспоридии, цестоды, трематоды, нематоды и скребни); восемь видов — эктопаразиты с прямым циклом развития (сосущие инфузории, кругоресничные инфузории, паразитические ракообразные). Среди паразитов байкальского омуля преобладали автогенные виды — 25; аллогенных — шесть видов. Генералисты составляют большую часть видов паразитов — 25, к специалистам относятся шесть видов.

Отмеченный 31 вид паразитов байкальского омуля (микроспоридии *Myxidium omuli* и *Leptotheca subsphaerica* нами не регистрировались) разделен на две группы: ядро (семь видов) и сателлитные (24), среди которых выделены редкие (15) (см. таблицу).

Среди семи видов ядра паразитофауны байкальского омуля в Чивыркуйском заливе доминирует протеоцефалус (см. таблицу). Окончательными его хозяевами, помимо омуля, являются и другие лососевидные рыбы (байкальский сиг (*Coregonus baicalensis*, Dybowski, 1874); ленок (*Brachymystax lenok*, Pallas, 1773), таймень (*Hugo taimen*, Pallas, 1773)) из оз. Байкал [18]. Основным же дефинитивным хозяином протеоцефалуса в Байкале можно считать омуля, если принять во внимание и высокую зараженность этим гельминтом, и значительную численность его в озере. Кроме лососевидных рыб, протеоцефалус зарегистрирован также у рогатковых рыб оз. Байкал: желтокрылки (*Cottocomphorus grewingkii*, (Dybowski, 1874), длиннокрылой широколобки (*Cottocomphorus inermis*, Jakowlew, 1890), малой голомянки (*Comephorus dybowski*, Korotneff, 1904); большой голомянки (*C. baicalensis*, Pallas, 1776), песчаной широколобки (*Leocottus kesslerii*, Dybowski, 1874), байкальской большеголовой широколобки (*Batrachocottus baicalensis*, Dybowski, 1874), пестрокрылой широколобки (*B. multiradiatus*, Berg, 1907); жирной широколобки (*B. nikolskii*, Berg, 1900); плоской широколобки (*Limnocottus bergianus*, Taliev, 1935); красной широколобки (*Procottus jeittelesii*, Dybowski, 1874); шершавой широколобки (*Asprocottus herzensteini*, Berg, 1906); горбатой широколобки (*Cyphocottus megalops*, Gratzianow, 1902); узкой широколобки (*Limnocottus pallidus*, Taliev, 1955) [13]. Гемипопуляция протеоцефалуса у желтокрылки в течение всего года состоит только из нестробилированных червей, последующего развития цестоды в этом хозяине не происходит, т. е. желтокрылка является в жизненном цикле протеоцефалуса в оз. Байкал паратеническим хозяином [18]. Другие из вышеперечисленных видов широколобок и голомянки также могут быть паратеническими хозяевами протеоцефалуса в Байкале.

Установлена отрицательная корреляция между индексом обилия протеоцефалуса у байкальского омуля в Чивыркуйском заливе и среднегодовым уровнем воды в Байкале ($p < 0,01$) (рис. 1). Наличие такой связи способствует ряд факторов. Во-первых, байкальская эпишура (*Epishura baicalensis*, Sars, 1900), самый массовый вид зоопланктона в оз. Байкал, является первым промежуточным хозяином протеоцефалуса. Во-вторых, эпишура обитает от поверхности до самых глубин в Байкале. В-третьих,

Паразиты байкальского омуля в Чивыркуйском заливе оз. Байкал
в многолетнем ряду наблюдений (экстенсивность инвазии, %)

