

УДК 576.895

ПАРАЗИТОФАУНА ПЕСЧАНОЙ И КАМЕННОЙ ШИРОКОЛОБОК (SCORPAENIFORMES, COTTIDAE) ИЗ ОЗЕРА БАЙКАЛ (ОБЗОР РЕЗУЛЬТАТОВ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЙ)

© 2023 г. О. Т. Русинек*

Байкальский музей СО РАН,
Иркутская область, ул. Академическая, 1, поселок Листвянка, 664520 Россия
*e-mail: rusinek@isc.irk.ru

Поступила в редакцию 21.07.2023 г.

После доработки 17.08.2023 г.

Принята к публикации 22.08.2023 г.

Проведена ревизия состава паразитов двух широко распространенных в Байкале видов кottoидных рыб – песчаной (*Leocottus kesslerii* Dybowski, 1874) и каменной (*Paracottus knerii* Dybowski, 1874) широколобок. У них отмечено 60 видов и подвидов паразитов, относящихся к 10 типам, 12 классам, 14 отрядам, 24 семействам и 32 родам. У них отмечен 21 эндемичный таксон видового и подвидового ранга: это паразиты крови – трипаномы и криптобии (2), микоспоридии (5), инфузории (7), моногенеи (1), нематоды (2), скребни (1), пиявки (2) и ракообразные (1). Сравнительный анализ паразитофауны песчаной и каменной широколобок с таковой семейств Abyssocottidae и Comephoridae показал, что более всего эта фауна близка к паразитофауне семейства Abyssocottidae. Ревизии состава паразитов двух широко распространенных в Байкале рыб в свете современных данных обозначили ряд важных проблем в изучении паразитов рыб этого водоема. Поскольку произошла трансформация взглядов на таксономию отдельных групп, получены новые сведения по морфологии, молекулярной биологии, биохимии, жизненным циклам и распространению в растительном и животном мире, необходимо продолжить изучение байкальских паразитов современными методами.

Ключевые слова: паразитофауна, *Leocottus kesslerii*, *Paracottus knerii*, озеро Байкал

DOI: 10.31857/S0031184723060030; **EDN:** RWGVSB

Нами уже обсуждался вопрос о необходимости изучения паразитофауны песчаной и каменной широколобок (Русинек, 2021). В этой небольшой работе мы частично представили наши и литературные данные по паразитофауне этих видов, широко распространенных в озере Байкал. Причина интереса определяется тем, что с ними в разной степени связывают происхождение и эволюцию байкальских кottoидных рыб (Талиев, 1955; Черняев, 1973, 1977; Сиделева, 1982; Сиделева, Механикова, 1990; Slobodyanyuk et al., 1995, 1997; Kontula et al., 2003; Богданов, 2004 и др.). В частности, Ж.А. Черняев высказывал свои предположения о том, что предки песчаной широколобки могли быть родоначальниками живородящих голомянок. Несмотря на интересные результаты, полученные коллегами, в настоящее время еще не решены вопросы генезиса и эволюции рогатковидных рыб в озере Байкал.

Цель работы – анализ современного состава паразитов песчаной и каменной широколобок.

Песчаная и каменная широколобки (*Scorpaeniformes*, *Cottoidei*) являются представителями семейства *Cottidae* – рогатковыми, или керчаковыми рыбами. Песчаная широколобка относится к подсемейству *Cottinae*, каменная к – подсемейству *Cottocomphorinae* (Сиделева, 2004).

Leocottus kesslerii Dybowski, 1874 – песчаная широколобка, которая обитает по всему побережью Байкала, включая мелководные заливы, откуда выходит в реки Ангара и Селенга; этот вид отмечен в озерах Гусиное, Арахлей и Цайдамские, а также в реке Баингол (Сиделева, 1998; Sideleva, 2001). Известно два эндемичных подвида – *L. kesslerii arachlensis* – арахлейская песчаная широколобка и *L. kesslerii gussinensis* – гусиноозерская песчаная широколобка (Тархова, 1962; Карасев, 1987). Д.Н. Талиев также выделял баунтовскую песчаную широколобку *Leocottus kesslerii bauntovi* (Taliev, 1955). По данным Д.Н. Талиева (1955), в Байкале песчаная широколобка обитает на песчаных, каменисто-песчаных и илисто-песчаных грунтах, закапывающаяся форма. В пище песчаной широколобки отмечены амфиподы, молодь *Cottocomphoridae*, личинки хирономид др. (Базикалова и др., 1937).

Paracottus knerii Dybowski, 1874 – каменная широколобка, которая обитает в озере Байкал и его бассейне, в р. Енисей, Красноярском водохранилище, озере Верхняя Агата, озерах Тувы (Гундризер, 1975; Смирнов, 1980; Сиделева, 1998; Sideleva, 2001). Известен один подвид – *P. knerii putorania*, описанный из оз. Верхняя Агата (Коряков, Сиделев, 1976). В озере Байкал обитает до глубины 200 м, отмечен во всех притоках (Сиделева, 1998; Матвеев, 2001; Матвеев, Матвеева, 2000). В Байкале выделяют две изолированные популяции в районе Ушканьих островов (Талиев, 1948) и в истоке Ангары (Богданов, 2000; Матвеев и др., 2004). Нерест проходит с конца апреля по июнь (Зубина, 1995). Созревание каменной широколобки происходит к трем годам (реже к двухгодовалому возрасту), и в нерестовых стадах большей части популяций преобладают двух-трех- либо трех-четырёхгодовалые особи.

Первые сведения о паразитах песчаной широколобки, приведены в статье Л.Л. Россолимо (1923). В 1917 г. он работал в Байкальской экспедиции Зоологического музея Московского университета. На жабрах *Leocottus kesslerii* им была отмечена инфузория *Episthylis nympharum*. И.И. Месяцев (Messjatzeff, 1926) описал новый вид паразитического рачка *Salmincola cottidarum*, указав в качестве хозяев песчаную и каменную широколобок. Э.М. Ляйман (1933) обследовал 210 экз. каменной широколобки *Paracottus knerii*, зараженность которых составила 100%. Были отмечены 4 группы паразитических червей: Trematodes (*Crepidostomum baicalensis* sp. n., *Allocreadium polymorphum* sp. n.), Cestodes (в полости тела без указания видов), Nematodes (*Cottocomphoronema problematica* sp. n., *Cystidicola skrjabini*) и Acanthocephali (*Acanthocephala* sp.) (названия групп и видов указаны по этой работе Ляймана).

По данным В.А. Догеля с соавторами и И.И. Боголеповой (Догель и др., 1949; Боголепова, 1950; Догель, Боголепова, 1957), у каменной и песчаной широколобок указано 9 видов паразитов (9 и 5 соответственно), причем 5 видов были общими (*Gyrodactylus baicalensis*, *Cottocomphoronema problematica*, *Echinorhynchus clavula*, *E. salmonis* m. *baicalensis* и *Salmincola cottidarum*). В распоряжении авторов имелось 7 экз. каменной и 2 экз. песчаной широколобок, отловленных на мелководье. По результатам этих работ описаны новые таксоны паразитов байкальских рыб,

в т.ч. *Myxobolus spatulatus* (от каменной широколобки), *Echinorhynchus salmonis m. baicalensis* (от 4 видов бычков, в т.ч. каменной и песчаной широколобок). В этой публикации в целом у рыб Байкала указано 65 видов паразитов, в т.ч. 22–23 эндемичных.

В.Е. Заика (1965) в обобщающей работе «Паразиты рыб озера Байкал» у каменной широколобки отметил 19 видов и подвидов, у песчаной – 25. По его данным в оз. Байкал на рыбах паразитирует 145 видов и подвидов.

У каменной широколобки мы выявили 34, у песчаной – 39 видов и подвидов паразитов и у рыб Байкала – 255 видов и подвидов (Русинек, 2007).

В материалы данной статьи для анализа паразитофауны мы также включили немногочисленные сведения по паразитам островной широколобки *Paracottus insularis* Taliev, 1955, обитающей в районе Ушканьих островов.

