

ГЕНЕЗИС ПАРАЗИТОФАУНЫ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ ЕВРАЗИИ

О. Н. Пугачёв

Зоологический институт, Ленинград

Проводится анализ паразитофауны лососевых рыб Евразии. Подтверждается горное происхождение Salmonoidea и оценивается масштаб различий между отдельными семействами и родами. На основании проведенного анализа рассматривается история формирования паразитофауны Salmonoidea.

В последнее время лососевые рыбы стали объектом изучения исследователей различного профиля. Для изучения их морфологии, экологии и систематики применяются наряду с традиционными современные методы биохимии, кариологии, геносистематики и др. Очевидно, что невозможно, используя какой-то один пусть даже и самый современный подход, понять эволюцию лососевых. Необходимо использовать комплекс признаков (данных) различного характера, в том числе и результаты паразитологических исследований. В свою очередь, при выяснении путей формирования паразитофауны необходимо учитывать данные по морфологии, экологии и филогении хозяев, так как эволюция паразитов, особенно специфичных, протекает сопряженно с хозяином во времени и в пространстве. Филогенетическая близость паразитов дает возможность в ряде случаев использовать паразитологический критерий для уточнения систематического положения их хозяев (Догель, 1962). Применение этого критерия встречает затруднения в случаях, когда имеется небольшое количество специфичных групп паразитов и недостаточна степень их изученности. Этих затруднений можно избежать, анализируя паразитофауну в целом, оценивая масштаб различий или время и порядок дивергенции не только по количеству специфичных групп и видов паразитов, но и по экологическим особенностям отдельных фаунистических комплексов, которые отражают как историю формирования паразитофауны, так и эволюцию хозяев. При отставании или опережении эволюцией паразитов эволюции их хозяев количество специфичных видов (всех систематических групп), по-видимому, пропорционально времени существования системы паразит—хозяин, т. е. чем древнее эта система, тем больше специфичных видов. Эти закономерности могут маскироваться экологией хозяина; Cyclostomi полностью утратили свою специфичную паразитофауну в связи со своим образом жизни. По-видимому, обитание в изменяющихся условиях среды также нарушает эту пропорциональность. Реликты древних фаун, имеющие обычно небольшой ареал и численность, имеют небольшое число специфичных видов и бедную паразитофауну. В этом случае высок систематический ранг специфичной группы, например, монотипическое семейство цестод *Harporobothriidae* у *Amia* (Holostei) и класс *Gyrocotylidae* с 2 родами и 10 видами у *Holoccephali*.

К настоящему времени паразитофауна Salmonoidea насчитывает в водоемах Евразии более 200 видов паразитов (табл. 1).¹ Главной особен-

¹ В целях удобства изложения мы условно приняли следующую систему лососевых: надсемейство Salmonoidea с 3 семействами Salmonidae, Thymallidae и Coregonidae. Так как установлено, что различия между тремя группами лососевых (лососи, сиги,

ностью паразитофауны является небольшое количество родов паразитов, специфичных ко всему надсемейству. Для него характерны: монотипическое семейство Tetraonchidae, роды *Discocotyle*, *Philonema*, *Cystidicoloides*, *Metechinorhynchus*, *Basanistes* и *Acanthobdella*. Среди простейших специфичных родов и семейств нет (впрочем, нет, по нашему мнению, и специфичных видов, за исключением миксоспоридий). Описание специфичных для Salmonoidea видов родов *Eimeria*, *Dermocystidium*, *Trypanosoma* и других весьма сомнительно. Анализ видового состава специфичных паразитов лососевых выявляет резкое преобладание паразитов с простым жизненным циклом над паразитами со сложным жизненным циклом (69 видов против 23). Впрочем, это характерно и для других групп рыб, например карповых. Среди специфичных паразитов с простым циклом преобладают миксоспоридии, моногенеи и паразитические раки.

