

Научная статья
УДК 576.89:574.3
DOI: 10.31857/S0869769824020132
EDN: lcoemx

Паразиты: некоторые аспекты стратегии выживания

А. В. Ермоленко✉, Д. М. Атопкин

Алексей Васильевич Ермоленко

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник
ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
Владивосток, Россия
ermolenko_alexey@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-6316-7831>

Дмитрий Матвеевич Атопкин

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник
ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
Владивосток, Россия
atop82@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0001-8417-3424>

Аннотация. В силу особенностей онтогенеза паразитов и специфичной для них среды обитания (другие живые организмы) обычные для свободноживущих форм способы поддержания стабильности и процветания популяций (увеличение численности особей и увеличение плодовитости вкупе с расширением ареалов), как правило, оказываются частично или полностью непригодными, поэтому паразиты используют иные пути, часть из которых рассматривается в настоящей работе.

Ключевые слова: емкость среды, паразиты, стратегия выживания

Для цитирования: Ермоленко А. В., Атопкин Д. М. Паразиты: некоторые аспекты стратегии выживания // Вестн. ДВО РАН. 2024. № 2. С. 145–158.
<http://dx.doi.org/10.31857/S0869769824020132>, EDN: lcoemx

Финансирование. Работа выполнена в рамках темы гос. задания РАН № 121031000154-4.

Original article

Parasites: some aspects of survival strategy

A. V. Ermolenko, D. M. Atopkin

Alexey V. Ermolenko

Candidate of Sciences in Biology, Senior Researcher
Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch
of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia
ermolenko_alexey@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-6316-7831>

Dmitry M. Atopkin

Candidate of Sciences in Biology, Leader Researcher
Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the
Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia
atop82@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0001-8417-3424>

Abstract. Due of the features of ontogeny of parasites and their specific habitat (other living organisms) the usual methods for free-living forms of maintaining the stability and prosperity – increasing number of specimen and increasing fecundity, coupled the expansion of the areas – usually turn out to be partially or completely unsuitable. To overcome this impasse, parasites use other ways, some of which are considered in this article.

Keywords: the carrying capacity, parasites, survival strategy

For citation: Ermolenko A. V., Atopkin D. M. Parasites: some aspects of survival strategy. *Vestnik of the FEB RAS*. 2024;(2):145–158. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.31857/S0869769824020132>, EDN: lccmxc

Funding. The work was carried out within the framework of the state theme RAS assignment No 121031000154-4.

Введение

Численность популяции любого вида ограничена так называемой «емкостью среды». Это максимальный размер популяции, сообщества, биоценоза, который среда может стабильно поддерживать без негативного воздействия на данный вид и (или) среду обитания [1].

Основным способом поддержания демографической стабильности и процветания конкретного вида, находящегося на фазе биологического прогресса, является увеличение численности особей в популяции и, соответственно, общей плодовитости. Это неизбежно сопровождается расширением ареала за счет освоения новых территорий. Для свободноживущих организмов, освоивших гидросферу, литосферу и наземно-воздушную среду, это вполне обычное явление, в то время как у паразитических организмов имеются существенные отличия в способах поддержания стабильности популяции.

Очевидно, что чем выше численность вида, тем больше шансов для его выживания. Однако, в отличие от свободноживущих жизненных форм, емкость среды для паразитов резко ограничена. Высокая их численность в одной особи хозяина приводит к заболеванию и гибели последнего, что почти всегда ведет и к гибели паразита, уничтожившего единственно возможную для него среду обитания. Случаев, когда паразиту «выгодно» убить хозяина для продолжения своего жизненного цикла, немного, и отмечаются они лишь на стадиях развития в промежуточных хозяевах. Чаще всего в естественных экосистемах численность популяций почти всех видов паразитов не превышает критическую величину (сверх которой начинаются заболевания хозяев). Это своего рода тупик, который паразиты пытаются преодолевать похожими, но отличными от свободноживущих организмов способами.

Не претендуя на полноту изложения, мы рассмотрим здесь некоторые из таких способов.

Результаты и обсуждение

Паразиты – существа, освоившие довольно агрессивную для них среду обитания – организменную. Жизнь организма-хозяина ограничена во времени, в то время как паразитическому организму необходимо продолжить реализацию своего жизненного цикла. Для этого паразиту необходимо выработать приспособления для проникновения в иных хозяев, т. е. осуществить переход через внешнюю среду. «Детская смертность» при этом огромна, что требует увеличения яйцепродукции и числа личинок на различных стадиях развития. Так, если число откладываемых свободноживущими турбелляриями яиц в течение жизни измеряется сотнями [2], то для печеночного сосальщика *Fasciola hepatica* (Linné, 1758) это количество по разным оценкам составляет уже от нескольких сотен тысяч за жизнь [3] до миллиона за неделю [4], а для ленточных червей суточная плодовитость может измеряться миллионами яиц [5]. При этом весь жизненный цикл, от яйца до взрослой особи, замыкают в лучшем случае один-два потомка. Иными словами, реализуется R-стратегия одной из форм естественного отбора – увеличение числа потомства при высокой смертности на начальных этапах онтогенеза [6].

Паразиты у окончательных хозяев часто фиксируются необратимо, т. е. не могут перемещаться в пределах органа, в котором они обитают. Самооплодотворение у гермафродитов обычно блокируется в силу особенностей их анатомии или физиологии (разновременное созревание мужских и женских гамет). В такой ситуации может наблюдаться эффект скучивания (crowding effect) – поселение паразитов одного вида в пределах досягаемости друг друга. Подобное явление мы наблюдали у моногеней *Ancylo-discoides parasiluri* Yamaguti, 1937 – паразитов амурского сома *Parasilurus asotus* (Linné). На жабрах сомов эти довольно крупные (до 6 мм) черви локализуются группами (до нескольких десятков в каждой из них) [7]. Помимо облегчения оплодотворения, такое расположение моногеней приводит к повреждению лишь отдельных жаберных лепестков, тогда как жаберы в целом не теряют способности к нормальному функционированию. Равным образом на жабрах и стенках ротовой полости рыб рода *Thymallus* Linck поселяются моногеней *Tetraonchus borealis* (Olsson, 1893) [8], а в кишечниках лососевых рыб – скребни *Echinorhynchus cryophilus* (Sokolowska, 1962).

Отражение «стремления» к снижению «детской смертности» проявляется и в совпадении таксисов мирацидиев – личинок партеногенетического поколения трематод – с биологическими особенностями моллюсков-хозяев, позволяющих им скапливаться в местах максимальной плотности поселения последних [9, 10].

В строении и поведении церкарий – подвижных личинок гермафродитного поколения трематод также отмечаются многочисленные адаптации к заражению последующих хозяев. Это проявляется в неравномерности выхода церкарий многих видов трематод из моллюсков в течение суток. Наибольшие пики эмиссии отмечаются в часы активности вторых промежуточных хозяев. Отсутствие такой периодичности может свидетельствовать либо об отсутствии у второго промежуточного хозяина каких-то выраженных периодов покоя и активности, либо о том, что первый и второй промежуточные хозяин у конкретного вида трематод один и тот же.

