

УДК 619:576.895.132 : 597.552.511

DOI: 10.31016/1998-8435-2020-14-4-24-33

Необычная форма взаимоотношений паразитических нематод рода *Philonema* (*Philonemidae*) и лососевидных рыб

Виталий Виллимович Поспехов, Владимир Павлович Никишин

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,
685000, г. Магадан, ул. Портовая, 18, e-mail: vitalijpospehov@gmail.com

Поступила в редакцию: 27.03.2020; принята в печать: 01.06.2020

Аннотация

Цель исследований – изучение взаимоотношений нематод рода *Philonema* (*Philonemidae*) и лососевидных рыб на организменном уровне и обоснование их интерпретации как своеобразной формы инкапсуляции.

Материалы и методы. Исследованы нерка, а также жилые кунджа и мальма из озер Киси и Чистое (бассейн р. Ола, Тауйская губа, Охотское море). На предмет зараженности филонемами вскрыто 7 экз. производителей нерки, 39 экз. кунджи и 16 экз. мальмы. При паразитологических исследованиях использовали известные общепринятые методики. Нематод фиксировали в 70%-ном этаноле и просветляли в глицерине.

Результаты и обсуждение. Филонемы в полости тела лососевидных рыб вызывают патологические процессы разной степени выраженности. Как правило, это адгезия внутренних органов рыб и образование толстого слоя соединительной ткани, которая окружает органы хозяина снаружи и образует своеобразный «кокон». Наши исследования в совокупности с данными литературы позволяют рассматривать образование «коккона» как своеобразную форму инкапсуляции и как адаптацию, позволяющую свести к минимуму обоюдное негативное воздействие друг на друга паразита и хозяина. Дальнейшие исследования должны определить, насколько широко распространена в природе такая форма инкапсуляции, а также необходимо изучить механизм формирования «коккона».

Ключевые слова: *Philonema*, патология, инкапсуляция, лососевидные рыбы, Охотское море

Прозрачность финансовой деятельности: Никто из авторов не имеет финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах

Конфликт интересов отсутствует

Для цитирования: *Поспехов В. В., Никишин В. П.* Необычная форма взаимоотношений паразитических нематод рода *Philonema* (*Philonemidae*) и лососевидных рыб // *Российский паразитологический журнал*. 2020. Т. 14. № 4. С. 24–33.

<https://doi.org/10.31016/1998-8435-2020-14-4-24-33>

© Поспехов В. В., Никишин В. П., 2020



Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0 License.
The content is available under Creative Commons Attribution 4.0 License.

Unusual form of relationship between parasitic nematodes of the genus *Philonema* (Philonemidae) and salmonids

Vitaly V. Pospekhov, Vladimir P. Nikishin

Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences,
18 Portovaya st., Magadan, 685000, e-mail: vitalijpospehov@gmail.com

Received on: 27.03.2020; accepted for printing on: 01.06.2020

Abstract

The purpose of the research is studying the relationship between nematodes of the genus *Philonema* (Philonemidae) and salmonids at the organismic level and justification for their interpretation as a peculiar form of encapsulation.

Materials and methods. We studied the sockeye salmon, as well as the freshwater white-spotted char and Dolly Varden trout from lakes Kisi and Chistoye (basin of the Ola River, Taiu Bay, Sea of Okhotsk). 7 males for breeding sockeye salmon, 39 freshwater white-spotted chars and 16 Dolly Varden trouts were dissected for infection by *Philonema*. We used well-known generally accepted techniques in the parasitological studies. The nematodes were preserved in 70 % ethanol and clarified in glycerol.

Results and discussion. *Philonema* causes pathological processes of various intensity in the body cavity of salmonids. As a rule, this is the adhesion of fish's internal organs and the formation of a thick layer of connective tissue that surrounds the host's organs from outside and forms a kind of a "cocoon". Our studies combined with literature data allow us to consider the formation of a "cocoon" as a peculiar form of encapsulation and an adaptation that minimizes mutual negative impact of the parasite and the host on each other. Further research should determine how widespread this form of encapsulation is in nature, and it is also necessary to study the mechanism of the "cocoon" formation.

Keywords: *Philonema*, pathology, encapsulation, salmonids, Sea of Okhotsk

Financial Disclosure: No author has a financial or property interest in any material or method mentioned

There is no conflict of interests

For citation: Pospekhov V. V., Nikishin V. P. Unusual form of relationship between parasitic nematodes of the genus *Philonema* (Philonemidae) and salmonids. *Rossiyskiy parazitologicheskiy zhurnal = Russian Journal of Parasitology*. 2020; 14 (4): 24–33. (In Russ.).