Т а б л и ц а 1
Число видов паразитов, зарегистрированных у Salmonoidea Евразии

Класс	Число видов	Из них специфичные к надсемейству	% от общего числа
Mastigophora	5	—	—
Sporozoa	7	—	—
Cnidosporidia	32	23	71
Ciliata	23	—	—
Trematoda	56	6	10.7
Monogenea	24	23	95.8
Cestoda	33	5	15.3
Acanthocephala	26	4	15.3
Nematoda	37	9	24.3
Hirudinea	6	3	50
Crustacea	28	19	67.8
Всего	277	92	33.2

На первый взгляд паразитирование только на лососевых примитивных пиявок подкласса Archihirudinea (*Acanthobdella livanovi* и *A. peledina*) может свидетельствовать о большой древности их паразито-хозяйинных отношений. Но *A. livanovi* является факультативным, а *A. peledina* — облигатным паразитом, поэтому можно считать, что к паразитическому об-

Т а б л и ц а 2
Число видов, зарегистрированных у различных семейств Salmonoidea Евразии

Семейство	Число видов	Виды со сложным жизненным циклом		Специфичные виды		Общие с		
		число	%	число	%	Salmonidae	Coregonidae	Thymallidae
Salmonidae	140	61	43.6	42 (6)	30	—	44 (30) 31.4%	40 (26) 28.5%
Coregonidae	73	40	54.8	11	15	44 (30) 60.2%	—	37 (27) 50.7%
Thymallidae	65	33	51.5	12 (1)	18.5	40 (26) 62.5%	37 (27) 57.8%	—

П р и м е ч а н и е. В скобках — количество специфичных видов со сложным жизненным циклом.

разу жизни эта группа перешла сравнительно недавно. Кроме того, *A. peledina* патогенна для хозяев (Пронин, 1971), что свидетельствует об отсутствии сбалансированности системы и об ее молодости. По-видимому, примитивность этих пиявок не позволила им стать паразитами и выжить в большинстве водоемов, тогда как обеднение водных сообществ и суровые условия существования на севере Европы и в Сибири при отсутствии конкуренции со стороны других паразитических пиявок позволили им выжить и перейти к паразитированию на Salmonoidea.

хариусы) находятся на одном таксономическом уровне (Световидов и др., 1975), для наших целей неважно, являются ли эти группы семействами или подсемействами.

Среди паразитов, специфичных к отдельным семействам (табл. 2), очень мало таковых со сложным жизненным циклом. Из 54 видов паразитов с простым жизненным циклом специфичных к одному из семейств преобладают миксоспоридии, моногенеи и ракообразные. У многих родов лососевых специфичных паразитов со сложным жизненным циклом нет (табл. 3). Следует отметить, что большинство видов, имеющих сложный жизненный цикл, связано в своем развитии с бентическими организмами. Таким образом, при анализе паразитофауны по систематическим группам Salmonoidea выявляется следующее: от надсемейства к семейству и роду резко уменьшается число специфичных паразитов со сложным жизненным циклом; у большинства родов их нет. Это свидетельствует о том, что эти паразиты в основном характерны для надсемейства в целом.

Т а б л и ц а 3

Число видов паразитов, зарегистрированных у разных родов Salmonoidea Евразии

Семейство	Род	Число видов	Из них со сложным жизненным циклом		Специфичные виды	
			число	%	число	%
Salmonidae	<i>Hucho</i>	24	12	50	8 (I)	33.3
	<i>Brachymystax</i>	30	15	50	8	26.7
	<i>Salmo</i>	69	34	49.2	4 (I)	5.8
	<i>Oncorhynchus</i>	40	18	45	3	7.5
	<i>Salvelinus</i>	70	39	55.6	4 (I)	5.7
Coregonidae	<i>Coregonus</i>	68	38	55.8	6	8.8
	<i>Prosopium</i>	23	11	47.8	2	8.7
	<i>Stenodus</i>	28	19	67.8	1	3.6
Thymallidae	<i>Thymallus</i>	65	33	51.5	12 (I)	18.5

