

УДК 639.371.1.09

DOI 10.15853/2072-8212.2015.39.85-93

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ НОСАТОГО ГОЛЬЦА (*SALVELINUS SCHMIDTI*) ОЗЕРА КРОНОЦКОГО (КАМЧАТКА) ПО ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКИМ ДАННЫМ

О.Ю. Бусарова, Г.Н. Маркевич*, Р. Кнудсен**



Доцент, Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет

690087 Владивосток, Луговая, 52б

Тел.: 8 924 130 6705. E-mail: olesyabusarova@mail.ru

* Н. с., ФГБУ «Кроноцкий государственный заповедник»

684000 Елизово, Рябикова, 48

Тел.: 8 916 528 6399. E-mail: g-markevich@yandex.ru

** Проф., Университет Тромсё, Норвегия

N-9022 Krokeldalen, Troms, Glimmerveien, 25

Тел.: +004 777 646 017. E-mail: rune.knudsen@uit.no

НОСАТЫЙ ГОЛЕЦ *SALVELINUS SCHMIDTI*, ГОЛЬЦЫ РОДА *SALVELINUS*, ЛИТОРАЛЬ, ТРОФИЧЕСКИЕ ГРУППЫ РЫБ, ПАРАЗИТЫ-ИНДИКАТОРЫ, ПИТАНИЕ РЫБ, ЭКОЛОГИЯ РЫБ, ОЗЕРО КРОНОЦКОЕ, КАМЧАТКА

Носатый голец, обитающий в литорали оз. Кроноцкого, по питанию и зараженности паразитами разделяется на две трофические группы: часть рыб питается почти исключительно гаммарусами, а другая преимущественно личинками и куколками хирономид, в меньшей степени — прочим бентосом. Рыбы с гаммарусным типом питания (группа G) имеют высокие показатели инвазии *Cystidicola farionis*, *Cyathocephalus truncatus* и *Crepidostomum metoecus*. Рыбы, питающиеся хирономидами и другим бентосом (группа А), практически не заражены этими видами паразитов, для них характерны *Phyllodistomum umblae* и *Proteocephalus longicollis*. Рыбы группы G имеют высокую условную биомассу паразитов по сравнению с группой А.

DIFFERENTIATION OF TROPHIC NICHES AMONG NOSED CHARR (*SALVELINUS SCHMIDTI*) IN LAKE KRONOTSKOYE (KAMCHATKA) ACCORDING PARASITOLOGICAL DATA

О.Ю. Busarova, G.N. Markevich*, R. Knudsen**

Associate prof., The Far Eastern State Technical Fisheries University

690087 Vladivostok, Lugovaya, 52b

Тел.: 8 924 130 6705. E-mail: olesyabusarova@mail.ru

* Researcher, FSBI "Kronotsky Reserve"

684000 Elizovo, Ryabikova, 48

Тел.: 8 916 528 6399. E-mail: g-markevich@yandex.ru

** Professor, University of Tromsø

N-9022 Krokeldalen, Troms, Glimmerveien, 25

Тел.: +004 777 646 017. E-mail: rune.knudsen@uit.no

NOSE CHARR *SALVELINUS SCHMIDTI*, CHARRS GENUS OF *SALVELINUS*, LITORAL, TROPHIC GROUPS OF FISHES, PARASITE-INDICATORS, ECOLOGY OF FISH, FEED OF FISH, LAKE KRONOTSKOYE, KAMCHATKA

Two ecological groups of benthivorous Nosed charrs are demonstrated for the Lake Kronotskoye on the content of stomachs and fauna of parasites. One group feeds on gammarids only and typically bears plenty of gammarid-transmitted parasites (*Cystidicola farionis*, *Cyathocephalus truncatus*, *Crepidostomum metoecus*). The other group feeds on different sedentary invertebrates and insect larvae, and has much more diverse fauna of parasites, where *Phyllodistomum umblae* and *Proteocephalus longicollis* are the most frequent, but the abundance of all components of the fauna is low. The conditional biomass of parasites in the first group of Nosed charrs is higher comparing to the second group.

Гольцы (*Salvelinus malma malma*) озера Кроноцкого характеризуются чрезвычайно высоким экологическим и морфологическим разнообразием и являются уникальным объектом для изучения микроэволюционных процессов в группе *Salvelinus* (Викторовский, 1978; Савваитова, 1989; Markevich et al., 2015). В состав комплекса гольцов оз. Кроноцкого входят несколько форм: белый голец, длинноголовый голец, носатый голец, а также

глубоководные большеротый и малоротый гольцы (Викторовский, 1978; Маркевич и др., 2014; Markevich et al., 2015). До настоящего времени таксономический статус этих форм является дискуссионным (Савваитова, 1989; Черешнев и др., 2002; Павлов и др., 2013; Markevich et al., 2015). Все формы рыб занимают в экосистеме озера строго определенные трофические и топические ниши. Так, верхние горизонты населяют пелагический

хищник — длинноголовый голец, литоральный бентофаг — носатый голец, и топически не специализированный эврифаг — белый голец (Викторовский, 1978; Буторина и др., 2008; Маркевич и др., 2014). В профундали озера обитает большеротый голец, на глубинах 20–100 м держится малоротый голец (Маркевич и др., 2014).