Количество «рождающихся» церкарий прямо связано с местом обитания моллюсков. Например, трематоды, развивающиеся с участием речных гастропод рода *Parajuga* Prozorova et Starobogatov, продуцируют на несколько порядков больше церкарий, чем те, чей жизненный цикл связан с лимнофильными первыми промежуточными хозяевами [11].

Вышедшие из моллюсков церкарии под влиянием рео-, гео- и фототаксисов перемещаются в зону максимального скопления вторых промежуточных хозяев [10].

Морфология церкарий является прямым отражением их приспособления для более успешного заражения вторых промежуточных хозяев. Например, инвазирующие в основном донных десятиногих ракообразных (крабов, речных раков) церкарии почти лишены хвоста и не имеют возможности к активному плаванию в толще воды [12], также как и церкарии трематод рода *Nanophyetus* (Chapin, 1926), которые инвазируют в основном лососеобразных рыб, не способны к активному плаванию, а медленно перемещаются по дну. В данном случае утрата плавучести связана, скорее всего, с высокими скоростями течения горных и полугорных рек, где в основном и обитают лососи. Свободно плавающие церкарии могли бы быть снесены течением воды за пределы биотопов этих рыб.

Интересно, что «выбор» в качестве основных промежуточных хозяев лососеобразных рыб, живущих в холодных участках рек, привел к тому, что максимальные пики эмиссии из моллюсков и максимальная продолжительность жизни церкарий (для *Nanophyetus schikhobalowi* Skrjabin et Podjapolskaja, 1931 – до 1,5 мес.) отмечаются при температуре воды около 6 °С [13, 14]. Примерно при такой температуре воды наблюдается начало миграции пресноводных лососей (ленков и тайменя) и хариусов по рекам Приморского края: весной вверх по течению, осенью – вниз, в более глубокие непромерзающие зимой участки водоемов.

Для многих видов трематод разной систематической принадлежности характерно либо укрупнение церкарий, либо сцепление большей их части хвостами друг с другом в группы типа «Rattenkönig» [10, 15]. В обоих случаях это делает их более заметными для вторых промежуточных хозяев, а во втором – еще и обеспечивает более интенсивное заражение ими. Массовое заражение вторых промежуточных хозяев таким способом происходит у трематоды *Dicrocoelium dendriticum* (Rudolphi, 1819) при инфицировании муравьев. Дочерние спороцисты – партеногенетические формы трематод с развившимися внутри них церкариями – выходят из первых промежуточных хозяев (разных видов наземных моллюсков) в виде окутанных слизью шаров. Эти шары попадают во внешнюю среду и проглатываются муравьями [16, 17]. В некоторых случаях даже выходящие из моллюсков (наземных гастропод сем. *Bradybenidae* Pilsbry) одиночные спороцисты с церкариями трематоды *Eurytrema pancreaticum* (Janson, 1899) также обеспечивают массовое заражение их вторых промежуточных хозяев (прямокрылых насекомых) [18].

Для пассивного заражения окончательных хозяев посредством проглатывания спор микроспоридии (паразиты преимущественно костных рыб) выработали ряд морфологических и биологических адаптаций, способствующих попаданию спор паразита в организм определенного вида-хозяина. Некоторые виды микроспоридий имеют специальные приспособления к парению спор в толще воды, что позволяет им концентрироваться на той глубине, где обитает их хозяин, другие их не имеют и быстро оседают на дно. Последние заражают в основном донных рыб. В целом способность спор к парению возрастает с уменьшением их массы и увеличением объема, дополнительными средствами служат различные выросты, кили, ребрышки. Поэтому крупные шарообразные споры без отростков быстро опускаются на дно, а мелкие споры сложной формы парят в толще воды [19].

Появление массовых скоплений рыб во время нереста, нагула или зимовки в небольшой степени определяется температурой воды. Именно в эти периоды и происходит массовое спорообразование у микроспоридий, что тоже связано с изменением температуры воды [20, 21].

Паразиты могут изменять поведение промежуточного хозяина, облегчая его поедание окончательным. Из попавших в муравья личинок трематод *Dicrocoelium dendriticum* одна-две сформировавшиеся в нем метацеркарии – бесхвостые гермафродитные личинки, локализируются около мозгового ганглия, вызывая каталептический

зажим при температурах 15–20 °С и ниже. Этот зажим может парализовать муравья на макушках трав, где пасущиеся жвачные проглатывают их вместе с травой [16, 17].

Как говорилось выше, очень редко **паразитам выгодно убить своего хозяина для продолжения своего жизненного цикла**. Обычно в качестве примера приводятся цестоды-лигулиды. Поселяясь в полости тела рыб, плероцеркоиды – одна из личиночных стадий этих червей – растут до тех пор, пока не разорвут стенки полости тела и не приведут к смерти хозяина-рыбы. При этом рыба всплывает к поверхности водоема, где заглатывается окончательными хозяевами – рыбацкими птицами [22].

Облигатно тетраксенный цикл характерен для трематоды *Isoparorchis hypselobagri* (Billet, 1898). Первыми промежуточными хозяевами ее являются брюхоногие моллюски рода *Parajuga*, вторыми – амфиподы и личинки поденок, третьими – различные не сомовые рыбы, окончательными – сомы [23]. Личинки питаются тканями внутренних органов третьих промежуточных хозяев (рыб), рано или поздно вызывая их гибель. Сами паразиты при этом гибнут не сразу, а примерно через неделю. Если учесть, что не отличающиеся высокой скоростью передвижения сомы могут питаться мертвыми рыбами, то можно утверждать, что гибель зараженных рыб повышает шансы на выживание трематод.

По нашим наблюдениям, в обоих случаях (как с изопарорхисом, так и с лигулидами) поведение промежуточных хозяев (рыб) непосредственно перед гибелью резко меняется. Они уходят с течения и из глубины, прибываясь к мелководьям в затишные участки водоемов. При этом на внешние раздражители такие рыбы практически не реагируют.

Одной из важных характеристик для паразитов является локализация – обитание в определенном органе (ткани) или органах. В этом случае максимальная безопасная для хозяина численность не может быть превышена из-за угрозы смерти хозяина. Однако иногда паразиты могут менять свое местообитание в одном и том же организме хозяина, что обеспечивает увеличение численности паразита с сохранением жизнеспособности хозяина.

Обычно моногенеи отряда Dactylogyridea Burchowsky, 1937 обитают на жабрах рыб. Неоднократно была отмечена локализация половозрелых особей вида *Tetraonchus borealis*, паразитов лососеобразных рыб рода *Thymallus*, на жаберных крышках, а не на жабрах [8, 24]. Повреждения для рыбы-хозяина при этом минимальны, а число потомства увеличивается за счет увеличения числа особей.

Возможна смена локализации при освоении разных стадий развития хозяина. Так, паразиты сазана *Trichodina nigra* Lom, 1960, *Dactylogyrus extensus* Mueller et Van Cleave, 1932, *D. minitus* Kulwies, 1927 в основном паразитируют на жабрах. Как показали наши исследования, заражение рыб этими паразитами происходит в первую неделю жизни. Жабры в этом возрасте очень маленькие, не соизмеримые с размером даже триходин. Однако эти паразиты все равно заражают личинок сазана, но локализуются не на жабрах, а на поверхности тела хозяев. При этом моногенеи достигают половозрелости.

