

УДК 576.895.133 (98)

**БИОРАЗНООБРАЗИЕ СКРЕБНЕЙ РЫБ ПРЕСНЫХ ВОД  
АЗИАТСКОЙ СУБАРКТИКИ**

**© Г. И. Атрашкевич, Е. И. Михайлова, О. М. Орловская,  
В. В. Поспехов**

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН  
ул. Портовая, 18, Магадан, 685000  
E-mail: gatrg@ibpn.ru  
Поступила 01.02.2016

Проведен анализ таксономического и экологического разнообразия скребней рыб пресных вод Азиатской Субарктики, подводящий итог произошедшим изменениям в современных представлениях о видовом составе, жизненных циклах и экологии фоновых групп этих паразитов в регионе. Показана приоритетная роль исследований О. Н. Бауера и его школы в постановке и разработке данного направления в акантоцефалологии. Особое внимание уделено оценке биоразнообразия скребней рода *Neoechinorhynchus* как фоновой группе паразитов пресноводных рыб Азиатской Субарктики, и предложен оригинальный ключ для их видовой дифференциации. Рассмотрено распространение скребней рода *Acanthocephalus* на Северо-Востоке Азии и намечена перспектива исследований этой группы паразитов, эволюционно связанных с пресноводными изоподами рода *Asellus* как промежуточными хозяевами. Выявлено отсутствие по сей день документированных свидетельств о промежуточных хозяевах в регионе других фоновых паразитов пресноводных рыб — скребней рода *Metechinorhynchus*. Высказано мнение о том, что для установления реального объема каждого из фоновых родов скребней пресноводных рыб в Северной Азии и устранения неясности в отношении таксономического статуса отдельных видов необходимо дальнейшее проведение систематических ревизий, основанных на данных как морфологических, так и молекулярно-генетических исследований. Обоснована теоретическая важность исследований жизненных циклов скребней и установления естественных промежуточных хозяев для адекватной оценки структурно-функциональной организации их паразитарных систем в разных частях ареала и возможности распространения таксономических выводов на другие территории. Приведен краткий аннотированный таксономический список всех видов скребней рыб, зарегистрированных в пресных водах Азиатской Субарктики.

*Ключевые слова:* акантоцефалы, биоразнообразие, пресноводные рыбы, Азиатская Субарктика, *Neoechinorhynchus*, *Acanthocephalus*, *Metechinorhynchus*, жизненный цикл.

Биота Арктики и Субарктики, выделяющаяся редкой самобытностью (Чернов, 1978), издавна привлекает внимание биологов различных специальностей, в том числе паразитологов. В истории изучения паразитов рыб

северных территорий Сибири и Дальнего Востока России непреходящее значение имеют труды Олега Николаевича Бауера и последователей его школы, многие из которых получили всемирное научное признание и давно стали классическими. При этом изучению скребней (акантоцефалов), отмечая их в качестве весьма удобного объекта для зоогеографических построений и имеющих важное хозяйственное значение, О. Н. Бауер постоянно уделял особое внимание во многих своих работах, в том числе обобщающего характера (Бауер, 1946, 1948а, б, 1953, 1959, 1990; Бауер, Грезе, 1948; Бауер, Никольская, 1948, 1952; Бауер, Шульман, 1948; Петрушевский, Бауер, 1948; Бауер, Гусев, 1969; Bauer, 1979; Бауер, Скрыбина, 1987, и др.). К этим источникам непременно обращаются все ихтиопаразитологи (начинающие и состоявшиеся), в сферу внимания которых так или иначе попадают скребни, паразитирующие на рыбах не только в умеренных и высоких широтах, но и по различным зоогеографическим выделам в пределах Голарктики.

Чем можно объяснить эту непреходящую ценность трудов О. Н. Бауера? Нам представляется, что среди прочего это обосновывается следующими основными причинами. Во-первых, О. Н. Бауер развил и обогатил новыми идеями целый ряд теоретических положений экологической паразитологии В. А. Догеля: по вопросу о взаимоотношениях паразита со средой обитания (Бауер, 1959), о принципах и критериях экологической классификации паразитов рыб (Бауер, Шульман, 1948) и др. Во-вторых, ему вместе с соавторами принадлежат первые сведения о паразитах рыб крупнейших рек Сибири — Енисея, Лены, Анадыря, а также оз. Таймыр. Эти работы «по северам» О. Н. Бауера дали начало новому этапу в ихтиопаразитологии; выявлены обширные территории, на которых экологические свойства паразитических организмов, в том числе скребней, определяются условиями холодного климата. Наконец, в специальной работе по скребням рыб в Ледовитоморской провинции Бауер (1953), опираясь на собственный материал, впервые профессионально и обстоятельно сделал их систематический обзор, разработав при этом определительную таблицу, а также провел анализ распространения и рыбохозяйственного значения скребней рыб в пределах этого зоогеографического выдела, что не потеряло своей востребованности и актуальности по настоящее время. Наконец, к богатству научного наследия О. Н. Бауера в определенной мере можно отнести труды широкого круга известных в паразитологии продолжателей его дела. Например, известный цикл исследований В. Я. Трофименко, который провел обобщающий эколого-фаунистический анализ гельминтов рыб пресных вод Азиатской Субарктики и заложил основы к изучению специфики отдельных типов фаун и гельминтофаунистических комплексов и истории их формирования в Субарктике (Трофименко, 1969а, б, 1975, и др.). Из числа непосредственных учеников О. Н. Бауера следует отметить О. Н. Пугачева, который в течение полевых сезонов 1973—1977 гг. исследовал паразитов пресноводных рыб в различных районах северо-восточной Азии и провел всесторонние эколого-фаунистический и зоогеографический анализы собранной коллекции паразитов, результаты которых опубликованы в ряде широко известных статей и монографии (Пугачев, 1984). Отдельного внимания заслуживают более поздние эколого-фаунистические исследования пресноводных рыб О. Н. Пугачева, охватившие

территорию всей Северной Азии и отраженные в четырех Каталогах-сводках, в последней из которых содержатся сведения о скребнях (Пугачев, 2004). На сегодня это настольные книги ихтиопаразитологов, изучающих рыб северных районов Палеарктики, как это имеет место и в наших исследованиях.

Опираясь на пионерные работы О. Н. Бауера, его учеников и последователей, мы предприняли попытку оценить современное состояние таксономической и экологической изученности скребней рыб пресных вод Азиатской Субарктики и на примере нашего многолетнего опыта изучения представителей двух родов (*Neoechinorhynchus* и *Acanthocephalus*) продемонстрировать перспективность подобных исследований и других мало исследованных групп скребней при специальном, целенаправленном к ним внимании в природе и эксперименте, что и составляет цель данного исследования.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу проведенного анализа положены результаты обработки обширной коллекции скребней пресноводных и проходных рыб, собранной авторами за 40 лет на Южном Ямале, на Чукотке и в Охотско-Колымском крае, которая хранится в лаборатории экологии гельминтов Института биологических проблем Севера ДВО РАН (Магадан). Обработаны также отдельные коллекции скребней, любезно присланные нам российскими коллегами-паразитологами, поименованными в благодарственной части работы. Привлечена вся доступная тематическая литература в первую очередь обобщающего характера.

Вопрос о границах Арктики и Субарктики является предметом оживленных дискуссий среди географов, климатологов, биогеографов и других специалистов. Мы принимаем широкую трактовку термина «Арктика» (Лаппо и др., 2012), отличая тем не менее и понятие «Субарктика», которое использовал и развивал в своих классических работах Чернов (1978). В этих книгах просто и понятно охарактеризованы схемы соотношения зон и подзон в пределах Арктики в широком ее понимании. Границы Азиатской Субарктики мы принимаем согласно широко известным отечественным паразитологическим работам Хохловой (1968) и Трофименко (1969а), включая в ее состав Камчатку и Охотско-Колымский край.

Характеристика отдельных использованных в работе терминов и представлений дана ранее (Атрашкевич, 2001, 2009). Как основа для критического осмысления взята современная номенклатура скребней из обобщающих сводок Амина (Amin, 1985, 2013) и Гольвана (Golvan, 1994), базирующихся на классических разработках Мейера—Ван Клива—Гольвана. Не со всеми номенклатурными перестройками И. Гольвана и О. Амина мы можем в настоящее время согласиться в ряде случаев обоснованно, как нам представляется, оставаясь на консервативных позициях сообразно взглядам Петроченко (1956), Бауера и Скрябиной (1987). В качестве основы для составления аннотированного списка скребней рыб пресных вод Азиатской Субарктики использован не потерявший актуальности Каталог Пугачева (2004).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Первое обобщение Бауера (1953), касающееся фауны скребней рыб в Субарктике, в отличие от сводки Быховской (1936) дало представление об экологических связях этих червей как с окончательными, так и промежуточными хозяевами. К примеру, были обнаружены характерные для обитающих в северных районах популяций особенности скребней рода *Neoechinorhynchus* — их видовая неоднородность, приуроченность к сиговым рыбам и высокая численность в приполярных областях. Это явилось отправной точкой наших таксономических и экологических исследований неозхиноринхов на северо-востоке Азии.