Виды паразитов	Атрибуты вида	Годы				
		1976–1982	1983–1984, 1986, 1989–1992	1993–1995, 1997–2000	2001–2007	2008–2010, 2013, 2015, 2017–2018
Виды ядра						
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	С, ЭН, АВ / Г	19,1	37,4	29,0	27,3	22,1
<i>Proteocephalus longicollis</i>	С, ЭН, АВ / Г	74,7	81,5	77,4	88,1	80,0
<i>Diphyllbothrium dendriticum</i>	С, ЭН, АЛ / Г	69,8	70,7	74,0	77,2	70,4
<i>Diphyllbothrium ditremum</i>	С, ЭН, АЛ / Г	30,9	14,7	28,0	49,7	38,5
<i>Phyllodistomum umblae</i>	С, ЭН, АВ / СП	36,9	39,3	34,6	37,5	40,0
<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i>	С, ЭН, АВ / Г	42,5	29,6	15,7	16,5	18,4
<i>Salmincola extumescens</i>	П, ЭК, АВ / СП	13,9	11,8	11,8	17,9	13,6
Сателлитные виды						
<i>Eubothrium crassum</i>	С, ЭН, АВ / Г	4,8	8,6	4,7	2,8	7,2
<i>Triaenophorus crassus</i>	С, ЭН, АВ / Г	7,6	6,3	2,1	9,5	7,1
<i>Diplostomum helveticum</i> + <i>D. paraspithaceum</i>	С, ЭН, АЛ / Г	8,1	16,2	9,5	11,4	21,6
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	С, ЭН, АЛ / Г	37,5	7,3	23,0	38,0	30,0
<i>Pseudoechinorhynchus borealis</i> + <i>Metechinorhynchus salmonis</i>	С, ЭН, АВ / Г	0,9	0,7	0,7	1,7	3,6
<i>Salmincola extensus*</i>	П, ЭК, АВ / СП	—	2,2	0	2,8	9,3
<i>Salmincola lavaretus**</i>	П, ЭК, АВ / СП	—	—	—	—	10,2
Редкие виды						
<i>Henneguya zschokkei</i>	С, ЭН, АВ / Г	3,8	—	4,5	4,0	5,0
<i>Chloromyxum coregoni</i>	С, ЭН, АВ / СП	—	—	—	12,7	13,3
<i>Capriniana piscium</i>	П, ЭК, АВ / Г	—	—	—	8,8	—
<i>Apiosoma</i> sp.	П, ЭК, АВ / Г	5,9	—	4,0	—	—
<i>Trichodina</i> sp.	П, ЭК, АВ / Г	—	—	—	4,8	—
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	С, ЭН, АВ / Г	—	—	—	4,0	—
<i>Crepidostomum farionis</i>	С, ЭН, АВ / Г	—	—	12,0	20,0	—
<i>Tylodelphys clavata</i>	С, ЭН, АЛ / Г	2,6	—	—	4,0	—
<i>Cystidicola farionis</i>	С, ЭН, АВ / Г	4,2	—	—	5,9	4,0
<i>Raphidascaris acus</i>	С, ЭН, АВ / Г	1,9	—	4,0	—	6,2
<i>Ascarophis skrjabini</i>	С, ЭН, АВ / Г	3,2	—	5,0	5,9	4,0
<i>Philonema sibirica</i>	С, ЭН, АВ / СП	1,9	4,0	—	3,9	3,3
<i>Camallanus lacustris</i>	С, ЭН, АВ / Г	—	—	—	—	2,9
<i>Ergasilus sieboldi</i>	П, ЭК, АВ / Г	—	4,3	—	—	—
<i>Paraergasilus rylovi</i>	П, ЭК, АВ / Г	—	—	—	6,5	—

Примечание. П — паразит с прямым циклом развития (без промежуточных хозяев); С — паразит со сложным циклом развития (с промежуточными хозяевами); Эн — эндопаразит; Эк — эктопаразит; Ал — аллогенный вид; Ав — автогенный вид; Г — вид-генералист; Сп — вид-специалист. Прочерк — паразит не отмечался.

* Наблюдения за зараженностью байкальского омуля ведутся с 1983 г.

** Вид описан в 2010 г. [26]. Для редких видов указана экстенсивность инвазии в годы их регистрации.

эпишура является массовым объектом питания как омуля, так и желтокрылки, длиннокрылой широколобки, пелагической амфиподы макрогектопуса Браницкого (*Macrohectopus branickii*, Dybowski 1874) и планктонного ракообразного (*Cyclops kolensis*, Lilljeborg, 1901), в свою очередь входящих в основу питания омуля [19, 20]. В-четвертых, и омуль, и эпишура избегают повышенных температур воды (13–17 °C) [5].