<https://doi.org/10.31016/1998-8435-2020-14-4-24-33>

© Pospekhov V. V., Nikishin V. P., 2020

Введение

Нематоды рода *Philonema* являются широко распространенными паразитами лососевидных рыб Северного полушария. Общеизвестны три их вида – *Philonema oncorhynchi* Kuitunen-Ekbaum, 1933, *Ph. agubernaculum* Simon et Simon, 1936, *Ph. sibirica* (Bauer, 1946) [6, 15, 28, 33]. Вне зависимости от своей видовой принадлежности, филонемы вызывают в полости тела рыб патологические процессы

разной степени выраженности. При описании этих процессов обычно используют такие определения, как «фиброгранулематоз», «висцеральная адгезия», «спаечная болезнь» и др. [4, 19, 25, 27, 30, 34, 35]. Эти и подобные им определения подчеркивают наличие воспалительного процесса, в который вовлекаются чуть ли не все внутренние органы зараженной рыбы, нередко частично или даже полностью погруженные в воспалительный инфильтрат

[25, 34]. При этом, однако, упускается тот факт, что столь сильно выраженное воспаление может быть одной из форм (стадий) процесса капсулообразования, которое обычно связывают с «личиночными» стадиями гельминтов [2, 7, 23]. Основанием для подобного предположения является наличие «толстой оболочки из соединительной ткани», окружающей висцеральные органы инвазированной рыбы [34].

С другой стороны, хотя столь значительные изменения в морфологии внутренних органов зараженных рыб рассматриваются как патология [25], имеются сведения об отсутствии внешних видимых различий между зараженными и незараженными рыбами [31, 34]. Это наблюдение свидетельствует о неоднозначности существующего взгляда на взаимоотношения филоном и рыб как на остроконфликтные.

Согласно Головиной с соавт. [7], патологическое состояние является одним из этапов или следствием патологического процесса, когда появившиеся изменения сохраняются в течение длительного времени.

В настоящей работе мы предлагаем взглянуть на патологическое состояние лососевых рыб, обусловленное инвазией филонами, не только как на результат патологического процесса, но и как на образец сложных отношений в системе «паразит-хозяин».

Материалы и методы

Исследования на оз. Киси (59°58'40" с.ш., 152°36'03" в.д.) проводили 02-11.07.2016 г., на оз. Чистое (59°32'30" с.ш., 151°48'55" в.д.) – 23–25.08.2019 г.

Озеро Киси длиной около 5 км, шириной – 2,5 км, максимальной глубиной 13,5 м; расположено на высоте 335 м над уровнем моря. Западная часть озера глубоководная, восточная – мелководная. В озеро впадает 5 водотоков, в одном из которых воспроизводится нерка. Из юго-восточной части озера вытекает р. Ходы, связывающая его с р. Ланковая – крупнейшим притоком р. Ола (Тауйская губа, Охотское море).

Озеро Чистое длиной около 9 км, шириной – 6 км, мелководное, с глубинами 3–8 м; рас-

положено на высоте 83 м над уровнем моря. Как и оз. Киси, находится в бассейне р. Ола, с которой соединяется последовательной системой рек Белая – Ланковая. В озеро впадает 9 водотоков, из которых самый крупный р. Попань (рис. 1).

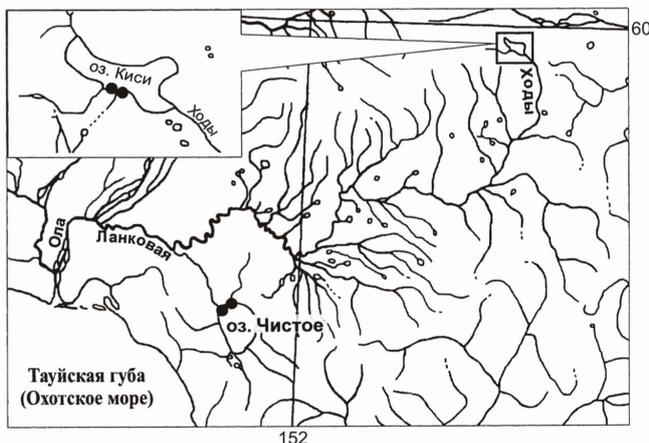


Рис. 1. Карта-схема района паразитологических исследований (точками отмечены места сбора оригинального материала)

В оз. Киси обитает 7 видов рыб, в оз. Чистое – 9. Это проходная форма нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792), жилые формы кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas, 1814) и мальмы *S. malma* (Walbaum, 1792), хариус восточносибирского подвида *Thymallus arcticus pallasi* Valenciennes, 1848, девятиглая колюшка *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758), пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus* Heckel, 1837 и обыкновенный голяк *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758). Кроме вышеперечисленных видов, ихтиофауна оз. Чистое включает еще два – кижуча *O. kisutch* (Walbaum, 1792) и обыкновенную малоротую корюшку *Hypomesus olidus* (Pallas, 1814) [18].

На предмет зараженности филонами из оз. Киси вскрыто 3 экз. производителей нерки и 31 экз. жилой кунджи, из оз. Чистое – 4 экз. производителей нерки, 8 экз. жилой кунджи и 16 экз. мальмы (табл. 1).

Длине рыб определял по Смитту, стадии зрелости гонад – по Киселевичу [14].

