



УДК 576.895.133 (265.53)

СКРЕБНИ (АСАНТОСЕРФАЛА) В БАСЕЙНЕ ОХОТСКОГО МОРЯ: ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

Г.И. Атрашкевич

Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук, ул. Портовая, 18, Магадан, 685000, Россия; e-mail: gatr@ibpn.ru

РЕЗЮМЕ

Впервые проведена инвентаризация таксономического состава скребней в бассейне Охотского моря, выявившая их высокое биологическое разнообразие. Учтены 100 видов и форм 28 родов 17 семейств 8 отрядов 3 классов в составе типа Acanthocephales. В Охотоморском бассейне полностью доминируют гидротопические виды скребней – морские и пресноводные. В качестве центральных компонентов паразитарных систем фоновых видов морских скребней выступают массовые виды литоральных и прибрежных морских бокоплавов, а также декапод как промежуточных хозяев. Структура и биотопическая приуроченность паразитарных систем пресноводных видов скребней в регионе определяется пресноводными ракообразными из числа остракод рр. *Cypria* и *Candona*, бокоплавов р. *Gammarus* и изопод – водяных осликов р. *Asellus*. Широкую трансмиссию скребней в пределах отдельных экосистем и всего Охотоморского бассейна в целом осуществляют их дефинитивные и паратенические хозяева, среди которых наибольшее значение имеют ближние и дальние мигранты из числа рыб, птиц и млекопитающих.

Ключевые слова: акантоцефалы, жизненный цикл, Охотское море, паразитарные системы, таксономическое разнообразие

SPINY-HEADED WORMS (ACANTHOCEPHALA) IN THE BASIN OF THE SEA OF OKHOTSK: TAXONOMIC AND ECOLOGICAL DIVERSITY

G.I. Atrashkevich

Institute of Biological Problems of the North, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, Portovaya Str., 18, Magadan, 685000, Russia; e-mail: gatr@ibpn.ru

ABSTRACT

For the first time the inventory of the taxonomic composition of the spiny-headed worms has been carried out in the basin of the Sea of Okhotsk. It has revealed their high biodiversity. We have registered 100 species and forms of 28 genera of 17 families of 8 orders of 3 classes in composition of the phylum Acanthocephales. Spiny-headed worms of hydrotopic species, both sea and freshwater, totally dominate in the basin of the Sea of Okhotsk. Parasitic systems of the background species of the sea spiny-headed worms are basically composed by the dominant species of intertidal and near-shore sea amphipods, and besides of decapods as intermediate hosts. Structure and biotopic belonging of parasitic systems of the freshwater spiny-headed worms species in the region are determined by the freshwater crustaceans belonging to ostracods of genera *Cypria* and *Candona*, amphipods of the genus *Gammarus* and isopods, namely water slaters of the genus *Asellus*. Broad transmission of the spiny-headed worms within certain ecosystems and over the basin of the Sea of Okhotsk is realized by their definite and parathenic hosts. Short- and long-distance migrant fishes, birds and mammals are most important among them.

Key words: acanthocephalans, life cycle, the Sea of Okhotsk, parasitic systems, taxonomic diversity

ВВЕДЕНИЕ

По биологическому разнообразию и продуктивности Охотское море является уникальным среди не только дальневосточных, но и всех морей России (Шунтов 2001; Андреев 2005). Определенное место в морских экосистемах занимают и разнообразные гельминты, что находит свое отражение в таксономических списках морской биоты дальневосточных морей России (Кусакин и др. 1997). Имеется первый подобный опыт комплексного изучения биоты с учетом гельминтов и отдельных высокопродуктивных северных акваторий, таких как Тауйская губа Охотского моря. Здесь впервые для региона выявлена важная биоценологическая роль фоновых видов биогельминтов, интегрирующих в своих паразитарных системах (в качестве тех или иных компонентов) популяции самых различных морских, пресноводных и наземных организмов из числа беспозвоночных, рыб, птиц и млекопитающих, которые выступают в роли промежуточных, паразитических и дефинитивных хозяев (Атрашкевич и др. 2005; Черешнев и др. 2006). К их числу принадлежат и скребни, которые в качестве модельной группы паразитов представляют исключительный интерес для проведения подобных биоценологических исследований, для познания общих закономерностей структурно-функциональной организации паразитарных систем гельминтов (Атрашкевич 1999). Первым шагом в этом направлении является, на наш взгляд, инвентаризация и оценка биологического разнообразия скребней по всему бассейну Охотского моря (далее – Охотоморья).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Использованы результаты 25-летних исследований автора в северном Охотоморье и Сахалино-Курильской экспедиции 2003 г. Для инвентаризации скребней региона привлечена вся доступная тематическая литература, в первую очередь обобщающего характера. Использован ранее полученный опыт изучения паразитарных систем скребней птиц в свете теории В.Н. Беклемишева (Контримавичус и Атрашкевич 1982). Экологическая классификация скребней приведена по Петроченко (1978).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономический состав скребней Охотоморья представлен в виде аннотированного списка, где за основу взята обобщенная система Амина (Amin 1985), базирующаяся на классических разработках Мейера-Ван Клива-Гольвана. Гидротопические пресноводные скребни отмечены одной звездочкой, гидротопические морские – двумя. Не отмечены геотопические скребни, а также единичные гидротопические виды, отнесение которых к морским или пресноводным в настоящее время затруднительно. Обязательно приведены указания о промежуточных хозяевах, если таковые для Охотоморья выявлены.