В настоящее время Salmonoidei можно считать первично пресноводными, так как все древнейшие палеонтологические находки лососеобразных приурочены к континентальным отложениям (Сычевская, Яковлев, 1976). Об этом свидетельствует и анализ паразитофауны: у лососевых не обнаружено ни одного специфичного паразита в морской период их жизни (Ройтман, 1971, 1975).² Редкость палеонтологических находок объясняется экологическими причинами, а именно неблагоприятными условиями захоронения в горных водоемах. Предположительно, начало образования лососеобразных приходится на промежуток верхний мел—начало третичного периода (меловые находки весьма проблематичны) (Сычевская, Яковлев, 1976). Яковлев (1961, 1964), Викторский (1976) и другие предполагают, что предки лососевых обитали в горных водоемах и населяли изначально горные реки бассейна океана Тетис; предполагается также и родство между бореально-предгорным и арктическим пресноводным фаунистическими комплексами. В пользу гипотезы горного происхождения Salmonoidea свидетельствуют следующие факты: резкое преобладание в паразитофауне паразитов с простым циклом развития, отсутствие специфичных родов миксоспоридий и видов инфузорий (группы, наиболее чувствительные к течению), очень небольшое число специфичных к роду хозяина паразитов со сложным жизненным циклом (табл. 4). В пользу этой гипотезы свидетельствует и то, что подавляющее большинство специфичных к роду хозяина паразитов встречается у рыб бореально-предгорного фаунистического комплекса: *Thymallus*, *Hucho* и *Brachymystax*. Кроме того, обнаружены два специфичных вида у рода *Salmo* в горах. Это *Muxobolus salmonis* и *Tetraonchus* sp. с *Salmo trutta* m. *fario* из Болгарии (Какачева-Аврамова, Недева-Менкова, 1978). *Muxobolus salmonis* встречается только

² За исключением *Gyrodactyloides bychowskii* и *G. strelkowi*.

Т а б л и ц а 4
Список паразитов, специфичных к надсемейству Salmonoidea

Вид	I	II	III	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Myxidium truttae</i>	+	+	—	+	—	—	+	—	+	—	—	—
<i>M. salvelini</i>	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>M. ventricosum</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>M. noblei</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>M. gracilis</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Zschokkella orientalis</i>	+	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Chloromyxum coregoni</i>	+	+	—	+	+	—	—	+	+	+	—	—
<i>Ch. wardi</i>	+	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Ch. orientalis</i>	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Ch. truttae</i>	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ch. thymalli</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Ch. tuberculatum</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Myxosoma cerebralis</i>	+	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Myxobolus neurobius</i>	+	+	+	+	—	—	—	—	+	—	—	+
<i>M. arcticus</i>	+	—	+	—	+	+	—	—	—	—	—	+
<i>M. krokhini</i>	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>M. salmonis</i>	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>M. thymalli</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Henneguya cerebralis</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>H. zschokkei</i>	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	—	+
<i>Ceratomyxa schasta</i>	+	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Leptotheca krogiusi</i>	+	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>L. subsphaerica</i>	—	+	+	—	—	—	—	—	+	—	—	+
<i>Discocotyle sagitata</i>	+	+	+	+	+	—	—	—	+	+	+	+
<i>Tetraonchus borealis</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>T. variabilis</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>T. grumosus</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>T. alaskensis</i>	+	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>T. huchonis</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>T. skrjabini</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>T. spasskyi</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>T. gvosdevi</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>T. lenoki</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>T. pseudolenoki</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>T. roytmani</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>T. rogersi</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>T. oncorhynchi</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>T. awakurai</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>T. sp. I Ergens, 1971</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>T. sp. II Ergens, 1971</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>T. sp. Kakacheva-Avramova, Nedeva-Menkova, 1978</i>	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Gyrodactylus lavareti</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>G. thymalli</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>G. taimeni</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>G. birmani</i>	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>G. lenoki</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>G. salaris</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+
<i>Eubothrium salvelini</i>	+	+	+	+	+	+	—	—	+	+	+	+
<i>E. crassum</i>	+	+	—	+	+	+	+	+	+	+	—	—
<i>Proteocephalus exiguus</i>	+	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	—
<i>P. thymalli</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Crepidostomum farionis</i>	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+
<i>C. metoecus</i>	+	+	+	+	+	+	—	—	+	—	+	+
<i>Sphaerostoma salmonis</i>	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	+	+	+	—	+	—	—	—	+	—	+	+
<i>Azygia robusta</i>	+	+	—	+	—	—	—	—	+	+	+	—
<i>A. perryi</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Cucullanus truttae</i>	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>C. laevis</i>	+	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Capillaria baicalensis</i>	+	+	—	—	—	—	+	—	—	+	+	+
<i>C. salvelini</i>	+	+	—	+	+	+	—	—	+	—	—	—
<i>Cystidicoloides tenuissima</i>	+	+	+	+	+	+	—	—	+	—	—	+
<i>Metabronema salvelini</i>	+	—	—	—	+	+	—	—	+	—	—	—
<i>Philonema sibirica</i>	—	+	+	—	—	—	—	—	+	—	+	+
<i>Ph. oncorhynchi</i>	+	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—