В настоящее время по нашим и литературным сведениям паразитофауна песчаной и каменной широколобок насчитывает 60 видов и подвидов, относящихся к 10 типам, 12 классам, 14 отрядам, 24 семействам и 32 родам (табл. 1). Среди них отмечен 21 эндемичный таксон видового и подвидового ранга: это паразиты крови – трипаносомы и криптобии (2), микоспоридии (5), инфузории (7), моногенеи (1), нематоды (2), скребни (1), пиявки (2) и ракообразные (1). Среди эндемиков доминируют паразиты с простым жизненным циклом (16). У островной широколобки отмечено 11 видов паразитов, в т.ч. 6 эндемичных (такое количество видов паразитов вероятнее всего связано с небольшим количеством вскрытий).

Анализ литературных и наших данных позволил установить, что паразитофауна песчаной широколобки насчитывает 43 вида и подвида, в т.ч. 13 байкальских эндемиков. Простой жизненный цикл имеют 13 видов и подвидов и 30 – сложный. Паразитофауна каменной широколобки представлена 37 видами и подвидами паразитов. 14 видов имеют простой, 23 – сложный жизненные циклы. 15 видов и подвидов – эндемики.

Таблица 1. Паразитофауна песчаной и каменной широколобок (по нашим и литературным данным)

Table 1. Parasite fauna of sand and stone sculpins (our and literary data)

	Виды паразитов	<i>Leocottus kesslerii</i>	<i>Paracottus knerii</i>	<i>Paracottus insularis</i>
	Тип Kinetoplastida			
	Класс Kinetoplastidea			
	Отряд Trypanosomatida			
	Семейство Trypanosomatidae			
1	<i>Trypanosoma amurensis</i> Winitschenko, 1971	+	-	-
2	<i>T. carassii</i> (Mitrophanov, 1883)	+	-	-
3	<i>T. magna</i> Khamnueva et Pronin, 2004*	-	+	-
	Отряд Bodomonadida			
	Семейство Cryptobiidae			
4	<i>Cryptobia lomakini baicalensis</i> Khamnueva, 2001*	-	+	-
5	<i>Cryptobia</i> sp.	-	+	-

Таблица 1. Продолжение
Table 1. Continuation

	Виды паразитов	<i>Leocottus kesslerii</i>	<i>Paracottus knerii</i>	<i>Paracottus insularis</i>
	Отряд Adeleida Семейство Adeleidae			
6	<i>Haemogregarina</i> sp.	+	-	-
	Тип Sporozoa Класс Coccidea Отряд Coccidiida Семейство Calyptosporidae ¹			
7	<i>Goussia carpelli</i> (Leger et Stankovitch, 1921)	+	-	-
	Тип Ciliophora Класс Oligohymenophorea Отряд Sessilida Семейство Scyphidiidae			
8	<i>Scyphidia</i> sp.	-	-	+
	Семейство Epistylidae			
9	<i>Apiosoma baicalensis</i> Zaika, 1965*	-	-	+
10	<i>A. incertum</i> Pugachev, 1983	-	+	-
11	<i>Apiosoma kessleri</i> Zaika, 1965*	+	-	-
12	<i>A. mucusani</i> Zaika, 1965*	+	-	-
13	<i>A. paracotti</i> Zaika, 1965*	-	+	+
14	<i>A. uschkani</i> Zaika, 1965*	-	-	+
15	<i>Apiosoma</i> sp.	-	+	
16	<i>Epistylis nympharum</i> Englm.	+	-	-
17	<i>Epistylis</i> sp.	-	+	+
	Отряд Mobilida Семейство Trichodinidae			
18	<i>Trichodina baicalensis</i> (Dogiel, 1957) Stein, 1984*	+	+	-
19	<i>T. domerguei domerguei</i> (Wellengrenn, 1886)	+	+	-
20	<i>T. domerguei</i> s. l.	+	+	+
21	<i>T. tenuiformis</i> Stein, 1979*	+	+	-
22	<i>T. urinaria</i> Dogiel, 1940	+	-	-
23	<i>Paratrachodina incisa</i> (Lom, 1959)	+	-	-
	Тип Cnidaria ² Класс Мухоспорея Отряд Bivalvulida Семейство Мухобилатидея			
24	<i>Myxobilatus baicalensis</i> (Dogiel, 1957)*	+	+	-
25	<i>M. paragasterostei</i> Zaika, 1965*	+	-	-
	Семейство Мухидиидея			
26	<i>Myxidium perniciosum</i> Dogiel, 1957*	+	-	+

Семейство Мухоболidae				
27	<i>Мухоболus spatulatus</i> Dogiel, 1957*	-	+	-
28	<i>М. talievi</i> Dogiel, 1957*	+	+	-
Тип Plathelminthes				
Класс Monogenea				
Отряд Gyrodactylidea				
Семейство Gyrodactylidae				
29	<i>Gyrodactylus baicalensis</i> Bogolepova, 1950*	+	+	+
Класс Cestoda				
Отряд Diphylobothriidea				
Семейство Diphylobothriidae				
30	<i>Dibothriocephalus dendriticum</i> (Nitzsch, 1824) Lühe, 1899 (pl)	+	+	-
31	<i>D. ditremum</i> (Creplin, 1825) (pl)	+	-	-
32	<i>Ligula intestinalis</i> (Linnaeus, 1758) (pl)	-	+	-
33	<i>Schistocephalus nemachili</i> Dubinina, 1959 (pl)	+	+	-
34	<i>S. solidus</i> (Müller, 1776) (pl)	+	+	-
Семейство Triaenophoridae				
35	<i>Triaenophorus nodulosus</i> (Pallas, 1781) (pl)	+	+	-
Отряд Proteocephalidea				
Семейство Proteocephalidae				
36	<i>Proteocephalus longicollis</i> Zeder, 1800	+	-	-
Отряд: Spathebothriidea				
Семейство Acrobothriidae				
37	<i>Cyathocephalus truncatus</i> (Pallas, 1781)	-	+	-
Класс: Trematoda				
Отряд: Strigeida				
Семейство: Gorgoderidae				
38	<i>Phyllodistomum folium</i> (Olfers, 1816)	+	+	-
Семейство Diplostomidae				
39	<i>Diplostomum chromatophorum</i> (Braun, 1893) (mc)	+	-	-
40	<i>D. gasterostei</i> Williams, 1966 (mc)	+	-	-
41	<i>D. spathaceum</i> (Rudolphi, 1819) (mc)	+	-	-
Семейство Strigeidae				
42	<i>Ichthyocotylurus pileatus</i> (Rudolphi, 1802) (mc)	+	-	-
43	<i>I. variegates</i> (Creplin, 1825) (mc)	+	-	-
44	<i>Ichthyocotylurus</i> sp. (mc)	+	-	-
45	Trematoda sp. larvae	+	+	-
Отряд Plagiorchiida				
Семейство Opercoelidae ³				
46	<i>Plagioporus polymorphum</i> (Layman, 1933) Crib, 2005	-	+	-
47	<i>Crepidostomum farionis</i> (Müller, 1780)	+	+	+

Тип Nemathelminthes				
Класс Nematoda				
Отряд Ascaridida				
Семейство Anisakidae				
48	<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779) (l)	+	+	-
49	<i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> (Mozgovoi et Ryjikov, 1950* (l))	+	+	-
Семейство Quimperiiidae				
50	<i>Ichthyobronema hamulatum</i> (Moulton, 1931)	+	+	-
Отряд Spirurida				
Семейство Cystidicolidae				
51	<i>Ascarophis skrjabini</i> (Layman, 1933)	+	+	-
52	<i>Comephoronema werestschagini</i> Layman, 1933*	+	+	-
Тип Acanthocephala				
Класс Palaecanthocephala				
Отряд Echinorhynchida				
Семейство Echinorhynchidae				
53	<i>Echinorhynchus salmonis</i> (Müller, 1780)	+	+	-
54	<i>E. salmonis salmonis</i> (Müller, 1780)	+	+	-
55	<i>E. salmonis morpha baicalensis</i> Bogolepova, 1957 ⁴	+	+	-
56	<i>E. borealis</i> Linstow, 1901	+	+	+
Тип Annelida				
Класс Hirudinea				
Отряд Rhynchobdellida				
Семейство Piscicolidae				
57	<i>Baicallobdella cottidarum</i> (Dogiel, Bogolepova, 1957)*	-	+	-
58	<i>B. torquata</i> (Grube, 1871)*	-	+	+
Тип Arthropoda				
Класс Crustacea				
Отряд Siphonostomatoida				
Семейство Lernaepodidae				
59	<i>Salmincola cottidarum</i> Messjatzeff, 1926*	+	+	-
Тип Mollusca				
Класс Bivalvia				
Отряд Unioniformes				
Семейство Unionidae				
60	Unionidae sp.	+	-	-
	Итого	44	37	11

Примечания. Использованы материалы, опубликованные в следующих работах: Россолимо, 1923; Боголепова, 1950; Догель и др., 1949; Ляйман, 1933; Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Штейн, 1979, 1984; Дугаров, 1996, 2000; Балданова, Пронин, 2001а, б; Пугачев, 2001, 2002, 2003, 2004; Русинек, 2001а, б, 2004, 2007, 2021; Пронин, 2001а, б, в; Пронин, Крицкая, 2001; Пронина, Пронин, 2001; Пронин, Санжиева, 2001; Некрасов и др., 2001; Пронин и др., 2004; Хамнуева, Пронин, 2004; Бурдуковская, Пронин, 2013; Хамнуева, Балданова, 2016; Батуева, 2018; l – личинка; ms – метацеркария; pl – плероцеркоид; * – эндемик Байкала.