До середины прошлого века в России регистрировали только один вид рода *Neoechinorhynchus* — *N. rutili* (Müller, 1780). Таким образом, в первых публикациях о паразитофауне рыб Сибири все скребни с признаками этого рода были отнесены к виду *N. rutili* (Бауер, 1948; Бауер, Грезе, 1948; Петрушевский и др., 1948). Но уже в систематическом обзоре известных на то время акантоцефалов от рыб Ледовитоморской провинции Бауер (1953) впервые преодолел инерцию существующих представлений и нашел основания для идентификации еще одного вида неозхиноринхов: «В пределах Ледовитоморской провинции *N. rutili*, безусловно, встречается, но, по-видимому, не очень часто. Не вызывает сомнения его нахождение у карповых, щуки и налима озер Карелии. Кроме того, к этому виду, по-видимому, следует отнести экземпляры *Neoechinorhynchus* из кишечника карповых и щуки среднего течения Енисея (Бауер, 1948). Просматривая препараты скребней, имеющихся у нас из северных озер и нижнего течения северных рек, мы установили, что они по большинству признаков сходны с *N. crassus*, а не с обычным *N. rutili*» (Бауер, 1953, стр. 40—41). В качестве основного признака для дифференциации скребней он применил различие крючьев в горизонтальных рядах по длине и в представленной им определительной таблице разделил виды на имеющих размер базальных крючьев меньше и больше 40 мкм.

Кроме того, в своих заключениях Бауер (1946, 1948а, б) учитывал данные об экологии паразитов. Вывод о принадлежности к разным видам скребней он сделал, отметив зональные различия в зараженности и видовом составе хозяев. Предположения о том, что промежуточными хозяевами не могут быть придонные беспозвоночные, в частности, вислоккрылки, в европейских представителях которых были обнаружены цистаканты *N. rutili*, базировались на его анализе зараженности планктоноядных сигов.

Дальнейшее развитие экологический подход к изучению гельминтов получил в работах Трофименко (1969а). Проведя свои исследования также в северных районах Восточной Сибири и на Чукотке, он выяснил, что в Субарктике обитает не один, а два фоновых вида, характерных для разных видов сиговых рыб, различающихся по способу питания. Таким образом, оба вида *N. rutili* и *N. crassus* заняли прочное место в списках паразитов северных пресноводных рыб, где первый из них приурочен к рыбам, питающимся планктоном, второй — к бентофагам. Сведения о многочисленных находках *N. rutili* и *N. crassus*, сделанных более чем за 50 лет, отражены в Каталоге Пугачева (2004), и эти виды по-прежнему продолжают регистри-

ровать в Субарктике (Поляева, 2011; Однокурцев, 2011; Гаврилов и др., 2013, и др.).

За прошедшие с начала паразитологических исследований на севере России полвека состав рода *Neoechinorhynchus* по количеству видов возрос на порядок. Для него разработаны новые таксономические подходы, найдены дополнительные критерии для диагностики (Ching, 1984; Amin, 1986a, 2002), позволяющие дифференцировать сходные по морфологии виды, различия между которыми могли трактоваться прежде как изменчивость широко распространенных видов (Скрябина, 1978, 1979).

Наши исследования показали, что в субарктических районах азиатской части России *N. rutili* не встречается, но обитают 4 вида, обладающие сходством как между собой, так и с *N. rutili* в соотношении размеров хоботковых крючьев разных рядов. Их общая характерная особенность состоит в том, что апикальные крючья по сравнению с прочими имеют наибольшую длину. Обсуждая известные к тому времени американские виды неозхиноринхов, Бауер (1953) отметил у некоторых из них подобное свойство и объединил их в понятие «группа *N. rutili*».

*N. salmonis* Ching, 1984. Наиболее часто встречающимся видом такой «группы *N. rutili*» в азиатской Субарктике можно считать скребня *N. salmonis*. Очевидно, что именно этот вид, идентифицированный ранее как *N. rutili*, был признан О. Н. Бауером наиболее характерным для планктоноядных сиговых рыб в низовьях сибирских рек.

В материалах, собранных экспедициями ВНИОРХ 1940—1941 гг., от сиговых рыб *N. rutili* был отмечен в значительных количествах. Высокая экстенсивность их инвазии была отмечена в низовьях Оби (Петрушевский, Мосевич, Щупаков, 1948), в нижнем течении Енисея (Бауер, 1948a), дельте Лены (Бауер, 1948b). В тех же местообитаниях у карповых рыб — плотвы и пескаря — скребень встречен единично. Позднее Бауер (1953) все эти находки отнес к виду *N. crassus*. В дальнейшем, как отмечено выше, было показано, что в Азиатской Субарктике неозхиноринхи представлены разными видами, один из которых, *N. rutili*, характерен для хозяев-планктофагов, другой, *N. crassus*, в наибольшей степени заражает бентофагов (Трофименко, 1969a).

После работ В. Я. Трофименко, когда состоялось разделение видов, сделаны новые находки *N. rutili* во многих районах, относящихся к Субарктике (Пугачев, 1984, 2004). По-прежнему список хозяев этого скребня в основном состоит из лососеобразных рыб. Полагаем, что большую часть этих находок следует отнести к виду *N. salmonis*, в описании которого подчеркивается его связь с сальмонидами Северной Америки (Ching, 1984). Материалы из Оби, Енисея, Вилюя, Колымы от пеляди, ряпушки, тугуна, чира, нельмы, ленка, шуки в коллекции Гельминтологического музея Центра паразитологии ИПЭЭ РАН, которые были исследованы и определены Е. С. Скрябиной и В. Я. Трофименко как *N. rutili*, идентифицированы нами как *N. salmonis*. Изучение новых сборов из дельт Лены и Индигирки и среднего течения Колымы от пеляди, муксуна и чира также показало присутствие в них этого скребня. Прежде опубликованные нами данные о распространении *N. salmonis* на Чукотке, Камчатке и в Охотско-Колымском крае (Михайлова и др., 2004; Атрашкевич и др., 2005a), дополненные новыми регистрациями в Северном Охотоморье (Поспехов и др., 2014) и

на западе Камчатки (Соколов, 2005, 2010а, б) свидетельствуют в пользу высказанного предположения.

Сильное заражение пеляди, обнаруженное Бауером (1948а) в низовье Енисея, привело его к заключению, что промежуточных хозяев скребня следует «искать среди планктонных копепод или остракод, которые являются основным объектом питания пеляди. Нахождение нами еще совсем молодых скребней в конце июня (Усть-Порт) дает нам право предположить, что в условиях крайнего севера период паразитирования скребня в кишечнике рыбы сильно сокращен.» (Бауер, 1948а, стр. 127). Эти наблюдения позволяют установить связь с нашими данными. С уверенностью можно утверждать, что промежуточными хозяевами *N. salmonis* являются остракоды *Cypria kolymensis*, приспособленные к плаванию в толще воды, а не бокоплав, инвазия в которых наряду с остракодами была отмечена Скрябиной (1975) в Чаунском бассейне на Чукотке. Исследования экологии имагинальных форм *N. salmonis*, проведенные там же, позволили выявить механизм, который определяет массовое заражение рыб, питающихся планктоном (Mikhailova, 2013). Также установлено, что цикл развития имагинальной стадии продолжается менее года, при этом с июня по сентябрь происходят созревание и элиминация большей части паразитов.

*N. beringianus* Mikhailova et Atrashkevich, 2008. Второй широко распространенный вид, первоначально определенный как *N. rutili* (Рудминайте-не, Рудминайтис, 1979), позднее был отнесен к виду *N. pungitius* (Атрашкевич, Орловская, 1986). По итогам дальнейших исследований этот скребень был описан в качестве нового вида как *N. beringianus* (Mikhailova, Atrashkevich, 2008). Паразит имеет большой список видов дефинитивных хозяев: 4 вида колюшек, восточно-сибирский хариус, 4 вида гольцов рода *Salvelinus*, молодь кижуча, сибирская ряпушка, щука, налим и подкаменщики 2 видов. При этом большая часть находок *N. beringianus* сделана в колюшках рода *Pungitius* (кроме девятииглой, скребень найден в амурской колюшке в окрестностях Магадана, а также в сахалинской колюшке на Сахалине), которые являются его основными облигатными хозяевами. У рыб других видов этот скребень обнаружен только в случае симпатричного обитания с популяциями колюшек. Для большинства из перечисленных выше видов рыб хищничество является нормальным способом питания, и, вероятнее всего, *N. beringianus* попадает к ним путем постциклической трансмиссии. По нашим сведениям, ряпушка, хищничество которой также известно (Решетников и др., 1976), в озерах о-ва Айон (Чукотка) приобретает инвазию таким же образом. О постциклическом паразитизме свидетельствует и нахождение взрослых червей *N. beringianus* как в желудках, так и в кишечниках кунджи из р. Тауй (Поспехов и др., 2014).

В типичных местообитаниях колюшек в Чаунских тундрах Чукотки и на охотоморском побережье скребень обычен. Его находки также сделаны в устье Гижиги, на побережье западной Камчатки, на побережье Анадырского залива, в низовье Колымы (окрестности Черского). Последний географический пункт является самой западной отметкой ареала. Восточная — район Нома на Аляске (скребень обнаружен нами в слизистом подкаменщике). Вместе с колюшками этот вид скребня присутствует в местообитаниях, удаленных от морских побережий: он обнаружен в озе-

рах в среднем течении р. Амгуэмы на Чукотке, в озерах на Охотско-Колымском водоразделе, в верхнем течении р. Кавы.