При превышении определенной численности особей предшествующей стадии развития паразита возможна смена предпочитаемых мест обитания.

Метацеркарии трематод вида *Nanophyetus schikhobalowi* Skrjabin et Podjapolskaja, 1931, в норме являющиеся паразитами лососеобразных рыб, поселяются у них в почках и мышцах, преимущественно занимая белые скелетные мышцы поясных конечностей – место минимального иммунного ответа, где чаще всего в первую очередь и локализуются прочие паразиты мышц. В случае превышения некоего уровня численности эти метацеркарии обнаруживаются под чешуей и кожей, причем там их может быть даже больше, чем в местах обычной локализации.

Трематоды рода *Paragonimus* Dollfus, 1939 на стадии мариты чаще всего локализуются в легких различных млекопитающих. Одним из окончательных хозяев для *P. heterotremus* Chen et Hsia, 1964 являются крысы. Легкие этих животных относительно небольшие, поэтому большая часть трематод у них достигает половозрелости в печени. Откладываются червями яйца при этом во внешнюю среду не выходят и могут попасть туда только после смерти зараженной крысы [25].

Неоднократно у трематод разной систематической принадлежности описан прогенез – достижение половозрелости в промежуточных хозяевах. Большинство таких наблюдений связано с наступлением ранней половой зрелости метацеркарий. Однако зарегистрировано два случая прогенеза у личинок в третьем промежуточном хозяине.

Среди полутора сотен видов рода *Paragonimus* уникальным развитием характеризуется *P. westermanni ishunensis* Chung Hsu et Kao, 1978. Обычно жизненный цикл представителей этой группы включает смену двух промежуточных (переднежаберные моллюски и десятиногие ракообразные) и окончательного (млекопитающие) хозяев. Однако у *P. westermanni ishunensis* цикл несколько усложняется. Первыми промежуточными хозяевами его являются пресноводные речные моллюски рода *Parajuga*, вторыми – раки рода *Cambaroides* Faxon. Если зараженного рака съедает хищное млекопитающее, то метацеркарии мигрируют в легкие и там достигают половой зрелости. Если же рак стал жертвой травоядного или всеядного млекопитающего (крысы, кабана, мыши, человека), то в нем формируется так называемая мышечная личинка, становящаяся инвазионной для нормального окончательного хозяина через 42 сут. При этом личинки трематод, не образуя цист, мигрируют по различным органам третьего промежуточного хозяина. Некоторые из них проникают в легкие этих животных, где могут достичь половой зрелости [26].

Как сказано выше, заражение трематодой *Isoparorchis hypselobagri* третьих промежуточных хозяев (не сомовых рыб) однозначно приводит к их гибели. Однако если третий промежуточный хозяин достаточно крупный, эти личинки успевают достичь половой зрелости [23]. Как и в случае с *Paragonimus heterotremus* из печени крыс, продуцируемые червями яйца попадают во внешнюю среду только после смерти третьего хозяина.

Помимо смены места локализации в типичном хозяине, иногда возможно включение в онтогенез паразитов иных хозяев. Происходит это по разным причинам.

В 1961 г. Чан [27] описал случай гиперпаразитизма триходин *Trichodina nigra* на поверхности тела моногеней *Silurodiscoides asoti* (Yamaguti, 1937) от амурского сома и *Ancyrocephalus mogurndae* (Yamaguti, 1940) от аухи *Siniperca chuatsi* (Basilewsky). Этих же инфузорий находили на *Tetraonchus monenteron* (Wegener, 1857) от амурской щуки *Esox reicherti* Dybowski [28]. Нами на поверхности тела моногеней *Ancylo-discoides parasiluri* также от амурского сома были отмечены инфузории *Trichodina acuta* Lom, 1961, *T. nigra* и *Apiosoma* sp. Перечисленные моногеней во всех случаях были относительно крупными (*A. parasiluri* – до 6 мм), что позволяло триходинам и апиозомам на них закрепляться.

Возможны переходы к новому хозяину при наличии типичных окончательных хозяев в случае большой численности паразитов. Этому может способствовать сходная диета хозяев. Так, скребни вида *Echinorhynchus cryophilus* чаще всего обнаруживаются у лососеобразных рыб: тупорылового ленка *Brachymystax tumensis* Mori, тайменей *Hucho taimen* (Pallas) и *Parahucho perryi* (Brevoort), молоди сима *Oncorhynchus masou* (Brevoort), мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum), кунджи *S. leucomaenis* (Pallas), амурского сига *Coregonus ussuriensis* Berg и хариусов *Thymallus* spp. [29–31]. В пределах ареала этих рыб скребни отмечаются еще у амурского чебака *Leuciscus waleckii* (Dybowski) [29], сибирского гольца *Barbatula toni* (Dybowski)

[32], гольяна Лаговского *Rhynchocypris lagowskii* (Dybowski) [31]. Источником заражения рыб являются инвазированные личинками данного паразита амфиподы, составляющие часть диеты указанных хозяев.

Для цестоды *Nippotaenia mogurndae* Yamaguti et Mijata, 1940 основным окончательным хозяином в условиях российского Дальнего Востока является ротан-головешка *Perccottus glenii* Dybowski – рыба, широко распространенная в стоячих и слабопроточных водоемах. Промежуточным хозяином этого червя являются копеподы [33], которыми питаются многие виды рыб. Ротаны, особенно младших возрастных групп, заражены данной цестодой почти на 100%. Мы находили половозрелых *N. mogurndae* в кишечнике маньчжурского озерного гольяна *Rhynchocypris perenurus mantschuricus* (Berg). Гольяны были пойманы в небольшом пруду, где, кроме них, из рыб обитали еще ротаны и серебряные караси *Carassius gibelio* (Bloch).

При сходной диете возможно приживание паразитов, вообще не свойственных данной систематической группе хозяев. Так, И.А. Круглик выращивала трематод рыбадных птиц в цыплятах, содержащихся на рыбной диете [34, 35].

Трематоды рода *Metagonimus* Katsurada, 1913 на взрослой стадии паразитируют у птиц и млекопитающих, питающихся рыбой. Последние служат вторыми промежуточными хозяевами этих трематод. Мы отмечали ювенильных особей *Metagonimus pusillus* Tatonova, Shumenko et Besprozvannykh, 2018 в кишечнике амурского сома из р. Раздольная (юг Приморья) [7]. Могли ли трематоды прожить у рыб до взрослого состояния, установить не удалось.

Не только сходным питанием объясняются следующие находки. На юге Приморья находится солоноватое оз. Лебединое. Это неглубокий (около 1 м), хорошо прогреваемый лагунный водоем с небольшой соленостью. В кишечниках обитающих там змееголовов мы неоднократно обнаруживали половозрелых цестод *Schistocephalus solidus* (Müller, 1776), являющихся паразитами рыбадных птиц [36]. Все эти находки приходились на август, когда температура воды в озере достигала 27–29°C. Очевидно, этот фактор в сочетании с ихтиофагией (сходным химизмом кишечника змееголова и рыбадных птиц) обусловил возможность достижения паразитом половой зрелости.