Из двух цестод рода *Diphyllbothrium* (*D. dendriticum* и *D. ditremum*), паразитирующих у байкальского омуля, эпидемиологическое значение имеет первый из них. Развитие лентеца малого у человека при заражении идет по абортивному типу. Цестода паразитирует кратковременно (до шести суток)

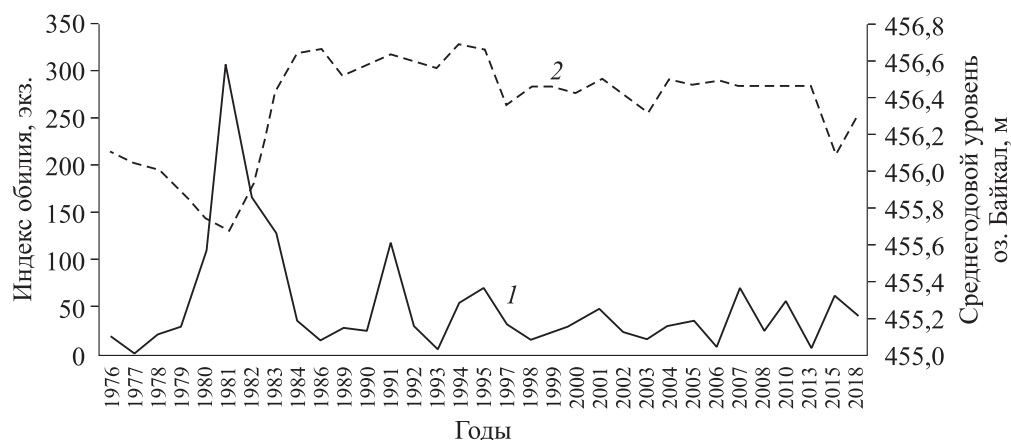


Рис. 1. Динамика зараженности байкальского омуля в Чивыркуйском заливе цестодой протеоцефалюс (индекс обилия, экз.) и изменения среднегодового уровня воды в оз. Байкал на протяжении 1976–2018 гг.

1 — индекс обилия, экз.; 2 — среднегодовой уровень оз. Байкал, м.

и, не достигая половозрелого состояния, покидает неспецифичного хозяина [21]. Байкальский омуль является доминантным вторым промежуточным хозяином лентеца чаечного, и уровень его зараженности может играть существенную роль в эпидемиологии дифиллоботриоза населения Прибайкалья. Первыми промежуточными хозяевами дифиллоботриид в оз. Байкал являются планктонные ракообразные *Cyclops kolensis* (спонтанно); *C. strenuus* (Fischer, 1851); *Macrocyclops albidus* (Jurine, 1820), *Mesocyclops leucarti* (Claus, 1857), *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851), *Diaptomus incongruens* (Poppe, 1888) (в эксперименте). Лентец чаечный и лентец малый отмечены у желтокрылки, длиннокрылой и горбатой широколобок в оз. Байкал; анатомо-гистологические особенности строения плероцеркоидов этих дифиллоботриумов позволили выдвинуть предположение о выполнении данными рогатковыми рыбами функции паратенических хозяев лентеца чаечного и лентеца малого [18]. Возможно участие этих рогатковых рыб в поддержании численности дифиллоботриумов в старшевозрастных группах байкальского омуля. Выявлена положительная корреляция между индексом обилия лентеца чаечного у байкальского омуля в Чивыркуйском заливе и среднегодовым уровнем воды в Байкале ($p < 0,05$) (рис. 2).

Окончательными хозяевами цистоцефалюса в оз. Байкал являются лососевидные виды рыб: таймень, ленок, байкальский сиг, байкальские хариусы (*Thymallus baicalensis*, Dybowski, 1874, и *Thymallus brevipinnis*, Svetovidov, 1931); байкальский омуль. Промежуточные хозяева цистоцефалюса — амфипо-



Рис. 2. Динамика зараженности байкальского омуля в Чивыркуйском заливе цестодой лентец чаечный (индекс обилия, экз.) и изменения среднегодового уровня воды в оз. Байкал на протяжении 1976–2018 гг.

1, 2 — см. рис. 1.

ды *Poekilogammarus pictus* (Dybowsky, 1874), *Eulimnogammarus fuscus* (Dybowsky, 1874), *Pallasea cancellus* (Pallas, 1772) в Чивыркуйском заливе оз. Байкал и *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и *Pallasea cancelloides* (Gerstfeldt, 1858) в Иркутском водохранилище [22]. Зараженность омуля циацефалюсом меньше, чем лентеом чаечным и протеоцефалюсом. Это связано с существенно меньшим значением литоральных и сублиторальных амфипод родов *Poekilogammarus*, *Eulimnogammarus*, *Pallasea* (промежуточных хозяев циацефалюса) в питании омуля по сравнению с планктонными ракообразными и молодью рыб (промежуточных и паратенических хозяев лентеца чаечного и протеоцефалюса).