Виды остракод *Candona acuminata* (Fisch., 1851), *C. candida* (O. F. Müller, 1776), *C. hartwigi* (G. W. Müller, 1900), *C. levanderi* (Hirschmann, 1912), *C. stagnalis* G. O. Sars, 1890, в которых установлено личиночное развитие скребня (Михайлова, 2015), можно отнести к широко распространенным в Палеарктике (Семенова, 2007). Девятииглая колюшка повсеместно встречается в прибрежных районах ледовитоморского бассейна в Евразии, амурская распространена на побережье Японского моря, а по Амуру проникает далеко вглубь материка (Зюганов, 1991). Такие свойства, как эвритермность и эвригалинность, определяют экологическую поливалентность *N. beringianus* и его широкие возможности к расселению (Михайлова, 2015). Таким образом, можно предполагать, что ареал скребня значительно больше, чем известный к настоящему времени.

*N. simansularis* Roitman, 1961. В отличие от двух предыдущих видов этот скребень, обнаруженный в некоторых районах Субарктики, связан преимущественно с немногими представителями сем. Карповых. Численность *N. simansularis* в этом регионе невелика, большая часть его известных местообитаний представляет собой разного размера пойменные озера в бассейне верхней Колымы, заселенные только озерным гольяном. В одном из таких озер в окрестностях пос. Сеймчан обнаружен и промежуточный хозяин скребня — остракода *Candona protzi* Hartwig, 1898 (Михайлова, 2015). В верховьях Колымы паразит найден в следующих видах рыб: озерный гольян, обыкновенный гольян, сибирский усатый голец, щука, хариус, налим, арктический голец.

Впервые *N. simansularis* найден и описан В. А. Ройтманом в верховье р. Зеи в амурском чебаке, амурской щуке и амурском соме. Материалы 314 Амурской СГЭ, изученные нами в Гельминтологическом музее Центра паразитологии ИПЭЭ РАН, и наши находки скребня в р. Арсеньевке (Приморье) и в оз. Сладком на севере Сахалина свидетельствуют о том, что основная часть ареала *N. simansularis* располагается в бассейне Амура, где наиболее частыми хозяевами паразита служат гольяны, чебак и сибирский усатый голец, а также ленок и таймень. Популяция с высокой численностью *N. simansularis* обнаружена участниками Амурской экспедиции в среднем течении р. Хор. По данным из журналов вскрытий 1959—1960 гг., зараженность трех видов гольянов составляла 53 % при интенсивности инвазии 1—45 экз. Судя по зараженности ленка, экстенсивность инвазии которого оказалась сравнимой с гольянами и равнялась 43 %, а по интенсивности превышала, достигая 106 экз., хищник играет важную роль в паразитарной системе скребня. Подобная связь отмечена нами в горном оз. Энгтери бассейна верхней Колымы между арктическим гольцом и его жертвами (сибирским усатым гольцом и обыкновенным гольяном), однако при существенно более низких показателях инвазии скребнями. Можно полагать, что в условиях низкой численности *N. simansularis* в водоеме рыбы-хищники, как звено, аккумулирующее инвазию в гидроценозе, приобретают еще большее значение.

*N. cylindratus* (van Cleave, 1913) van Cleave, 1919. Четвертым из обнаруженных в Субарктике видов, имеющих сходство с *N. rutili*, является *N. cylindratus*. В качестве окончательного хозяина в азиатской части ареала

скребня зарегистрирован единственный вид — берингийская даллия (Атрашкевич, Михайлова, 2006; Михайлова, 2015). В настоящее время, по нашим данным, известно только 2 локальных места обитания паразита на Чукотке, расположенные на восточной оконечности полуострова: тундровое озеро в окрестностях пос. Лаврентия и ледниковое озеро в бассейне р. Гэтлиангэн. Находка *N. rutili* в даллии, сделанная Жуковым (1963) также на побережье залива Лаврентия, вероятно, тоже относится к *N. cylindratus*.

В Северной Америке ареал *N. cylindratus* занимает большую часть ее территории, по опубликованным данным известно, что скребень распространен от Канады до границ США с Мексикой и встречается в рыбах 25 родов из 16 семейств (Hoffman, 1967; Amin, 1986b). Самые северные находки скребня сделаны в канадских провинциях Британская Колумбия, Манитоба, Квебек и Новая Шотландия. Хотя в рыбах Аляски этот вид не отмечен (Moles, 2007), в берингийской даллии известна регистрация неоэхиноринха, который отнесен к *N. rutili* (Moles, 2007). Возможно, что как и чукотские экземпляры (Михайлова, 2015), аляскинские скребни имеют размерные отличия от особей *N. cylindratus*, встречающихся в Америке, что усложняет идентификацию.

*N. cristatus* Lynch, 1936. В исследованных нами коллекциях и сборах этот вид не обнаружен. В Каталоге Пугачева (2004) скребень указан на основании находок на Камчатке. Ахмеров (1954) впервые обнаружил его в девятиглых колюшках и кижуче в низовье р. Камчатки; Коновалов (1971) — в девятиглых и трехиглых колюшках в двух озерах на восточном побережье полуострова; Скрыбина (1963), исследуя паразитофауну морских рыб Камчатки, сообщила о регистрации вида в трехиглой колюшке из Пенжинской губы и в звездчатой камбале из Кроноцкого залива. В Гельминтологическом музее Центра паразитологии ИПЭЭ РАН нами были изучены имеющиеся особи скребней от камбалы и колюшки из сборов Камчатской СГЭ 1960 г., по диагностическим признакам зрелых экземпляров этих скребней следует относить к *N. salmonis*. По сведениям, полученным относительно недавно, на Камчатке обитают виды *N. salmonis* и *N. beringianus*. Оба вида отмечены в лососевых рыбах оз. Кроноцкое (Атрашкевич и др., 2005) и на западном побережье полуострова в микиже, звездчатой камбале и трехиглой колюшке (Соколов, 2005, 2010а, б).

В Северной Америке *N. cristatus* встречается в Великих озерах и в канадских провинциях, пограничных с США. Подавляющее большинство находок этого вида относится к чукучановым рыбам (Hoffman, 1967; Arai, 1989). В промежуточном хозяине — остракоде *Cypridopsis Helvetica* — прослежено личиночное развитие скребня при 25 °С, продолжительность которого составила 20 дней (Uglen, 1972). Приведенные данные свидетельствуют о том, что диапазон, благоприятный для развития этих червей, находится в области относительно высоких температур, не свойственных водам Субарктики. Таким образом, мы предполагаем, что указанные в литературе случаи регистрации *N. cristatus* на Камчатке связаны с ошибкой в определении.

Кроме перечисленных выше видов неоэхиноринхов, сходных с *N. rutili*, в субарктических районах обитают формы скребней, вооружение которых

состоит из крючьев примерно одинаковой длины в двух верхних рядах и более коротких в нижнем. Этим обусловлено их сходство с американским видом *N. crassus* van Cleave, 1919.

В работах, вышедших до ревизии Скрыбиной (1978), а также в более поздних публикациях Бауер (1959, 1990; Bauer, 1970) высказывал сомнения в правильности своего определения скребней из сиговых рыб как *N. crassus*. Поводом для сомнений служило полное несовпадение круга дефинитивных хозяев этого вида в Америке с теми видами рыб, которые служат хозяевами паразита в азиатской Субарктике. Более подходящим по экологии он признавал вид *N. tumidus* van Cleave et Bangham, 1949, который кроме Северной Америки был идентифицирован Петроченко (1956) в сборах от сигов из Печоры и Оби. Однако такое мнение не утвердилось и переопределение не было сделано, очевидно, по следующим причинам. Трофименко (1969а), изучивший собственные материалы, собранные им в азиатской Субарктике, а также коллекцию О. Н. Бауера, описал морфологическое различие между двумя обнаруженными им видами. Оба вида имеют почти одинаковые по размеру острия крючьев, но у одного из них, который В. Я. Трофименко отнес к виду *N. tumidus*, корни крючьев апикального и медианного рядов лишены передних выростов. У второго вида, за которым он сохранил название *N. crassus*, крючья упомянутых рядов снабжены более мощными корневыми пластинками, продолжающимися выше места выхода острия. Проводя ревизию неоэхиноринхов, обитающих в Ледовитоморской провинции, Скрыбина (1978) решала задачу определения на основе морфологической изменчивости их видовой принадлежности. Морфометрическое исследование скребней из Оби, Лены, Колымы и Чауна, отличающихся от *N. rutili*, «показало, что эти особи в равной мере можно отнести к видам *N. crassus* и *N. tumidus*. В фауне неоэхиноринхусов рыб водоемов Сибири все изученные нами особи видов имели строение корней крючьев хоботка с выростами к переднему концу тела» (Скрыбина, 1978, стр. 519). Таким образом, не обнаружив иного признака, она пришла к заключению о том, что «кроме *N. rutili*, еще только один вид — *N. crassus* паразитирует у рыб Сибири, и при более тщательном изучении особей, описанных как *N. tumidus*, от рыб американского континента будет установлена идентичность этих видов» (Скрыбина, 1978, стр. 519).

Однако проведенное нами исследование строения корней крючьев у особей из различных популяций северо-восточной Азии подтвердило существование описанных Трофименко (1969а) морфологических различий между ними (Михайлова, 2010), что делает разделение видов правомочным. Заметим при этом, что обе формы обладают большим внешним сходством и в Америке, по всей видимости, присутствуют, но идентифицируются как *N. tumidus*.