¹ Относительно таксономического статуса группы в научном сообществе нет единого мнения, поэтому мы используем принятую в нашей стране систему группы (Пугачев, 2001). Есть понимание, что для таксономической ревизии группы необходимы надежные фенотипические признаки, а молекулярно-генетические данные могут быть полезными для оценки положения надвидовых таксонов (Ogedengbe et al., 2018).

² Таксономия группы приведена по: Okamura et al., 2015.

³ Opercoelidae (Crib, 2005; Fayton, Andres, 2016).

⁴ Подвидовой ранг в этой и других группах требует дополнительных исследований, поскольку в настоящее время этот таксономический уровень практически не признается (не используется в работах по таксономии).

Общими для паразитофаун песчаной и каменной широколобок являются 24 вида и подвида: *Trichodina baicalensis*, *T. domerguei* s. l., *T. domerguei domerguei*, *T. tenuiformis*, *Myxobolus baicalensis*, *Myxobolus talievi*, *Gyrodactylus baicalensis*, *Dibothiocephalus dendriticum*, *Triaenophorus nodulosus*, *Schistocephalus solidus*, *S. nemachili*, *Crepidostomum farionis*, *Phyllodistomum folium*, Trematoda sp. larvae, *Raphidascaris acus*, *Contracaecum osculatum baicalensis*, *Comephoronema werestschagini*, *Ascarophis skrjabini*, *Ichthyobronema hamulatum*, *Echinorhynchus salmonis*, *E. salmonis baicalensis*, *E. salmonis salmonis*, *E. borealis*, *Salmincola cottidarum*.

У песчаной широколобки, в отличие от других видов рогатковидных рыб, не отмечены пиявки. Но есть паразиты крови, которые развиваются в пиявках (*Trypanosoma*, *Cryptobia*), что свидетельствует о паразитировании пиявок на песчаной широколобке.

Важно отметить, что у этих рыб отмечены узкоспецифичные паразиты – сидячие перитрихи. Для песчаной широколобки – *Apiosoma kessleri* Zaika, 1965, для каменной – *A. paracotti* Zaika, 1965, островной – *Apiosoma uschakani* Zaika, 1965.

Кинетопластиды. Отмечены в крови каменной широколобки. Обычные формы у песчаной широколобки (2 вида) и эндемичные (2 вида) – у каменной. Для 1 вида криптобий с каменной широколобки не установлена видовая принадлежность. Развиваются при участии пиявок. Также в эритроцитах песчаной широколобки впервые для Байкала была отмечена *Haemogregarina* sp. (Хамнуева, Балданова, 2016). Известно, что система группы в целом и трипаносоматид в частности на основе небольшого числа признаков сложилась в эпоху световой микроскопии и, как считают специалисты, «практически себя исчерпала» (Костыгов, 2013). Для определения видов трипаносоматид рыб используется 10 признаков (форма тела, длина тела, отношение длины к ширине тела, ундулирующая мембрана (ее ширина), форма заднего конца тела; форма ядра, отношение длины к ширине ядра, расположение ядра, расстояние от кинетопласта до заднего конца тела, длина свободной части жгутика) (Определитель ..., 1984, с. 15–16). Согласно современному уровню работ для корректных таксономических выводов необходимы молекулярно-генетические и филогенетические данные (Svobodova, 2007; Yurchenko et al., 2009; Kostygov et al., 2014; Kaufer et al., 2017; Maslov et al., 2019). Единая современная методика сбора и обработки материалов по этой группе пока отсутствует. Выбор остается за исследователем. Насколько полученные результаты можно будет использовать для сравнения с результатами других исследователей – тоже покажет время. В этой ситуации представляется особенно привлекательно, используя современные методы, изучить, в частности, эндемизм байкальских жгутиконосцев.

Споровики. Один вид *Goussia carpelli* – широко распространенный паразит кишечника рыб, известен с песчаной широколобки. Жизненный цикл без участия промежуточных хозяев. Как было отмечено ранее, кокцидии рыб отличаются сравнительно большим разнообразием (Белова, Крылов, 2000).

Ресничные инфузории. Представлены прикрепленными формами сцифидиями, аписосомами, эпистилисами (10 видов, в т.ч. 5 эндемиков) и подвижными – трихинами и паратрихинами (6 видов, в т.ч. 2 эндемичных). Для таксономии используется 12 признаков (наличие стебля, характер стебля, подошва, форма тела, ножка, край перистомы, диск перистомы, форма макронуклеуса, наибольшая протяженность макронуклеуса, расположение макронуклеуса, форма микронуклеуса, положение микронуклеуса относительно макронуклеуса). Но дело же не в количестве признаков, а в их значимости для таксономии (Li et al., 2008). Высокий уровень эндемизма в группе также обращает на себя внимание, особенно учитывая тот факт, что численность этих организмов часто зависит от наличия органики в водной среде (Доровских и др., 2008; Авдеева и др., 2012 и др.).

Слизистые споровики. У песчаной и каменной широколобок отмечено 5 видов слизистых споровиков, относящихся к 3 родам *Myxobolus*, *Myxobilatus* и *Myxidium*. Все пять видов – эндемичные паразиты, специфичные для рогатковидных рыб. *Myxobolus talievi*, кроме песчаной и каменной, встречается на 14 видах широколобок, а *Myxobolus spatulatus* – только на каменной широколобке; оба вида локализуются в глазах, на жабрах, подкожно и в эпителии полости тела. *Myxidium perniciosum* обнаружен на 21 виде широколобок, локализуется в желчном пузыре. *Myxobilatus baicalensis* – на 15 видах подкаменщиков, *M. paragasterostei* – на 4 видах подкаменщиков, а также на сибирском ельце и плотве; все они паразиты почек и мочевого пузыря. Согласно последней сводке по микроспоридиям у рыб Байкала отмечено 2 вида рода *Myxobilatus*, 8 видов рода *Myxidium* и 32 вида рода *Myxobolus* (Батуева, 2018).

Моногенетические сосальщики. Отмечен один эндемичный вид – *Gyrodactylus baicalensis* – паразит коттоидных рыб Байкала, указан на 16 видах этих рыб (Русинек, 2007). Живородящий паразит, локализуется на жабрах, плавниках и коже рыб.

Цестоды. Отмечено 8 видов. *Dibothriocephalus dendriticum*, *D. ditremum*, *Ligula intestinalis*, *Schistocephalus nemachili* и *Sch. solidus* – паразиты рыбоядных птиц; у рыб паразитирует на фазе плероцеркоида, локализуется в полости тела и в стенке желудка. Заражение рыб происходит через планктонных ракообразных или молодь рыб. 3 вида – *Triaenophorus nodulosus*, *Proteocephalus longicollis* и *Cyathocephalus truncatus* – паразиты рыб. *Triaenophorus nodulosus* – паразит щуки, отмечен на фазе плероцеркоида в печени широколобок. *Proteocephalus longicollis* – паразит лососевидных рыб, у широколобок отмечаются молодые нестробилированные черви; для этого паразита широколобки – паратенические хозяева (Русинек, 2007). *Cyathocephalus truncatus* развивается в амфиподах (Gammaridae) – первых промежуточных хозяевах, окончательные хозяева – лососевидные рыбы (омуль, сиг, хариус и др.). У каменной широколобки отмечен в монографии В.Е. Заики (1965) со ссылкой на данные М.Ю. Бекман.