ТИП ACANTHOCEPHALES (Rudolphi, 1808) Skrjabin et Schulz, 1931

КЛАСС EOACANTHOCEPHALA Van Cleave, 1936

Отряд Gyrocantophora Van Cleave, 1936.
Семейство Quadrigyridae Van Cleave, 1920.
Род *Pallisentis* Van Cleave, 1928: **P. ussuriensis* (Kostylew, 1941) Golvan, 1959. Редкий паразит колючего горчака и серебряного карася в бассейне р. Амур (далее – Амура) (Соколовская 1971).

Отряд Neoechinorhynchida Southwell et MacFie, 1925. Семейство Neoechinorhynchidae Ward, 1917. Род *Neoechinorhynchus* Namann, 1892: **N. rutili* (Muller, 1780) Namann, 1892. Обычный паразит пресноводных рыб Голарктики (Пугачев 2004). В Охотоморье встречается редко и спорадично (Михайлова и др. 2004). **N. beringianus* Michailowa et Atrashkevich, 2008. Фоновый в Охотоморье, специфичный паразит колюшек рода *Pungitius*. Промежуточные хозяева – остракоды рода *Candona* (Mikhailova and Atrashkevich 2008). **N. carasii* Rojzman, 1961. Редкий паразит серебряного карася и озерного гольяна в Амуре (Соколовская 1971). **N. crassus* Van Cleave, 1919. Редкий паразит пресноводных рыб (преимущественно сигов и гольцов) северного Охотоморья (Пугачев 2004; Атрашкевич и др. 2005; Соколов 2005). Промежуточные хозяева – остракоды рода *Candona* (Атрашкевич и др. 2005). **N. cristatus* Lynch, 1936. Редкий паразит колюшковых рыб в р. Пенжина (Пугачев 2004). **N. salmonis* Ching, 1984. Фоновый массовый паразит пресноводных рыб в Охотоморье (Михайлова и др. 2004; Соколов

2005). Промежуточные хозяева – остракоды рода *Cypria* (Атрашкевич и др. 2005). **N. simansularis* Roуtman, 1961. Паразит чебака, амурских сома и щуки в озерах Амура (Соколовская 1971). **N. tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949. Редкий паразит голецов рода *Salvelinus* и сиговых рыб северного Охотоморья (Атрашкевич и др. 2005). ***N. tylosuri* Yamaguti, 1939. Паразит пиленгаса на Сахалине (Петроченко 1956). **Neoechinorhynchus* sp. “A.” sensu Sokolowskaja, 1962. Редкий паразит рыб оз. Болонь Амура (Соколовская 1971). **Neoechinorhynchus* sp. “B” sensu Sokolowskaja, 1962. Редкий паразит пресноводных рыб в низовье Амура (Соколовская 1971). **Neoechinorhynchus* sp. Личинка обнаружена у речного голяна в р. Пенжина (Пугачев 2004). Род *Hebesoma* Van Cleave, 1928: **H. violentum* Van Cleave, 1928. Обычный паразит пресноводных рыб Амура (Соколовская 1971). Семейство Dendronucleatidae Sokolowskaja, 1962. Род *Dendronucleata* Sokolowskaja, 1962: **D. dogieli* Sokolowskaja, 1962. Редкий паразит черного амурского леща в Амуре (Соколовская 1971). **D. petruschewskii* Sokolowskaja, 1962. Редкий паразит верхогляда в Амуре (Соколовская 1971).

КЛАСС PALAEACANTHOCEPHALA Meyer, 1931

Отряд Echinorhynchida Southwell et MacFie, 1925. Семейство Echinorhynchidae Cobbold, 1876. Род *Echinorhynchus* Zoega et Muller, 1776: ***E. gadi* Zoega et Muller, 1776. Фоновый массовый паразит морских рыб Голарктики, включая Охотоморье (Петроченко 1956; Диденко и Шевченко 1999). Промежуточные хозяева – прибрежные бокоплавцы *Eogammarus kygi* у Шантарских островов (Цимбалюк и др. 1978) и *E. tiuschovi* в зал. Шелихова и сопредельных водах (Атрашкевич и др. 2005). ***E. abissicola* Dollfus, 1931. Редкий паразит литоральных рыб (Цимбалюк 1972). ***E. cotti* Yamaguti, 1935. Обычный паразит морских рыб южного Охотоморья (Диденко и Шевченко 1999). ***E. leidy* Van Cleave, 1924. Обычный паразит морских и проходных рыб (Диденко и Шевченко 1999; Соколов 2005). ***E. yamaguti* (Yamaguti 1939). Редкий паразит морских рыб южного Охотоморья (Диденко и Шевченко 1999). ***Echinorhynchus* sp. Личинки обнаружены у морских бокоплавцов *Parchyale ochotensis* и *Ischyrocerus cristatus* у Шантарских островов (Цимбалюк и др. 1978). ***Echinorhynchus* spp. Несколько форм