Трематода *Azygia hwangtsiyui* Tsin, 1933 имеет триксенный жизненный цикл. Первым промежуточным хозяином ее является моллюск *Cipangopaludina ussuriensis* (Gerstfeldt), вторыми – ротаны и молодь змееголова *Channa argus warpachowskii* (Berg). Обычными окончательными хозяевами паразита являются змееголовы. Однако если ротан, который с возрастом переходит к преимущественному хищничеству, не исключаяющему и каннибализм, съест зараженную метацеркариями *A. hwangtsiyui* рыбу, то у него вырастает половозрелая трематода. То, что ротан является вторичным дефинитивным хозяином, явствует из того, что взрослые азигии у него вырастают меньшего размера, для достижения половозрелости им требуется больше времени, чем если бы они развивались у змееголова, а матка содержит меньшее количество яиц [37]. Жизненный цикл *A. hwangtsiyui* с участием ротанов как дефинитивных хозяев может протекать как в пределах ареала змееголова, так и в тех водоемах, где змееголова нет [38]. В последнем случае – это единственная для паразита возможность выживания в таком водоеме.

В 1971 г. С.М. Коновалов [39] обнаружил на молоди щуки *Esox lucius* Linné из р. Пенжина (Камчатский край) два вида моногеней – *Gyrodactylus cernuae* Malmberg, 1957 и *G. decorus* Malmberg, 1956. Для щуки эти виды как представители основной паразитофауны не характерны (ранее не отмечались). Первый паразит обитает на ерше *Acerina cernua* (Linné) и речном окуне *Perca fluviatilis* Linné, а второй – на красноперой плотве *Scardinius erythrophthalmus* (Linné), уклейке *Alburnus alburnus* (Linné) и обыкновенной плотве *Rutilus rutilus* (Linné). Все эти 5 видов рыб в на-

стоящее время в Пенжинке отсутствуют, но, как указывает Коновалов со ссылкой на ряд источников, ранее обитали в Сибири и на Чукотке, возможно, что и в этой реке. После их исчезновения паразиты сумели выжить, перейдя на нового хозяина.

Подобный переход моногении на нового хозяина в отсутствие основного наблюдался и нами. В р. Кедровая (юг Приморского края) ленки рода *Brachymystax* Günther в настоящее время не обитают. Однако один из приуроченных к ним видов моногений, *Tetraonchus pseudolenoki* Strelkov, 1962, перешел к паразитированию на молодь симы *Oncorhynchus masou* [30].

Как сказано выше, трематоды *Nanophyetus schikhobalowi* на стадии метацеркарии поселяются преимущественно в тканях лососеобразных рыб. В некоторых притоках р. Раздольная (юг Приморья) – Казачке, Комаровке – эти рыбы практически исчезли. Однако паразит там сохранился, начав использовать в качестве второго промежуточного хозяина гольянов *Rhynchocypris lagowskii* (Dybowski). При этом метацеркарии сменили место локализации, поселяясь в основном в мышцах головы и в глазах. Они встречаются и в месте «типичной» локализации, но в очень небольших количествах.

Адаптации паразитов, направленные на поддержание своей численности, являются в первую очередь отражением воздействия на них различных факторов среды как абиотических (свет, температура и пр.), так и биотических (особенностей питания, физиологии, экологии хозяев, взаимоотношений между паразитами). Почти во всех случаях на развитие таких адаптаций оказывает влияние комплекс факторов, из которых один или несколько могут быть ведущими.

Температура окружающей среды для организмов-хозяев сказывается, например, на интенсивности яйцепродукции паразитов, инфицирующих данных хозяев. Так, у заражающих в основном лососеобразных рыб трематод *Crepidostomum farionis* (Müller, 1780) в зимние месяцы (при температуре воды в реках 0,1°C) количество отрождаемых маридами яиц стремится к нулю. Любопытно, что яйцепродукция у марида трематод сем. Paramphistomidae Fischöeder, 1901 в условиях Приморского края по нашим данным также практически прекращается (матки червей, извлеченных из вскрытых зимой коров и оленей, пустые, а семенники и яичники уменьшаются в размерах почти вдвое), тогда как в условиях северного Вьетнама у тех же видов лишь несколько снижается в период с декабря по февраль. Копытные, как и все млекопитающие, – теплокровные животные с постоянной температурой тела. Факт сезонного снижения плодовитости у их паразитов, очевидно, связан еще и с какими-то иными факторами. В обоих случаях это направлено на уменьшение затрат энергии, необходимой червям для производства половых продуктов. В холодные месяцы года моллюски – первые промежуточные хозяева упомянутых паразитов (соответственно двустворки родов *Sphaerium* Scopoli и *Pisidium* Pfeiffer и гастроподы-планорбиды) зарываются в грунт водоемов, что исключает возможность их заражения мирацидиями трематод.

Напротив, у человеческой аскариды *Ascaris lumbricoides* Linné самки откладывают яйца (которые могут переживать как низкие, так и высокие температуры) вне зависимости от времени года. Во всяком случае, матки извлеченных в разные месяцы из людей половозрелых самок аскарид всегда были заполнены яйцами.

Температура сказывается и на сроках развития гермафродитного поколения трематод в моллюсках, интенсивности эмиссии и сроках жизни церкарий во внешней среде, что неоднократно указывалось разными авторами.

В диапазоне температур от 3 до 27 °C размножение паразитических инфузорий *Ichthyophthirius multifiliis* Fouquet, 1876 в норме происходит путем инцистирования во внешней среде с последующей палинтомией и образованием бродяжек [40–43 и др.]. Вне этих пределов расселительная стадия паразита (бродяжки) нежизнеспособна. В.В. Панасенко [44] описал своеобразный способ размножения *I. multifiliis*, имеющий место при температуре менее 3°C, – посредством инцистирования и деления трофонтов

в поверхностных тканях рыб. Нами подобное размножение этих инфузорий зарегистрировано при температуре воды 28–29°C [45]. Такие нарушения в жизненном цикле *I. multifiliis* безусловно являются реакцией на экстремальные температуры и отражают «стремление» к выживанию паразита в этих условиях.

Предпочтение разными промежуточными хозяевами разных участков водоемов с различной освещенностью отражается в выработке мирацидиями и церкариями определенной **реакции на свет** [10].

Скорость течения воды находит свое отражение как в морфологии, так и в количестве церкарий, выделяемых моллюсками.

Следует отметить, что не все мирацидии и церкарии группируются в зоне обитания первого или второго промежуточного хозяев. Часть из них держится в стороне от общей группы. Это дает шансы на инвазирование каких-то иных животных и повышает таким образом шансы на продолжение жизненного цикла. Собственно, именно для повышения шансов на выживание не все церкарии тех видов трематод, которые в норме цепляются друг за друга хвостами, делают это. Некоторые из них все время своей жизни плавают поодиночке [15].