Для выяснения степени родства азиатских форм и их отношения к американскому виду *N. crassus* было предпринято исследование генотипа червей, представляющих обе формы. Образцы формы с передними отростками, которую в настоящее время мы обозначаем как *Neoechinorhynchus* sp., были взяты из популяций, обитающих в реках Анадыре, Колыме, Яне (Якутия) и в оз. Рыбном на Чукотке. Образцы второй формы, *N. tumidus*, — из озер Мак-Мак, Лыдистого и Энгтери, расположенных в Колымском нагорье. Сравнение данных, полученных с участков ядерного (18S

pРНК) и митохондриального (первая субъединица цитохром-с-оксидазы *cox 1*) геномов, показало наличие близких родственных отношений азиатских форм между собой и выявило их расхождение на высоком уровне с американскими особями *N. crassus*. Это позволило сделать вывод о том, что ни одна из этих форм не может принадлежать виду *N. crassus* (Maularchuk et al., 2014).

Хотя обнаруженные генетические различия невелики, мы склонны считать азиатские формы разными видами, поскольку их распределение в ареале имеет признаки географической и экологической изоляции. Опираясь на исследования Трофименко (1969а) и Скрыбиной (1978), сообщения о многочисленных находках этих форм в Субарктике (Пугачев, 2004) можно заключить, что скребни, крючья которых имеют корни с передними выростами, широко распространены в бассейнах нижнего течения сибирских рек. Именно эта форма связана с сиговыми рыбами, питающимися преимущественно бентосом. Стационарные наблюдения, сделанные нами в Чаунском бассейне Чукотки, дают представление о биотопах, в которых происходит заражение. Они представляют собой длинные мелководные заливы или протоки со слабым течением на равнинных участках рек, привлекательные для рыб обилием корма. Данные по многолетним сборам из этих местообитаний свидетельствуют о неизменно высокой зараженности бентофагов (Рудминайтене, Рудминайтис, 1979; Михайлова, Атрашкевич, 1996). Другие виды рыб, в том числе морские — ледовитоморская рогатка и полярная камбала, тоже приобретают эту инвазию, однако у них, как и у обыкновенного гольяна, присутствуют только молодые, незрелые скребни. В состав бентоса этих биотопов входят разнообразные и многочисленные ракушковые раки, в том числе относящиеся к роду *Candona*, представители которого служат промежуточными хозяевами скребней (Атрашкевич, Орловская, 1986; Михайлова, Атрашкевич, 1996). В настоящее время имеются все основания для описания выделенной формы *Neoechinorhynchus* sp. в качестве нового вида и присвоения ему видового названия в честь О. Н. Бауера.

Места обитания другой формы скребней, корни крючьев которых не имеют передних выростов и которых мы относим к виду *N. tumidus*, определены связаны с горными озерами олиготрофного типа. Все 7 обследованных в Охотско-Колымском крае озер, где установлено заражение рыб этим видом скребней, заселены жилой формой гольцов арктического комплекса. У этих рыб выявлена высокая степень зараженности — от 52 до 100 %. Следует отметить, что остракоды не найдены нами среди кормовых объектов в желудках рыб, а в бентосе озер присутствуют единично и не во всех из них. При этом в питании всех без исключения вскрытых гольцов отмечены веслоногие раки (*Seropoda*). Промежуточные хозяева *N. tumidus* пока не установлены, но очевидно, что в исследованных местообитаниях ракушковые раки ими быть не могут. В карпообразных рыбах — обыкновенном гольяне и сибирском усатом гольце, обитающих совместно с арктическими гольцами в некоторых из озер, этот вид скребней отсутствует. Видимо, он так же как и *Neoechinorhynchus* sp., характерен для лососевидных. Кроме скребней из озер в Колымском нагорье к виду *N. tumidus* мы относим особей от мальмы из оз. Майниц (Чукотка) и от сигов оз. Баунт, входящего в Ципо-Ципиканскую озерно-речную систему (Бурятия). Из-

вестны находки (также в сигах) скребня, определенного как *N. tumidus* в двух других озерах этой системы (Вознесенская, 1976).

В своем заключении Трофименко (1969а) признал вид *N. tumidus* редким в азиатской Субарктике, что, на наш взгляд, закономерно, поскольку исследованный им материал был собран в районах массового распространения другого вида — *Neoechinorhynchus* sp. Полученные нами данные свидетельствуют о том, что характерными для *N. tumidus* местообитаниями являются горные гольцовые озера в Охотско-Колымском крае, большая часть которых не изучена паразитологами. Такие же озера имеются в Забайкалье (Самусенок, 2000). Весьма вероятно, что ареал этого паразита связан с локальными озерными популяциями лососевидных рыб, в том числе и с реликтовыми.

### Ключ к определению пресноводных скребней рода *Neoechinorhynchus* Северо-Восточной Азии

При составлении Ключа использованы следующие критерии, предложенные Амином (Amin, 2002): форма тела, форма хоботка, соотношение величины крючьев в разных рядах, строение и форма оболочек зрелых яиц, и Трофименко (1969а): форма корней хоботковых крючьев.

1. Крючья постепенно уменьшаются от апикального ряда к базальному . . . . . 2.  
— В двух соседних рядах крючья близки по величине . . . . . 4.
2. Метасома веретенообразной формы с характерными вздутиями тегумента в местах расположения гигантских ядер . . . . . *N. beringianus*.  
— Метасома имеет цилиндрическую форму . . . . . 3.
3. Хоботок сферический, сужается к области шейки; все оболочки зрелого яйца имеют эллиптическую форму . . . . . *N. cylindratus*.  
— Хоботок цилиндрический, в продольном разрезе его стороны параллельны; наружная оболочка зрелого яйца расширяется в экваториальной области . . . . . *N. salmonis*.
4. Крючья медианного и базального рядов близки по величине . . . . .  
. . . . . *N. simansularis*.  
— Близки по величине крючья апикального и медианного рядов . . . . . 5.
5. Корни крючьев апикального и медианного рядов имеют передние выросты . . . . . *Neoechinorhynchus* sp.  
— Корни крючьев апикального и медианного рядов лишены передних выростов . . . . . *N. tumidus*.

### Key to species of the genus *Neoechinorhynchus* from Northeastern Asia

1. Proboscis hooks gradually decrease in length posteriorly (from apical to basal rows) . . . . . 2.  
— Anterior and median or median and posterior proboscis hooks equal in length . . . . . 4.
2. Trunk fusiform with characteristic thickenings of body wall at sites of giant nuclei . . . . . *N. beringianus*.  
— Trunk cylindrical, elongate . . . . . 3.

3. Proboscis narrowing posteriorly; all shells of ripe eggs elliptical . . . . . *N. cylindratus*.  
 — Proboscis with parallel sides; outer egg membrane expanded equatorially . . . . . *N. salmonis*.
4. Middle and posterior proboscis hooks almost equal in length . . . . . *N. simansularis*.  
 — Anterior and middle proboscis hooks almost equal in length . . . . . 5.
5. Anterior and middle hook roots extend anteriorly from their bases with apophyses . . . . . *Neoechinorhynchus* sp.  
 — Anterior and middle hook roots without anterior apophyses . . . . . *N. tumidus*.

Подводя итог, стоит вернуться к одному из первых предположений Бауера (1953) о том, что не обнаруженный нами на северо-востоке Азии *N. rutili* вместе с карповыми рыбами обитает в более южных районах Ледовитоморской провинции. Его распространение в этих районах представляется возможным, но определенно ответить на такой вопрос удастся только после новых исследований, которые помогут уточнить таксономию и экологические связи этого вида, чтобы очертить истинный его ареал. Поскольку наибольшее разнообразие видов *Neoechinorhynchus* в Палеарктике приходится на переднюю и центральную Азию, а их хозяевами являются различные специализированные виды карповых и окуневых рыб, есть вероятность нахождения неизвестных видов рода и на юге Сибири. При этом обнаружение новых видов неоэхиноринхов, локально обитающих где-либо в Субарктике, на наш взгляд, маловероятно.

Материалы, на основании которых мы делали свои выводы, в достаточной мере отражают гостальный аспект изученной фауны неоэхиноринхов и географию северо-востока Азии. Согласно заключению Черешнева (1998), пресноводная ихтиофауна субарктических речных систем в геологическом отношении молода и однородна по составу, ее таксономическое разнообразие невелико. Эта фауна представлена в основном таксонами холодолюбивых лососевидных рыб, формирование и расселение которых определялось климатическим фактором (Черешнев, 1998). Определенная связь жизненных циклов изученных нами неоэхиноринхов с климатическими условиями также установлена (Михайлова, 2015). В связи с этим полагаем, что разнообразие скребней рода *Neoechinorhynchus* в Субарктике обусловлено адаптациями к суровым природно-климатическим условиям и, вероятнее всего, ограничено небольшим набором представленных видов.

В нашем исследовании мы сознательно обходим, казалось бы, логично вписывающийся в тему вопрос о генезисе и зоогеографии гельминтофауны пресноводных рыб Азиатской Субарктики, о типах фаун и гельминтофаунистических комплексах. Однако в этом нет особой необходимости, поскольку в отношении абсолютного большинства обсуждаемых видов скребней мы сейчас не можем предложить ничего принципиально нового к тому, что хорошо известно из работ Бауера (1953, 1959), Трофименко (1969а, б, 1975), Пугачева (1984), Буториной и др. (2011), и др.