В данной работе объектом исследования является носатый голец — специализированная бентосоядная форма (рис. 1). Основу питания этих рыб составляют личинки и куколки хирономид, веснянок, ручейников, гаммарусы, мелкие гастроподы, икра нерки, воздушные насекомые (Викторовский, 1978; Буторина и др., 2008; Введенская, 1981; Павлов и др., 2013). Имеются литературные сведения о неоднородности популяции носатого гольца по питанию (Введенская, 1981; Павлов и др., 2013; Markevich et al., 2015) и местам обитания (Черешнев и др., 2002).

Одним из эффективных методов описания трофической специализации рыб является оценка состава их паразитов, который, в отличие от состава пищевого комка, отражает питание рыб на протяжении длительного периода — от нескольких месяцев до нескольких лет (Коновалов, 1971; Буторина и др., 2011; Knudsen et al., 2004). Рыбы одной экологической группы имеют сходный состав паразитов, значительные различия в составе паразитов свидетельствуют об экологической неоднородности рыб в выборке (Федоров, 1981; Горювая, 2008).

Цель исследования — проверить гипотезу о трофической неоднородности носатого гольца в оз. Кроноцком с помощью паразитологического метода.

Работа посвящена изучению трофических групп у литоральных форм гольцов из различных озер Камчатки. Представлены материалы, показывающие наличие устойчивой внутривидовой трофической дифференциации у бентосоядных гольцов на примере носатого гольца озера Кроноцкого.



Рис. 1. Носатый голец *Salvelinus schmidtii* (фото Е.В. Есина)
Fig. 1. Nosed charr *Salvelinus schmidtii* (photo by E.V. Esin)

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Озеро Кроноцкое расположено на восточном побережье п-ова Камчатка на территории Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника и является самым крупным пресноводным водоемом Камчатки (рис. 2). Абсолютная отметка уреза озера — 372 м (Агарков и др., 1975), площадь водосбора — 2300 км², длина — 29 км, ширина — 18 км, объем озера — 12,4 км³, площадь зеркала — 246 км², максимальная глубина — 136 м, средняя — 58 м (Аркельянц, Ткаченко, 2012). В озеро впадает множество ручьев и рек, наиболее крупные из которых — реки Унана, Лиственничная и Узон. В озере обитают две формы жилой нерки-кокани *Oncorhynchus nerka* Walbaum, 1792 и комплекс мальмоидных форм гольцов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson, 1836 (Викторовский, 1978; Куренков, 2005; Бугаев, Кириченко, 2008; Маркевич и др., 2014).

Материалом для работы послужили результаты паразитологического вскрытия 52 экз. носатого гольца оз. Кроноцкого, проведенного в июне–августе 2013 г. Отлов рыб осуществляли жаберными сетями (шаг ячеи 20, 25, 30, 35 и 45 мм) в различных частях оз. Кроноцкого. У каждой рыбы измеряли следующие показатели: длину тела по Смитту (L, мм), массу тела (W, г) и пол. На зараженность паразитами рыб обследовали методом неполного паразитологического вскрытия по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985). Видовую принадлежность паразитов устанавливали по «Определителю паразитов пресноводных рыб СССР» (Определитель..., 1987). В качестве показателей зараженности использовали: экстенсивность инвазии (ЭИ) — долю зараженных рыб в исследуемой выборке, в %; индекс обилия паразитов (ИО) — среднее число паразитов, приходящееся на одну исследованную рыбу в выборке; доверительный интервал встречаемости (d) — значения какой-либо не поддающейся точной оценке величины, между которыми с определенной степенью достоверности находится ее истинное значение, приведен в соответствии с рекомендациями В.А. Ройтмана и А.Л. Лобанова (Ройтман, Лобанов, 1985). Количественный анализ содержимого желудков провели для 34 рыб. Пищевые объекты разделяли на следующие группы: моллюски (*Limnæa* sp. и *Pisidium* sp.), гаммарусы, олигохеты, хирономиды (имаго, куколки и личинки), прочие имаго насекомых, зоопланктон. Рассчитывали среднее

минимум двух лет (Knudsen et al., 2004), т. к. *C. truncatus* живет в рыбе от 20 до 55 дней (Vik, 1958), *Crepidostomum* spp. — около года (Awachie, 1968), а *Cystidicola farionis* — не менее двух лет (Awachie, 1973; Black, Lankester, 1980). Другие виды паразитов встречались у рыб этой группы единично. Такой тип заражения носатых гольцов с высокой интенсивностью инвазии *C. truncatus* ($ИИ_{lim} = 2 - 1060$), *Crepidostomum* spp. ($ИИ_{lim} = 18 - 4732$) и *Cystidicola farionis* ($ИИ_{lim} = 4 - 685$) мы условно назвали «гаммарусным», а рыб с таким типом заражения обозначили как «группа G».