Таблица 4 (продолжение)

Вид	I	II	III	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Contracaecum aquadulcis</i>	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	+	+	+	+	+	+	—	+	+	—	+	+
<i>M. truttae</i>	+	+	+	+	+	—	—	—	+	—	—	+
<i>M. cryophyllus</i>	+	+	+	—	—	—	+	+	+	—	—	+
<i>Neoechinorhynchus crassus</i>	+	+	—	—	+	—	—	—	+	—	+	—
<i>Acanthobdella peledina</i>	+	+	+	+	+	—	+	+	+	—	+	+
<i>A. livanowi</i>	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Trachelobdella taimeni</i>	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Argulus coregoni</i>	+	+	+	+	—	+	—	—	+	—	—	+
<i>Salmincola jacutica</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>S. coregonorum</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—
<i>S. nordmanni</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>S. extensus</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>S. strigatus</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>S. extumescens</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>S. thymalli</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>S. longimanus</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>S. salmoneus</i>	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. carpionis</i>	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. edwardsii</i>	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. californiensis</i>	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Basanistes enodis</i>	+	+	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—
<i>B. briani</i>	+	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	+
<i>B. huchonis</i>	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>B. woskoboynikovi</i>	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Coregonicola orientalis</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—
<i>C. producta</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—

Примечание. I — Salmonidae, II — Coregonidae, III — Thymallidae, 1 — *Salmo*, 2 — *Salvelinus*, 3 — *Oncorhynchus*, 4 — *Brachymystax*, 5 — *Hucho*, 6 — *Coregonus*, 7 — *Prosopium*, 8 — *Stenodus*, 9 — *Thymallus*.

в горных участках рек. Он обнаружен в горах Кавказа, Крыма и Средней Азии (Донец и др., 1973), такой характер ареала говорит об его древности. К сожалению, паразитофауна рыб гор и предгорий, в частности *Brachymystax*, *Hucho*, *Salmo* и *Salmothymus*, слабо изучена и, по нашему мнению, количество специфичных для этих родов паразитов будет в дальнейшем увеличиваться.

В пользу этой гипотезы свидетельствует и возрастная динамика паразитофауны гольцов рода *Salvelinus*, изученная Буториной (1978). У молоди (возраст 0+) паразитов ей обнаружить не удалось, у молоди в возрасте 1—1+ паразитофауна соответствует ручьевому типу. Это означает, что даже озерные гольцы первые этапы своей жизни проводят в речках и ручьях, где, по-видимому, нерестятся и хищники, и бентофаги, и ручьевые гольцы. Молодь озерных гольцов мигрирует в озеро, где спектр питания ее заметно расширяется. Соответственно и паразитофауна этой молоди более разнообразна, чем паразитофауна ручьевых гольцов того же возраста. Дифференциация озерной молоди на хищников и бентофагов происходит в возрасте 1+—2; гольцы в возрасте 2—3 становятся типичными хищниками или бентофагами и совершают первую миграцию в море. Все это говорит о том, что усложнение жизненного цикла у гольцов, по-видимому, шло от ручьевого типа к проходному. Такое же направление экологической дифференцировки, но на видовом уровне, отмечается Дорофеевой (1976) у представителей рода *Salmo* в горных водоемах.