Трематоды. Выявлено 10 видов паразитов, 8 из которых отмечены на личиночной фазе развития – метацеркарии, относящиеся к двум родам *Diplostomum* и *Ichthyocotylurus*, и один вид указан как Trematoda sp. larva. Это паразиты хрусталика, стекловидного тела и полости тела рыб. Все они паразиты широкого круга

рыб. У окончательных хозяев – рыбацких птиц – паразиты живут в кишечнике. У песчаной и каменной широколобок известны 3 вида на фазе мариты. Все они являются паразитами рыб. *Phyllodistomum folium* развивается при участии двусторчатых моллюсков *Sphaerium baicalense* (Unionidae) (Белякова и др., 1985). Также он указан для карповых рыб (елец, плотва, карась) сибирского гольца и щуки) (Некрасов и др., 2001). *Crepidostomum farionis* – паразит 9 видов рыб (сиговые, коттоидные, осетровые) (Некрасов и др., 2001). Первыми промежуточными хозяевами являются моллюски родов *Pisidium* и *Sphaerium*, вторыми – личинки поденок и амфиподы. *Plagioporus* (ранее *Baicalotrema*) *polymorphum* – паразит кишечника, отмечен, кроме рогатковидных рыб, и у хариуса. Жизненный цикл этого паразита не изучен.

Нематоды. Отмечено 5 видов нематод, два из которых находятся на стадии личинки (*Raphidascaris acus* – паразит хищных рыб и *Contracaecum osculatum baicalensis* – паразит байкальской нерпы). Жизненный цикл проходит при участии первых промежуточных хозяев беспозвоночных (ракообразные, личинки водных насекомых, олигохеты), а также вторых промежуточных хозяев – рыб. Три вида завершают свой жизненный цикл в рыбах (*Ichthyobronema hamulatum*, *Ascarophis skrjabini* и *Comephoronema werestschagini*). Жизненные циклы этих нематод не изучены

Скребни. Отмечено 2 вида и два подвида, относящихся к одному роду *Echinorhynchus*. *E. salmonis baicalensis* – эндемичный подвид. Все паразиты широкого круга рыб. Развиваются при участии амфипод семейства Gammaridae. *E. borealis* – отмечен у 21 вида рыб, в т.ч. на 11 видах коттоидных рыб (Балданова, Пронин, 2001а, б). *E. salmonis* – паразит (*E. salmonis salmonis*) – отмечен у 14 видов байкальских рыб, в т.ч. у 6 коттоидных рыб, *E. salmonis baicalensis* – у 17 видов рыб, в т.ч. у 11 коттоидных. Первые промежуточные хозяева – амфиподы семейства Gammaridae (Заика, 1961, 1964, 1965; Baldanova et al., 2000). Необходимо более внимательно отношение к группе с широкоспецифичными видами, имеющими эндемичные подвиды.

Пиявки. 2 вида эндемичных пиявок отмечены на каменной широколобке. *Baicallobdella torquata* встречена также на островной широколобке, желтокрылке, большеголовой, ушканской широколобках и щуке (Эпштейн, 1959; Лукин, Эпштейн, 1959; Заика, 1965). Кроме коттоидных рыб, хозяевами пиявок являются и амфиподы (Лукин, 1976; Эпштейн, 1987; Snimshikova, 1998; Русинек, 2004).

Ракообразные. Отмечен один вид *Salmicola cottidarum* – из жаберной полости рыб. Специфичный паразит 27 видов коттоидных рыб (Коряков, 1952; Догель, Боголепова, 1957; Заика, 1965; Кабата, Коряков, 1974; Пронин и др., 2004; Пугачев, 2004; Русинек, 2007; Бурдуковская, Пронин, 2013).

Моллюски. Нет точных определений этой группы. Глохидии отмечены только на песчаной широколобке. Предположительно, это могут быть глохидии *Colletopterum ponderosum sedakovi* (Русинек, 2007).

Уровень сходства паразитофаун двух этих видов рыб по индексу (коэффициенту) Жаккара составляет 42.8% (Мэгарран, 1992).

Сравнительный анализ паразитофауны песчаной и каменной широколобок с такой семейств Abyssocottidae и Comephoridae показал, что более всего эта фауна близка к паразитофауне семейства Abyssocottidae. Паразитофауна голомянок отличается наличием узко специфичных эндемичных паразитов *Gyrodactylus comephori*, *Myxobolus korjakovi* и *Henneguya bayerii* (Русинек, 2007).

Интересно, что в компонентных сообществах песчаной и каменной широколобок доминируют автогенные генералисты *Proteocephalus exiguus* и *Echinorhynchus borealis*, а у рыб семейства *Abyssocottidae* и *Comephoridae* – автогенные специалисты *Dactylogyrus colonus* и *Gyrodactylus comephori* (соответственно) (Русинек, 2007).

Таблица 2. Состав паразитов песчаной и каменной широколобок в разных фаунистических комплексах

Table 2. Composition of stone and sculpins parasite fauna according to faunal complexes

Фаунистические комплексы	<i>Leocottus kesslerii</i>	<i>Paracottus knerii</i>
Арктический пресноводный	9 (20.9%)	8 (21.6%)
Байкальский	13 (30.2%)	15 (40.5%)
Бореальный равнинный	7 (16.3%)	4 (10.8%)
Невыясненные	15 (32.6%)	10 (27.0%)
Итого	44	37

Примечание. Для каждого фаунистического комплекса указаны количество видов, в скобках – доля, %.

Фауна паразитов двух видов подкаменщиков представлена паразитами, относящимися к нескольким фаунистическим комплексам (табл. 2).

В фауне паразитов доминируют виды, принадлежащие к байкальскому фаунистическому комплексу, отсутствуют виды бореального предгорного комплекса, сравнительно большую группу составляют виды невыясненного зоогеографического статуса.

Анализ имеющихся у нас материалов и литературных данных позволил установить, что паразитофауна песчаной и каменной широколобок из озера Байкал отличается значительным видовым разнообразием и представляет собой ядро паразитофауны семейства *Cottidae*. Полученные результаты убеждают нас в необходимости проведения детальных комплексных исследований (морфологических, молекулярно-генетических и филогенетических) паразитов рыб Байкала.

Ревизия состава паразитов двух широко распространённых в Байкале рыб – песчаной и каменной широколобок – позволили обозначить ряд важных проблем в изучении паразитов рыб озера Байкал, сравнительно полно обследованного в паразитологическом плане водоёма. Это связано, прежде всего, с современным уровнем изучения паразитических организмов, трансформацией взглядов на таксономию отдельных групп, с появлением новых ранее неизвестных сведений по морфологии, молекулярной биологии, биохимии, жизненным циклам, распространению в растительном и животном мире.