Другая часть рыб (15 из 52) практически не заражена паразитами, передающимися через гаммарусов. *C. truncatus* и *Cystidicola farionis* встретились лишь у одной рыбы в выборке (ЭИ = 13%) с интенсивностью инвазии 3 и 1 экз. соответственно. Трематоды рода *Crepidostomum* заражали 93,3% рыб с интенсивностью инвазии 1–39 экз. При этом рыбы данной группы преимущественно имели *Crepidostomum farionis* (Muller, 1874). Вторым промежуточным хозяином *Crepidostomum farionis*, в отличие от *C. metoecus*,

являются не гаммарусы, а личинки поденок (Crawford, 1943). Также рыбы второй группы имели более высокую инвазию *Phyllodistomum umblae* (Fabricius, 1780), диплостомидами и *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (табл. 1). Трематоды мочеточников *P. umblae* заражают рыб при питании двустворчатыми моллюсками *Sphaeriidae* и *Euglesidae* (Прозорова, Шедько, 2003). Диплостомиды проникают в рыб активно через кожу при контакте с моллюсками рода *Lymnaea* (Прозорова, Шедько, 2003) и с током крови попадают в глаза (Размашкин, 1990). Цестода *P. longicollis* в своем цикле не связана с бентосными организмами и заражает рыб при питании планктонными веслоногими ракообразными (Аникиева и др., 1983). Такой тип заражения носатых гольцов (более высокая инвазия *P. umblae*, *Diplostomum* spp., *P. longicollis* и отсутствие либо крайне низкая инвазия *C. truncatus* и *Cystidicola farionis*) мы условно назвали «альтернативным», а рыб с таким типом заражения обозначили как «группа А».

В составе паразитофауны носатого гольца обеих трофических групп в небольшом количестве присутствуют виды гельминтов, связанные в

Таблица 1. Паразиты носатого гольца оз. Кроноцкого
Table 1. The parasites of Nosed charrs in the Lake Kronotskoye

Вид паразита	Носатые гольцы группы А 15 экз.				Носатые гольцы группы G 37 экз.				U _{эмп.}
	ЭИ	d	ИИ _{сп.} ИИ _{lim}	ИО	ЭИ	d	ИИ _{сп.} ИИ _{lim}	ИО	
<i>Eubothrium salvelini</i>	60,0	34,5–82,0	$\frac{1,2}{1-2}$	0,7	27,0	13,9–42,6	$\frac{3}{1-9}$	0,8	204,5
<i>Dyphyllobothrium</i> spp.	0,0	0–18,1	0,0	0	2,7	0,0–10,5	1,0	0,03	247,5
<i>Proteocephalus longicollis</i>	73,3	48,5–92,1	$\frac{5,2}{1-14}$	3,9	24,3	11,8–39,6	$\frac{1,2}{1-2}$	0,3	92,0*
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	13,3	1,3–34,9	3,0	0,4	100,0	92,2–100,0	$\frac{237,3}{2-1060}$	237,3	2,0*
<i>Crepidostomum</i> spp.	93,3	75,4–100,0	$\frac{12,6}{1-39}$	11,8	100,0	92,2–100,0	$\frac{1082,3}{18-4732}$	1082,3	3,5*
<i>Phyllodistomum umblae</i>	93,3	75,4–100,0	$\frac{24,9}{7-53}$	26,7	16,2	6,1–29,9	$\frac{17}{2-80}$	2,8	83,0*
<i>Diplostomum</i> sp. 1 (внутр. ср. глаза)	100,0	81,9–100,0	$\frac{69,7}{1-289}$	69,7	97,3	89,5–100,0	$\frac{39,5}{2-127}$	38,4	208,5
<i>Diplostomum</i> sp. 2 (хрустал. глаза)	26,7	7,9–51,5	$\frac{6,5}{(4-10)}$	1,7	0,0	0,0–7,8	0	0	203,5
<i>Cystidicola farionis</i>	13,3	1,3–34,9	1	0,1	94,6	84,9–99,5	$\frac{193,9}{4-685}$	183,4	24,0*
<i>Sterliadochona ephemeridarum</i>	33,3	12,2–58,8	$\frac{1,2}{(1-2)}$	0,4	16,2	6,1–29,9	$\frac{3,5}{1-8}$	0,6	216,5
<i>Philonema oncorhynchi</i>	46,7	22,5–71,7	$\frac{3,0}{(1-3)}$	1,4	37,8	22,8–54,1	$\frac{3,2}{1-12}$	1,4	260,0
<i>Cucullanus truttae</i>	33,3	12,2–58,8	$\frac{5,8}{(1-18)}$	1,9	27,0	13,9–42,6	$\frac{4}{1-23}$	1,1	225,5
<i>Neoechinorhynchus salmonis</i>	20,0	4,2–43,7	$\frac{3,7}{(3-4)}$	0,7	13,5	4,4–26,5	$\frac{7,4}{1-29}$	1,0	234,5
<i>Salmincola</i> spp.	20,0	4,2–43,7	1,0	0,2	10,8	2,9–22,9	$\frac{3,5}{1-7}$	0,4	255,0