выявлено нами у прибрежных рыб северного Охотоморья. При этом обнаружены цистаканты у прибрежных бокоплавцов 5 видов: *Eogammarus schmidti*, *E. tiuschovi*, *Locustogammarus aestuariorum*, *L. locustoides*, *Spinulogammarus ochotensis*. Род *Metechinorhynchus* Petrotschenko, 1956: **M. salmonis* (Muller, 1784) Petrotschenko, 1956. Обычный паразит пресноводных и проходных лососевидных рыб Северной Азии (Пугачев 2004). Промежуточный хозяин от Чукотки до Северного Охотоморья включительно – пресноводный бокоплав *Gammarus lacustris* (Атрашкевич и др. 2005). **M. cryophilus* Sokolowskaja, 1962. Фоновый паразит лососевидных рыб Амура (Соколовская 1971). **M. truttae* (Schrank, 1788) Petrotschenko, 1956. Обычный паразит пресноводных и проходных лососевидных рыб Палеарктики (Пугачев 2004). Отмечен у рыб Сахалина и Курильских островов (Диденко и Шевченко 1999). Род *Pseudoechinorhynchus* Petrotschenko, 1956: **P. clavula* (Dujardin, 1845) Petrotschenko, 1956. Редкий паразит налима, амурского сига и ленка в Амуре (Соколовская 1971). Род *Acanthocephalus* Koelreuther, 1771: **A. aculeatus* Van Cleave, 1931. Редкий паразит лососевых рыб Амура, рек Камчатки и северной Японии (Скрябина 1987; Nagasawa al. 1987). **A. curtus* (Achmerov et Dombrowskaja-Achmerova, 1941) Yamaguti, 1963. Фоновый паразит пресноводных рыб Амура (Соколовская 1971). **A. echigoensis* Fujita, 1920. Редкий паразит проходных лососей южного Охотоморья (Диденко и Шевченко 1999). **A. minor* Yamaguti, 1935. Обычный паразит рыб о. Хоккайдо (Петроченко 1956; Nagasawa al. 1987). **A. parallelotestis* Achmerow et Dombrowskaja-Achmerowa, 1941. Редкий паразит усача-коня в Амуре (Соколовская 1971). **A. tenuirostris* (Achmerov et Dombrowskaja-Achmerova, 1941) Yamaguti, 1963. Фоновый доминирующий паразит пресноводных рыб по всему побережью Охотоморья от Амура до Пенжины (Соколовская 1971; Пугачев 2004; Атрашкевич и др. 2005). Промежуточные хозяева – дальневосточные виды водяных осликов р. *Asellus* (Атрашкевич 2001). **A. sp.* Обнаружен нами у пескаря Солдатова на севере Сахалина. Семейство Cavisomidae Meyer, 1932. Род *Echinorhynchoides* Achmerow et Dombrowskaja-Achmerowa, 1941: **E. dogieli* Achmerow et Dombrowskaja-Achmerowa, 1941. Редкий паразит верхогляда и коня-усача в оз. Орель-Чля Амура (Петроченко 1956). Семей-

ство Heteracanthocephalidae Petrochenko, 1956. Род *Sachalinorhynchus* Krotov et Petrotschenko, 1956: **S. skrjabini* Krotov et Petrotschenko, 1956. Паразит сибирского гольца в реках южного Сахалина (Петроченко 1956). Семейство Nyroechino-rhynchidae Golvan, 1960. Род *Bolborhynchoides* Achmerow, 1959: **B. exiguus* (Achmerow et Dombrowskaja-Achmerowa, 1941) Achmerow, 1959. Редкий паразит амурского язя в Амуре (Петроченко 1956). Семейство Illiosentidae Golvan, 1960. Род *Pseudorhadiorhynchus* Achmerow et Dombrowskaja-Achmerowa, 1941: **P. markewitschi* Achmerow et Dombrowskaja-Achmerowa, 1941. Редкий паразит амурского плоскоголового жереха и белого амурского леща в Амуре (Скрябина 1978). **P. leuciscus* (Krotov et Petrotschenko, 1956) Golvan, 1969. Редкий паразит чебака в Амуре и реках Сахалина (Скрябина 1978). **P. pseudaspii* Achmerow et Dombrowskaja-Achmerowa, 1941. Редкий паразит амурского плоскоголового жереха в Амуре (Скрябина 1978). Семейство Rhadinorhynchidae Travassos, 1923. Род *Rhadiorhynchus* Luhe, 1911: ***R. trachuri* Narada, 1935. Паразит морских и проходных рыб Охотоморья. Отмечен в р. Охота, у западного побережья Камчатки и Курильских о-вов (Диденко и Шевченко 1999; Пугачев 2004; Соколов 2005). ***Rhadiorhynchus* sp. Цистаканты обнаружены нами у прибрежных бокоплавов *E. possjeticus* в устье р. Урюм на южном Сахалине.

Отряд Polymorphida Petrochenko, 1956. Семейство Polymorphidae Meyer, 1931. Род *Polymorphus* Luhe, 1911: **P. minutus* (Goeze, 1782) Luhe, 1911. Обычный паразит водоплавающих и околотовных птиц Палеарктики, включая Охотоморье (Петроченко 1958; Хохлова 1986). Промежуточный хозяин в северном Охотоморье – бокоплав *G. lacustris* (Атрашкевич и др. 2005). **P. actuganensis* Petrotschenko, 1949. Редкий паразит водоплавающих и околотовных птиц Сахалина и Камчатки (Хохлова 1986). **P. acutis* Van Cleave et Starrett, 1940. Редкий паразит водоплавающих и околотовных птиц нижнего Амура и северного Охотоморья (Хохлова 1986). **P. diploinflatus* Lundstrom, 1942. Фоновый массовый паразит турпанов на Камчатке и в Северном Охотоморье. Промежуточный хозяин – бокоплав *G. lacustris* (Атрашкевич и др. 2005). **P. kostylewi* Petrotschenko, 1949. Редкий паразит водоплавающих птиц Сахалина (Хохлова 1986). **P. magnus*