Нерки, вскрытые в оз. Киси (3♂), имели гонады 4-й стадии зрелости, в оз. Чистое (3♂, 1♀) – 5-й стадии. У кунджи зрелость гонад варьировала, регистрировали рыб и с остаточной

Таблица 1

Рыбы озер Киси и Чистое, инвазированные филонемами

Вид рыб	n (экз.)	AS (см)	Q (кг)	Показатели зараженности		
				ЭИ	ИИ	ИО
Озеро Киси						
<i>Oncorhynchus nerka, ad.</i>	3	49,5–50,0	0,98–1,29	3 экз.	2–16	-
<i>Salvelinus leucomaenis</i>	31	29,5–63,0	0,28–2,3	54,8	1–39	6,2
Озеро Чистое						
<i>Oncorhynchus nerka, ad.</i>	4	50,5–52,5	-	3 экз.	9–43	-
<i>Salvelinus leucomaenis</i>	8	19,5–57,5	-	4 экз.	2–24	-
<i>S. malma</i>	16	25,5–46,5	-	56,3	3–136	16,1

икрой. В оз. Киси максимальная стадия их зрелости была 4-й, в оз. Чистое – 5-й. Гонады мальмы из оз. Чистое также находились на разных стадиях развития, но не выше 3-й; некоторые рыбы также были с остаточной икрой.

Лимнофильная форма нерки и жилая кунджа материкового побережья Охотского моря нерестятся в августе-сентябре. Нерест мальмы (проходная и жилая формы) происходит с середины сентября до начала ноября [18].

Рассуждения и выводы, приводимые в работе, основаны не только на материале исследованных озер, но и на данных, полученных нами при изучении гельминтофауны проходных лососевых рыб Северного Охотоморья [12].

Отлов рыб осуществляли ставными сетями и удебными орудиями лова. Рыб из озера Киси вскрывали на месте, из озера Чистого – часть выборки была вскрыта на месте, у другой ее части внутренние органы были изъяты, зафиксированы в 4%-ном формалине и затем изучены в лабораторных условиях.

При паразитологических исследованиях использовали известные общепринятые методики [5]. Нематод фиксировали в 70%-ном этаноле. При работе на световом микроскопе Микмед-2 их просветляли в глицерине.

В основу эколого-фаунистического анализа положены традиционные параметры зараженности хозяев паразитами: экстенсивность инвазии (ЭИ, %, экз.), интенсивность инвазии (ИИ, экз.) и индекс обилия (ИО).

Результаты и обсуждение

Все филонемы, обнаруженные у нерки из обоих озер, относились к виду *Ph. oncorhynchi* Kuitunen-Ekbaum, 1933. Они локализовались в полости тела рыб и были живые. Висцераль-

ных спаек у инвазированных ими нерок практически не было, хотя они обычны у тихоокеанских лососей, зараженных филонемами [8, 26, 30, 34].

Филонемы, обнаруженные нами у жилой кунджи из оз. Киси и жилых кунджи и мальмы из оз. Чистое (рис. 2), были обозначены как

Philonema spp. I [13]. Они были представлены самцами, молодыми самками и самками, содержащими как эмбрионов на разных стадиях развития, так и зрелых личинок.



Рис. 2. Кунджа из оз. Киси

Живые филонемы найдены у 54,8 % кунджи из оз. Киси, у 56,3 % мальмы и у 4 из 8 экз. кунджи из оз. Чистое. Однако, у большинства рыб, у которых нематоды не были найдены, наблюдали признаки их прежнего присутствия – спайки внутренних органов, окруженные их утолщенной соединительнотканной оболочкой, мацерированные остатки филонем. Возможно, эти гольцы были инвазированы или личинками, или очень мелкими экземплярами молодых филонем, не выявленных нами при вскрытии. Отсутствовали личинки и даже признаки инвазии нематодами у жилой карликовой мальмы из оз. Киси [13], что требует отдельного изучения, а также у гольцов размерами 19,5–25,0 см, которые были отловлены в оз. Чистое. Создается впечатление, что филонемы чаще встречаются у гольцов, перешедших к хищничеству.

У зараженных филонемами гольцов, в отличие от нерки, при вскрытии наблюдали сильную воспалительную реакцию организма. Большинство висцеральных органов, за исключением плавательного пузыря и почек, были связаны между собой плотными спайками и с трудом подвергались разделению руками. Снаружи эти органы были окружены толстым слоем соединительной ткани, образующей своеобразный «кокон», местами приросший к брюшной стенке (рис. 3). Гонады, начиная с 3-й стадии зрелости, оказывались вне этого «коккона».

Часть нематод, обнаруженных у кунджи, состояла из живых экземпляров, находящихся в свободном состоянии (вне «коккона») и в капсулах (диаметром 0,5–1,0 см), расположенных на его поверхности. Как правило, это были самки со зрелыми личинками или хорошо развитыми эмбрионами, а также, в единичных случаях, самцы. Другая часть нематод локализовалась внутри «коккона» среди висцеральных органов, а также в его стенке и была представлена, в большинстве случаев, самцами, неоплодотворенными самками и самками со слабо развитыми эмбрионами. Особенно это было показательно у жилой мальмы из оз. Чистое. Во время вскрытий филонем находили чаще всего под оболочкой «коккона»; иногда их число доходило до 133 экз.

В некоторых случаях нематоды локализовались в сердечной сумке (1–5 экз.), в ретробульбарном пространстве (1 экз.), а также в ястыках гольцов, среди икринок (молодые, свернувшиеся в «клубок», экземпляры). Вероятно, последнее место локализации филонем может приводить к тому, что часть икры становится нежизнеспособной (рис. 4).