Повышение численности и соответственно шансов на выживание обеспечивается **сменой мест локализации у специфичных хозяев либо расширением круга хозяев**. Для инфузорий класса Peritricha Stein, 1859 широкий круг хозяев обычно является нормой. По образу жизни эти простейшие должны считаться в основном эктокомменсалами, использующими других животных в качестве субстрата. Лишь при повреждении покровов хозяина (при массовом поселении или по иным причинам) они начинают частично питаться выделяемой в этих участках слизью и тканями [46].

Естественно, ни сидячие (апиозомы), ни подвижные (триходиниды) инфузории, входящие в этот класс, не могут заражать и не заражают абсолютно любое водное животное, но круг хозяев у них обычно очень широкий. Узкая специфичность для этих простейших скорее является исключением из правила.

Переход на иного хозяина может быть облегчен его коэкологичностью с основным: одним местообитанием и (для эндопаразитов) сходной диетой. Но и здесь такие переходы происходят далеко не всегда.

Горные и полугорные реки Приморского края являются частью ареала двух видов лососевых рыб рода *Brachymystax* Günther – тупорылого *B. tumensis* Mori и острорылого *B. lenok* (Pallas) ленков. Часто они встречаются вместе в одном и том же водотоке. Диета этих рыб очень сходна, отличается лишь процентным соотношением тех или иных групп животных. В частности, оба вида питаются амфиподами, являющимися промежуточными хозяевами скребня *Echinorhynchus cryophilus* и нематоды *Salvelinema salmonicola* (Ishii, 1916). При этом острорылый ленок почти на 100% заражен *S. salmonicola*, а *E. cryophilus* у него не встречается. Напротив, у тупорылого ленка скребень встречается довольно часто, а нематод он практически лишен. Только один раз мы нашли 2 экз. *S. salmonicola* у *B. lenok*, пойманного в реке, где второй вид этого рода рыб отсутствовал [47]. Последняя находка может служить отражением того факта, что переход паразита к иному хозяину чаще происходит при отсутствии или немногочисленности основного (а также при его высокой численности).

На численности паразитов могут сказываться и взаимоотношения между ними, причем не только конкурентные. Нами был отмечен случай, сходный с симбиозом, между паразитами амурского сома – моногенеями *Ancylo-discoides parasiluri* и микроспоридиями *Muxobolus gigi* (Fujita, 1927). Поселяясь на жабрах амурского сома группами, моногенеи разрывают жаберные капилляры своими крючьями. В этих местах застревают плазмодии микроспоридий. Отмечена прямая связь между количеством моногеней в группе и количеством цист микроспоридий в местах их прикрепления [48].

Заключение

Не все стратегии выживания паразитов проиллюстрированы приведенными в настоящей статье примерами. Перечисленные здесь особенности паразитических организмов, включая отклонения в поведении их личиночных стадий, нарушения типичной локализации, развитие способности к существованию в несвойственных хозяевах (нарушения специфичности), могут иметь, с одной стороны, исключительно адаптивную природу, а с другой – фиксироваться как следствие изменений и отклонений на генетическом уровне. Не исключено, что оба предполагаемых процесса взаимосвязаны друг с другом. Частое проявление какой-либо адаптивной стратегии выживания вполне может привести к ее эволюционному закреплению и генетическому детерминированию. Однако вероятность фиксации результата во время реализации той или иной стратегии выживания на данный момент определить сложно в силу длительных временных периодов, необходимых для закрепления адаптивных свойств и процессов.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Корляков К.А. Емкость среды. Челябинск: Изд-во Челяб. ун-та, 2018. 385 с.
2. Мурина В.В. Биология некоторых видов псаммофильных турбеллярий Черного моря // Вестн. зоологии. 1984. № 2. С. 80–81.
3. Thomas A.P. The life history of the liver-fluke (*Fasciola hepatica*) // Quart. Microscop. Sci. 1883. Vol. s2–23, N89. P. 99–133.
4. Скрябин К.И. Надсемейство Fascioloidea Stiles et Goldberger, 1910 // Скрябин К.И. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 2. С. 7–330.
5. Догель В.А. Зоология беспозвоночных. 8-е изд. М.: ЛЕНАНД. 2015. 628 с.
6. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. М.: Высш. шк., 1981. 343 с.
7. Ермоленко А.В. Паразиты рыб пресноводных водоемов континентальной части бассейна Японского моря. Владивосток: ДВО РАН, 1992. 237 с.
8. Шедько М.Б., Шедько С.В., Ермоленко А.В. Об «атипичной» локализации *Tetraonchus borealis* (Olsson, 1893) (Monogenea: Tetraonchidae) на рыбах рода *Thymallus* // Тр. Центра паразитологии. 2018. Т. 50. Биоразнообразие паразитов. С. 281–283.
9. Гинецинская Т.А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука, 1968. 411 с.
10. Галактионов К.В., Добровольский А.А. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. С.-Пб.: Наука, 1998. 404 с.
11. Беспрозванных В.В. Фауна, биология, экология партенит и церкарий трематод моллюсков рода *Juga* (Pachychilidae) из рек Приморского края. Владивосток: Дальнаука, 2000. 121 с.
12. Blair D., Xu Z.-B., Agatsuma T. Paragonimiasis and the genus *Paragonimus* // Advances in Parasitology. 1999. Vol. 42. P. 113–222.
13. Филимонова Л.В. Обнаружение новых промежуточного и дополнительного хозяев трематоды *Nanophyetus schikhobalovi* // Тр. Гельминт. лаб. АН СССР. 1964. Т. 14. С. 246–251.
14. Филимонова Л.В. Возбудитель нанофиетоза человека и животных в СССР и его биология: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1967. 17 с.
15. Беспрозванных В.В. Биология трематоды *Echinocasmus milvi* в условиях юга Дальнего Востока СССР // Паразитология. 1989. Т. 23, вып. 3. С. 237–243.
16. Manga-Gonzalez M.Y., Gonzalez-Lanza C., Cabanas E., Campo R. Contributions to and review of dicrocoeliosis, with special reference to intermediate hosts of *Dicrocoelium dendriticum* // Parasitology. 2001. Vol. 123, iss. 7. P. 91–114.
17. Otranto D., Traversa D. Dicrocoeliosis in ruminants: a little known fluke disease // Trends in Parasitology. 2003. Vol. 19, iss. 1. P. 12–15.
18. Панин В.Я. Трематоды дикроцелииды мировой фауны. Алма-Ата: Наука, 1984. 248 с.
19. Шульман С.С. Микоспоридии фауны СССР. М.; Л.: Наука, 1966. 508 с.
20. Aseeva N.L., Zuenko Yu.I. Year-to year changes of terms of Myxosporidia breeding in dependence on thermal conditions in Peter the Great Bay // Abstracts of Workshop «Global change studies in the Far East», September 11–15, 2000. Vladivostok, 2000. P. 7–8.
21. Aseeva N.L., Zuenko Yu.I. Year-to year changes of terms of Myxosporidia breeding depending on temperature conditions in Peter the Great Bay (Sea of Japan) // Reports of the workshop on the global change studies in the Far East. Vladivostok, 2003. P. 225–230.
22. Дубинина М.Н. Ремнецы (Cestoda: Ligulidae) фауны СССР. М.; Л.: Наука, 1966. 261 с.