Skrjabin, 1913. Обычный паразит водоплавающих и околотовных птиц Палеарктики, включая Охотоморье (Петроченко 1958; Хохлова 1986). Промежуточный хозяин в северном Охотоморье – бокоплав *G. lacustris* (Атрашкевич и др. 2005). **P. mathevossianae* Petrotschenko, 1949. Редкий паразит водоплавающих птиц низовья Амура и северного Охотоморья (Хохлова 1986). ***P. phippii* Kostylew, 1922. Редкий паразит обыкновенной гаги в Охотоморье (Атрашкевич 20086). **P. strumosoides* Lundstrom, 1942. Редкий паразит нырковых уток на Камчатке (Хохлова 1986). **P. trochus* Van Cleave, 1945 *sensu* Khokhlova, 1966. Паразит утиных птиц на Камчатке (Хохлова 1986). *Polymorphus* sp. Обнаружен у тихоокеанской чайки в низовье Амура (Хохлова 1986). Род *Andracantha* Schmidt, 1975: ***A. mergi* (Lundstrom, 1941) Schmidt, 1975. Фоновый паразит очкового чистика в северном Охотоморье, обнаружен также у большого и среднего крохалей, чернозобой гагары и тихоокеанской чайки (Атрашкевич и др. 2005). ***A. phalacrocoracis* (Yamaguti, 1939) Schmidt, 1975. Фоновый паразит различных видов бакланов в пределах всего Охотоморья (Хохлова 1986; Атрашкевич и др. 2005). ***Andracantha* sp. Цистаканты обнаружены в северном Охотоморье у прибрежного бокоплава *Orchomenella minutus* и тихоокеанской трески – паратенического хозяина (Атрашкевич 20086). Род *Arhythmorhynchus* Luhe, 1911: ***A. frassoni* (Molin, 1858) Luhe, 1911. Редкий паразит куликов Охотоморья (Хохлова 1986). ***A. capellae* (Yamaguti, 1935) Schmidt, 1973. Редкий паразит куликов Охотоморья (Хохлова 1986). Промежуточный хозяин – супралиторальный бокоплав *Traskorchestia ochotensis* на Шантарских о-вах (Цимбалюк и др. 1978). ***A. eroliae* (Yamaguti, 1939) Schmidt, 1973. Редкий паразит куликов западного Охотоморья (Хохлова 1986). **A. petrochenkoi* (Schmidt, 1969) Atrashkevich, 1979. Фоновый паразит куликов азиатской Субарктики. Обнаружен у круглоногого плавунчика и чернозобика в северном Охотоморье (Атрашкевич и др. 2005). Промежуточные хозяева в ареале – водяные ослики рода *Asellus* (Атрашкевич 2001). ***A. teres* Van Cleave, 1920. Фоновый доминирующий паразит птиц морских побережий северного Охотоморья от Пенжины до Сахалина включительно (Хохлова 1986; Атрашкевич и др. 2005). Основной промежуточный хозяин – бокоплав *T. ochotensis* (Атрашкевич

и др. 2005). На о. Кунашир цистаканты *A. teres* обнаружены нами у второго массового, «южного» вида талитрид – *Platorchestia crassicornis*. ***A. tringi* Gubanov, 1952. Редкий паразит американского пепельного улита и кулика-воробья на Курилах (Петроченко 1958). ***Arhythmorhynchus* sp. Цистаканты обнаружены нами у бокоплавов *P. crassicornis* и *Dogielinotus moskvitini* на южном Сахалине и о. Кунашир. Род *Bolbosoma* Porta, 1908: ***B. turbinella* (Diesing, 1851) Porta, 1908. Фоновый паразит китообразных Охотского моря (Петроченко 1958). ***B. bobrovoi* Krotov et Delamure, 1952. Редкий паразит морского котика и сивуча у о. Тюлений в Охотском море (Петроченко 1958). ***B. caenoforme* (Heitz, 1920) Meyer, 1932. Молодые формы – обычные кишечные паразиты тихоокеанских лососей и некоторых проходных гольцов Охотоморья (Диденко и Шевченко 1999). Из теплокровных хозяев достоверно зарегистрирован лишь тонкоклювый буревестник на Камчатке (Хохлова 1986). ***B. nipponicum* Yamaguti, 1939. Паразит ластоногих и китообразных Охотского моря (Петроченко 1958). ***B. physeteris* Gubanov, 1952. Редкий паразит косатки в Охотском море (Петроченко 1958). ***Bolbosoma* sp. Редкий паразит морских колониальных птиц северного Охотоморья – большой конюги, тонкоклювой и толстоклювой кайр (Хоберг 1992; наши данные). ***Bolbosoma* sp. Личинки обнаружены у планктонных раков *Thysanoessa raschii* (сем. Euphausiidae) у Восточного Сахалина (зал. Терпения) и Курил (о. Уруп) (Хохлова 1986). Род *Corynosoma* Luhe, 1904: ***C. strumosum* (Rudolphi, 1802) Luhe, 1904. Фоновый доминирующий паразит различных животных по всему Охотоморью и за его пределами. Основные облигатные дефинитивные хозяева – ластоногие, в первую очередь ларга (Петроченко 1958; Попов 1978). К числу облигатных хозяев относится также целый ряд морских рыбадных птиц (Хохлова 1986; Атрашкевич 2008а). Широкий круг морских рыб выступает в качестве паратенических хозяев (Диденко и Шевченко 1999; Витомскова 2003). В северном Охотоморье (в Тауйской губе и зал. Шелихова) впервые для вида в Северной Пацифике установлены промежуточные хозяева – прибрежные бокоплавы трех массовых видов – *E. schmidti*, *L. locustoides* и *S. ochotensis* (Атрашкевич 2008а, б). ***C. curilensis* Gubanov, 1952. Паразит кашалота у Курил (Петроченко 1958). Цистаканты – у лито-