Исключение составляет лишь одна группа — скребни рода *Acanthocephalus*. Речь идет об известном в Азиатской Субарктике его представителе — *A. tenuirostris* (Achmerov et Dombrowskaja-Achmerova, 1941) Yamaguti, 1963 — фоновом паразите широкого круга рыб (32 вида!) Амурского

бассейна. Считается, что этот вид имеет сино-индийское происхождение и относится к китайскому равнинному фаунистическому комплексу, а позднее проник в более северные районы, в бассейны рек Лены, Охоты и Пенжины (Ахмеров, 1959; Бауер, Гусев, 1969; Соколовская, 1971; Пугачев, 1984, 2004; Однокурцев, 2010). Накопленные нами данные о широком распространении *A. tenuirostris* у пресноводных и проходных рыб (прежде всего у лососевых, хариусовых и колюшковых) по всему материковому побережью северной части Охотского моря и в бассейне Верхней Колымы (Атрашкевич, 1997, 2009; Атрашкевич и др., 2005б, 2011; Поспехов и др., 2014) позволяют вполне предметно рассматривать предположение Ахмерова (1959) о полиморфности и сборном характере этого вида. Достоверные сведения о других видах акантоцефалюсов в Азиатской Субарктике, по крайней мере, в ее восточном секторе отсутствуют. Однако вне внимания отечественных специалистов оказалась публикация Шмидта (Schmidt, 1969), описавшего от хариуса на о-ве Святого Лаврентия (Берингово море, Аляска) скребня *A. rauschi* (у Шмидта — *Paracanthocephalus rauschi*), дифференцированного автором главным образом от «амурского» *A. tenuirostris*. Это тем более любопытно, что о-в Святого Лаврентия по сути является «осколком» Чукотского п-ова, а *A. rauschi* у рыб п-ова Аляска до сего времени не обнаружен. На Чукотке (собственно на п-ове и в Анадырском бассейне) акантоцефалюсы также не найдены, и ближайшим речным бассейном их присутствия достоверно является Пенжина.

Какое-то объяснение этому можно найти, если принять во внимание известную эволюционную связь акантоцефалюсов с их конформированными (по: Ройтман, 1993) промежуточными хозяевами — водяными осликами рода *Asellus* (Isopoda, Asellidae). Предпосылка к такому анализу появилась при первом обнаружении в Северном Охотоморье промежуточного хозяина *A. tenuirostris* — дальневосточного водяного ослика *A. hilgendorfi* (Атрашкевич, 1997, 1998). Это позволило в свое время по-иному рассмотреть зоогеографические вопросы, связанные со скребнями этого рода в целом (Атрашкевич, 2001).

Такому анализу способствовали появившиеся к тому времени сведения о видовом составе и характере распространения водяных осликов в Сибири, на Дальнем Востоке и Аляске (Леванидов, 1980; Vekhoff, 1993, 1994). Эти пресноводные изоподы, их видовые популяции распространены в водоемах Сибири и Дальнего Востока (на то время было известно более 13 видов, из них 7 — в субарктических районах) несравненно более широко, чем известные виды конформированных с ними скребней: *A. hilgendorfi* на юге Дальнего Востока; *A. beringianus*, *A. birshsteini* и *A. andreji* собственно на Чукотском п-ове; *A. tschaunensis* в Чаунском и Амгунском бассейнах Чукотки; *A. martynovi* в дельте Лены, *A. latifrons* в бассейне Оби и *A. alaskensis* на п-ове Аляска. В результате Леванидов (1980) обосновал гипотезу, развитую Веховым (Vekhoff, 1993), о берингийском центре происхождения и расселения водяных осликов рода *Asellus*. При этом как наиболее древние отмечены изоподы с Аляски и Чукотского п-ова, а наиболее молодым и продвинутым считается европейский *A. aquaticus*.

Мы предположили, что и скребни рода *Acanthocephalus*, если брать во внимание наиболее характерных его представителей, валидность и таксо-

номическое положение которых не вызывает сомнения, могут иметь берингийское происхождение. Среди них эндемичный «аляскинский» *A. rauschi*, вероятно, мог бы считаться наиболее древним. Его предки могли дать начало видам, широко расселившимся в пресных водах по всей Голарктике. «Амуру-китайского» *A. tenuirostris* и его предков мы также отнесли к субарктическим, берингийским «пришельцам». Широко же распространенных, «европейских» *A. anguillae* и *A. lucii*, паразитарные системы которых функционируют с участием только *A. aquaticus*, считали наиболее молодыми и экологически пластичными из всей группы видами (Атрашкевич, 2001).

Однако исследования гидробиологов-карцинологов по фауне и таксономии водяных осликов пресных вод Дальнего Востока и сопредельных территорий за последние 20 лет позволили специалистам описать ряд новых видов рода *Asellus*, в том числе в бассейне Амура и вновь заговорить о юге Дальнего Востока как о «центре происхождения» для всей группы (Сидоров, 2005), что побуждает нас усомниться в ранее предложенной гипотезе о «берингийском» происхождении и скребней рода *Acanthocephalus* (Атрашкевич, 2001).

Мы полагаем, что давно назревшая новая таксономическая ревизия рода *Acanthocephalus* — 53 вида по Амину (Amin, 2013), соотнесенная с анализом современных знаний о составе и географическом распространении Asellidae (Сидоров, 2005), позволит приблизиться в поиске истины в данном вопросе. Для этого необходимо интенсифицировать изучение распространения и биологии акантоцефалюсов в России и расширить поиск их промежуточных хозяев в бассейнах рек Сибири и всего Дальнего Востока.

В заключение приводим аннотированный таксономический список скребней рыб пресных вод Азиатской Субарктики в ранее принятом порядке (Атрашкевич, 2009), согласно материалам и идентификациям обработанных нами коллекций, дополняющий и конкретизирующий Каталог Пугачева (2004), содержащий в свою очередь все сведения о сделанных до 1999 г. находках скребней в Северной Азии, которые нет необходимости повторять в отношении ее субарктических окраин.

Тип **ACANTHOCEPHALES** (Rudolphi, 1808)  
Skrjabin et Schulz, 1931

Класс **EOACANTHOCEPHALA** van Cleave, 1936

Отряд **NEOECHINORHYNCHIDA** Southwell et MacFie, 1925

Сем. **NEOECHINORHYNCHIDAE** (Ward, 1917) van Cleave, 1928

Род **NEOECHINORHYNCHUS** Stiles et Hassall, 1905

*N. rutili* (Müller, 1780) (типовой вид). Впервые обнаружен в западной Европе. Принято считать, что этот паразит распространен по всей Голарктике и в качестве его окончательных хозяев зарегистрировано более

100 видов рыб 14 семейств (van Cleave, Lynch, 1950; Amin, 1985; Пугачев, 2004). В России, по общим представлениям, вид характерен для карповых рыб, широко распространен и в северных районах, где преимущественно паразитирует на сиговых рыбах (Пугачев, 2004). Современные руководства для определения *N. rutili* (Бауер, Скрыбина, 1987; Arai, 1989; Amin, 2002) не содержат данных, обеспечивающих возможность его сравнения с западноевропейским материалом. Большинство регистраций вида в обширном ареале не сопровождается фактическим обоснованием, что дает нам основание считать *N. rutili* сборным видом. На северо-востоке Азии и в изученных нами коллекционных материалах из западных субарктических районов континента этот вид не обнаружен. Все известные промежуточные хозяева *N. rutili* зарегистрированы только в западноевропейских популяциях. Цистаканты скребня обнаружены в остракодах, личинках вислокрылок, пиявке (Meuer, 1933; Walkey, 1967), эти сведения механически переносятся на другие территории, в том числе азиатские. Пресноводный паразит.

*N. beringianus* Mikhailova et Atrashkevich, 2008. Ранее паразит обозначался как *N. pungitius* Dechtiar, 1971 (Атрашкевич, Орловская, 1986; Атрашкевич, Михайлова, 2006, и др.). Вид обычен по всему Дальнему Востоку Азии от Чукотки до Сахалина в приморских тундровых водоемах, представляющих собой типичные местообитания разных видов малых колюшек (*Pungitius*) — основных дефинитивных хозяев скребня. Вместе с колюшками паразит заселил некоторые материковые водоемы (Mikhailova, Atrashkevich, 2008). В числе хозяев *N. beringianus* установлены и другие виды рыб — гольцы рода *Salvelinus*, молодь кеты и кижуча, хариусы и колымский подкаменщик, симпатрично обитающие с колюшками (Поспехов и др., 2014). Промежуточными хозяевами скребня являются остракоды рода *Candona* (Атрашкевич, Орловская, 1986; Михайлова, 2015). Можно предполагать, что *N. beringianus* будет обнаружен во многих других частях ареала малых колюшек. Пресноводный паразит.

*N. cylindratus* (van Cleave, 1913) van Cleave, 1919. Широко распространенный в Неарктике скребень, обладающий большим спектром окончательных хозяев. Амфиберингийский вид, в Азии обнаруженный только у берингийской даллии в двух точках на востоке Чукотского п-ова (Атрашкевич, Михайлова, 2006; Михайлова, 2015). Промежуточные хозяева *N. cylindratus* — пресноводные остракоды 7 родов из различных семейств — выявлены в Северной Америке, где известны и паратенические хозяева вида, наиболее типичные из них — центрарховые рыбы рода *Lepomis* (Ward, 1940; Eure, 1976). Пресноводный паразит.

*N. crassus* van Cleave, 1919. Паразит североамериканских пресноводных рыб, главным образом сем. Чукучановых (Hoffman, 1967; Arai, 1989). Распространение этого вида скребней в Азии на основании молекулярно-генетического анализа подвергнуто сомнению (Malarchuk et al., 2014).