Для гидробионтов Байкала установлена высокая доля эндемизма, обнаружены букеты эндемичных видов в Байкале (Тимошкин, 2001), в т.ч. паразитов (Русинек, 2007). Изучение паразитических организмов с использованием современных методик и подходов, особенно с позиций современной таксономии и генезиса отдельных групп, не только позволит ответить на вопросы, связанные с паразитами рыб, но и в целом должно способствовать решению ключевых вопросов эволюции биоты уникального водоёма нашей планеты.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в Байкальском музее СО РАН в рамках проекта № 121032900077-4, «Экологическая диагностика изменений некоторых элементов биогеоценозов территории Восточной Сибири». Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у нее нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авдеева Е.В., Евдокимова Е.Б., Заостровцева С.К. 2012. Экологический анализ фауны инфузорий семейства Trichodinidae Claus, 1874 (Ciliophora Doflein, 1901, Peritrichida F. Stein, 1859) рыб водоемов Калининградской области. *Паразитология* 46 (3): 193–202. [Avdeeva E.V., Evdokimova E.B., Zaostrovceva S.K. 2012. Ekologicheskij analiz fauny infuzorij semejstva Trichodinidae Claus, 1874 (Ciliophora Doflein, 1901, Peritrichida F. Stein, 1859) ryb vodoemov Kalinigradskoj oblasti. *Parazitologiya* 46 (3): 193–202. (in Russian)].
- Базикалова А.Я., Калиникова Т.Н., Михин В.С., Талиев Д.Н. 1937. Материалы к познанию бычков Байкала. *Тр. Байкал. лимнолог. станции АН СССР* 7: 109–212. [Bazikalova A.Ya., Kalinikova T.N., Mihin V.S., Taliev D.N. 1937. Materialy k poznaniyu bychkov Bajkala. *Tr. Bajkal. limnolog. stancii AN SSSR* 7: 109–212. (in Russian)].
- Батуева М.Д. 2018. Таксономическое разнообразие миксоспоридий (Мухозоа: Мухоспореа) рыб бассейна озера Байкал. *Паразитология* 52 (5): 395–402. [Batueva M.D. 2018. Taksonomicheskoe raznoobrazie miksosporidij (Muxozoa: Muxosporea) ryb bassejna ozera Bajkal. *Parazitologiya* 52 (5): 395–402. (in Russian)].
- Балданова Д.Р., Пронин Н.М. 2001a. Скребни (Тип Acanthocephala) Байкала: Морфология и экология. Новосибирск, Наука, 158 с. [Baldanova D.R., Pronin N.M. 2001a Skrebni (Tip Acanthocephala) Bajkala: Morfologiya i ecologiya. Novosibirsk: Nauka, 158 s. (in Russian)].
- Балданова Д.Р., Пронин Н.М. 2001b. Скребни (Acanthocephala) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, 1 (1): 432–440. [Baldanova D.R., Pronin N.M. 2001b. Skrebni (Acanthocephala) // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, 1 (1): 432–440. (in Russian)].
- Белова Л.М., Крылов М.В. 2000. Распространение кокцидий (Sporozoa: Coccidiida) у различных таксономических групп рыб. *Паразитология* 34 (6): 522–533. [Belova L.M., Krylov M.V. 2000. Rasprostranenie kokcidij (Sporozoa: Coccidiida) u razichnyh taksonomicheskikh grupp ryb. *Parazitologiya* 34 (6): 522–533. (in Russian)].
- Белякова Ю.В., Некрасов А.В., Жалцанова Д.-С.Д., Обожин А.В., Санжиева С.Д. 1985. Эколого-паразитологическое исследование моллюсков Чивыркуйского залива Байкала. Гидробиология и гидропаразитология Прибайкалья и Забайкалья. Новосибирск, Наука, 179–192. [Belyakova Yu.V., Nekrasov A.V., Zhalcanova D.-S.D., Obozhin A.V., Sanzhieva S.D. 1985. Ekologo-parazitologicheskoe issledovanie mollyuskov Chivyrkujского залива Bajkala. *Gidrobiologiya i gidroparazitologiya Pribajkal'ya i Zabajkal'ya*. Novosibirsk, Nauka, 179–192. (in Russian)].
- Богданов Б.Э. 2000. Экология реофильных видов подкаменщиков (Cottidae) в водоемах байкальской рифтовой зоны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 18 с. [Bogdanov B.E. 2000. Ekologiya reofil'nyh vidov podkamenshchikov (Cottidae) v vodoemah bajkal'skoj riftovoj zony: Avtoref. Dis. ... kand. biol. nauk. Irkutsk, 18 s.].
- Богданов Б.Э. 2004. К дискуссии о происхождении, эволюции и систематике байкальских рогатковидных рыб. Труды Кафедры зоологии позвоночных. Иркутск, Иркутский госуниверситет, 2: 84–105. [Bogdanov B.E. 2004. K diskussii o proiskhozhdenii, evolyucii i sistematike bajkal'skih rogatkovidnyh ryb. *Trudi Kafedry zoologii pozvonochnyh*. Irkutsk, Irkutskij gosuniversitet, 2: 84–105. (in Russian)].

- Боголепова И.И. 1950. Моногенетические сосальщики рыб Байкала. Докл. АН СССР 72 (1): 229–239. [Bogolepova I.I. 1950. Monogeneticheskie sosal'shchiki ryb Bajkala. Dokl. AN SSSR 72 (1): 229–239. (in Russian)].
- Бурдуковская Т.Г., Пронин Н.М. 2013. Веслоногие ракообразные (Crustacea: Copepoda) – паразиты рыб озера Байкал и его бассейна. Новосибирск, Наука, 156 с. [Burdukovskaya T.G., Pronin N.M. 2013. Veslonogie rakoobraznye (Crustacea: Copepoda) – parazity ryb ozera Bajkal i ego bassejna. Novosibirsk, Nauka, 156 s. (in Russian)].
- Гундризер А.Н. 1975. Рыбы Тувинской АССР: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Томск, 48 с. [Gundrizer A.N. 1975. Ryby Tuvinskoj ASSR: Avtoref. dis. ... doct. biol. nauk. Tomsk, 48 s. (in Russian)].
- Догель В.А., Боголепова И.И. 1957. Паразитофауна рыб Байкала. Тр. Байкал. лимнолог. ст. М., Изд-во АН СССР, Т. 15: 427–464. [Dogel' V.A., Bogolepova I.I. 1957. Parazitofauna ryb Bajkala. Tr. Bajkal. limnolog. st. M., Izd-vo AN SSSR, T. 15: 427–464. (in Russian)].
- Догель В.А., Боголепова И.И. Смирнова К.В. 1949. Паразитофауна Байкала и ее зоогеографическое значение. Вестник Ленинград. ун-та. № 7: 13–34. [Dogel' V.A., Bogolepova I.I., Smirnova K.V. 1949. Parazitofauna Bajkala i ee zoogeograficheskoe znachenie. Vestnik Leningrad. un-ta. № 7: 13–34. (in Russian)].
- Доровских Г.Н., Степанов В.Г., Голикова Е.А., Вострикова А.В. 2008. Компонентные сообщества паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из экологически благополучных и загрязненных водоемов. Паразитология 42 (4): 280–291. [Dorovskih G.N., Stepanov V.G., Golikova E.A., Vostrikova A.V. 2008. Komponentnye soobshchestva parazitov gol'yana *Phoxinus phoxinus* (L.) iz ekologicheskij blagopoluchnyh i zagryaznennyh vodoemov // Parazitologiya 42 (4): 280–291. (in Russian)].
- Дугаров Ж.Н. 1996. Экология и морфологическая изменчивость марит *Phyllodistomum umblae* и *Phyllodistomum folium* (Trematoda: Gorgoderidae) – паразитов рыб бассейна озера Байкал: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 16 с. [Dugarov Zh.N. 1996. Ekologiya i morfoloicheskaya izmenchivost' marit *Phyllodistomum umblae* i *Phyllodistomum folium* (Trematoda: Gorgoderidae) – parazitov ryb bassejna ozera Bajkal: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Irkutsk, 16 s. (in Russian)].
- Дугаров Ж.Н. 2000. Морфологическая изменчивость марит *Phyllodistomum umblae* и *Phyllodistomum folium* (Trematoda: Gorgoderidae) от рыб бассейна озера Байкал // Паразитология 34 (4): 315–322. [Dugarov Zh.N. 2000. Morfoloicheskaya izmenchivost' marit *Phyllodistomum umblae* i *Phyllodistomum folium* (Trematoda: Gorgoderidae) ot ryb bassejna ozera Bajkal // Parazitologiya 34 (4): 315–322. (in Russian)].
- Заика В.Е. 1961. К вопросу об эндемизме паразитов рыб озера Байкал. Докл. АН СССР 141 (1): 236–239. [Zaika V.E. 1961. K voprosu ob endemizme parazitov ryb ozera Bajkal. Dokl. AN SSSR 141 (1): 236–239. (in Russian)].
- Заика В.Е. 1964. Паразиты рыб озера Байкал и реки Селенги: Автореф. ... канд. биол. наук. Л., 21 с. [Zaika V.E. 1964. Parazity ryb ozera Bajkal i reki Selengi: Avtoref. ... kand. biol. nauk. L., 21 s. (in Russian)].
- Заика В.Е. 1965. Паразитофауна рыб озера Байкал. М., Наука, 107 с. [Zaika V.E. 1965. Parazitofauna ryb ozera Bajkal. M., Nauka, 107 s. (in Russian)].
- Зубина Л.В. 1995. Особенности оогенеза и полового цикла экологически различных видов байкальских коттоидных рыб (Cottidae, Abyssocottidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук, СПб., 16 с. [Zubina L.V. 1995. Osobennosti oogeneza i povologo cikla ekologicheskij razlichnyh vidov bajkal'skijh kottoidnyh ryb (Cottidae, Abyssocottidae): Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk, SPb., 16 s (in Russian)].
- Кабата З.П., Коряков Е.А. 1974. Морфологическая изменчивость *Salmincola cottidarum* Messjatzeff (Copepoda: Lernaepodidae) – паразита бычков. Паразитология 8 (4): 306–311. [Kabata Z.P., Koryakov E.A. 1974. Morfoloicheskaya izmenchivost' *Salmincola cottidarum* Messjatzeff (Copepoda: Lernaepodidae) – parazita bychkov. Parazitologiya 8 (4): 306–311. (in Russian)].
- Карасев Г.И. 1987. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука, 296 с. [Karasev G.I. 1987. Ryby Zabajkal'ya. Novosibirsk, Nauka, 296 s. (in Russian)].
- Коряков Е.А. 1952. Распределение паразитических веслоногих по хозяевам бычкам и глубинам Байкала. Докл. АН СССР 99 (4): 325–326. [Koryakov E.A. 1952. Raspredelenie paraziticheskijh veslonogijh po hozyaevam bichkam i glubinam Baikala. Dokl. AN SSSR 99 (4): 325–326. (in Russian)].
- Коряков Е.А., Сиделев Г.Н. 1976. Бычки-подкаменщики (Cottidae) из озера Агата плато Пutorана. Вopr. иктиол. 16 (3): 553–555. [Koryakov E.A., Sidelev G.N. 1976. Bychki-podkamenshchiki (Cottidae) iz ozera Agata plato Putorana. Vopr. ihtiol. 16 (3): 553–555. (in Russian)].