23. Беспрозванных В.В., Ермоленко А.В. Жизненный цикл *Isoparorchis hypselobagri* (Billet, 1898) (Trematoda: Isoparorchidae) – паразита сомовых рыб // Зоол. журн. 1989. Т. 68, № 1. С. 136–139.
24. Буторина Т.Е., Дячук Т.А. Паразиты восточносибирского хариуса *Thymallus arcticus pallasi* реки Унгра (Южная Якутия) // Школа по теоретической и морской паразитологии: тез. докл. VII Всерос. конф. с междунар. участием, 9–14 сентября 2019 г. Севастополь, 2019. С. 90.
25. Voronova A. V., Besprozvannykh V. V., Ngo H. D., Plekhova N. G., Hung N. M., Tatonova Yu. V. *Paragonimus heterotremus* Chen et Hsia, 1964 (Digenea: Paragonimidae): species identification based on the biological and genetic criteria, and pathology of infection // Parasitology Research. 2020. Vol. 119, iss. 12. P. 4073–4088.
26. Беспрозванных В.В. Биология *Paragonimus westermani ishunensis* в условиях Приморского края. Экспериментальные исследования // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 1994. № 4. С. 28–32.
27. Чан Сын Ман. К систематике рода *Trichodina* // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. 1961. Т. 20. С. 360–375.
28. Виниченко Л.Н., Заика В.Е., Тимофеев В.А., Штейн Г.А., Шульман С.С. Паразитические простейшие рыб бассейна Амура // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. 1971. Т. 25. С. 10–40.
29. Соколовская И.Л. Скребни рыб бассейна Амура // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. 1971. Т. 25. С. 165–176.
30. Ермоленко А.В., Беспрозванных В.В., Шедько С.В. Фауна паразитов лососевых рыб (Salmonidae, Salmoniformes) Приморского края. Владивосток: Дальнаука, 1998. 89 с.
31. Ермоленко А.В., Мельникова Ю.А., Беспрозванных В.В., Надточий Е.В. Паразиты животных и человека юга Дальнего Востока. Ч. 3. Цестоды и скребни. Владивосток: Дальнаука, 2013. 154 с.
32. Ермоленко А.В. Фауна паразитов вьюновых рыб (сем. Cobitidae) водоемов Приморского края // Паразитология. 2004. Т. 38, вып. 1. С. 53–67.
33. Демшин Н.И. Постэмбриональное развитие цестоды *Nippotaenia mogurndae* (Nippotaeniidea, Nippotaeniidae) // Паразитология. 1985. Т. 19, вып. 1. С. 39–43.
34. Круглик И.А. О видовой идентификации метацеркарий рода *Tetracotyle* de Fillipi, 1854 // Паразитологические исследования. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 105–107.
35. Круглик И.А. Цикл развития *Cotylurus japonicus* Ishii, 1932 (Trematoda, Strigeidae) // Паразиты животных и растений. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 74–76.
36. Ермоленко А.В., Беспрозванных В.В. Фауна паразитов змееголова (*Channa argus warpachowskii*) Приморского края // Паразитология. 2008. Т. 42, вып. 4. С. 325–329.
37. Беспрозванных В.В. Жизненные циклы трематод *Azygia hwanngsiyitii* и *A. robusta* (Azygiidae) в условиях Приморского края // Паразитология. 2005. Т. 39, вып. 4. С. 278–284.
38. Вайнутис К.С., Воронова А.Н. Исследование гельминтофауны реки Болотная и пойменного озера близ поселка Соловей-Ключ (Надеждинский район, Приморский край) // Вестн. ДВО РАН. 2021. № 1. С. 94–101.
39. Коновалов С.М. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Л.: Наука, 1971. 234 с.
40. Бауер О.Н. Ихтиофтириус в прудовых хозяйствах и меры борьбы с ним // Изв. ВНИОРХ. 1955. Т. 36. С. 184–223.
41. Бауер О.Н. Экология паразитов пресноводных рыб (Взаимоотношения паразита со средой обитания) // Изв. ГосНИОРХ. 1959. Т. 49. С. 5–206.
42. Щупаков И.Г. Новые данные по биологии и экологии ихтиофтириуса (*Ichthyophthirius multifiliis*) // Докл. АН СССР. 1952. Т. 83, № 5. С. 773–776.
43. Щупаков И.Г. Новые данные по биологии и экологии ихтиофтириуса (*Ichthyophthirius multifiliis*) и их значение в борьбе с этим паразитом рыб // Тр. пробл. и темат. совещ. ЗИН АН СССР. 1954. Вып. 4. С. 70–74.
44. Панасенко В.В. К вопросу биологии ихтиофтириуса // IX конф. Украин. паразитол. о-ва: тез. докл., ч. 3. Киев: Наук. думка, 1980. С. 136.
45. Ермоленко А.В. О размножении *Ichthyophthirius multifiliis* Fouquet, 1876 (Ciliata, Ophryoglenidae) // Паразитология. 1985. Т. 19, вып. 6. С. 470–471.
46. Шульман С.С., Янковский А.В. Тип Ресничные – Ciliophora // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л.: Наука, 1984. Т. 1. Паразитические простейшие. С. 252–280.
47. Шедько С.В., Ермоленко А.В., Беспрозванных В.В. О разделении местообитаний тупорылого и острорылого ленков (Salmonidae, *Brachymystax*) в реке Арму (бассейн реки Усури) // Зоол. журн. 1997. Т. 76, № 5. С. 637–640.
48. Ермоленко А.В., Холин С.К. О характере сосуществования паразитов пресноводных рыб // Современные проблемы паразитологии, зоологии и экологии. Материалы I и II междунар. чтений, посвященных памяти и 85-летию со дня рождения С.С. Шульмана (март 2002 г. и февраль 2003 г., Калининград). Калининград: Изд-во КГТУ, 2004. С. 210–218.