*N. cristatus* Lynch, 1936. Паразит североамериканских пресноводных рыб, большая часть находок которого относится к рыбам из семейств Чукучановых и Карповых (Hoffman, 1967; Arai, 1989). По нескольким сообщениям, вид обнаружен на Камчатке у трех- и девятииглой колюшек, кижуча и звездчатой камбалы (Ахмеров, 1955; Скрыбина, 1963; Коновалов,

1971). По нашим данным, экземпляры из сохранившейся части этих коллекций относятся к *N. salmonis*, что позволяет сомневаться в присутствии *N. cristatus* на Камчатке и в Азии в целом.

*N. salmonis* Ching, 1984. (Syn. *N. rutili* (Müller, 1780) sensu Skrjabina, 1978). Паразит описан от сальмонид Северной Америки. Ранее обозначался нами как *N. rutili* (Müller, 1780) (Атрашкевич, Орловская, 1986; Михайлова, Атрашкевич, 1996). Типичный для Азиатской Субарктики, амфиберингийский паразит лососевидных рыб, достигающий высокой численности в локальных популяциях планктоноядных видов рыб. При этом в спектр окончательных хозяев *N. salmonis* входят представители и других таксономических групп — щука, колюшки, подкаменщики (Михайлова и др., 2004; Поспехов и др., 2014). Промежуточными хозяевами скребня на северо-востоке Азии являются остракоды *Cypria kolymensis* (Михайлова и др., 2004). Пресноводный паразит.

*N. simansularis* Roitman, 1961. Редкий и малочисленный в северных районах паразит рыб, обнаруженный в некоторых водоемах бассейна Верхней Колымы. Основная часть ареала скребня находится в бассейне р. Амур, где наиболее частыми его окончательными хозяевами являются гольяны, амурский чебак, сибирский голец и ленок. В Верхнеколымском бассейне основным хозяином *N. simansularis* является озерный гольян, населяющий малые старицы, где впервые для вида (у пос. Сеймчан) выявлен и промежуточный хозяин — остракода *Candona protzi* (Михайлова, 2015). Пресноводный паразит.

*N. tumidus* van Cleave et Bangham, 1949. Валидность вида была подвергнута сомнению, поэтому он отнесен к синонимам *N. crassus* van Cleave, 1919 (Скрябина, 1978), что закрепилось в отечественной литературе (Бауер, Скрябина, 1987). В настоящее время установлено, что в Азии представители *N. crassus* не встречаются (Malarchuk et al., 2014). В Северной Америке в качестве окончательных хозяев *N. tumidus* отмечены только лососевые и сиговые рыбы (Hoffman, 1967; Arai, 1989). Популяции скребней этого вида обнаружены нами в арктических гольцах из горных озер Верхнеколымского бассейна. *N. tumidus* найден также в мальме оз. Майниц на Чукотке и в сигах оз. Баунт (Забайкалье) (Михайлова, 2015). Промежуточный хозяин неизвестен. Пресноводный паразит.

*Neoechinorhynchus* sp. 1. (Syn. *N. crassus* van Cleave, 1919 sensu Trofimenco, 1969; *N. crassus* van Cleave, 1919 sensu Skrjabina, 1978, et al.). Ранее паразит обозначался нами как *N. crassus* van Cleave, 1919 (Атрашкевич, Орловская, 1986; Михайлова, Атрашкевич, 1996). Таксономическая история вида и аргументы в пользу необходимости его описания в качестве нового вида изложены выше. Именно этот скребень является фоновым паразитом сиговых рыб Азиатской Субарктики в низовьях сибирских рек и на Чукотке (Михайлова, 2015). В наибольшей степени паразит инвазирует рыб, приспособленных к питанию бентосом, таких как чир, сиг-пыжьян и другие (Михайлова, Атрашкевич, 1996). Промежуточный хозяин паразита установлен на Чукотке — остракода *Candona hamworthi* (Атрашкевич, Орловская, 1986). Пресноводный паразит.

*Neoechinorhynchus* sp. 2. Единственный экземпляр обнаружен в кишечнике одного из 34 обыкновенных гольянов, вскрытых в р. Пенжина на Камчатке (Трофименко, 1962). Автор называет его акантеллой, хотя речь,

безусловно, идет о молодой особи. Приведен рисунок хоботка скребня, на основании которого невозможно однозначно идентифицировать его до вида. Пресноводный паразит.

Класс PALAEOCANTHOCEPHALA Meyer, 1931

Отряд ECHINORHYNCHIDA Southwell et MacFie, 1925

Сем. ECHINORHYNCHIDAE Cobbold, 1876

Род ECHINORHYNCHUS Zoega in Müller, 1776

*E. gadi* Zoega in Müller, 1776 (типовой вид). Обычный, иногда массовый паразит различных морских и проходных рыб северных районов Голарктики, не редок у пресноводных рыб в низовьях рек Азиатской Субарктики (Диденко, Шевченко, 1999; Пугачев, 2004; Поспехов и др., 2014). Промежуточные хозяева скребня в Азиатской Субарктике известны лишь для Северного Охотоморья — 6 видов прибрежных морских амфипод: *Eogammarus kygi* у Шантарских островов (Цимбалюк и др., 1978) и еще 5 видов в Примагаданье (Тауйская губа и залив Шелихова) — *E. schmidti*, *E. tiuschovi*, *Locustogammarus aestuariorum*, *L. locustoides* и *Spinulogammarus ochotensis* (Атрашкевич, 2009; Поспехов и др., 2014). Морской паразит.

*E. leidyi* van Cleave, 1924. Считается обычным паразитом морских и проходных рыб дальневосточных морей (Диденко, Шевченко, 1999). Бауер (1953, 1990) сомневался в валидности вида и относил его к синонимам *Metechinorhynchus (Echinorhynchus) truttae*. *E. leidyi* обнаружен у микижи разного возраста и фенотипов в реках Западной Камчатки (Соколов, 2005). Промежуточный хозяин неизвестен. Морской паразит.

*Echinorhynchus* spp. Несколько форм в Северном Охотоморье, отличающихся от известных представителей рода: личинки (цистаканты) *Echinorhynchus* sp. обнаружены в прибрежных морских бокоплавах *Parchyale ochotensis* и *Ischyrocerus cristatus* у Шантарских островов (Цимбалюк и др., 1978) и не идентифицированные, отличающиеся от известных видов взрослые формы скребней от кижуча и проходных гольцов рода *Salvelinus* найдены в р. Яма Северного Охотоморья (Поспехов и др., 2014). Морские паразиты.

Род PSEUDOECHINORHYNCHUS Petrotschenko, 1956

*P. borealis* (Linstow, 1901) Petrotschenko, 1956 (Syn. *Pseudoechinorhynchus clavula*, *Echinorhynchus borealis*). Широко распространенный, в ряде речных бассейнов массовый паразит пресноводных рыб Северной Азии и ее сибирских субарктических окраин (Трофименко, 1969а; Бауер, Скрыбина, 1987; Балданова, Пронин, 2001; Пугачев, 2004), но на Дальнем Востоке редок. Имеется веское обоснование о возвращении скребню раннего названия *Echinorhynchus cinctulus* (Porta, 1905) (Amin et al., 2015). У рыб материкового побережья Охотского моря *P. borealis* до сего времени не обнаружен. На Камчатке ранее отмечен у микижи, кунджи и хариуса (Коно-

валов, 1971). Считается, что основным хозяином скребня в Сибири является налим (Бауер, 1953). Промежуточный хозяин *P. borealis* для Субарктики известен только в оз. Таймыр — реликтовый бокоплав *Pontoporeia affinis*, выборку которого из этого озера исследовал Бауер (1953). Другие документированные в литературе на этот счет находки в Субарктике неизвестны, в отличие от Байкала, где эту роль в жизненном цикле *P. borealis* выполняют эндемичные бокоплавы 8 видов (Балданова, Пронин, 2001). Пресноводный паразит.

#### Род МЕТЕСНИОРИНХУС Petrotschenko, 1956

*M. salmonis* (Müller, 1784) Petrotschenko, 1956 (типовой вид). Один из наиболее распространенных, массовых и патогенных паразитов рыб (в первую очередь сиговых и лососевых) пресных вод Азиатской Субарктики (Трофименко, 1969а; Бауер, Скрябина, 1987; Пугачев, 2004). Бауер и Никольская (1952) личинок этого скребня (что важно, с приведением рисунка и краткого описания) нашли в Ладожском озере у двух видов бокоплавов, относимых к группе морских реликтов — *Pontoporeia affinis* и *Pallasea quadrispinosa*. При этом было замечено: «Нахождение нами личинок *E. salmonis* в двух разных видах бокоплавов говорит о том, что личинки скребней *E. salmonis* не обладают столь строгой специфичностью и могут паразитировать в различных представителях отряда Amphipoda» (Бауер и Никольская, 1952, стр. 1110). Подобные документированные находки промежуточных хозяев *M. salmonis* в Субарктике отсутствуют и тем не менее, по-прежнему, распространение и биология этого скребня по аналогии связывается с амфиподами *Pontoporeia*, *Pallasea* и *Hyaella* (Пугачев, 2004). Примечательно, что в оз. Байкал роль промежуточных хозяев паразита выполняют эндемичные бокоплавы 4 видов (Балданова, Пронин, 2001). В ряде озер восточных субарктических районов (арктический о-в Айон, Чукотка; Северное Охотоморье) эту роль выполняет озерный бокоплав *Gammarus lacustris* (Атрашкевич и др., 1993, 2005; Атрашкевич, 1998). Пресноводный (эстуарно-пресноводный) паразит.