Гистологическое строение пищеварительного тракта у лососевых показывает принципиальное сходство в независимости от пищевой специализации. Сложное строение кишечной стенки, развитый механический коллагеновый каркас и мощная мышечная оболочка, обеспечивают этим рыбам широкий спектр питания — эврифагию (Коровина, Васильева, 1976). Большинство лососевых не являются стенофагами, так как обитают в водоемах с довольно небогатой гидрофауной. По мнению Коровиной и Васильевой (1976), наблюдаемое в онтогенезе лососевых усложнение

тканевого состава средней кишки, сопровождаемое ограничением функциональной изменчивости эпителия, рекапитулирует соответствующие преобразования их в филогенезе.

Среди паразитов лососевых мы можем найти доказательства родственных отношений между бореально-предгорным и арктическим пресноводным фаунистическими комплексами. В головном и спинном мозгу лососевых паразитируют два близкородственных вида микроспоридий, *Myxobolus neurobius* и *M. arcticus*. Первый вид заражает представителей родов *Salmo* и *Thymallus*, а второй — *Salvelinus* и *Oncorhynchus*, но может встречаться и у *Thymallus*, если хариусы нагуливаются совместно с гольцами и лососями. Два несомненно близкородственных вида трематод рода *Crepidostomum*: *C. metoecus* и *C. farionis* принадлежат разным фаунистическим комплексам; первый — бореальному предгорному, а второй — арктическому пресноводному. Они имеют и разных первых промежуточных хозяев: первый — *Limnea peregra*, второй — *Pisidium casertanum*, но оба вида не могут развиваться при температуре воды выше 7—8° С (Awachie, 1968). По данным Мирошниченко (1975), в горах Крыма встречается только *Crepidostomum metoecus*. Еще один пример родства бореально-предгорного и арктического пресноводного комплексов дают нам паразитические раки. По мнению З. Кабаты (Kabata, 1969), *Salmincola coregonorum*, паразитирующий на представителях арктического рода *Coregonus*, тесно связан в своем происхождении с *Salmincola thymalli*, который встречается только на хариусах, последний, как известно, относится к бореально-предгорному комплексу. Несомненно, что число таких примеров будет увеличиваться по мере тщательного изучения морфологии и экологии паразитов разных систематических групп.

В свете всего вышеизложенного генезис паразитофауны Salmonoidea представляется следующим образом. Сейчас довольно трудно определить время появления горных предков лососевых и можно только предположительно считать, что оно приходится на промежуток верхний мел—начало третичного периода. Их паразитофауна была крайне обеднена ввиду суровых условий существования в горных водоемах и состояла в основном из паразитов с простым жизненным циклом. По-видимому, на них уже паразитировали предки современных тетраонхид. Возможно, что выяснение родственных связей моногеней семейства Tetraonchidae позволит понять и происхождение лососевых. Затем лососевые стали осваивать и предгорные участки рек, где сформировался бореально-предгорный комплекс. Довольно длительное время, до смены фауны Holostei и Chondrostei на фауну современных костистых рыб, Salmonoidea, по-видимому, населяли только горные и предгорные участки рек. По Яковлеву (1964), эта смена фаун произошла раньше в Евразии, чем в Северной Америке, а именно — на границе палеогена и неогена. Именно за это время сформировалась богатая специфичная бореально-предгорная паразитофауна Thymallidae, *Hucho* и *Brachymystax* и увеличилось количество паразитов с простым циклом развития. После смены фаун на равнинных участках рек стали доминировать карповые, окуневые и щуковые, но довольно длительное время, вплоть до среднего миоцена, эти две фауны существовали совместно (Яковлев, 1964). Проникновение лососевых в равнинные участки рек связано, по-видимому, с ухудшением климата, похолоданиями, оледенениями и трансгрессиями моря, что привело к обеднению ихтиофауны в реках Сибири и Северо-Востока Азии. В это время в основном и сложилось единое ядро паразитофауны лососевых. По-видимому, в это ядро вошли элементы паразитофауны Holostei и Chondrostei, а также карповых и других групп, которые доминировали в то время. Этим, вероятно, и объясняется то, что большинство паразитов со сложным жизненным циклом встречается практически у большинства родов Salmonoidea, а представители родов *Phyllodistomum*, *Crepidostomum*, *Proteocephalus*, *Eubothrium* и другие встречаются у различных пресноводных рыб; в частности представители родов *Crepidostomum*, *Eubothrium* и *Proteocephalus* обнаружены у осетровых. Следующий этап формирования паразитофауны, и самый последний, свя-