Кроме живых нематод, практически в каждом экземпляре кунджи и мальмы мы находили частично или полностью мацерированных филонем, которые были как инкапсулированными, так и вросшими в различные внутренние органы, а также в стенку «коккона».

Несмотря на удручающее впечатление от вида брюшной полости исследованных гольцов, которые были инвазированы филонемами, даже в случаях обнаружения нематод в сердечной сумке, сами рыбы видимых



Рис. 3. Воспалительная реакция организма рыбы на инвазию *Philonema* spp.l. у кунджи из оз. Киси (масштаб: 3 см)

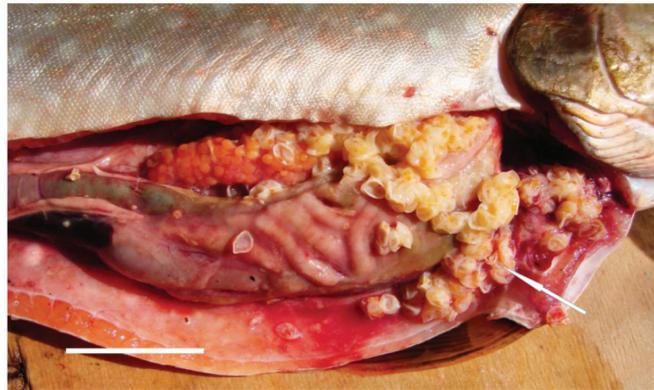


Рис. 4. Кунджа из оз. Киси с невыметанной икрой (стрелка – филонема среди остаточной икры; масштаб: 5 см)

больших проблем не испытывали. Они были вполне упитаны, вдоль желудочно-кишечного тракта тянулись жировые ленты.

Мейер [29] был одним из первых, кто описал похожую реакцию организмов жилого лосося (*Salmo salar*) и американской палии (*Salvelinus fontinalis*) на инвазию филонемами. В дальнейшем, клинические признаки и патологии, связанные с инвазией этими нематодами, были описаны у других видов жилых гольцов и лососей [4, 19, 25, 32]. Было предположено, что висцеральная адгезия с последующим появлением соединительной ткани может быть ответом организма хозяина на раздражение тканей мигрирующими нематодами [34, 35]. Процесс образования спаек весьма напоминает инкапсуляцию тканевых гельминтов, как правило, в промежуточных или паратенических хозяевах [2, 11].

Согласно данным ихтиопатологов, проникновение в ткани рыбы различных паразитических животных вызывает пролифера-

тивное (продуктивное) воспаление, в очаге которого наблюдается преобладание процессов клеточного размножения и, в результате, разрастание местной ткани. При этом, сначала развиваются альтеративные и экссудативные процессы, сменяющиеся пролиферацией, которая носит характер отграничивающей реакции и завершается образованием капсулы, окружающей паразита [7].

Важным здесь, на наш взгляд, является образование соединительнотканной капсулы, окружающей внутренние органы рыбы вместе с инвазирующими их паразитами. Богитш [23] одним из первых высказал мнение об инкапсуляции паразита, как о типичном ответе позвоночного на раздражение. Березанцев с соавт. [2] пришли к выводу, что образование капсулы является защитной реакцией соединительной ткани хозяина; более того, паразит может сам стимулировать инкапсуляцию, которая не только защищает его от негативного клеточного ответа хозяина, но и обеспечивает его питательными веществами. Однако, в случаях с филонами, на наш взгляд, использовать термины «капсула» и «инкапсуляция» следует с осторожностью, поскольку инкапсулируется не только гельминт, но и внутренние органы рыбы. В то же время, такие термины, как «висцеральная адгезия» или «фиброгранулематоз» не подчеркивают образование соединительнотканной капсулы. Поэтому мы используем термин «кокон», подчеркивающий наличие соединительнотканной капсулы, окружающей внутренние органы вместе с паразитами.

Правомочность его использования хорошо иллюстрирует рис. 5, на котором представлены висцеральные органы брюшной полости тела мальмы из оз. Чистое (фиксированы в 4%-ном формалине), заключенные в некую оболочку, имеющую многослойную структуру.

Ряд исследователей указывают на отсутствие признаков патологии у крупных и зрелых, пришедших на нерест, рыб, а у незрелых лососей, напротив, отмечают интенсивный процесс образования висцеральных спаек [27, 31, 34, 35]. Предполагается, что висцеральные спайки исчезают у созревших лососей [34], однако, с этим нельзя согласиться без оговорок. По нашим данным, к моменту нереста гольцов в их брюшной полости, вне «кокона», находятся, главным образом, единичные самцы,



Рис. 5. Висцеральные органы брюшной полости тела мальмы оз. Чистое в «коконе» (стрелка – часть тела филономы вышла из-под «кокона»; звездочка – часть «кокона», обращенная к голове рыбы; масштаб: 1 см)

а также самки филоном на последней стадии эмбриогенеза и со зрелыми личинками. Учитывая то, что преднерестовый уровень гормонов лососей запускает процесс созревания филоном [21, 22, 35], можно предположить, что спайки исчезают только после созревания нематод и выхода их из «кокона» непосредственно в полость тела рыбы.