ральных рыб Охотского моря (Цимбалюк 1972). ***C. hamanni* (Linstow, 1892) Railliet et Henry, 1907. Паразит ластоногих Антарктики (Петроченко 1958). Цистаканты – у литоральных рыб Охотского моря (Цимбалюк 1972). ***C. semerme* (Forssell, 1904) Luhe, 1905. Обычный паразит обитателей Охотоморья – рыб, рыбадных птиц, ластоногих и некоторых китообразных (Петроченко 1958; Попов 1978, Хохлова 1986; Диденко и Шевченко 1999; Атрашкевич и др. 2005). ***C. validum* Van Cleave, 1953. Обычный паразит ластоногих Охотского моря (Попов 1978). Цистаканты – редкие паразиты морских рыб (Диденко и Шевченко 1999). ***C. villosum* Van Cleave, 1953. Обычный паразит ластоногих Охотского моря (Попов 1978). Цистаканты – редкие паразиты морских рыб (Диденко и Шевченко 1999). ***Corynosoma* sp. Обычный паразит птиц северного Охотоморья: очкового чистика, берингийского баклана, моевки, тихоокеанской чайки, ипатки, топорка, тонкоклювой и толстоклювой кайр (Хоберг 1992; наши данные). Род *Proflicollis* Meyer, 1931: ***P. arcticus* (Van Cleave, 1920) Meyer, 1931, emend. [= *Polymorphus arcticus* (Van Cleave, 1920)]. Отмечен у охотоморской обыкновенной гаги (Хохлова 1986). ***P. pupa* (Linstow, 1905) Kostylew, 1922 comb. n. [= *Polymorphus pupa* (Linstow, 1905) Kostylew, 1922]. Фоновый паразит охотоморской обыкновенной гаги. Здесь же впервые установлен промежуточный хозяин скребня – рак-отшельник *Pagurus middendorffii* (Атрашкевич 2008б). ***Polymorphidae* gen. et sp. Цистаканты обнаружены у бокоплавов *Trinorchestia trinitatis* на северо-западе о. Итуруп (Цимбалюк и др. 1978). Семейство Centrorhynchidae Van Cleave, 1916. Род *Sphaerirostris* Golvan, 1956: ***S. lancea* (Westrumb, 1821) Golvan, 1956. Паразит воробьиных птиц и куликов Охотоморья (Хохлова 1986). Промежуточный хозяин – бокоплав *T. ochotensis* на северо-западе о. Итуруп (Цимбалюк и др. 1978). ***S. corvi* (Fukui, 1929) Golvan, 1956. Обычный паразит воробьиных птиц Северного Охотоморья. Промежуточный хозяин – бокоплав *T. ochotensis* (Атрашкевич и др. 2005). *S. pinguis* Van Cleave, 1918. Паразит серого скворца на Сахалине (Хохлова 1986). *S. teres* (Westrumb, 1821). Паразит воробьиных птиц на Камчатке (Хохлова 1986). *S. turdi* (Yamaguti, 1939). Паразит воробьиных птиц Курильских и Японских о-вов (Петроченко 1958; Хохлова 1986). *Sphaerirostris* sp.

Sharpilo, 1976 (larvae). Цистаканты обнаружены в полости тела дальневосточного сцинка на о. Кунашир (Хохлова 1986). *Sphaerirostris* sp. Цистаканты обнаружены нами у бокоплава *P. crassicornis* на южном Сахалине. Семейство Filicollidae Petrotschenko, 1956. Род *Filicollis* Luhe, 1911: **F. anatis* (Schrank, 1788) Luhe, 1911. Фоновый паразит водоплавающих и околоводных птиц Палеарктики (Петроченко 1958; Хохлова 1986). Широко распространен по всему Охотоморью, где промежуточные хозяева скребня – водяные ослики р. *Asellus* (Атрашкевич 1999, 2001). **F. trophimenkoi* Atrashkevich, 1982. Эндемичный облигатный паразит нырковых уток северо-востока Азии (Атрашкевич 1999). Цистаканты обнаружены нами у водяных осликов *A. hilgendorfi* в тундровых озерах п-ва Тайгонос северного Охотоморья. Семейство Plagiorhynchidae Golvan, 1960. Род *Plagiorhynchus* Luhe, 1911: *P. charadrii* (Yamaguti, 1939) Van Cleave, 1951. Редкий паразит куликов Охотоморья (Хохлова 1986). Род *Prosthorhynchus* Kostylew, 1915: *P. cylindraceus* (Goeze, 1782) Golvan, 1956. Обычный паразит мелких воробьиных птиц на Сахалине и Камчатке (Хохлова 1986).