зан с выходом лососевых в море и приобретением ими морских паразитов. При этом, с одной стороны, в процессе миграций из морей в реки и обратно происходит резкая смена паразитофауны, а с другой — появляются паразиты морские по своему происхождению, но приспособившиеся к существованию в пресной воде: например, из микроспоридий *Ceratomyxa schasta* и из нематод *Contraecocum aquadulcis*, описанный от камчатских гольцов (Буторина, 1978). Таким образом, формирование паразитофауны Salmonoidea проходило в три этапа: I этап — горный и предгорный, в основном специфичная паразитофауна; II этап — формирование единого ядра паразитофауны Salmonoidea в равнинных участках рек; III этап — появление в паразитофауне элементов морского происхождения.

Теперь попробуем оценить масштаб различий между семействами и родами Salmonoidea. Анализ паразитофауны семейств показывает следующее: 1. паразитофауна собственно лососевых (Salmonidae) наиболее богата и имеет наибольшее число специфичных видов; 2. паразитофауна хариусовых отличается меньшим богатством, но не меньшим своеобразием; 3. паразитофауна сиговых наименее своеобразна и имеет большое сходство с паразитофауной собственно лососевых (табл. 2). По-видимому, первоначально от предковых форм обособились Thymallidae, о чем свидетельствует своеобразие их паразитофауны, но так как они длительное время сосуществовали с Salmonidae в горных и предгорных водоемах (и в настоящее время хариусы довольно тесно связаны с лососевыми экологически), то их паразитофауна в значительной степени сходна с таковой собственно лососевых. Среди родов наибольшее число специфичных видов у хариусов (*Thymallus*), ленков (*Brachymystax*) и тайменей (*Hucho*); далее следуют роды *Coregonus*, *Salmo* и *Salvelinus*, *Oncorhynchus* (если подтвердится существование в природе на сипе, *Oncorhynchus masu*, двух видов тетраонхид, описанных Огавой и Эгузой (Ogawa, Egusa, 1978), которые имеют большое сходство с тетраонхидами с ленков и тайменей). Принимая во внимание, что условия существования в горных водоемах не способствуют разнообразию паразитофауны, мы должны осторожно относиться к небольшому числу специфичных видов у родов *Salmo* и *Prosopium*. По-видимому, порядок дивергенции в группе таков: горные предки Salmonoidea (ближе к ним, по крайней мере экологически, стоит род *Salmo*), *Thymallus*, *Hucho* и *Brachymystax*, Coregonidae (в этой группе первоначально обособились вальки, *Prosopium*), *Salvelinus*, *Oncorhynchus*. Первоначально обособились от предковых форм хариусы, ленки и таймени, затем произошло обособление сиговых, приблизительно одновременно сформировались гольцы рода *Salvelinus* и представители рода *Oncorhynchus*.

Вся история формирования Salmonoidea и их паразитофауны свидетельствует об адаптациях к низким температурам и довольно быстрому течению. Об этом же свидетельствует и расположение нерестилищ у большинства родов и видов.