Обнаружение не выметанной икры у кунджи не оригинально и ранее отмечалось и у других видов гольцов, инвазированных филонами [1, 4, 19, 30, 32]. Можно предполагать одну из двух возможностей: либо инвазия нематодами угнетает развитие икры, либо вся икра физически не может выйти из полости тела гольцов, поскольку плотный «кокон» не дает надлежащим образом сокращаться брюшным мышцам рыб, и часть ее остается не выметанной.

В целом, влияние спаек на организм зараженной рыбы остается не ясным. С одной стороны, многие паразитологи высказываются о филономах, как о патогенных гельминтах. В частности, описаны клинические признаки и патология, сопровождающиеся псевдомембранным диффузным фиброгранулематозом и поражением различных внутренних органов, вызванные инвазией филономами кижуча искусственного воспроизводства [25]. Предполагалось также, что висцеральные спайки могут быть естественным фактором смертности лососей [26]. По нашему мнению, такое возможно либо при гиперинвазии филономами, либо рыбы были ослаблены еще какими-то другими факторами. По-видимому, в упомя-

нута выше случае с кижучем искусственного воспроизводства [25] это была гиперинвазия. По мнению других авторов, в естественных условиях зараженность лососей нематодой *Ph. oncorhynchi* не может являться основным фактором смертности рыбы [31].

С другой стороны, в результате изучения почти четырех тысяч нерок, выловленных в северной части Тихого океана, висцеральные спайки были обнаружены у 206 из них (5,2%), что в совокупности с другими результатами позволило автору оценить воздействие филоном на состояние популяций нерки как неясное [34]. Столь же неоднозначна оценка влияния филоном на гольцов: хотя в лабораторных условиях отмечено ухудшение нагула мальмы, зараженной филонами, предполагается, что влияние инвазии на биологию этих рыб при условии обильной пищи может быть минимальным, поэтому более широкие экологические последствия остаются неясными [32].

Полученные результаты позволяют предполагать, что инвазия филонами гольцов постоянно возобновляется за счет поступления новых нематод из промежуточных (различные циклопиды) и паратенических хозяев. На последнюю возможность указывают данные других исследователей [3, 17, 20, 24, 30, 36]. В оз. Киси и Чистое таковыми могут быть девятиглая колюшка, малоротая корюшка и молодь лососей и гольцов.

Таким образом, инвазия гольцов филонами выглядит как многолетний, непрерывный инвазионный процесс со сменой поколений нематод. Возможно, нематоды «создают» себе условия обитания, иницируя образование «кокона». Косвенным доказательством этому может служить упомянутое выше явление исчезновения висцеральных спаек у созревших лососей, то есть, именно тогда, когда созревшие филономы выходят из «кокона», и потребность в нем отпадает.

Известно, что интенсивность биосинтеза у паразитических червей, определяется скоростью их роста и размножения. Этот процесс требует наличия как запасов аминокислот, так и систем обеспечения биосинтеза строительным материалом. Паразитические же организмы используют, главным образом, те аминокислоты, которые им достаются от хозяина [9]. По нашему мнению, «кокон» может обеспечивать все основные потребности раз-

вивающихся филоном, то есть, защиту, питание и поиск полового партнера.

Анализируя паразитизм как форму симбиотических отношений, Ройтман, Беэр [16] ввели термин «локус обитания», предполагая, что именно в его границах происходит активное взаимодействие паразита с условиями его обитания.

Несколько ранее была попытка сформулировать понятие о хозяинно-паразитарном пространстве, как о локусе, в котором реализуются жизненно необходимые реакции паразита и ответные (вызванные инвазией) реакции хозяина [10].

Хотя первая формулировка по своему содержанию несколько шире второй, в сущности, они очень близки друг к другу в определении топографии взаимоотношений паразита и хозяина на организменном уровне. Инкапсуляция во всех ее формах часто является одной из особенностей этих отношений с участием тканевых гельминтов.

Приведенные здесь исследования в совокупности с данными литературы позволяют рассматривать образование «кокона» как своеобразную форму инкапсуляции и как адаптацию, позволяющую свести к минимуму обоюдное негативное воздействие друг на друга паразита и хозяина. Дальнейшие исследования должны определить, насколько широко распространена в природе такая форма инкапсуляции, а также изучить механизм формирования «кокона».

Исследования проведены в ходе выполнения государственного задания по теме «Таксономическое, морфологическое и экологическое разнообразие гельминтов позвоночных животных Северной Азии» № ААА-А17-117012710031-6.

Благодарности

Выражаем признательность канд. биол. наук А. Н. Лазуткину (ИБПС ДВО РАН, Магадан) за помощь в проведении полевых работ и канд. биол. наук Г. И. Атрашкевичу (ИБПС ДВО РАН, Магадан) за консультации и замечания.

Литература

1. Атрашкевич Г. М., Орловская О. М. Паразитические черви рыб озера Эльгыгытгын // Природа впадины озера Эльгыгытгын (Проблемы изучения и охраны). СВКНИИ ДВО РАН. 1993. С. 128–148.