Вопрос о жизненном цикле контрацекума в оз. Байкал остается дискуссионным. В результате обстоятельного экспериментального исследования было установлено, что жизненный цикл *Contracaecum osculatum* в Балтийском море (контрацекум в Байкале является его подвидом) является поликсенным: дефинитивный хозяин (серый тюлень (*Halichoerus grypus grypus*, Fabricius, 1791)) — паратенические хозяева (ракообразные) — первые промежуточные хозяева (колюшки и другие мелкие рыбы) — вторые промежуточные хозяева (треска (*Gadus morhua callarias*, Linnaeus, 1758) и другие крупные рыбы) [23]. Из ракообразных на зараженность личинками контрацекума были исследованы гаммариды (тысячи экземпляров придонных и донных амфипод 53 видов, а также пелагического бокоплава макрогектопуса Браницкого из Чивыркуйского залива и других участков Байкала) — личинки контрацекума не были отмечены [22]. Среди рыб его личинки зарегистрированы, помимо омуля, еще у 15 видов рыб: лососевидных (байкальские хариусы (*Thymallus baicalensis*, Dybowski, 1874, и *Thymallus brevipinnis*, Svetovidov, 1931), байкальский сиг, ленок), рогатковых (длиннокрылая широколобка, желтокрылка, горбатая широколобка, песчаная широколобка, плоскоголовая широколобка (*Asprocottus platycephalus*, Taliev, 1955); жирная широколобка, каменная широколобка (*Paracottus knerii*, Dybowski, 1874), байкальская большеголовая широколобка), голомянковых (большая и малая голомянки) и налима (*Lota lota*, Linnaeus, 1758) [13, 18, 24].

В оз. Байкал молодь омуля (от 0+ до 2+) не заражена личинками контрацекума. Индекс обилия этой нематоды у омуля постепенно повышается в возрастных группах от 3+ до 7+, значительно увеличивается с возраста 8+ и остается на этом уровне в последующих возрастных группах. Увеличение зараженности контрацекумом в возрастном ряду омуля соответствует наращиванию потребления им рогатковых и голомянковых рыб [25]. Такую зависимость между динамикой зараженности контрацекумом и изменением потребления рыб по возрастным группам хозяина можно объяснить пассажированием личинок контрацекума от рогатковых и голомянковых рыб к омулю [17]. Установлена отрицательная корреляция между индексом обилия контрацекума у байкальского омуля в Чивыркуйском заливе и среднегодовым уровнем воды в Байкале ($p < 0,01$) (рис. 3).

У байкальского омуля выявлено три вида паразитических раков рода *Salmincola*: *Salmincola extumescens*, *S. extensus* и *S. lavaretus*. Все три вида — специфичные паразиты байкальского омуля. Из них первый отнесен нами к видам ядра, поскольку отмечается во все годы исследований. *Salmincola ex-*

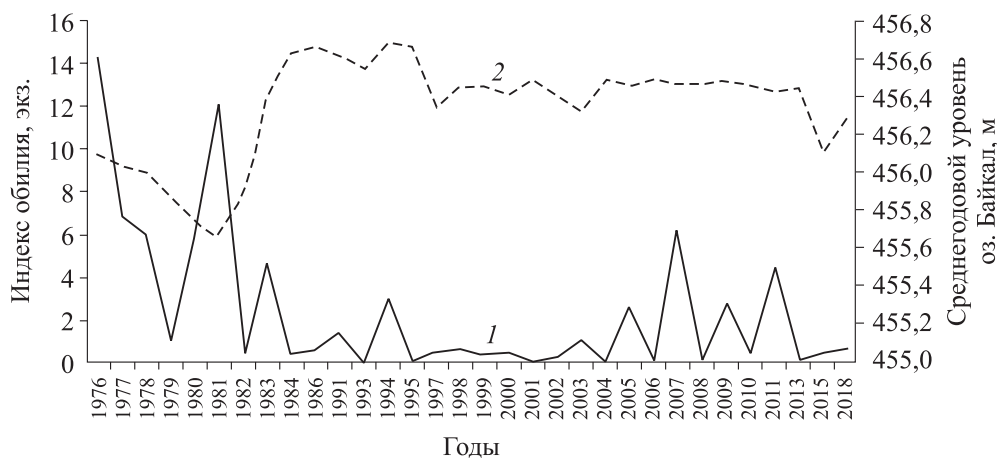


Рис. 3. Динамика зараженности байкальского омуля в Чивыркуйском заливе нематодой контрацекум (индекс обилия, экз.) и изменения среднегодового уровня воды в оз. Байкал на протяжении 1976–2018 гг.