Примечание: ЭИ — экстенсивность инвазии (встречаемость паразита), %; d — доверительный интервал встречаемости для уровня значимости $\alpha = 0,05$; ИО — индекс обилия. U_{эмп.} — критерий Манна–Уитни, (*) — виды, для которых U_{эмп.} находится на уровне $p \leq 0,01$

своем жизненном цикле с планктонными ракообразными: *Eubothrium salvelini* (Schrank, 1790), *Dyphyllobothrium* spp. Cobbold, 1858, *P. longicollis*, *Philonema oncorhynchi* Kuitunen-Ekbaum, 1933 и *Neoechinorhynchus salmonis* Ching, 1984 (Аникиева и др., 1983; Делямуре и др., 1985; Михайлова, 2015; Vik, 1963; Platzer, Adams, 1967) (табл. 1). Эти виды являются обычными, фоновыми для фауны озерно-речной системы Кроноцкая (Буторина и др., 2008; Бусарова и др., 2015). Степень инвазии этими паразитами у рыб обеих групп находится на одном уровне. Исключение составляет лишь *P. longicollis*, значения инвазии которым статистически различаются на уровне $p \leq 0,01$. Различия в зараженности гольцов четырьмя видами паразитов (*C. truncatus*, *Cystidicola farionis*, *Crepidostomum* spp. и *P. longicollis*) оказались статистически достоверными на уровне $p \leq 0,01$ (табл. 1).

У рыб группы А практически не встречаются *Cystidicola farionis* и *C. truncatus* (рис. 3, 4), в то время как трематоды рода *Crepidostomum* отмечались у этих рыб сравнительно часто. Это связано с тем, что у рыб группы А присутствует, как правило, *Crepidostomum farionis*, передающийся личинками поденок, и лишь изредка встречается *C. metoecus* (характерный группе G). Значения инвазии носатых гольцов двух групп трематодами рода *Crepidostomum* заметно различаются. Рыбы группы А имеют в среднем 4–17 экз. червей, а группы G — 200–1200 экз. с максимумом инвазии 4732 экз. Цестода *P. longicollis* практически не встречается у носатых гольцов, питающихся гаммарусами, но инвазирует 73% рыб группы А с интенсивностью до 14 экз.

Дендрограмма сходства–различия паразитофауны носатого гольца (рис. 5) содержит два основных кластера, которые соответствуют рыбам с различным типом заражения. Один кластер включает рыб с заражением типа «G», другой кластер — с заражением типа «А». В пределах кластеров различия минималь-

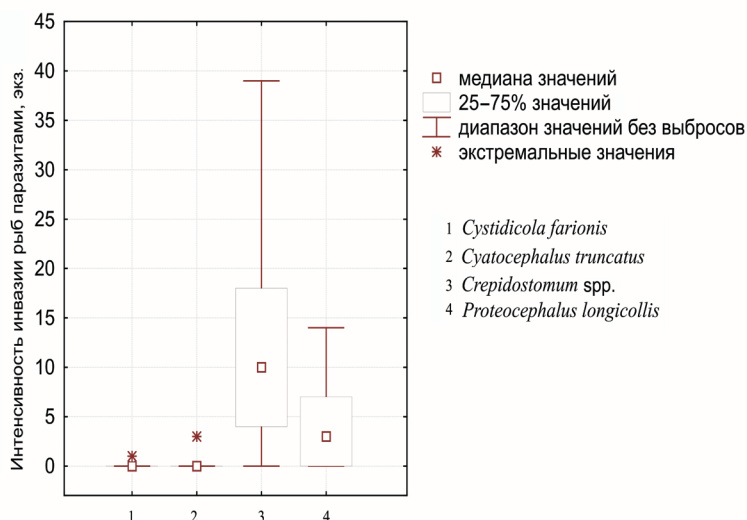


Рис. 3. Интенсивность инвазии носатых гольцов группы А паразитами-индикаторами
Fig. 3. The intensity of the indicator parasite invasion in the group A of Nosed charrs

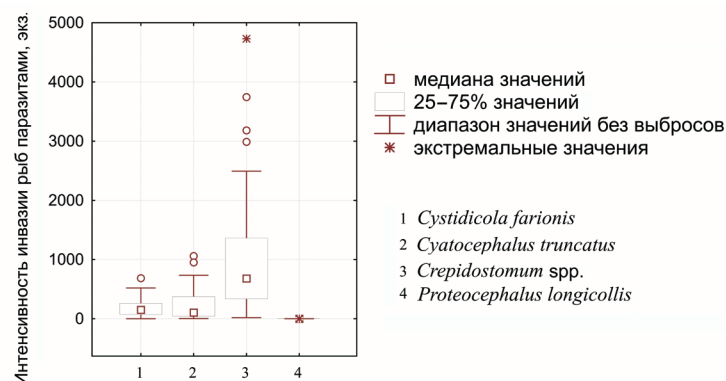


Рис. 4. Интенсивность инвазии носатых гольцов группы G паразитами-индикаторами
Fig. 4. The intensity of the indicator parasite invasion in the group G of Nosed charrs