КЛАСС ARCHIACANTHOCEPHALA MEYER, 1931

Отряд Apororhynchida Thapar, 1927. Семейство Apororhynchidae Shipley, 1899. Род *Apororhynchus* Shipley, 1899: *A. paulonucleatus* Hohlava et Cimbalk, 1971. Редкий паразит охотского сверчка на Камчатке (Хохлова 1986).

Отряд Gigantorhynchida Southwell et MacFie, 1925. Семейство Gigantorhynchidae Hamman, 1892. Род *Mediorhynchus* Van Cleave, 1916: *M. papillosus* Van Cleave, 1916. Обычный паразит воробьиных птиц в северном Охотоморье (Хохлова 1986; Атрашкевич и др. 2005). *M. micracanthus* (Rudolphi, 1819). Редкий паразит воробьиных птиц на Сахалине и Камчатке (Хохлова 1986). *M. orientalis* Belopol'skaya, 1953. Редкий паразит куликов северного Охотоморья (Хохлова 1986; наши данные). ***Gigantorhynchidae gen. et sp.* Личинка обнаружена у бокоплава *T. trinitatis* на о. Итуруп (Цимбалюк и др. 1978).

Отряд Moniliformida Schmidt, 1972. Семейство Moniliformidae Van Cleave, 1924. Род *Moniliformis*

Travassos, 1915: *M. clarki* (Ward, 1917) Van Cleave, 1924. Редкий паразит соболя, горносталя, бурундука, красной полевки и полевой мыши в северном Охотоморье (Атрашкевич и др. 2005).

Отряд Oligacanthorhynchida Petrotschenko, 1956. Семейство Oligacanthorhynchidae Southwell et MacFie, 1925. Род *Oligacanthorhynchus* Travassos, 1915: *O. kamtschaticus* Hohlava, 1966. Редкий паразит соловья-красношейки на Камчатке (Хохлова 1986). Род *Macracanthorhynchus* Travassos, 1917: *M. hirudinaceus* (Pallas, 1781). Редкий паразит наземных млекопитающих юга Дальнего Востока (Хохлова 1986), где промежуточным хозяином отмечена дальневосточная мраморная бронзовка *Liocoma brevitarsis* (Петроченко 1958). *Acanthocephala gen. sp.* Скребни неизвестной принадлежности обнаружены у большого пестрого дятла на Сахалине (Хохлова 1986).

Таким образом, современный срез изученности скребней в бассейне Охотского моря обнаруживает их высокое таксономическое и экологическое разнообразие. Учтены 100 видов и форм 28 родов, 17 семейств, 8 отрядов, 3 классов в составе типа Acanthocephales. Резко выделяется класс Palaecanthocephala (2 отряда, 10 семейств, 19 родов и 75 видов), включающий наибольшее количество представительных по числу видов (7–11) родов: *Echinorhynchus* (7), *Acanthocephalus* (7), *Polymorphus* (11), *Arhythmorhynchus* (7), *Bolbosoma* (7), *Corynosoma* (7) и *Sphaerirostris* (7). В классе Eoacanthocephala (2 отряда, 3 семейства, 4 рода и 16 видов) выделяется *Neoechinorhynchus* (12 видов). Наконец, третий класс – Archiacanthocephala (4 отряда, 4 семейства, 5 родов и 8 видов) – превосходит первые два по числу отрядов, но абсолютно уступает по числу видов. 52 вида скребней – паразиты рыб (32 – пресноводных, 20 – морских и проходных), 44 вида представлены паразитами птиц, из которых не менее 35 зарегистрированы у водоплавающих, рыбадных и околоводных птиц и только 9 – у «типично наземных» воробьиных птиц. Скребни 13 видов облигатно паразитируют у млекопитающих: 11 – у морских (ластоногих и китообразных) и только 2 – у наземных. У амфибий скребни не выявлены. Из рептилий только один вид (дальневосточный сцинк) на Кунашире указан в качестве паразитического хозяина одного вида скребней. Два последних случая наверняка не отражают природную картину, а скорее, подчеркивают слабую изученность паразитов

амфибий и рептилий Дальнего Востока, включая южное Охотоморье.

Большинство скребней представлено широко распространенными и за пределами Охотоморья видами, однако немало и редких, эндемичных форм. На этом фоне резко выделяется группа из 16 эндемичных, малоизученных видов скребней пресноводных рыб Амура. Как минимум, 20 видов скребней – паразитов рыб, птиц и морских млекопитающих – можно уверенно отнести к числу фоновых для всего Охотоморья: *E. gadi*, *N. beringianus*, *N. salmonis*, *M. salmonis*, *A. tenuirostris*, *B. caeniforme*, *A. teres*, *P. magnus*, *P. minutus*, *P. diploinflatus*, *A. mergi*, *A. phalacrocoracis*, *P. pupa*, *F. anatis*, *S. corvi*, *B. turbinella*, *C. strumosum*, *C. semerme*, *C. validum* и *C. villosum*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Не менее 86 (из 100) видов и форм скребней Охотоморья, несомненно, являются гидротопическими – морскими (42) и пресноводными (44) паразитами. Остальные (максимум 14 видов) являются геотопическими, циклы развития которых в регионе не известны. Однако следует оговориться, что к числу гидротопических морских паразитов формально отнесены не менее 6 видов скребней птиц, личиночное развитие которых связано с супралиторальными бокоплавами-талитридами, ведущими, по сути, наземный образ жизни. Известные промежуточные хозяева гидротопических видов скребней в Охотоморье представлены исключительно ракообразными – морскими и пресноводными. Именно они являются центральным звеном в паразитарных системах конформированных с ними (по Ройтману 1993) видами скребней, обуславливающих саму акваторию первичной трансмиссии инвазионного начала («зону заражения»). В группе морских скребней это, как правило, прибрежные (литоральные и сублиторальные) раки различных групп и видов за одним исключением, о котором будет сказано ниже. Итак, это бокоплавы семейств Anisogammaridae, Eusiridae и Ischyroceridae для скребней рыб родов *Echinorhynchus* и *Rhadiorhynchus* и скребней рыб, птиц и морских зверей рода *Corynosoma*; бокоплавы семейства Lysianassidae для скребней птиц рода *Andracantha*; бокоплавы семейств Talitridae, Dogielinotidae для скребней птиц