1, 2 — см. рис. 1.

tensus и *S. lavaretus* внесены нами в сателлитные виды, так как обнаруживались не во все годы исследований. Последний вид описан в 2010 г. [26], и поэтому отмечался нами только с этого года. *Salmincola extensus* регистрировался в наших пробах омуля гораздо реже, чем *S. extumescens*, так как исследовались преимущественно особи омуля в возрасте от 4+ до 6+, а зараженность первым рачком максимальна у хозяина в возрасте от 0+ до 2+, значительно снижается в возрасте от 3+ до 5+ и с возраста 6+ *S. extensus* не отмечается. В противоположность этому, *Salmincola extumescens* отсутствует у младшевозрастного омуля (от 0+ до 2+), появляется у рыб в возрасте 3+. Зараженность этим рачком стабильна в последующих возрастных группах, которые являются наиболее массовыми в сетных уловах и преимущественно исследовались нами. Два вида раков изолированы друг от друга по локализации: *Salmincola extumescens* — жаберная полость, верхняя часть сочленения жаберной дужки и жаберной крышки; *S. extensus* — мышечная ткань у основания грудных, брюшных, спинного, анального, жирового и хвостового плавников. В результате расхождения по локализации и приуроченности в целом к разным возрастным группам хозяина *Salmincola extensus* и *S. extumescens*, за редчайшим исключением, не встречаются совместно у одной особи байкальского омуля. Установлено расхождение по зараженности двумя видами раков в зависимости от глубины обитания хозяина: уменьшение *Salmincola extumescens* и, наоборот, увеличение *S. extensus* с увеличением глубины. У двух видов паразитических рачков рода *Salmincola* отчетливо проявляются механизмы снижения межвидовой конкуренции за счет расхождения: по локализации в организме хозяина (на уровне особей); по возрастным группам байкальского омуля (на уровне популяции); по численности в зависимости от глубины обитания хозяина (на уровне популяции) [27].

Триенофорус крассус, отнесенный нами к сателлитным видам, имеет эпизоотическое значение, поскольку является возбудителем мышечного триенофороза рыб, особенно патогенного для молоди лососевых и сиговых. В Чивыркуйском заливе оз. Байкал уровень зараженности плероцеркоидами триенофоруса крассус сиговых рыб с 1976 по 2018 г. не вызывал опасений: экстенсивность инвазии байкальского омуля не превышала 23,6 %; интенсивность не более 6 экз.; экстенсивность инвазии байкальского сига до 5 %. Вместе с тем следует принять во внимание, что в 1954 г. в Чивыркуйском заливе был отмечен повышенный уровень зараженности байкальского омуля триенофорусом крассус (экстенсивность инвазии 44,4 %; интенсивность 1–9 экз.) [28]. Это не позволяет исключать повторения подобной ситуации в дальнейшем.

Большинство видов паразитов байкальского омуля отнесено нами к редким видам. Редкость трематоды *Crepidostomum farionis* у байкальского омуля отмечена Э.М. Ляйманом [29] и Н.М. Прониным [14]. Вероятно, что цикл развития этой трематоды экологически связан с байкальскими хариусами; креpidостомум упомянут в списке ядра фауны паразитов байкальских хариусов [16].

Следующим редким видом паразита у байкальского омуля является нематода *Raphidascaris acus*. Единственное упоминание о заражении печени байкальского омуля (в бухте Дагары, 1975 г.) содержится в работе Н.М. Пронина [14]. В жизненном цикле этой нематоды бентосные беспозвоночные выполняют функции паратенических хозяев, а рыбы (более 70 видов), в основном карповые, — промежуточных [29]. Личинки рафидаскариса, локализующиеся в печени байкальского омуля, отмечены с низкой экстенсивностью в три летних сезона (1982, 1997 и 2017 гг.). Единственный экземпляр имаго *Raphidascaris acus*, локализовавшийся в кишечнике байкальского омуля в Чивыркуйском заливе, зарегистрирован нами в 2013 г. Это первый случай обнаружения имаго данной нематоды у байкальского омуля.