- Костыгов А.Ю. 2013. Противоречия морфологического и молекулярно-филогенетического подходов в систематике трипаносоматид: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург, 27 с. [Kostygov A.Yu. 2013. Protivorechiya morfologicheskogo i molekulyarno-filogeneticheskogo podhodov v sistematike tripanosomatid: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Sankt-Peterburg, 27 s. (in Russian)].
- Лукин Е.И. 1976. Пиявки пресных и солоновато-водных водоемов. Л., Наука, 484 с. (Фауна СССР. Пиявки. Т. 1) [Luкин E.I. 1976. Piyavki presnyh i solonovato-vodnyh vodoemov. L., Nauka, 484 s. (Fauna SSSR. Piyavki. T. 1). (in Russian)].
- Лукин Е.И., Эпштейн В.М. 1959. Пиявки Байкала. Десятое совещание по паразитологическим проблемам и природноочаговым болезням. Л., 2: 189–190. [Luкин E.I., Epshtejn V.M. 1959. Piyavki Bajkala. Desyatoe soveshchanie po parazitologicheskim problemam i prirodnoochagovym boleznyam. L., 2: 189–190. (in Russian)].
- Ляйман Э.М. 1933. Паразитические черви озера Байкал. Тр. Байкальск. лимнол. ст. 4: 5–98. [Lyajman E.M. 1933. Paraziticheskie chervi ozera Bajkal. Tr. Bajkal'sk. limnol. st. 4: 5–98. (in Russian)].
- Матвеев А.Н. 2001. Рыбы // Флора и фауна водоемов и водотоков Байкальского заповедника. Серия: Флора и фауна заповедников. М. С. 56–65. [Matveev A.N. 2001. Ryby // Flora i fauna vodoemov i vodotokov Bajkal'skogo zapovednika. Seriya: Flora i fauna zapovednikov. M. P. 56–65. (in Russian)].
- Матвеев А.Н., Матвеева Е.Н. 2000. Рыбы. Флора и фауна водоемов и водотоков Barguzинского заповедника. Серия: Флора и фауна заповедников. М. С. 149–158. [Matveev A.N., Matveeva E.N. 2000. Ryby. Flora i fauna vodoemov i vodotokov Barguzinskogo zapovednika. Seriya: Flora i fauna zapovednikov. M. 149–158. (in Russian)].
- Матвеев А.Н., Богданов Б.Э., Хрущевский К.В., Нехороших К.В., Самусенок В.П., Русинек О.Т. Матвеева Е.Н. 2004. Биология каменной широколобки *Paracottus knerii* (Dybowski, 1874) // Труды кафедры зоологии позвоночных ИГУ. Иркутск, Иркутский гос. ун-т, 2: 5–42. [Matveev A.N., Bogdanov B.E., Hruscelevskij K.V., Nekhoroshih K.V., Samusenok V.P., Rusinek O.T. Matveeva E.N. 2004. Biologiya kamennoj shirokolobki *Paracottus knerii* (Dybowski, 1874) // Trudy kafedry zoologii pozvonocnyh IGU. Irkutsk: Irkutskij gos. un-t, 2: 5–42. (in Russian)].
- Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М., Мир, 184 с. [Megarran E. 1992. Ekologicheskoe raznoobrazie i ego izmerenie. M., Mir, 184 s. (in Russian)].
- Некрасов А.В., Пронин Н.М., Дугаров Ж.Н. 2001. Трематоды (Plathelminthes: Trematoda) (2001) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 1: 271–304. [Nekrasov A.V., Pronin N.M., Dugarov Zh.N. 2001. Trematody (Plathelminthes: Trematoda) (2001) // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosborogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk: Nauka, T. 1, kn. 1: 271–304. (in Russian)].
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1984. Л. Наука, Ленинградское отд-ние, Т. 1, 428 с. (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. Ин-та АН СССР, вып. 140). [Opredelitel' parazitov presnovodnyh ryb fauny SSSR. 1984. L., Izd-vo Nauka, Leningradskoe otd-nie, T. 1, 428 s. (Opredeliteli po faune SSSR, izd. Zool. In-ta AN SSSR, vyp. 140). (in Russian)].
- Пронин Н.М. 2001a. Микроспоридии (Microsporidia) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 1: 151–153. [Pronin N.M. 2001a. Mikrosporidii (Microsporidia) // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosborogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, T. 1, kn. 1: 151–153. (in Russian)].
- Пронин Н.М. 2001b. Паразитические инфузории (Ciliophora): Циртостоматы (Cyrstostomata), Гименостоматы (Hymenostomata), Перитрихи (Peritricha) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 1: 165–173. [Pronin N.M. 2001b. Paraziticheskie infuzorii (Ciliophora): Cirtostomaty (Cyrstostomata), Gimenostomaty (Hymenostomata), Peritrihi (Peritricha) // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosborogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, T. 1, kn. 1: 165–173. (in Russian)].
- Пронин Н.М. 2001b. Полимастиготы (Mastigophora: Polymastigota) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 1: 129. [Pronin N.M. 2001b. Polimastigoty (Mastigophora: Polymastigota) // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, T. 1, kn. 1: 129. (in Russian)].
- Пронин Н.М., Крицкая У.А. 2001. Споровики (Sporozoa): Грегарины (Gregarinea) и кокцидии (Coccidea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 1: 147–150. [Pronin N.M., Krickaya U.A. 2001. Sporoviki (Sporozoa): Gregariny (Gregarinea) i kokcidii (Coccidea) // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk: Nauka, T. 1, kn. 1: 147–150. (in Russian)].