Л и т е р а т у р а

- Буторина Т. Е. 1978. Экологический анализ паразитофауны гольцов (род *Salvelinus*) рек Камчатки и Охоты. — Автореф. канд. дис. Баку : 1—22.
- Викторовский Р. М. 1976. Сравнительная кариология, эволюция и видообразование у гольцов рода *Salvelinus*. — В кн.: Экология и систематика лососевидных рыб. Л. : 16—19.
- Догель В. А. 1962. Общая паразитология. Изд-во ЛГУ : 3—463.
- Донец З. С., Вартамян Л. К., Мкртчян З. А. 1973. Новый вид микроспоридий (Muxosporidia, Cnidosporidia) из мышц форели. — Биол. журн. Армении, 26, (3) : 84—85.
- Дорофеева Е. А. 1976. Сравнительно-морфологические основы классификации эндемичных форелей горных озер. — В кн.: Лососевидные рыбы (морфология, систематика и экология). Л. : 32—34.
- Какачева-Аврамова Д., Недева-Менкова И. 1978. Хельминтологично изследване на риби от родопски реки. — Хельминтология, 6 : 44—54.
- Коровина В. М., Васильева Н. Е. 1976. Сравнительно-гистологическое исследование кишечника некоторых костистых рыб и использование этих материалов для уточнения их филогенетических связей. — В кн.: Зоогеография и систематика рыб. Л. : 157—184.

- М и р о ш н и ч е н к о А. И. 1975. Новые для Крыма виды трематод из пресноводных рыб. — В кн.: Проблемы паразитологии, ч. 2. Киев : 38—39.
- П р о н и н Н. М. 1971. Распространение *Acanthobdella peledina* Grube, 1851 (Hirudinea) — паразита пресноводных рыб в водоемах СССР. — Паразитология, 5 (1) : 92—97.
- Р о й т м а н В. А. 1971. К анализу гельминтофауны лососевых рыб водоемов СССР. — Тр. ГЕЛАН, 21 : 69—74.
- Р о й т м а н В. А. 1975. Моногеноидеи мировой фауны лососевых рыб. — Тр. ГЕЛАН, 25 : 115—124.
- С в е т о в и д о в А. Н., Д о р о ф е е в а Е. А., К л ю к а н о в В. А., Ш а п о ш н и к о в а Г. Х. 1975. Морфологические основы классификации лососевидных рыб. — Зоол. журн., 54 (4) : 559—575.
- С ы ч е в с к а я Е. К., Я к о в л е в В. Н. 1976. Современные представления о филогенетических взаимоотношениях лососеобразных. — В кн.: Лососевидные рыбы (морфология, систематика и экология). Л. : 111—112.
- Я к о в л е в В. Н. 1961. Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование. — Вопр. ихтиол., 1, (2) : 22—36.
- Я к о в л е в В. Н. 1964. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб. — Вопр. ихтиол., 4, (1) : 10—22.
- А в а с ч и е Г. В. Е. 1968. On the bionomics of *Crepidostomum metoecus* (Braun, 1900) and *Crepidostomum farionis* (Müller, 1784) (Trematoda : Allocreadiidae). — Parasitology, 53 (2) : 307—325.
- К а б а т а Z. 1969. Revision of the genus *Salmincola* Wilson, 1915 (Copepoda: Lernaeopodidae). — J. Fish. Res. Bd. Canada, 26 : 2987—3041.
- О г а в а К., Е г у с а S. 1978. Two new species of the genus *Tetraonchus* (Monogenea: Tetraonchidae) from cultured *Oncorhynchus masou*. — Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 44 (4) : 305—312.

GENESIS OF THE PARASITE FAUNA OF SALMONOIDEA
OF EURASIA

O. N. Pugachev

S U M M A R Y

Analysis of the parasite fauna of Salmonoidea from Eurasia confirms the hypothesis of the mountain origin of this group. The formation of the parasite fauna proceeded in three stages: mountain and foothills (mainly specific) parasite fauna; the formation of the main part of the parasite fauna in the plain districts of the rivers; the appearance of parasites marine in their origin but adapted to the life in fresh waters. The scale of differences between families and genera is estimated. The genus *Salmo* is most close to the ancestral forms. *Brachymystax* and *Hucho* are the most ancient genera in the family Salmonidae. The family Thymallidae was the first to separate itself from the ancestral forms; Coregonidae is the most young family. The genus *Prosopium* was the first to separate itself in the family Coregonidae.