2. Березанцев Ю. А., Борщуков Д. В., Оксов И. В., Чеснокова М. В. Инкапсуляция личинок паразитических нематод и цестод в тканях позвоночных как форма взаимоотношений паразита и хозяина // С-П: Паразитология. 1989. Т. 36. С. 131–160.
3. Бусарова О. Ю., Кнудсен Р., Маркевич Г. Н. Паразитофауна гольцов (*Salvelinus*) озера Кроноцкого, Камчатка // С-П: Паразитология. 2016. Т. 50, Вып. 6. С. 409–425.
4. Буторина Т. Е., Бусарова О. Ю., Ермоленко А. В. Паразиты гольцов (*Salmonidae: Salvelinus*) Голарктики. Владивосток, 2011. 281 с.
5. Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб: руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 120 с.
6. Ивашкин В. М., Соболев А. А., Хромова Л. А. Камалланаты животных и человека и вызываемые ими заболевания. (Основы нематодологии; Т. 22). М.: Наука, 1971. 388 с.
7. Головина Н. А., Стрелков Ю. А., Воронин В. Н., Головин П. П., Евдокимова Е. Б., Юхименко Л. Н. Ихтиопатология / под ред. Н. А. Головиной, О. Н. Бауера. М.: Мир, 2003. 448 с.
8. Карманова И. В. Паразиты тихоокеанских лососей в эпизоотической обстановке реки Паратунки (Камчатка): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 1998. 23 с.
9. Малютин Т. А. Взаимоотношения в системе паразит-хозяин: биохимические и физиологические аспекты адаптации (ретроспективный обзор) // Российский паразитологический журнал. 2008. № 1. С. 1–17.
10. Никишин В. П. Сущность хозяинно-паразитарного пространства // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2005. № 3. С. 35–40.
11. Никишин В. П., Скоробрехова Е. М. Взаимоотношения акантоцефалов с хозяевами (морфологический аспект) // Успехи современной биологии. 2015. Т. 135, № 2. С. 203–221.
12. Поспехов В. В., Атрашкевич Г. И., Орловская О. М. Паразитические черви проходных лососевых рыб Северного Охотоморья. Магадан: Кордис, 2014. 128 с.
13. Поспехов В. В., Кусенко К. В. Нематоды рода *Philonema* (*Philonemidae*) от нерки и кунджи озера Киси (бассейн р. Ола, Охотское море) // Известия ТИНРО. 2019. Т. 197. С. 194–207. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-197-194-207.
14. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. Москва: Пищ. пром-ть, 1966. 376 с.
15. Пугачев О. Н. Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи: Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Т. 304. СПб.: Тр. ЗИН РАН, 2004. 250 с.
16. Ройтман В. А., Беэр С. А. Паразитизм как форма симбиотических отношений. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 310 с.
17. Спасский А. А., Ройтман В. А., Шагаева В. Г. К гельминтофауне рыб бассейна р. Плотникова Камчатской области // Труды ГЕЛАН. 1961. Т. 11. С. 270–285.
18. Черешнев И. А., Волобуев В. В., Шестаков А. В., Фролов С. В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: монография. Дальнаука, 2002. 496 с.
19. Шульман Б. С., Щуров И. Г., Широков В. А. Некоторые особенности биологии и паразитофауны арктического гольца (*Salvelinus alpinus* Linnaeus) оз. Мушталампи (Северная Карелия) // Паразитология. 2016. Т. 50, Вып. 4. С. 325–330.
20. Bangham V., Adams J. R. A survey of the parasite of freshwater fishes from the mainland of British Columbia. J. Fisheries Res. Board Can. 1954; 11. 673–708. DOI: 10.1139/f54-043.
21. Bashirullah A. K. M. The development and maturation of *Philonema* species (Nematoda; Philometridae) in salmonid hosts with different life histories. Ph. D. thesis, University of British Columbia, Vancouver, 1966; 116.
22. Bashirullah A. K. M., Adams J. R. *Philonema oncorhynchi*: Effect of hormones on maturation in anadromous sockeye *Oncorhynchus nerka*. Int. J. Parasitol. 1983; 13 (1. 3): 261–265. DOI: 10.1016/0020-7519(83)90037-1.
23. Bogitsh B. J. Histological and histochemical observations on the nature of the cyst of *Neoechinorhynchus cylindratus* in *Lepomis* sp. Proceedings of the Helminthological Society of Washington. 1961; 28. 75–81.
24. Braicovich P. E., Kuhn J. A., Amundsen Per-A., Marcogliese D. J. Three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*, as a possible paratenic host for salmonid nematodes in a subarctic lake. Parasitology Research. 2015; 115 (3): 1335–1338. DOI: 10.1007/s00436-015-4854-8.
25. Brocklebank J. R., Groman D., Conboy G. Systemic nematodosis in farmed coho salmon in British Columbia. Can. Vet. J. 1996; 37. 496–498.
26. French R. F. Visceral adhesions in high-seas salmon. Trans. Am. Fisheries Soc. 1965; 94. 177–181.
27. Margolis L. Parasitology of Pacific salmon – an overview. In Aspects of Parasitology – a Festschrift