- Пронин Н.М., Пронина С.В., Бурдуковская Т.Г. 2004. Паразитические ракообразные. // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 2: 845–853. [Pronin N.M., Pronina S.V., Burdukovskaya T.G. 2004. Paraziticheskie rakoobraznye. // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, T. 1, kn. 2: 845–853. (in Russian)].
- Пронин Н.М., Санжиева С.Д. 2001. Цестоды (Plathelminthes: Cestoda) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 1: 242–270. [Pronin N.M., Sanzhieva S.D. 2001. Cestody (Plathelminthes: Cestoda) // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, T. 1, kn. 1: 242–270. (in Russian)].
- Пронина С.В., Пронин Н.М. 2001. Миксоспоридии (Myxosporea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 1: 130–146. [Pronina S.V., Pronin N.M. 2001. Miksosporidii (Myxosporea) // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, T. 1, kn. 1: 130–146. (in Russian)].
- Пугачев О.Н. 2001. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Простейшие. Спб., ЗИН РАН, 242 с. [Pugachev O.N. 2001. Katalog parazitov presnovodnyh ryb Severnoj Azii. Prosteshie. Spb., ZIN RAN, 242 s. (in Russian)].
- Пугачев О.Н. 2002. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Книдарии, моногенеи, цестоды. Спб., ЗИН РАН, 248 с. [Pugachev O.N. 2002. Katalog parazitov presnovodnyh ryb Severnoj Azii. Knidarii, monogenei, cestody. Spb., ZIN RAN, 248 s. (in Russian)].
- Пугачев О.Н. 2003. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Трематоды. Спб., ЗИН РАН, 224 с. [Pugachev O.N. 2003. Katalog parazitov presnovodnyh ryb Severnoj Azii. Trematody. Spb., ZIN RAN, 224 s. (in Russian)].
- Пугачев О.Н. 2004. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи. Спб., ЗИН РАН, 250 с. [Pugachev O.N. 2004. Katalog parazitov presnovodnyh ryb Severnoj Azii. Nematody, skrebni, piyavki, mollyuski, rakoobraznye, kleshchi. Spb., ZIN RAN, 250 s. (in Russian)].
- Россоломо Л.Л. 1923. К фауне простейших Байкала. Русский гидробиол. журн. 2 (3-4): 74–82. [Rossolimo L.L. 1923. K faune prosteshih Bajkala. Russkij gidrobiol. zhurn. 2 (3-4): 74–82. (in Russian)].
- Русинек О.Т. 2001a. Моногенеи (Plathelminthes: Monogenea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 1: 230–239. [Rusinek O.T. 2001a. Monogenei (Plathelminthes: Monogenea) // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, T. 1, kn. 1: 230–239. (in Russian)].
- Русинек О.Т. 2001b. Паразитические нематоды (Nemathelminthes) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 1: 321–328. [Rusinek O.T. 2001b. Paraziticheskie nematody (Nemathelminthes) // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, T. 1, kn. 1: 321–328. (in Russian)].
- Русинек О.Т. 2004. Список видов пиявок (Hirudinea) озера Байкал // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 2: 1492–1495. [Rusinek O.T. 2004. Spisok vidov piyavok (Hirudinea) ozera Bajkal // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, T. 1, kn. 2: 1492–1495. (in Russian)].
- Русинек О.Т. 2007. Паразиты рыб озера Байкал (фауна, сообщества, зоогеография, история формирования. М., Товарищество научных изданий КМК, 581 с. [Rusinek O.T. 2007. Parazity ryb ozera Bajkal (fauna, soobshchestva, zoogeografiya, istoriya formirovaniya. M., Tovarishchestvo nauchnyh izdaniy KMK, 581 s. (in Russian)].
- Русинек О.Т. 2021. Сравнительный анализ паразитов песчаной и каменной широколобок (Cottoidei) из озера Байкал // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии. Мат-лы Всероссийской конф. с междунар. участием (Улан-Удэ, 15-18 июня 2021 г.). Улан-Удэ, Изд-во БНЦ СО РАН: 407–409. [Rusinek O.T. 2021. Sravnitel'nyj analiz parazitov peschanoj i kamennoj shirokolobok (Cottoidei) iz ozera Bajkal // Raznoobrazie pochv i bioty Severnoj i Central'noj Azii. Mat-ly Vserossijskoj konf. s mezhdunar. uchastiem (Ulan-Ude, 15-18 iyunya 2021 g.). Ulan-Ude, Izd-vo BNC SO RAN: 407–409. (in Russian)].
- Сиделева В.Г. 1982. Сейсмосенсорная система и экология байкальских подкаменщиков. Новосибирск, Наука, 147 с. [Sideleva V.G. 1982. Sejsmosensornaya sistema i ekologiya bajkal'skih podkamenshchikov. Novosibirsk, Nauka, 147 s. (in Russian)].

- Сиделева В.Г. 1998. Подотряд Cottoidei – рогатковидные // Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М., Наука, 149–158. [Sideleva V.G. 1998. Podotryad Cottoidei – rogakovidnye // Annotirovannyj katalog kruglorotyh i ryb kontinental'nyh vod Rossii. M., Nauka, 149–158. (in Russian)].
- Сиделева В.Г. 2004. Рыбы (Pisces) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 2: 1023–1050. [Sideleva V.G. 2004. Ryby (Pisces) // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, T. 1, kn. 2: 1023–1050. (in Russian)].
- Сиделева В.Г., Механикова И.В. 1990. Пищевая специализация и эволюция керчаковых рыб (Cottoidea) озера Байкал. Тр. Зоол. ин-та АН СССР 222: 144–161. [Sideleva V.G., Mekhanikova I.V. 1990. Pishchevaya specializaciya i evolyuciya kerchakovyh ryb (Cottoidea) ozera Bajkal. Tr. Zool. in-ta AN SSSR, 222: 144–161. (in Russian)].
- Смирнов В.В. 1980. Структура и продукционные возможности ихтиоценозов // Грамнинские озера в зоне влияния БАМ. Новосибирск, Наука, 74–81. [Smirnov V.V. 1980. Struktura i produkcionnye vozmozhnosti ihtiocenozov // Gramninskie ozera v zone vliyaniya BAM. Novosibirsk, Nauka, 74–81. (in Russian)].
- Талиев Д.Н. 1948. О причинах и темпах дивергентной эволюции байкальских Cottoidei // Тр. Байкал. лимнол. станции АН СССР. М.-Л., Изд-во АН СССР, 12: 107–158. [Taliev D.N. 1948. O prichinah i tempah divergentnoj evolyucii bajkal'skih Cottoidei // Tr. Bajkal. limnol. stancii AN SSSR. M.-L., Izd-vo AN SSSR, 12: 107–158. (in Russian)].
- Талиев Д.Н. 1955. Бычки-подкаменщики Байкала. М.-Л., Изд-во АН СССР: 603 с. [Taliev D.N. 1955. Bychki-podkamenshchiki Bajkala. M.-L., Izd-vo AN SSSR, 603 s. (in Russian)].
- Тархова Ю.Н. 1962. Материалы по внутривидовой изменчивости песчаной широколобки // Кратк. сообщ. Бурят. компл. НИИ. Улан-Удэ, вып. 3: 101–118. [Tarkhova Yu.N. 1962. Materialy po vnutrividovoj izmenchivosti peschanoj shirokolobki // Kratk. soobshch. Buryat. kompl. NII. Ulan-Ude, vyp. 3: 101–118. (in Russian)].
- Тимошкин О.А. 2001. Озеро Байкал: разнообразие фауны, проблемы ее несмешиваемости и происхождения, экология и «экзотические» сообщества // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 1: 16–73. [Timoshkin O.A. 2001. Ozero Bajkal: raznoobrazie fauny, problemy ee nesmeshivaemosti i proiskhozhdeniya, ekologiya i «ekzoticheskie» soobshchestva // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, T. 1, kn. 1: 16–73. (in Russian)].
- Хамнуева Т.Р., Пронин Н.М. 2004. Новые виды кинетопластид (Kinetoplastida: Kuinetoplastidea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Озеро Байкал. Новосибирск, Наука, Т. 1, кн. 2. С. 1255–1260. [Khamnueva T.R., Pronin N.M. 2004. Noveye vidy kinetoplastid (Kinetoplastida: Kuinetoplastidea) // Annotirovannyj spisok fauny ozera Bajkal i ego vodosbornogo bassejna. Ozero Bajkal. Novosibirsk, Nauka, T. 1, kn. 2. S. 1255–1260. (in Russian)].
- Хамнуева Т.Р., Балданова Д.Р. 2016. Первое обнаружение гемогрегариин у рыб озера Байкал. Паразитология 50 (1): 92–95. [Khamnueva T.R., Baldanova D.R. 2016. Pervoe obnaruzhenie gemogregarin u ryb ozera Bajkal. Parazitologiya 50 (1): 92–95. (in Russian)].
- Черняев Ж.А. 1973. О генезисе бычков подкаменщиков (Cottoidea). Зоол. журн. 52 (3): 459–464. [Chernyaev Zh.A. 1973. O genezise bychkov podkamenshchikov (Cottoidea). Zool. zhurn. 52 (3): 459–464. (in Russian)].
- Черняев Ж.А. 1977. Морфоэкологические особенности размножения и развития песчаной широколобки оз. Байкал *Paracottus (Leocottus) kessleri* (Dyb.). Вопросы ихтиол. 17 (6 (107): 1055–1070. [Chernyaev Zh.A. 1977. Morfoekologicheskie osobennosti razmnzheniya i razvitiya peschanoj shirokolobki oz. Bajkal *Paracottus (Leocottus) kessleri* (Dyb.). Voprosy ihtiол. 17 (6 (107): 1055–1070. (in Russian)].
- Штейн Г.А. 1979. Паразитические инфузории (Peritricha, Urceolariidae) некоторых рыб озера Байкал // Морфология и экология инфузорий, фораминифер и аканторий. Тр. ЗИН АН СССР. Л., 86: 36–47. [Shtejn G.A. 1979. Paraziticheskie infuzorii (Peritricha, Urceolariidae) nekotoryh ryb ozera Bajkal // Morfologiya i ekologiya infuzorij, foraminifer i akantorij. Tr. ZIN AN SSSR. L., 86: 36–47. (in Russian)].
- Штейн Г.А. 1984. Подотряд Mobilina // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л., Наука, Ленинград. отд-ние, Т. 1: 321–381. (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. Ин-та АН СССР, вып. 140). [Shtejn G.A. 1984. Podotryad Mobilina // Opredelitel' parazitov presnovodnyh ryb fauny SSSR. L., Nauka, Leningrad. otd-nie, T. 1: 321–381. (Opredeliteli po faune SSSR, izd. Zool. In-ta AN SSSR, vyp. 140). (in Russian)].