родов *Arhythmorhynchus* и *Sphaerirostris*, а также рак-отшельник *P. middendorffii* для скребня гаг *P. pupa*. Только скребни рода *Bolbosoma*, как свидетельствует обнаружение их промежуточного хозяина (планктонного рачка-черноглазки из семейства Euphausiidae), в своем личиночном развитии связаны с открытыми морскими и океаническими пространствами, что подтверждает ранее высказанную гипотезу (Мамаев и Ошмарин 1963). Именно этим можно объяснить высокую зараженность тихоокеанских лососей и некоторых проходных гольцов молодыми формами *B. caeniforme*. В группе пресноводных скребней промежуточными хозяевами выступают остракоды родов *Cypria* и *Candona* для скребней рыб рода *Neoechinorhynchus*; бокоплавы рода *Gammarus* для скребней рыб рода *Metechinorhynchus* и скребней птиц рода *Polymorphus*; водяные ослики рода *Asellus* для скребней рыб рода *Acanthocephalus* и скребней птиц рода *Filicollis* и *A. petrochenkoi* (Атрашкевич 2001).

Таким образом, паразитарные системы абсолютного большинства видов скребней Охотоморья территориально через промежуточных хозяев связаны с различными прибрежными экосистемами – с развитой речной сетью и протяженными обводненными равнинами в их бассейнах, с обилием лососевых рек, колоний морских птиц и залежек морских зверей, с местами нагула и нереста прибрежных рыб, наконец, с магистральными путями сезонных миграций и местами скопления перелетных птиц. Широкою же трансмиссию и перераспределение скребней в пределах отдельных экосистем и всего Охотоморского бассейна в целом осуществляют их дефинитивные и паратенические хозяева, среди которых наибольшее значение имеют ближние и дальние мигранты из числа рыб, птиц и морских млекопитающих (Атрашкевич 1997, 2008а).

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю искреннюю признательность за помощь в сборе материала К.В. Регель, О.М. Орловской, В.В. Поспехову, А.В. Андрееву (Магадан) и К.В. Галактионову (Санкт-Петербург). На разных этапах исследования поддержаны РФФИ (проекты №№ 94-04-11292 и 96-04-48528), ГНТП России «Мировой океан» (проект № 09.11 «Арктические экосистемы»), ГНТП России «Биоразнообразие» (проект № 2.1.53БР) и INTAS (проекты №№ 01-0210 и 05-100000-8056).