- Dedicated to the Fiftieth Anniversary of the Institute of Parasitology of McGill University, 1932–1982 (ed. Meerovitch, E.), McGill University, Montreal, Canada, 1982; 135–226.
28. Margolis L., Arthur J. R. Synopsis of the Parasites of Fishes of Canada. Bull. Fish. Res. Board Can. 1979; 199: 269.
 29. Meyer M. C. The larger animal parasites of the fresh-water fishes of Maine. Maine Dept. Inland Fish Game. Fisheries Res. Management Div. 1954; 1: 92.
 30. Meyer M. C. Notes on *Philonema agubernaculum* and other related dracunculid nematode infecting salmonids. Libro Homenaje al Dr. Eduardo Caballero Jubileo 1930-1960. 1960; 487–492.
 31. Meyers T., Burton T., Bentz C. Common Diseases of Wild and Cultured Fishes in Alaska. Alaska Department of Fish and Game, Fish Pathology Laboratories, second printing, 2008; 105.
 32. Moles A. Effect of Parasitism by *Philonema agubernaculum* (Nematoda: Philometridae) on the Ability of Dolly Varden to Capture Prey in Fresh and Salt Water. Alaska Fishery Research Bulletin. 2003; 10 (2): 119–123.
 33. Moravec F., Nagasawa K. New data on the morphology of *Philonema oncorhynchi* Kuitunen-Ekbaum, 1933 (Nematoda: Dracunculoidea) from the abdominal cavity of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.). Systematic Parasitology. 1999; 43: 67–74.
 34. Nagasawa K. Prevalence of visceral adhesions in sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in the central north Pacific Ocean. Fish Pathology. 1985; 20: 313–322.
 35. Platzer E. G., Adams J. R. The life history of a dracunculoid, *Philonema oncorhynchi*, in *Oncorhynchus nerka*. Canadian Journal of Zoology. 1967; 45 (1): 31–43. DOI: 10.1139/z67-004.
 36. Vik R. Notes on the life history of *Philonema agubernaculum* Simon et Simon, 1936 (Nematoda). Canadian Journal of Zoology. 1964; 42 (3): 511–512. DOI: 10.1139/z64-043.
 2. Berezantsev Yu. A., Borshchukov D. V., Oksov I. V., Chesnokova M. V. Encapsulation of parasitic nematode and cestode larvae in the tissues of vertebrates as a form of parasite-host relationship. *S-P: Parazitologiya = S-P: Parasitology*. 1989; 36: 131–160. (In Russ.)
 3. Busarova O. Yu., Knudsen R., Markevich G. N. Parasite fauna of charrs (*Salvelinus*) of Lake Kronotskoye, Kamchatka. *S-P: Parazitologiya = S-P: Parasitology*. 2016; 50 (6): 409–425. (In Russ.)
 4. Butorina T. E., Busarova O. Yu., Ermolenko A. V. Parasites of charrs (*Salmonidae: Salvelinus*) of the Holarctic. Vladivostok, 2011; 281. (In Russ.)
 5. Bykhovskaya-Pavlovskaya I. E. Fish parasites: a study guide. L.: Nauka, 1985; 120. (In Russ.)
 6. Ivashkin V. M., Sobolev A. A., Khromova L. A. Camallanata of animals and humans and diseases caused by it. (Fundamentals of nematology; T. 22). M.: Nauka, 1971; 388. (In Russ.)
 7. Golovina N. A., Strelkov Yu. A., Voronin V. N., Golovin P. P., Evdokimova E. B., Yukhimenko L. N. Edited by N. A. Golovina, O. N. Bauer. Ichthyopathology. M.: Mir, 2003; 448. (In Russ.)
 8. Karmanova I. V. Parasites of Pacific salmon in the epizootic environment of the Paratunka River (Kamchatka): avtoref. dis. ... cand. biol. sci. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 1998; 23. (In Russ.)
 9. Malyutina T. A. Parasite-host relationships: biochemical and physiological aspects of adaptation (retrospective review). *Rossiyskiy parazitologicheskiy zhurnal = Russian Journal of Parasitology*. 2008; 1: 1–17. (In Russ.)
 10. Nikishin V. P. The essence of the host-parasitic space. *Vestnik Severo-Vostochnogo nauchnogo tsentra DVO RAN = Bulletin of the North-East Interdisciplinary Scientific Research Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences*. 2005; 3: 35–40. (In Russ.)
 11. Nikishin V. P., Skorobrekhova E. M. Relationships of Acanthocephali with hosts (morphological aspect). *Uspekhi sovremennoy biologii = Successes of modern biology*. 2015; 135 (2): 203–221. (In Russ.)
 12. Pospekhov V. V., Atrashkevich G. I., Orlovskaya O. M. Parasitic worms of anadromous salmonids of the northern part of the Sea of Okhotsk. Magadan: Kordis, 2014; 128. (In Russ.)
 13. Pospekhov V. V., Kusenko K. V. Nematodes of the genus *Philonema* (Philonemidae) from the sockeye salmon and white-spotted char of Lake Kisi (basin of the Ola River, Sea of Okhotsk). *Izvestiya TINRO = TINRO News*. 2019; 197: 194–

References

1. Atrashkevich G. M., Orlovskaya O. M. Fish parasitic worms in Lake Elgygytyn. *Priroda vpadiny ozera El'gygytyn (Problemy izucheniya i okhrany) = Nature of the Lake Elgygytyn crater (Issues of study and protection)*. North-East Interdisciplinary Scientific Research Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences. 1993; 128–148. (In Russ.)

207. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-197-194-207. (In Russ.)
14. Pravdin I. F. Guide to the Study of Fish. Moscow: Food. industry, 1966; 376. (In Russ.)
 15. Pugachev O. N. Nematodes, Acanthocephali, leeches, mollusks, crustaceans, ticks: Catalog of freshwater fish parasites of North Asia. T. 304. S-Pb.: *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN = Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, 2004; 250. (In Russ.)
 16. Roitman V. A., Bear S. A. Parasitism as a form of symbiotic relations. Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2008; 310. (In Russ.)
 17. Spassky A. A., Roytman V. A., Shagaeva V. G. On the helminth fauna of fish in the Plotnikov River basin of the Kamchatka Region. *Trudy Gel'mintologicheskoi laboratorii = Proceedings of the GELAN (Helminthological laboratory)*. 1961; 11: 270–285. (In Russ.)
 18. Chereshev I. A., Volobuev V. V., Shestakov A. V., Frolov S. V. Salmonids of the North-East of Russia. Vladivostok: monograph. Dalnauka, 2002; 496. (In Russ.)
 19. Shulman B.S., Shchurov I.G., Shirokov V.A. Some features of the biology and parasitic fauna of the Arctic char (*Salvelinus alpinus* Linnaeus) Lake Mustalampi (North Karelia). *Parazitologiya = Parasitology*. 2016; 50 (4): 325–330. (In Russ.)
 20. Bangham V., Adams J. R. A survey of the parasite of freshwater fishes from the mainland of British Columbia. *J. Fisheries Res. Board Can.* 1954; 11: 673–708. DOI: 10.1139/f54-043.
 21. Bashirullah A. K. M. The development and maturation of *Philonema* species (Nematoda: Philometridae) in salmonid hosts with different life histories. Ph. D. thesis, University of British Columbia, Vancouver, 1966; 116.
 22. Bashirullah A. K. M., Adams J. R. *Philomena oncorhynchi*: Effect of hormones on maturation in anadromous sockeye *Oncorhynchus nerka*. *Int. J. Parasitol.* 1983; 13 (I. 3): 261–265. DOI: 10.1016/0020-7519(83)90037-1.
 23. Bogitsh B. J. Histological and histochemical observations on the nature of the cyst of *Neoechinorhynchus cylindricus* in *Lepomis* sp. Proceedings of the Helminthological Society of Washington. 1961; 28: 75–81.
 24. Braicovich P. E., Kuhn J. A., Amundsen Per-A., Marcogliese D. J. Three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*, as a possible paratenic host for salmonid nematodes in a subarctic lake. *Parasitology Research*. 2015; 115 (3): 1335–1338. DOI: 10.1007/s00436-015-4854-8.
 25. Brocklebank J. R., Groman D., Conboy G. Systemic nematodosis in farmed coho salmon in British Columbia. *Can. Vet. J.* 1996; 37: 496–498.
 26. French R. F. Visceral adhesions in high-seas salmon. *Trans. Am. Fisheries Soc.* 1965; 94: 177–181.
 27. Margolis L. Parasitology of Pacific salmon – an overview. In *Aspects of Parasitology – a Festschrift Dedicated to the Fiftieth Anniversary of the Institute of Parasitology of McGill University, 1932–1982* (ed. Meeroovitch, E.), *McGill University, Montreal, Canada*, 1982; 135–226.
 28. Margolis L., Arthur J. R. Synopsis of the Parasites of Fishes of Canada. *Bull. Fish. Res. Board Can.* 1979; 199: 269.
 29. Meyer M. C. The larger animal parasites of the fresh-water fishes of Maine. Maine Dept. Inland Fish Game. *Fisheries Res. Management Div.* 1954; 1: 92.
 30. Meyer M. C. Notes on *Philonema agubernaculum* and other related dracunculid nematode infecting salmonids. Libro Homenaje al Dr. Eduardo Caballero Jubileo 1930-1960. 1960; 487–492.
 31. Meyers T., Burton T., Bentz C. Common Diseases of Wild and Cultured Fishes in Alaska. Alaska Department of Fish and Game, Fish Pathology Laboratories, second printing, 2008; 105.
 32. Moles A. Effect of Parasitism by *Philonema agubernaculum* (Nematoda: Philometridae) on the Ability of Dolly Varden to Capture Prey in Fresh and Salt Water. *Alaska Fishery Research Bulletin*. 2003; 10 (2): 119–123.
 33. Moravec F., Nagasawa K. New data on the morphology of *Philonema oncorhynchi* Kuitunen-Ekbaum, 1933 (Nematoda: Dracunculoidea) from the abdominal cavity of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.). *Systematic Parasitology*. 1999; 43: 67–74.
 34. Nagasawa K. Prevalence of visceral adhesions in sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in the central north Pacific Ocean. *Fish Pathology*. 1985; 20: 313–322.
 35. Platzer E. G., Adams J. R. The life history of a dracunculoid, *Philonema oncorhynchi*, in *Oncorhynchus nerka*. *Canadian Journal of Zoology*. 1967; 45 (1): 31–43. DOI: 10.1139/z67-004.
 36. Vik R. Notes on the life history of *Philonema agubernaculum* Simon et Simon, 1936 (Nematoda). *Canadian Journal of Zoology*. 1964; 42 (3): 511–512. DOI: 10.1139/z64-043.