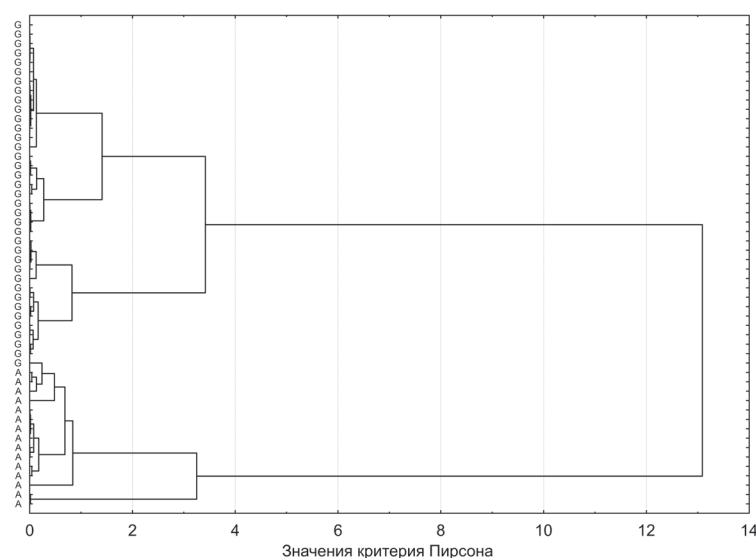


Рис. 5. Дендрограмма сходства–различия носатых гольцов по интенсивности инвазии паразитами
Fig. 5. The dendrogram of the similarity and difference between Nosed charrs in the intensity of parasite invasion

ны, наблюдается однородность групп, отражающая сходство состава паразитов у гольцов внутри групп.

Анализ паразитарных сообществ носатых гольцов двух групп показал, что они статистически достоверно различаются между собой по индексам Шеннона, Бергера–Паркера и выравненности видов, рассчитанных по значениям условных биомасс видов (табл. 2). У носатых гольцов группы G доминирующим видом как по числу особей (70%), так и по биомассе (48%) является *C. metoecus* (табл. 2). В группе А по числу особей доминирует *Diplostomum* sp. 1 (65%), а по биомассе — *P. umblae* (24%). Рыбы двух групп значительно различаются по среднему числу особей и биомассе паразитов. Рыбы с гаммарусным типом питания имеют в 35 раз большее число особей гельминтов и в 93 раза — их общую условную биомассу по сравнению с рыбами, которые не потребляют гаммарусов (табл. 2).

Представленные данные о трофических группах носатого гольца, полученные с помощью паразитологического метода, подтверждаются и результатами изучения содержимого желудков

(табл. 3). Желудки рыб группы G содержали практически исключительно гаммарусов, лишь изредка встречались моллюски или насекомые. Содержимое желудков рыб группы А было более разнообразно и включало преимущественно личинок и куколок хирономид, моллюсков, а также нитчатку и детрит. В желудках рыб группы А гаммарусы встречались редко, единично.

Рыбы группы А имеют меньшие размеры и массу тела по сравнению с группой G (табл. 4). Различия по длине и массе тела оказались статистически достоверными ($p \leq 0,01$). Вероятно, это связано с тем, что гаммарусы являются более энергетически ценным кормом, и питание ими способствует лучшему росту рыб.

Однако размеры и масса тела носатых гольцов не определяют выбор стратегии питания. Когда у носатых гольцов проявляются морфологические видовые признаки (при длине $L \geq 150$ мм), для них характерен тот или иной тип питания, который, по нашему наблюдению, сохраняется на протяжении всей жизни. Это можно продемонстрировать на примере зараженности рыб двух групп, имеющих

Таблица 2. Структура сообществ паразитов носатого гольца оз. Кроноцкого
Table 2. The structure of the parasite communities of Nosed charrs in the Lake Kronotskoye

Характеристики сообществ паразитов	Носатые гольцы группы А	Носатые гольцы группы G	$U_{\text{эмп}}$
Среднее число особей паразитов	115,6	4093,0	7,2*
Средняя условная биомасса паразитов (мг)	103,9	9751,6	3,5*
Индекс Шеннона по биомассе	2,06	1,04	1,0*
Индекс Бергера–Паркера по биомассе	0,23	0,48	2,3*
Индекс выравненности по биомассе	0,83	0,42	49,0*
Доминирующий вид по числу особей	<i>Diplostomum</i> sp. 1 (65%)	<i>C. metoecus</i> (70%)	
Доминирующий вид по биомассе	<i>Ph. umblae</i> (24%)	<i>C. metoecus</i> (48%)	