В 2010 г. у байкальского омуля впервые обнаружена нематода *Camallanus lacustris*. Промежуточными хозяевами этой нематоды являются копеподы, окончательные хозяева — рыбы, преимущественно окуневые [30]. Заражение омуля этой нематодой могло произойти во время эпизодического нагула в бухтах, в которых обитают окунь и копеподы, зараженные личинками камаллануса.

Ergasilus sieboldi является паразитом преимущественно карповых рыб и крайне редко отмечается у байкальского омуля. Омуль может заразиться им от карповых рыб, или во время нагула в бухтах с высоким прогревом воды, что совсем несвойственно омулю, или во время миграции плотвы, ельца и язя в сторону открытого Байкала [27], что нехарактерно для этих карповых рыб.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В фауне паразитов байкальского омуля из Чивыркуйского залива оз. Байкал насчитывается 33 вида из восьми классов; в наших пробах с 1976 по 2018 г. отмечен 31 вид (миксоспоридии *Myxidium omuli* и *Leptotheca subsphaerica*, упоминаемые в литературе, нами не обнаруживались). Отмеченные на про-

тяжении 1976–2018 гг. в каждый год исследований (из 35) семь видов паразитов (циатоцефалюс, протеоцефалюс, лентец чаечный, лентец малый, филлодистомум, контрацекум, *Salmincola extumescens*) выделены в ядро фауны.

Между изменениями уровня воды в оз. Байкал и показателями зараженности тремя видами ядра паразитофауны байкальского омуля в вышеуказанные годы отмечены разнонаправленные соотношения: при поднятии уровня воды степень зараженности протеоцефалюсом и контрацекумом снижается, а лентецом чаечным — повышается. Приведенные результаты по многолетним изменениям зараженности паразитами байкальского омуля в Чивыркуйском заливе оз. Байкал демонстрируют информативность и перспективность для оценки состояния экосистемы уникального озера при изменениях уровня воды в нем.