- Эпштейн В.М. 1959. О систематическом положении, образе жизни и происхождении и эндемичной байкальской пиявки *Trachelobdella torquata* Grube. Докл. АН СССР 125 (4): 935–937. [Epshtejn V.M. 1959. O sistematicheskom polozhenii, obraze zhizni i proiskhozhdenii i endemichnoj bajkal'skoj piyavki *Trachelobdella torquata* Grube. Dokl. AN SSSR 125 (4): 935–937. (in Russian)].
- Эпштейн В.М. 1987. Тип кольчатые черви – Annelida. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л., Наука, Ленинградское отд-ние, Т. 3: 340–372. (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. Ин-та АН СССР, вып. 149). [Epshtejn V.M. 1987. Tip kol'chatye chervi – Annelida. Opredelitel' parazitov presnovodnyh ryb fauny SSSR. L., Nauka, Leningradskoe otd-nie, T. 3: 340–372. (Opredeliteli po faune SSSR, izd. Zool. In-ta AN SSSR, vyp. 149). (in Russian)].
- Baldanova D.R., Kritskaya U.A., Pronin N.M. 2000. Gammarida of Lake Baikal basin intermediate hosts of helminths. Ecological Parasitology on the turn of Millennium. Saint Petersburg, Russia, 70–71.
- Crib T.H. 2005. Family Operculidae Ozaki, 1925. In Jones A., Bray R.A., Gibson D.I. (Eds) Keys to the Trematoda. V. 2. Wallingford, UK: CAB International, 443–532.
- Fayton T., Andres M. 2016. New species *Plagioporus* Stafford, 1904 (Digenea: Opercoelidae) from California, with amendment of the genus and phylogeny of freshwater plagioporines of the Holarctic. Systematic Parasitology 93: 731–748.
- Kaufer A., Ellis J., Stark D., Barrat J. 2017. Evolution of tripanosomatid taxonomy. Parasites Vectors 10: 287. <http://doi.org/10.1186/s13071-017-2204-7>
- Kontula T., Kirilchik S., Vainola R. 2003. Endemic diversification of the monophyletic cottoid fish species flock in Lake Baikal explored with mtDNA sequencing. Molecular Phylogenetic and Evolution 27: 143–155. [http://doi.org/10.1016/S1055-7903\(02\)00376-7](http://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00376-7)
- Kostygov A.Yu., Grebchuk-Leremenko A., Malysheva M.N., Frolov A.O., Yurchenko V. 2014. Molecular revision of genus *Wallaceina*. Protist 165: 594–604. <https://dx.doi.org/10.1016/j.protis.2014.07.001>
- Li M., Wang J., Zhu D., Gu Z., Zhang J., Gong X. 2008. Study of *Apiosoma piscicola* (Blanchard 1885) occurring on fry of freshwater fishes in Hongze, China with consideration of the genus *Apiosoma*. Parasitol Res. 102: 931–937. <http://doi.org/10.1007/s00436-007-0856-5>
- Maslov D.A., Opperdoes F.R., Kostygov A.Y., Hashimi H., Lukeš J., Yurchenko V. 2019. Recent advances in trypanosomatid research: genome organization, expression, metabolism, taxonomy and evolution. Parasitology 146, 1–27. <https://doi.org/10.1017/S0031182018000951>
- Messjatzeff J. 1926. Parasitische Copepoda aus dem Baikalsee. Atch. Naturg. Bd. 92.
- Ogedengbe M.E., Sherry S.E.I., Ogedengbe J.D., Chapmen H.D. 2018. Phylogenies based on combined mitochondrial and nuclear sequences conflict with morphologically defined genera in eimeriid coccidian (Apicomplexa) // Intern. J. for Parasitology 48 (1): 59–69. <http://doi.org/10.1016/j.ijpara.2017.07.008>
- Okamura B., Gruhl A., Bartholomew J.L. 2015. Myxozoan Evolution, Ecology and Development. Springer International Publishing, 1–440. <http://doi.org/10.1007/978-3-319-14753-6>
- Sideleva V.G. 2001. List of fishes from Lake Baikal with descriptions of new taxa of Cottoid fishes // Proceeding of the Zoological Institute. St. Petersburg, 45–80.
- Slobodyanyuk S.Ya., Kirilchik S.V., Pavlova M.E., Belikov S.I., Novitsky A.L. 1995. The evolution relationships of two families of cottoid fishes of Lake Baikal (East Siberia) as suggested by analysis of mitochondrial DNA. J. Mol. Evol. 40: 392–399.
- Slobodyanyuk S.Ya., Kirilchik S.V., Pavlova M.E., Sideleva V.G. 1997. Evolution endemic cottoid fishes of Lake Baikal (East Siberia) and some of non-Baikalian cottoid fishes as revealed by methods of molecular biology. In: Wada E., Timoshkin O.A., Fujita N., Tanida K. (Eds), New Scope on Boreal Ecosystems in East Siberia. DIWA series, vol. 2. Siberian Branch Russian Academy of Science, Novosibirsk, 77–86.
- Snimshikova L.I. 1998. List of Hirudinea species. Lake Baikal: Evolution and Biodiversity / Eds O.M. Kozhova, L.R. Izmet'seva. Leiden Backhugs Publishers, P. 369–370/
- Svobodova M., Zidkova L., Cepicka I., Obornik M., Lukes J., Votipka J. 2007. *Sergeia podlinaevi* gen. nov. Sp. Nov. (Tripanosomatidae, Kinetoplastida), a parasite of biting midges (Ceratopogonidae, Diptera). International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology 57: 423–432. <http://doi.org/10.1099/ijs.0.64557-0>
- Yurchenko Ya., Lukes J., Jirku M., Maslov D. 2009. Selective recovery of the cultivation-prone components from mixed tripanosomatid infections: a case of several novel species isolated from Neotropical Heteroptera. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology 59: 893–909. <http://doi.org/10.1099/ijs.0.001149-0>

PARASITE FAUNA OF SAND AND STONE SCULPINS
(SCORPAENIFORMES, COTTIDAE) FROM LAKE BAIKAL
(REVIEW OF RESEARCH RESULTS AND PROSPECTS OF INVESTIGATIONS)

O. T. Rusinek

Keywords: parasite fauna, *Leocottus kesslerii*, *Paracottus knerii*, Lake Baikal

SUMMARY

A revision of the composition of parasites of two widely distributed in Baikal species of cottoid fish – the sand (*Leocottus kesslerii* Dybowski, 1874) and the stone (*Paracottus knerii* Dybowski, 1874) sculpins was performed. This composition includes 60 species and subspecies of parasites belonging to 10 types, 12 classes, 14 orders, 24 families and 32 genera. It is represented by 21 endemic taxa of species and subspecies rank: these are blood parasites – trypanosomes and cryptobia (2), myxosporidia (5), infusoria (7), monogeneans (1), nematodes (2), acanthocephales (1), leeches (2) and crustaceans (1). Comparison of the parasite fauna of sand and stone sculpins with that of the families Abyssocottidae and Comephoridae showed that most of all this fauna is closely related to the parasite fauna of the family Abyssocottidae. Revision of the parasite composition of two widely distributed fish in Baikal in the light of modern data has identified a number of important problems in the study of fish parasites of this reservoir. Since there has been a transformation of views on the taxonomy of individual groups, new information has been obtained on morphology, molecular biology, biochemistry, life cycles and distribution in the plant and animal world, it is necessary to continue the study of Baikal parasites by modern methods.