Примечание: $U_{\text{эмп}}$ — критерий Манна–Уитни, (*) — виды, для которых $U_{\text{эмп}}$ находится на уровне $p \leq 0,01$

Таблица 3. Встречаемость пищевых объектов в желудках у двух групп носатого гольца оз. Кроноцкого, экз.
Table 3. The frequency of the food components in stomachs in two groups of Nosed charr in the Lake Kronotskoye, spm

Пищевые компоненты	Носатые гольцы группы А	Носатые гольцы группы G	$U_{\text{эмп}}$
<i>Limnetya</i> sp.	0,0	0,04	100,0
<i>Pisidium</i> sp.	1,0	0,2	73,0
<i>Gammarus lacustris</i>	1,5	37,0	11,0*
Chironomidae (личинки)	20,4	0,6	38,0*
Chironomidae (куколки)	0,5	0,04	94,5
Chironomidae (имаго)	1,3	0,6	93,5
Oligochaeta	11,4	0,0	52,0*
Зоопланктон	0,4	0,0	91,0
Прочие имаго насекомых	1,0	0,0	78,0

Примечание: $U_{\text{эмп}}$ — критерий Манна–Уитни, (*) — виды, для которых $U_{\text{эмп}}$ находится на уровне $p \leq 0,01$

Таблица 4. Некоторые биологические показатели носатого гольца оз. Кроноцкого
Table 4. Some biological characteristics of Nosed charr in the Lake Kronotskoye

Биологические показатели	Носатые гольцы группы А	Носатые гольцы группы G	$U_{\text{эмп}}$
Длина рыб (L, мм)	285 (213–322)	344 (150–425)	151,5*
Масса рыб (W, г)	206 (45–420)	409 (32–680)	110,5*
Соотношение полов (m:f)	1:1,1	1,3:1	

Примечание: за скобками указаны средние значения показателей, в скобках — пределы их варьирования. $U_{\text{эмп}}$ — критерий Манна–Уитни, (*) — признаки, для которых $U_{\text{эмп}}$ находится на уровне $p \leq 0,01$. Для соотношения полов $U_{\text{эмп}}$ не рассчитывали

различные размеры, нематодой *Cystidicola farionis* (рис. 6). Для *C. farionis* характерно увеличение численности с возрастом (Valtonen, Valtonen, 1978) и, часто соответственно, размером хозяина (Knudsen, Klemetsen, 1994). Это связано с тем, что скорость поступления паразитов в организм хозяина выше, чем скорость их естественной элиминации, при этом происходит их накопление (Knudsen, Klemetsen, 1994). Однако увеличение количества *C. farionis* с размером рыб отмечается только у носатых гольцов группы G. Рыбы группы A практически не имеют *C. farionis*, и количество этого паразита не увеличивается с размером рыб-хозяев. Рыбы с разным типом питания (A и G) представляют собой самостоятельные ассоциации, у них не происходит смена предпочитаемых пищевых объектов с более мелких личинок и куколок хирономид на гаммарусов.

Качественная зараженность паразитами носатых гольцов оз. Кроноцкого не определяется их половой принадлежностью. В состав каждой из групп рыб входят как самцы, так и самки (табл. 4). Соотношение полов у рыб внутри групп практически одинаково: для группы A характерно незначительное преобладание самок, для группы G — самцов. Различия в соотношении полов незначительные. Известно, что рыбы разных полов внутри единой популяции могут иметь различную степень зараженности паразитами (Коновалов, 1980; Nagasawa, 1985), что обусловлено, прежде всего, разными затратами энергии и иммунными

реакциями при созревании половых продуктов (Liljedal et al., 1999).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании паразитологических данных показано существование у носатого гольца оз. Кроноцкого двух трофических групп. Изучение фауны паразитов носатого гольца проведено с помощью разных подходов: кластерного, статистического, эколого-фаунистического анализов и анализа сообществ паразитов. Показано, что носатые гольцы имеют различия в объектах питания и зараженности паразитами. По этому признаку гольцы дифференцируются на две группы: группа G — рыбы, питающиеся почти исключительно гаммарусами и очень сильно инвазированные гельминтами, передающимися через гаммарид; группа A — рыбы, питающиеся преимущественно личинками хирономид и не потребляющие гаммарусов, при этом они почти не имеют паразитов, жизненный цикл которых связан с гаммаридами. Эти группы рыб статистически достоверно различаются по показателям инвазии четырьмя видами гельминтов. Сообщества паразитов двух групп носатых гольцов являются самостоятельными экологическими единицами, т. к. статистически достоверно различаются по значениям индексов Шеннона, выравненности видов и индекса доминирования. Различия в составе фауны и структуре сообществ паразитов носатых гольцов отражают их трофическую специализацию, направленную на ослабление или избегание внутривидовой конкуренции. Выбор рыбами того или иного

типа питания не обусловлен их размерами и/или полом, т. к. с увеличением размеров рыб не происходит их перехода с одного типа питания (мелким бентосом) на другой (подвижными гаммарусами), а в состав групп входят особи обоих полов в практически равном соотношении.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны д. б. н., проф. Т.Е. Буториной (Дальрыбвтуз) и к. б. н. Е.В. Есину (ВНИРО) за ценные рекомендации при подготовке статьи.