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев А.В. 2005. Ключевые орнитологические территории бассейна Охотского моря. *Вестник СВНЦ ДВО РАН*, 1: 57–77.
- Атрашкевич Г.И. 1997. Паразитарные системы гельминтов птиц Берингии. *Вестник ДВО РАН*, 2(72): 39–46.
- Атрашкевич Г.И. 1999. Паразитарные системы гельминтов птиц в Субарктике и их модификации в ареалах. В кн.: К.В. Симаков (Ред.). Наука на Северо-востоке России: К 275-летию Российской академии наук. СВНЦ ДВО РАН, Магадан: 129–138.
- Атрашкевич Г.И. 2001. Роль водяных осликов *Asellus* s. str. (Crustacea: Isopoda: Asellidae) в паразитарных системах гельминтов Дальнего Востока России. В кн.: Е.А. Макаренко и С.К. Холин (Ред.). Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. 1. Дальнаука, Владивосток: 87–95.
- Атрашкевич Г.И. 2008а. Скребни рода *Corynosoma* Luhe, 1904 (Acanthocephales; Polymorphidae) в Охотском море и паразитарная система доминирующего вида *C. strumosum* (Rudolphi, 1802). Материалы IV Всероссийского Съезда Паразитологического общества при РАН «Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения» (20–25 октября 2008, Санкт-Петербург). 1. Лема, Санкт-Петербург: 38–42.
- Атрашкевич Г.И. 2008б. Скребни (Acanthocephala) обыкновенной гаги (*Somateria mollissima* L., 1758) в Охотском море. Материалы IX международной научной конференции «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (25–26 ноября 2008, Петропавловск-Камчатский). Камчатпресс, Петропавловск-Камчатский: 297–300.
- Атрашкевич Г.И., Орловская О.М., Регель К.В., Михайлова Е.И. и Поспехов В.В. 2005. Паразитические черви животных Тайуэйской губы. В кн.: И.А. Черешнев, Ф.Б. Чернявский и В.А. Кашин (Ред.). Биологическое разнообразие Тайуэйской губы Охотского моря. Дальнаука, Владивосток: 175–251.
- Витомскова Е.А. 2003. Гельминты промысловых рыб северной части бассейна Охотского моря, опасные для человека и животных. МНИИСХ РАСХН, Магадан, 132 с.
- Диденко Е.М. и Шевченко Г.Г. 1999. Класс Acanthocephala. В кн.: С.Е. Поздняков (Ред.). Паразитические черви рыб дальневосточных морей и сопредельных акваторий Тихого океана. ТИПРО-центр, Владивосток: 51–59.
- Контримавичус В.Л. и Атрашкевич Г.И. 1982. Паразитарные системы и их значение в популяционной биологии гельминтов. *Паразитология*, 16(3): 177–187.
- Кусакин О.Г., Иванова М.Б., Цурпало А.П. и др. 1997. Список видов животных растений и грибов литорали дальневосточных морей России. Дальнаука, Владивосток, 168 с.
- Мамаев Ю.Л. и Ошмарин П.Г. 1963. Особенности распространения некоторых гельминтов дальневосточных лососевых рыб. В кн.: П.Г. Ошмарин (Ред.). Паразитические черви животных Приморья и Тихого океана. АН СССР, Москва: 114–127.
- Михайлова Е.И., Атрашкевич Г.И. и Казаков Б.Е. 2004. Проблемы изучения скребней рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) в России и первообнаружение *N. salmonis* Ching, 1984 в Палеарктике. *Успехи общей паразитологии. Труды Института паразитологии РАН*, 44: 211–220.
- Петроченко В.И. 1956. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. 1. АН СССР, Москва, 435 с.
- Петроченко В.И. 1958. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. 2. АН СССР, Москва, 458 с.
- Петроченко В.И. 1978. Экологическая классификация гельминтов. В кн.: В.В. Гагарин (Ред.). Научные и прикладные проблемы гельминтологии. Наука, Москва: 76–79.
- Попов В.Н. 1978. Гельминты ластоногих Охотского моря. Автореферат диссертации кандидата биологических наук. СГУ, Симферополь, 22 с.
- Пугачев О.Н. 2004. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи. *Труды Зоологического института РАН*, 304: 1–250.
- Ройтман В.А. 1993. Гельминты лососевидных рыб и их коэволюция с хозяевами. Автореферат диссертации доктора биологических наук. ВИГИС, Москва, 63 с.
- Скрябина Е.С. 1978. Систематический обзор акантоцефалов (Acanthocephala) рыб водоемов СССР. Нематоды и акантоцефалы (морфология, систематика, экология, физиология). *Труды ГЕЛАН СССР*, 28: 166–190.
- Соколов С.Г. 2005. Обзор паразитов микижи *Parasalmonykiss* (Osteichthyes, Salmonidae) полуострова Камчатка. *Invertebrate Zoology*, 2(1): 35–60.
- Соколовская И.Л. 1971. Скребни рыб бассейна Амура. В кн.: Б.Е. Быховский и С.С. Шульман (Ред.). Паразиты рыб Амура. Паразитологический сборник ЗИН АН СССР. 25. Наука, Ленинград: 165–176.
- Хоберг Э. П. 1992. Экология гельминтов морских птиц острова Талан (предварительный обзор). В кн.: Ф.Б. Чернявский и А.Я. Кондратьев (Ред.). Прибрежные экосистемы Северного Охотоморья. Остров Талан. ДВО РАН, Магадан: 116–136.
- Хохлова И.Г. 1986. Акантоцефалы наземных позвоночных фауны СССР. Наука, Москва, 277 с.
- Цимбалюк Е.М. 1972. Гельминты рыб литорали Охотского моря. Автореферат диссертации кандидата биологических наук. ДВГУ, Владивосток, 21 с.

- Цимбалюк Е.М., Куликов В.В. и Цимбалюк А.К. 1978.** Три вида личинок скребней (Acanthocephala: Echinorhynchinea) от беспозвоночных о-ва Большой Шантар (Охотское море). В кн.: О.И. Белогуров (Ред.). Свободноживущие и паразитические черви. ВИНТИ. Владивосток: 192–203.
- Черешнев И.А., Атрашкевич Г.И. и Регель К.В. 2006.** Таксономическое и экологическое разнообразие морской биоты Тауйской губы Охотского моря. *Известия Самарского научного центра РАН (Актуальные проблемы экологии. Вып. 5)*, **8**, № 1 (15): 26–39.
- Шунтов В.П. 2001.** Биология дальневосточных морей России. **1**. ТИНРО-центр, Владивосток, 580 с.
- Amin O.M. 1985.** Classification. In: D.W.T. Crompton and B.B. Nickol (Ed.). *Biology of the Acanthocephala*. Cambridge University Press, London, New York: 27–72.
- Mikhailova E.I. and Atrashkevich G.I. 2008.** Description and morphological variability of *Neoechinorhynchus beringianus* n. sp. (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) from north-eastern Asia. *Systematic Parasitology*, **71**(1): 41–48.
- Nagasawa K., Urawa S. and Awakura T. 1987.** A checklist and bibliography of parasites of salmonids of Japan. *Scientific Reports Hokkaido Salmon Hatchery*, **41**: 1–75.

Представлена 12 февраля 2009; принята 1 июня 2009.