REFERENCES

1. Korljakov K. A. Yemkost' sredy = [The carrying capacity]. Chelyabinsk: Chelyabinsk Univ.; 2018. 385 p. (In Russ.).
2. Murina V. V. Biologiya nekotorykh vidov psammofil'nykh turbellariy Chernogo moraya = [Biology of certain psammophilous Turbellaria in the Black Sea]. *Vestnik zoologii*. 1984;(2):80–81. (In Russ.).
3. Thomas A. P. The life history of the liver-fluke (*Fasciola hepatica*) // *Quart. Microscop. Sci.* 1883. Vol. s2–23, N89. P. 99–133.
4. Skrjabin K. I. Nadsemeystvo Fascioloidea Stiles et Goldberger, 1910 = [Superfamily Fascioloidea Stiles et Goldberger, 1910]. In: *Skrjabin K. I. Trematody zhyvotnykh i cheloveka. Osnovy trematodologii*. Moscow, Leningrad: AN SSSR; 1948. Vol. 2. P. 7–330. (In Russ.).
5. Dogel V. A. Zoologiya bespozvonochnykh = [Invertebrate zoology]. 8th ed. Moscow: LENAND; 2015. 628 p. (In Russ.).
6. Yablokov A. V., Yusufov A. G. Evolyutsionnoe uchenie = [Evolutionary doctrine]. Moscow: Vysshaya shkola; 1981. 343 p. (In Russ.).
7. Ermolenko A. V. Parazity ryb presnovodnykh vodoemov kontinental'noi chasti basseina Yaponskogo morya = [Parasites of freshwater fish of continental part of Japan Sea basin]. Vladivostok: DVO RAN; 1992. 237 p. (In Russ.).
8. Shedko M. B., Shedko S. V., Ermolenko A. V. Ob "atypichnoi" lokalizatsii *Tetraonchus borealis* (Olsson, 1893) (Monogenea: Tetraonchidae) na rybach roda *Thymallus* = [About atypical localization of *Tetraonchus borealis* (Olsson, 1893) (Monogenea: Tetraonchidae) in fish genus *Thymallus*]. *Bioraznoobraziye parazitov (Trudy Tsentra Parazitologii)*. 2018;50:281–283. (In Russ.).
9. Ginetinskaya T. A. Trematody, ih zhiznennyye tsikly, biologiya i evolyutsiya = [Trematodes, their life cycles, biology and evolution]. Leningrad: Nauka; 1968. 411 p. (In Russ.).
10. Galaktionov K. V., Dobrovolsky A. A. Proiskhozhdeniye i evolyutsiya zhiznennykh tsiklov trematod = [The origin and evolution of Trematode life cycles]. Saint Petersburg: Nauka; 1998. 404 p. (In Russ.).
11. Besprozvannykh V. V. Fauna, biologiya i ekologiya partenit i tserkarii trematod mollyusskov roda *Juga* (Pachychilidae) iz rek Primorskogo kraya = [Fauna, biology and ecology of trematode parthenatae and cercariae from mollusks genus *Juga* (Pachychilidae) from rivers of Primorsky Region]. Vladivostok: Dalnauka; 2000. 121 p. (In Russ.).
12. Blair D., Xu Z.-B., Agatsuma T. Paragonimiasis and the genus *Paragonimus*. *Advances in Parasitology*. 1999;42:113–222.
13. Filimonova L. V. Obnaruzheniye novykh promezhutochnogo i dopolnitel'nogo khozyaev trematody *Nanophyetus schikhobalowi* = [The discovery of new intermediate and additional hosts of the trematode *Nanophyetus schikhobalowi*]. *Trudy GELAN*. 1964;14:246–251. (In Russ.).
14. Filimonova L. V. Vozbuditel' nanofiyetoza cheloveka i zivotnykh v SSSR i yego biologiya = [The causative agent of human and animal nanophyetoza in the USSR and its biology]. Ph D. dissertation abstract. Moscow; 1967. 17 p. (In Russ.).
15. Besprozvannykh V. V. Biologiya trematody *Echinochasmus milvi* v usloviyakh yuga Dal'nego Vostoka SSSR = [Biology of the trematode *Echinochasmus milvi* in conditions of the southern Far East of USSR]. *Parazitologiya*. 1989;23(3):237–243. (In Russ.).
16. Manga-Gonzalez M. Y., Gonzalez-Lanza C., Cabanas E., Campo R. Contributions to and review of dicrocoeliosis, with special reference to intermediate hosts of *Dicrocoelium dendriticum*. *Parasitology*. 2001;123(7):91–114.
17. Otranto D., Traversa D. Dicrocoeliosis in ruminants: a little known fluke disease. *Trends in Parasitology*. 2003;19(1):12–15.
18. Panin V. Ya. Trematody dicrotseliidy mirovoi fauny = [Dicrocoeliid trematodes of world fauna]. Alma-Ata: Nauka; 1984. 248 p. (In Russ.).
19. Schulman S. S. Miksporidii fauny SSSR = [Myxosporidian fauna of the USSR]. Moscow, Leningrad: Nauka; 1966. 508 p. (In Russ.).
20. Aseeva N. L., Zuenko Y. I. Year-to year changes of terms of Myxosporidia breeding in dependence on thermal conditions in Peter the Great Bay. In: *Abstracts of Workshop «Global change studies in the Far East»*. September 11–15, 2000. Vladivostok; 2000. P. 7–8.
21. Aseeva N. L., Zuenko Yu. I. Year-to year changes of terms of Myxosporidia breeding depending on temperature conditions in Peter the Great Bay (Sea of Japan). In: *Reports of the workshop on the global change studies in the Far East*. Vladivostok; 2003. P. 225–230.
22. Dubinina M. N. Remnety (Cestoda: Ligulidae) fauny SSSR = [Tapeworms (Cestoda: Ligulidae) of the fauna of the USSR]. Moscow, Leningrad: Nauka; 1966. 261 p. (In Russ.).
23. Besprozvannykh V. V., Ermolenko A. V. Zhiznennyi tsikl *Isoparorchis hypselobagri* (Billet, 1898) (Trematoda: Isoparorchidae) – parazit somovykh ryb = [Life cycle of *Isoparorchis hypselobagri* (Billet, 1898) (Trematoda: Isoparorchidae), parasite of silurid fishes]. *Zool. J.* 1989;68(1):136–139. (In Russ.).