Работа выполнена в рамках тем госзадания (AAAA-A17-117011810039-4 и FWSM-2021-0006 «Изменения уровня озера Байкал: влияние на сообщества микроорганизмов, паразитофауну гидробионтов, почвенный и растительный покров, животный мир мелководных и прибрежных экосистем озера, расположенных на территории Республика Бурятия»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Kennedy C.R. Long-term and seasonal changes in composition and richness of intestinal helminth communities in eels *Anguilla anguilla* of an isolated English river // *Folia Parasitologica*. — 1997. — Vol. 44. — P. 267–273.
- Жохов А.Е., Пугачева М.Н. Изменение видового состава и численности некоторых гельминтов рыб в Рыбинском водохранилище за 50 лет // *Биология внутренних вод*. — 1996. — № 1. — С. 62–72.
- Соусь С.М., Зайцев В.Ф. Влияние экологических факторов на формирование паразитофауны окуня (*Perca fluviatilis*) в годы с разным уровнем обводнения озера Сартлан (юг Западной Сибири) // *Паразитология*. — 2009. — Т. 43, № 3. — С. 193–205.
- Дугаров Ж.Н., Бурдуковская Т.Г., Батуева М.Д., Балданова Д.Р., Сондуева Л.Д., Жепхолова О.Б., Мазур О.Е. Изменения видового состава паразитов окуня *Perca fluviatilis* оз. Гусиное (бассейн оз. Байкал) вследствие депрессии и последующего восстановления численности хозяина // *Экология*. — 2018. — № 3. — С. 220–224.
- Смирнов В.В., Шумилов И.П. Омули Байкала. — Новосибирск: Наука, 1974. — 160 с.
- Рыбы озера Байкал и его бассейна. — Улан-Удэ: Изд-во Бурят. науч. центра СО РАН, 2007. — 284 с.
- Пронин Н.М. Экологические и гидропаразитологические исследования на Байкальском эколого-гидробиологическом стационаре «Монахово»: ретроспектива и задачи // Современное состояние, проблемы и перспективы развития особо охраняемых природных территорий Байкальского региона. — Улан-Удэ: Изд-во Бурят. гос. ун-та, 2012. — С. 93–99.
- Догель В.А. Общая паразитология. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1962. — 464 с.
- Hanski I. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis // *Oikos*. — 1982. — Vol. 38. — P. 210–221.
- Esch G.W., Kennedy C.R., Bush A.O., Aho J.M. Patterns in helminth communities in freshwater fish in Great Britain: alternative strategies for colonization // *Parasitology*. — 1988. — Vol. 96. — P. 519–532.
- Kennedy C.R., Bush A.O. The relationship between pattern and scale in parasite communities: a stranger in a strange land // *Parasitology*. — 1994. — Vol. 109, N 2. — P. 187–196.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. — Л.: Наука, 1985. — 121 с.
- Зайка В.Е. Паразитофауна рыб озера Байкал. — М.: Наука, 1965. — 106 с.
- Пронин Н.М. Паразиты и болезни омуля // *Экология, болезни и разведение байкальского омуля*. — Новосибирск: Наука, 1981. — С. 114–159.
- Догель В.А., Боголепова И.И., Смирнова И.В. Паразитофауна рыб озера Байкал и ее зоогеографическое значение // *Вестн. Ленингр. ун-та*. — 1949. — № 7. — С. 13–34.
- Русинек О.Т. Паразиты рыб озера Байкал (фауна, сообщества, зоогеография, история формирования). — М.: Т-во науч. изданий «КМК», 2007. — 571 с.
- Дугаров Ж.Н., Пронин Н.М. Динамика сообществ паразитов в возрастном ряду байкальского омуля *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775) // *Изв. РАН. Сер. биол.* — 2013. — № 5. — С. 592–604.
- Динамика зараженности животных гельминтами / Ред. Н.М. Пронин. — Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО АН СССР, 1991. — 202 с.
- Афанасьева Э.Л. Биология байкальской эпишуры. — Новосибирск: Наука, 1977. — 144 с.
- Сорокина А.А., Пенькова О.Г., Петерс О.К. Питание разновозрастного омуля в летний период // *Экология, болезни и разведение байкальского омуля*. — Новосибирск: Наука, 1981. — С. 97–107.
- Сердюков А.М. Дифиллоботрииды Западной Сибири. — Новосибирск: Наука, 1979. — 120 с.
- Пронин Н.М., Ринчино В.Л., Кудряшов А.С., Бекман М.Ю. О промежуточных хозяевах цестоды *Cyatocephalus truncatus* в водоемах Байкало-Ангарского бассейна // *Труды Гельминтол. лаборатории АН СССР*. — 1986. — Т. 34. — С. 72–79.

23. **Køie M., Fagerholm H.-P.** The life cycle of *Contracaecum osculatum* (Rudolphi, 1802) sensu stricto (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae) in view of experimental infections // *Parasitology Research*. — 1995. — Vol. 81. — P. 481–489.
24. **Кудряшов А.С., Пронин Н.М., Шахматова В.И.** Динамика зараженности личинками *Contracaecum osculatum baicalensis* омуля и хариуса в оз. Байкал // *Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции*. — Новосибирск: Наука, 1990. — С. 31–40.
25. **Гурова Л.А., Пастухов В.Д.** Питание и пищевые взаимоотношения пелагических рыб и нерпы Байкала. — Новосибирск: Наука, 1974. — 188 с.
26. **Бурдуковская Т.Г., Пронин Н.М.** Новые виды паразитических копепод рода *Salmincola* (Copepoda, Lernaeopodidae) из обонятельных ямок хариусовых (Thymallidae) и сиговых (Coregonidae) рыб бассейна оз. Байкал // *Изв. Иркутского гос. ун-та. Сер. Биология. Экология*. — 2010. — Т. 3, № 2. — С. 20–29.
27. **Бурдуковская Т.Г., Пронин Н.М.** Веслоногие ракообразные (Crustacea: Copepoda) — паразиты рыб Байкала и его бассейна. — Новосибирск: Наука, 2013. — 156 с.
28. **Богданова Е.А.** Паразиты сига и омуля озера Байкал // *Известия ВНИИОРХ*. — 1957. — Т. 42. — С. 315–322.
29. **Ляйман Э.М.** Паразитические черви рыб оз. Байкал // *Труды Байкал. лимнол. станции АН СССР*. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1933. — Т. 4. — С. 5–98.
30. **Пугачев О.Н.** Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи. — СПб., 2004. — Т. 304. — 250 с. — (Труды Зоолог. ин-та РАН).

Поступила в редакцию 29.06.2022

После доработки 20.07.2022

Принята к публикации 03.10.2022