*M. truttae* (Schrank, 1788) Petrotschenko, 1956. Обычный паразит пресноводных и проходных лососевидных рыб Азиатской Субарктики (Трофименко, 1969а; Бауер, Скрябина, 1987; Пугачев, 2004), однако в ее восточных окраинах (Чукотка, Камчатка, Охотско-Колымский край) достоверных находок вида нет. Промежуточный хозяин *M. truttae* в Азиатской Субарктике неизвестен. Пресноводный паразит.

#### Род АСАНТОСЕРНАЛУС Koelreuther, 1771

*A. anguillae* (Müller, 1780) Lühe, 1911 (типовой вид). Находки у рыб Оби и Лены именно этого европейского вида скребней, развивающегося с участием водяного ослика *A. aquaticus* в качестве промежуточного хозяина, обоснованно ставятся под сомнение (Бауер, Скрябина, 1987; Пугачев, 2004). Тем не менее, учитывая доказанное обитание представителей рода *Asellus* в бассейнах Оби (*A. latifrons*) и Лены (*A. martynovi*) (Сидоров,

2005), вполне следует ожидать обнаружение в рыбах р. Оби какого-либо иного представителя рода *Acanthocephalus*, как это известно для р. Лены (Пугачев, 2004).

*A. lucii* (Müller, 1776) Lühe, 1911. Находки у рыб р. Лены и этого европейского вида скребней, также развивающегося с участием *A. aquaticus*, обоснованно ставятся под сомнение (Бауер, Скрябина, 1987; Пугачев, 2004). Очевидно, за *A. lucii* был принят другой, известный в бассейне Лены скребень, — *A. tenuirostris* (Пугачев, 2004), для которого промежуточным хозяином может быть установлен «ленский» водяной ослик *A. martynovi*.

*A. aculeatus* van Cleave, 1931. Характеризуется как паразит лососевых рыб Амура и Камчатки (Скрябина, 1978; Бауер, Скрябина, 1987). Амин (Amin, 2013) считает этот вид синонимом *A. echigoensis* Fujita, 1920. Присутствие вида на Камчатке (Трофименко, 1962) и в других субарктических районах сомнительно и требует подтверждения.

*A. clavula* (Dujardin, 1845) Grabda-Kazubska et Chubb, 1968. Есть доказательства (Бауер, Скрябина, 1987; Пугачев, 2004), что скребни этого вида до сего времени у пресноводных рыб в Азии достоверно не зарегистрированы, и этим названием исследователи в ряде случаев обозначали широко распространенного *P. borealis*. Существует определенная терминологическая путаница. Только этим можно объяснить указание Буториной и др. (2011) на присутствие *A. clavula* у кунджи на Камчатке с известной ссылкой на Коновалова (1971), где этот скребень именуется как *P. clavula* (см. выше). В этом же ряду стоит сообщение (без описания и рисунка) об обнаружении *A. clavula* у сибирской ряпушки в нижнем течении р. Енисей (Поляева, 2011). Эти находки вызывают большое сомнение и требуют подтверждения.

*A. tenuirostris* (Achmerov et Dombrowskaja-Achmerova, 1941) Yamaguti, 1963. Обычный, в ряде случаев фоновый паразит рыб пресных вод дальневосточного сектора Субарктики, широко распространенный как в реках, так и в озерах по всему материковому побережью Охотского моря от р. Охоты до Пенжины и Верхней Колымы, известный также и на Лене (Пугачев, 1984, 2004; Атрашкевич, 2001). Очевидно, *A. tenuirostris* представляет собой сборную группу, из которой могут быть выделены самостоятельные виды, что отмечал еще Ахмеров (1959). Основными облигатными хозяевами паразита в Субарктике, в зависимости от типологии водоемов и характера ихтиоценозов, являются как промысловые виды рыб — хариусовые, сиговые, лососевые, налим и щука, так и разные виды колюшек с колымским подкаменщиком. Промежуточный хозяин *A. tenuirostris* в Охотско-Колымском крае — полиморфный дальневосточный водяной ослик *A. hilgendorfi* (Атрашкевич, 2001, 2009). Пресноводный паразит.

#### Род RHADINORHYNCHUS Lühe, 1911

*R. trachuri* Harada, 1935. Редкий паразит морских и проходных рыб дальневосточного сектора Субарктики. Обнаружен у проходных лососей в северной части Охотского моря: у горбуши, кеты и кижуча в р. Охота (Пугачев, 2004), а также у микижи в реках Западной Камчатки (Соколов, 2005). Промежуточный хозяин неизвестен. Морской паразит.

Отряд POLYMORPHIDA Petrotschenko, 1956

Сем. POLYMORPHIDAE Meyer, 1931

Род *volbosoma* Porta, 1908

*B. caeniforme* (Heitz, 1920) Meyer, 1932 juvenes. Обычный, иногда массовый кишечный паразит тихоокеанских лососей и проходных гольцов рода *Salvelinus* дальневосточного сектора Субарктики (Диденко, Шевченко, 1999; Пугачев, 2004; Поспехов и др., 2014). Со времени первоописания *B. caeniforme* по молодым особям от тихоокеанских лососей Камчатки его взрослая форма до сего времени неизвестна. В литературе имеется лишь одно указание на морскую птицу — тонкоклювого буревестника на Камчатке — в качестве дефинитивного хозяина паразита (Хохлова, 1986), что требует подтверждения. Некоторые исследователи склонны считать *B. caeniforme* синонимом другого вида большбосом — *B. nipponicum* (Ахмеров, 1959; Мамаев и др., 1959; Соколов, 2005). Промежуточный хозяин *B. caeniforme* неизвестен. Вполне вероятно, что это могут быть представители морского макропланктона — рачки сем. Euphausiidae (Shimazu, 1975). Значение рыб в реализации жизненного цикла скребня до сего времени не выявлено. Одни исследователи характеризуют рыб как паратенических хозяев *B. caeniforme* (Петроченко, 1958; Мамаев, Ошмарин, 1963; Хохлова, 1986), что представляется сомнительным и требует специального изучения. Иногда, как ни парадоксально, рыб считают и промежуточными хозяевами большбосом (Витомскова, 2003; Ермоленко и др., 2013). Морской паразит.

Род *corynosoma* Lühe, 1904

*C. strumosum* (Rudolphi, 1802) Lühe, 1904 larvae (типовой вид). Обычный, иногда массовый паразит рыб во всех морях Голарктики, встречаясь у пресноводных рыб в низовьях рек по всей Азиатской Субарктике (Бауер, 1953; Петроченко, 1958; Диденко, Шевченко, 1999; Витомскова, 2003; Пугачев, 2004; Атрашкевич, 2009; Поспехов и др., 2014). Во взрослом состоянии *C. strumosum*, как все представители рода, паразитируют в кишечнике различных морских млекопитающих и рыбадных птиц (Делямуре, 1955; Петроченко, 1958; Хохлова, 1986; Атрашкевич, 2009, и др.). Промежуточные хозяева *C. strumosum* в Азиатской Субарктике известны только из Северного Охотоморья — прибрежные бокоплавы 3 видов: *E. schmidtii*, *L. locustoides* и *S. ochotensis* (Атрашкевич, 2009). Рыбы же являются для всех видов кориносом исключительно паратеническими хозяевами (Петроченко, 1958; Пугачев, 2004; Атрашкевич, 2009; Поспехов и др., 2014). В свое время Бауер (1953) предполагал участие рыб в жизненном цикле этих скребней в качестве второго промежуточного хозяина, что повторяется и другими исследователями (Ермоленко и др., 2013). Морской паразит.

*C. semerme* (Forssell, 1904) Lühe, 1905 larvae. Обычный, облигатный паразит морских млекопитающих и птиц во всех морях Голарктики (Делямуре, 1955; Петроченко, 1958; Хохлова, 1986). У пресноводных рыб как паратенических хозяев встречается в низовьях рек по всей Азиатской Суб-

арктике (Бауер, 1953; Петроченко, 1958; Диденко, Шевченко, 1999; Пугачев, 2004; Атрашкевич и др., 2005). Промежуточный хозяин в Субарктике неизвестен. Морской паразит.

*C. villosum* van Cleave, 1953 larvae. Облигатный паразит морских млекопитающих и птиц в Северной Пацифике (Делямуре, 1955; Петроченко, 1958; Хохлова, 1986). Известен как редкий паразит проходных лососевых рыб на Камчатке (Пугачев, 2004). Промежуточный хозяин неизвестен. Морской паразит.

Проведенная инвентаризация скребней рыб пресных вод Азиатской Субарктики показывает их относительно высокое таксономическое и экологическое разнообразие, отражающее общую характерную черту типа — относительно большое число таксонов высокого ранга. Всего без находок сомнительного характера учтено 19 видов, 8 родов, 3-х семейств, 3-х отрядов и 2-х классов.

Класс Eoacanthocephala (1 отряд и 1 семейство) представлен 7 видами в составе 1 рода *Neoechinorhynchus* и все они пресноводные, облигатные паразиты рыб, что представляется вполне естественным в контексте всего вышеизложенного. Эти скребни находят все условия для реализации своих жизненных циклов и устойчивого функционирования паразитарных систем как в бассейнах рек, так и в отдельных разновеликих озерах Азиатской Субарктики.

Класс Palaeacanthocephala выделяется наибольшим таксономическим разнообразием (2 отряда, 2 семейства, 7 родов, 12 видов), представленным в родах от 1 до 3 видов, среди которых только 4 являются пресноводными, облигатными паразитами рыб (*M. salmonis* часто характеризуют и как эстуарно-пресноводного скребня). Вдвое больше — 8 видов скребней 4 родов этого класса — определено относятся к морским паразитам, причем 4 из них (эхиноринхиды) — облигатные паразиты рыб и 4 (полиморфиды) встречаются в рыбах лишь в личиночном (кориносомы) и молодом (больбосомы) возрасте, являясь облигатными паразитами морских млекопитающих и птиц.