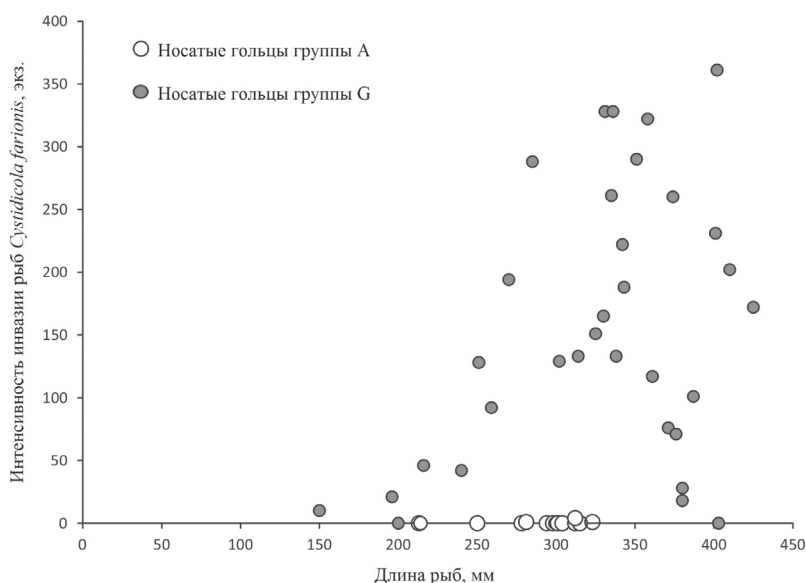


Рис. 6. Интенсивность инвазии носатых гольцов *Cystidicola farionis*
Fig. 6. The intensity of the *Cystidicola farionis* invasion at Nosed charrrs

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агарков А.Ю., Дмитриева Л.Я., Догановский А.М. 1975. Некоторые черты гидрологии Кроноцкого озера на Камчатке // Известия Всесоюзного географического общества. Т. 107 (4). С. 352–357.
- Аникиева Л.В., Малахова Р.П., Иешко Е.П. 1983. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л.: Наука. 167 с.
- Аркельянц А.Д., Ткаченко О.В. 2012. Гидрологические характеристики Кроноцкого озера в начале XXI века // Вестник МГУ. Сер. 5. География. № 6. С. 77–83.
- Бугаев В.Ф., Кириченко В.Е. 2008. Нагульно-нерестовые озера азиатской нерки. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 280 с.
- Бусарова О.Ю., Торлина А.А., Маркевич Г.Н. 2015. Паразиты молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792) реки Кроноцкой (Восточная Камчатка) // Биология моря. Т. 41 (5). С. 374–376.
- Буторина Т.Е., Шедько М.Б., Горовая О.Ю. 2008. Особенности экологии гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) бассейна озера Кроноцкого (Камчатка) по паразитологическим данным // Вопр. ихтиологии. Вып. 48 (5). С. 652–667.
- Буторина Т.Е., Бусарова О.Ю., Ермоленко А.В. 2011. Паразиты гольцов (Salmonidae: *Salvelinus*) Голарктики. Владивосток: Дальнаука. 281 с.
- Введенская Т.Л. 1981. Питание белого и носатого гольцов в оз. Кроноцком. Отчет о НИР КоТИНРО. Петропавловск-Камчатский, 33 с.
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. 121 с.
- Викторовский Р.М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М.: Наука. 106 с.
- Горová О.Ю. 2008. Экологические особенности гольцов рода *Salvelinus* (Salmoniformes: Salmonidae) Камчатки: анализ фауны и сообществ паразитов // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 23 с.
- Гублер Е.В., Генкин А.А. 1973. Применение непараметрических критериев в медико-биологических исследованиях. Л.: Медицина. 142 с.
- Делямуре С.Л., Скрябин А.С., Сердюков А.М. 1985. Основы цестодологии. Т. XI. Дифиллоботрииды — ленточные гельминты человека, млекопитающих и птиц. М.: Наука. 199 с.
- Доровских Г.Н., Степанов В.Г. 2009. Методы сбора и обработки ихтиопаразитологических материалов. Сыктывкар: Сыктывкарский гос. ун-т. 132 с.
- Коновалов С.М. 1971. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Л.: Наука. 229 с.
- Коновалов С.М. 1980. Популяционная биология тихоокеанских лососей. Л.: Наука. 238 с.
- Куренков И.И. 2005. Зоопланктон озер Камчатки. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 178 с.
- Маркевич Г.Н., Анисимова Л.А., Салтыкова Е.А., Бочарова Е.С., Бусарова О.Ю., Есин Е.В., Кнудсен Р. 2014. Разнообразие и особенности биологии эндемичных форм гольца *Salvelinus malma* из бассейна оз. Кроноцкого // Матер. XV Межд. науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 19–20 ноября 2014 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 325–330.
- Михайлова Е.И. 2015. Скребни рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae) Северо-Восточной Азии (таксономия, зоогеография, экология). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 22 с.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1987. Т. 3. Паразитические многоклеточные (2-я часть). Л.: Наука. 583 с.
- Павлов С.Д., Кузицин К.В., Груздева М.А., Сенчукова А.Л., Пивоваров Е.А. 2013. Фенетическое разнообразие и пространственная структура гольцов (*Salvelinus*) озерно-речной системы Кроноцкая (Восточная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 53 (6). С. 645–670.
- Прозорова Л.А., Шедько М.Б. 2003. Моллюски озера Азабачье (Камчатка) и их биоценотическое значение // Труды Камчатского филиала ТИГ ДВО РАН. Вып. 4. С. 120–151.
- Пугачев О.Н. 1984. Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока Азии. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. 156 с.
- Размашкин Д.А. 1990. Типы проникновения в рыб метацеркарий трематод рода *Diplostomum* // IX Всес. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. (март 1991 г., Петрозаводск). Л.: ЗИН АН СССР. С. 110–111.
- Ройтман В.А., Лобанов А.Л. 1985. Метод оценки численности гемипопуляций паразитов в популяции хозяина. Исследования по морфологии, таксономии и биологии гельминтов птиц // Тр. ГеЛАН. Т. 23. М.: Наука. С. 102–123.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяй-