24. Butorina T.E., Dyachuk T.A. Parazity vostochoibirskogo hariusa *Thymallus arcticus pallasii* reki Ungra (Yuzhnaya Yakutiya) = [Parasites of the East Siberian grayling *Thymallus arcticus pallasii* of the Ungra River (South Yakutia)]. In: *Shkola po teoreticheskoi i morskoi parazitologii. VII Vseross. konf. s mezhdunarodnym uchastiem. tez. dokladov. Sevastopol', 9–14 Sent., 2019.* Sevastopol; 2019. P. 90. (In Russ.).
25. Voronova A. V., Besprozvannykh V. V., Ngo H. D., Plekhova N. G., Hung N. M., Tatonova Yu. V. *Paragonimus heterotremus* Chen et Hsia, 1964 (Digenea: Paragonimidae): species identification based on the biological and genetic criteria, and pathology of infection. *Parasitology Research.* 2020;119(12):4073–4088.
26. Besprozvannykh V.V. Biologiya *Paragonimus westermanni ishunensis* v usloviyah Primorskogo kraja. Eksperimental'nye issledovaniya = [Biology of *Paragonimus westermanni ishunensis* in conditions of Primorsky Region. Experimental studies]. *Meditinskaya parazitologiya i parasitarnye bolezni.* 1994;(4):28–32. (In Russ.).
27. Chan Syn Man. K sistematike roda *Trichodina* = [To the taxonomy of the genus *Trichodina*]. *Parazitologicheskii sbornik Zoologicheskogo instituta AN SSSR.* 1961;20:360–375. (In Russ.).
28. Vinichenko L.N., Zaika V.E., Timofeev V.A., Shtein G.A., Schulman S.S. Paraziticheskie protseishie ryb basseina Amura = [Parasitic Protozoa of fishes of the Amur river basin]. *Parazitologicheskii sbornik Zoologicheskogo instituta AN SSSR.* 1971;25:10–40. (In Russ.).
29. Sokolovskaya I.L. Skrebni ryb basseina Amura = [Acanthocephala of fishes of the Amur river basin]. *Parazitologicheskii sbornik Zoologicheskogo instituta AN SSSR.* 1971;25:165–176. (In Russ.).
30. Ermolenko A. V., Besprozvannykh V. V., Shedko S. V. Fauna parazitov lososevyh ryb (Salmobidae, Salmoniformes) Primorskogo kraja = [Parasite fauna of salmonid fishes (Salmobidae, Salmoniformes) of Primorsky Region]. Vladivostok: Dalnauka; 1998. 89 p. (In Russ.).
31. Ermolenko A. V., Melnikova Ju.A., Besprozvannykh V. V., Nadochuy E. V. Parazity zhivotnyh i chelovaka yuga Dal'nego Vostoka. Pt. 3. Tsestody i skrebni = [Parasites of animal and man in the southern Far East. Pt. 3. Cestoda and Acanthocephala]. Vladivostok: Dalnauka; 2013. 154 p. (In Russ.).
32. Ermolenko A. V. Fauna parazitov v'yunovyh ryb (sem. Cobitidae) vodoemov Primorskogo kraja = [Parasite fauna from loaches (Cobitidae) of water basins in the Primorsky Territory]. *Parazitologiya.* 2004;38(1):53–67. (In Russ.).
33. Demschin N.I. Postembrional'noe razvitiye tsestody *Nippotaenia mogurndae* (Nippotaeniidea, Nippotaeniidae) = [Postembrional development of the cestode *Nippotaenia mogurndae* (Nippotaeniidea, Nippotaeniidae)]. *Parazitologiya.* 1985;19(1):39–43. (In Russ.).
34. Kruglik I. A. O vidovoi identifikatsii metatserkarii roda *Tetracotyle* de Fillipi, 1854 = [On specific identification of metacercariae of the genus *Tetracotyle* de Fillipi, 1854]. *Parazitologicheskii issledovaniya.* Vladivostok: DVO AN SSSR; 1989. P. 105–107. (In Russ.).
35. Kruglik I. A. Tsikl razvitiya *Cotylurus japonicus* Ishii, 1932 (Trematoda, Strigeidae) = [Life cycle of *Cotylurus japonicus* Ishii, 1932 (Trematoda, Strigeidae)]. In: *Parazity zhivotnyh i rastenii.* Vladivostok: DVO AN SSSR; 1989. P. 74–76. (In Russ.).
36. Ermolenko A. V., Besprozvannykh V. V. Fauna parazitov zmeegolova *Channa argus warpachowskii* Primorskogo kraja = [Parasite fauna of the snakehead *Channa argus warpachowskii* from Primorsky Krai]. *Parazitologiya.* 2008;42(4):325–329. (In Russ.).
37. Besprozvannykh V. V. Zhiznennyye tsikly trematod *Azygia hwangtsiytii* i *A. robusta* (Azygiidae) v usloviyah Primorskogo kraja = [Life cycles of the trematode *Azygia hwangtsiytii* and *A. robusta* (Azygiidae) in Primorsky Territory]. *Parazitologiya.* 2005;39(4):278–284. (In Russ.).
38. Vainutis K. S., Voronova A. N. Issledovanie gel'mintofauny reki Bolotnaya i poimennogo ozera bliz poselka Solovey-Klyuch (Nadezhdinskii raion Primorskogo kraja) = [Study of helminth fauna in the Bolotnaya River and floodplain lake near the Solovey-Klyuch village (Nadezhdinsky District, Primorsky Region)]. *Vestnik of the FEB RAS.* 2021;(1):94–101. (In Russ.).
39. Konovalov S. M. Differentsiatsiya lokal'nyh stad nerki *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) = [Differentiation of local stocks of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum)]. L.: Nauka; 1971. 234 p. (In Russ.).
40. Bauer O.N. Ihtiofitirius v prudovyh hozyaistvah i mery bor'by s nim = [*Ichthyophthirius* in pond farms and measures to combat it]. *Isvestiya VNIORH.* 1955;36:184–223. (In Russ.).
41. Bauer O.N. Ekologiya parazitov presnovodnyh ryb (Vzaimootnosheniya parazitov so sredoi obitaniya) = [Ecology of parasites of freshwater fish (Relationship on the parasite and environment)]. *Isvestiya GosNIORH.* 1959;49:5–206. (In Russ.).
42. Shchupakov I. G. Novyye dannyye po biologii i ekologii ihtiofitiriusa (*Ichthyophthirius multifiliis*) = [New data on biology and ecology of *Ichthyophthirius multifiliis*]. *Doklady AN SSSR.* 1952;83(5):773–776. (In Russ.).
43. Shchupakov I. G. Novyye dannyye po biologii i ekologii ikhtiofitiriusa (*Ichthyophthirius multifiliis*) i ih znachenie v bor'be s etim parazitom ryb = [New data on biology and ecology of *Ichthyophthirius multifiliis*

and its importance in the fight against this fish parasite]. *Trudy problemnyh I tematicheskikh soveshchaniy Zoologicheskogo Instituta AN SSSR*. 1954;4:70–74. (In Russ.).

44. Panasenko V. V. K voprosu biologii ihtiofiriusa = [To the question of the biology of *Ichthyophthirius*]. In: *IX konferentsiya ukrainskogo obshchestva parasitologov (Abstracts. Pt. 3)*. Kiev: Naukova dumka; 1980. P. 136. (In Russ.).

45. Ermolenko A. V. O razmozhenii *Ichthyophthirius multifiliis* Fouquet, 1876 (Ciliata, Ophryoglenidae) = [About reproduction of *Ichthyophthirius multifiliis* Fouquet, 1876 (Ciliata, Ophryoglenidae)]. *Parazitologiya*. 1985;19(6):470–471. (In Russ.).

46. Schulman S. S., Yankovsky A. V. Tip Resnichnye – Ciliophora = [Type Ciliated – Ciliophora]. In: *Opredelitel parazitov presnovodnykh ryb fauny SSSR*. Leningrad: Nauka; 1984. Vol. 1. Paraziticheskie prosteischie. P. 252–280. (In Russ.).

47. Shedko S. V., Ermolenko A. V., Besprozvannykh V. V. O razdelenii mestoobitaniy tuporylogo i ostrorylogo lenkov (Salmonidae, *Brachymystax*) v reke Armu (bassein reki Ussuri) = [On the division of habitats of the blunt-snouted and sharp-snouted Asiatic trouts (Salmonidae, *Brachymystax*) in the Armu River (basin Ussuri River)]. *Zool. J.* 1997;76(5):637–640. (In Russ.).

48. Ermolenko A. V., Kholin S. K. O kharaktere sosushchestvovaniya parazitov presnovodnykh ryb = [On the nature of the coexistence of parasites in freshwater fish]. In: *Materialy I i II Mezhdunarodnykh chtenii, posvyashchennykh pamyati i 85-letiyu so dnya rozhdeniya S. S. Schulmana (March 2002 and February 2003)*. Kaliningrad: KGTU; 2004. P. 210–218. (In Russ.).