- ственного использования). М.: Агропромиздат. 223 с.
- Федоров К.П. 1981. Математические методы изучения популяций паразитов / Зоопаразитология. Т. 7. С. 134–184.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. 496 с.
- Awachie J.B.E. 1968. On the bionomics of *Crepidostomum metoecus* (Braun, 1900) and *Crepidostomum farionis* (Müller, 1784) (Trematoda, Allocreadiidae) // Parasitology. Vol. 58 (2). P. 307–325.
- Awachie J.B.E. 1973. Ecological observations on *Metabronema truttae* Baylis, 1935, and *Cystidicola farionis* Fisher v. Waldheim, 1798 (nematode, Spiruroidea) in their intermediate and definitive hosts, in Afon Terrig // Acta parasitol. Polonica. Vol. 21 (31–42). P. 661–670.
- Black G.A., Lankester M.W. 1980. Migration and development of swim-bladder nematodes, *Cystidicola* spp. (Habronematoidea), in their definitive hosts // Canadian Journal of Zoology. Vol. 58 (11). P. 1997–2005.
- Crawford W.W. 1943. Colorado trematodes studies. I. A further contribution to the life history of *Crepidostomum farionis* (Muller) // Journal of Parasitology. Vol. 29 (6). P. 379–384.
- Liljedas S., Edal S., Folstad I., Skarstein F. 1999. Secondary sex traits, parasites, immunity and ejaculate quality in the Arctic charr // Proceedings of the Royal Society of London. Vol. 266. P. 1893–1898.
- Nagasawa K. 1985. Prevalence of Visceral Adhesions in Sockeye Salmon, *Oncorhynchus nerka*, in the Central North Pacific Ocean // Fish Pathology. Vol. 20. P. 313–321.
- Knudsen R., Klemetsen A. 1994. Infections of *Diphylobothrium dendriticum*, *D. ditremum* (Cestoda), and *Cystidicola farionis* (Nematoda) in a north Norwegian population of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) during winter // Canadian Journal of Zoology. Vol. 72 (11). P. 1922–1930.
- Knudsen R., Curtis M.A., Kristoffersen R. 2004. Aggregation of helminths: the role of feeding behavior of fish hosts // Journal of Parasitology. Vol. 90. P. 1–7.
- Markevich G.N., Esin E.V., Busarova O.Yu., Saltykova E.A., Bocharova E.S., Anisimova L.A. 2015. The modern diversity and three steps of Dolly Varden evolution in Lake Kronotskoe (East Kamchatka). 8th International Charr Symposium. Tromso, Norway. P. 9.
- Platzer E.G., Adams J.R. 1967. The life history of a dracunculoid *Philonema oncorhynchi* in *Oncorhynchus nerka* // Canadian Journal of Zoology. Vol. 45. P. 31–43.
- Vik R. 1958. Studies of the helminth fauna of Norway. II. Distribution and life cycle of *Cyathocephalus truncatus* (Pallas, 1781) (Cestoda) // Nytt Magazin for Zoology. Vol. 6. P. 97–110.
- Vik R. 1963. Studies of the helminth fauna of Norway. IV. Occurrence and distribution of *Eubothrium crassum* (Bloch, 1779) and *E. salvelini* (Schrank, 1790) in Norway with notes of their life cycles // Nytt Magazin for Zoology. Vol. 11. P. 47–73.
- Valtonen E., Valtonen T. 1978. *Cystidicola farionis* as a swimbladder parasite of the whitefish in the Bothnian Bay // Journal Fish Biology. Vol. 13. P. 557–561.