В этой связи часто поднимается вопрос о факторах, способствующих заражению пресноводных рыб морскими паразитами в низовьях рек, что характерно для Субарктики, как это отмечали еще Бауер и Шульман (1948). Как показывает наш опыт исследований на лососевых реках Северного Охотоморья, все разнообразие таких факторов можно сгруппировать в два основных пути.

Первый путь — заражение пресноводных хищников и эврифагов морскими паразитами при питании различными малоразмерными проходными и полупроходными рыбами — гольцами, корюшками, девяти- и трехиглыми колюшками, что может осуществляться практически по всему речному руслу далеко за пределами приустьевых акваторий. При этом пресноводные рыбы заражаются как личинками морских гельминтов (кориносомами от рыб — паратенических хозяев), так и гельминтами более старшего возраста (от молодых до половозрелых форм), как следствие, постциклического паразитизма (от проходных рыб — дефинитивных хозяев). Так, например, у трехиглой колюшки в р. Тауй, в 75 км от устья, мы обнаружили 4 вида морских паразитов, в том числе скребня *B. caenoforme*, причем молодые формы паразита встречались у этой колюшки и выше по

течению реки — до 150 км от устья, предопределяя возможность их передачи пресноводным хищникам. Щука в р. Гижига активно питалась на удалении 25 км от устья мелкими гольцами и трехиглой коллюшкой, зараженными морскими гельминтами, которых мы и находили впоследствии у самого хищника.

Второй путь — заражение пресноводных мирных рыб и молоди хищников личинками морских гельминтов при питании непосредственно их промежуточными хозяевами — различными морскими ракообразными, контакт с которыми возможен в приустьевых участках (в дельтах и эстуариях) рек, особенно в периоды морских приливов и нагонных явлений. Именно таким образом могло произойти заражение хариусов и пеляди в реках Гижига и Яма (в 2—5 км от устья) молодыми формами скребней *E. gadi*. При этом в желудках вскрытых рыб мы находили морских прибрежных бокоплавов, зараженных цистакантами этого вида. В этой связи нельзя не учитывать и особенности биологии самих морских прибрежных бокоплавов — промежуточных хозяев морских гельминтов. Например, некоторые их виды объединяет известная экологическая особенность — способность легко переносить сильное распреснение, подниматься вверх по течению рек на многие километры и даже относительно долго обитать в пресноводных ручьях, бочагах и озерах (Регель, 2005). В этой связи первостепенное значение приобретает поиск достоверных сведений о естественных промежуточных хозяевах скребней, что позволяет адекватно оценивать характер акваторий первичной трансмиссии их инвазионного начала.

Совершенно очевидно, что назрела насущная необходимость усиления работы по проведению систематических ревизий скребней рыб пресных вод России (Субарктики, Северной Азии), основанных на прочном фундаменте детальных морфологических и молекулярно-генетических исследований. Это даст возможность оценить реальный объем каждого из фоновых родов в Северной Азии и закрыть «белые пятна» в отношении таксономического статуса отдельных видов. Не менее важна интенсификация исследований жизненных циклов фоновых и массовых видов скребней с установлением их естественных промежуточных хозяев, что, безусловно, выявит новые аргументы таксономического свойства и позволит вполне адекватно анализировать структурно-функциональную организацию их паразитарных систем в различных секторах не только Субарктики, но и в Северной Азии в целом.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность О. Н. Пугачеву, В. А. Однокурцеву, Д. Р. Балдановой и М. Б. Шедько за предоставление для изучения скребней из своих личных коллекций, а также Л. М. Семенову за определение видовой принадлежности остракод.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ (№ 15-04-01418).

### Список литературы

- Атрашкевич Г. И. 1997. Первые сведения о биологии некоторых фоновых видов скребней (Acanthocephala) рыб и птиц Дальнего Востока России. В кн.: Сонин М. Д. (ред.). Роль Российской гельминтологической школы в развитии паразитологии. Тез. докл. Всерос. симпоз. (Москва, 1997). М.: Ин-т паразитол. РАН. 6 с.
- Атрашкевич Г. И. 1998. Природные очаги акантоцефалезов пресноводных рыб в Северном Приохотье. В кн.: Залозный Н. А. (отв. за издание). Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования. Матер. конф. по изучению водоемов Сибири. Томск. 255—256.
- Атрашкевич Г. И. 2001. Роль водяных осликов *Asellus* s. str. (Crustacea: Isopoda: Asellidae) в паразитарных системах гельминтов Дальнего Востока России. В кн.: Маркарченко Е. А., Холин С. К. (ред.). Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука. 87—95.
- Атрашкевич Г. И. 2009. Скребни (Acanthocephala) в бассейне Охотского моря: таксономическое и экологическое разнообразие. Тр. Зоол. ин-та РАН. 313 (3): 350—358.
- Атрашкевич Г. И., Михайлова Е. И. 2006. Фауна скребней рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephales: Eoacanthocephala: Neoechinorhynchidae) на северо-востоке Азии. В кн.: Мовсесян С. О. (ред.). Фауна, биология, морфология и систематика паразитов. Матер. междунар. науч. конф. (Москва, 2006). М.: Ин-т паразитол. РАН. 17—18.
- Атрашкевич Г. И., Орловская О. М. 1986. К экологии скребней пресноводных рыб Чукотки. В кн.: Кириллов Ф. Н., Винокуров Н. Н. (отв. ред.). Ихтиология, гидробиология, гидрохимия, энтомология и паразитология. Тез. докл. XI Всесоюз. симпоз. «Биологические проблемы Севера». (Якутск, 1986). Якутск: Изд-во Якутского филиала СО АН СССР. 4: 120.
- Атрашкевич Г. И., Орловская О. М. 1987. Пространственное распределение лярвальных гемипопуляций массовых гельминтов рыб Северной Чукотки. Тез. докл. симпоз. «Популяционная биология гельминтов» (пос. Черноголовка, 1987). М.: Изд-во ВОГ. 3—5.
- Атрашкевич Г. И., Орловская О. М., Регель К. В. 1991. Гельминтофауна озерных гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) бассейна реки Амгуэма (Чукотский полуостров). В кн.: Черешнев И. А., Глубоковский М. К. (отв. ред.). Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. 133—164.
- Атрашкевич Г. И., Регель К. В., Орловская О. М., Поспехов В. В. 1993. Гельминтофаунистический статус бассейна и прогноз изменений паразитарных систем фоновых видов в связи с предполагаемым строительством ГЭС. В кн.: Берман Д. И. (отв. ред.). Экология бассейна реки Амгуэма (Чукотка). Ч. 1. Владивосток: Дальнаука. 186—233.
- Атрашкевич Г. И., Орловская О. М., Михайлова Е. И., Фролов С. В., Романов И. С., Репин М. Ю. 2005а. Гельминты лососевых рыб Кроноцкого озера (Камчатка). В кн.: Гуляев В. Д. (отв. ред.). Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Матер. II межрегион. науч. конф. (Новосибирск, 2005). Новосибирск: Изд. компания «Арт-Авеню». 8—10.
- Атрашкевич Г. И., Орловская О. М., Регель К. В., Михайлова Е. И., Поспехов В. В. 2005б. Паразитические черви животных Тауйской губы. В кн.: Черешнев И. А. (отв. ред.). Биологическое разнообразие Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. 175—251.
- Атрашкевич Г. И., Орловская О. М., Регель К. В. 2011. Паразиты (гельминты, пиявки и ракообразные) животных. В кн.: Докучаев Н. Е. (отв. ред.). Растительный и животный мир заповедника «Магаданский». Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН. 88—92.
- Ахмеров А. Х. 1954. О паразитофауне рыб реки Камчатка. Тр. проблемных и тематических совещаний при ЗИН АН СССР. Вып. 4. VII совещ. по паразитол. пробл. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 89—98.
- Ахмеров А. Х. 1955. Паразитофауна рыб р. Камчатка. Изв. ТИНРО. 43: 99—137.

- Ахмеров А. Х. 1959. Скребни рыб р. Амура. В кн.: Скрыбин К. И. (ред.). Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР. Т. X: 23—44.
- Балданова Д. Р., Пронин Н. М. 2001. Скребни (тип Acanthocephala) Байкала: морфология и экология. Новосибирск: Наука. 158 с.
- Бауер О. Н. 1946. Паразитофауна ряпушки из различных водоемов СССР. Тр. Ленинград. общ-ва естествоисп. 69 (4): 7—21.
- Бауер О. Н. 1948а. Паразиты рыб р. Енисей. Изв. ВНИОРХ. 27: 97—156.
- Бауер О. Н. 1948б. Паразиты рыб р. Лены. Изв. ВНИОРХ. 27: 157—174.
- Бауер О. Н. 1953. Скребни рыб ледовитоморской провинции, их распространение и рыбохозяйственное значение. Тр. Барабинского отд. ВНИОРХ. 6 (2): 31—51.
- Бауер О. Н. 1959. Экология паразитов пресноводных рыб. Изв. ГосНИОРХ. 49: 1—206.
- Бауер О. Н. 1990. Рец. на кн.: Guide to the parasites of fishes of Canada, (Ed. L. Margolis, Z. Kabata), Part III, Acanthocephala. Н. Р. Arai. Cnidaria. М. N. Arai. Ottawa, 1989. Паразитология. 24 (6): 542—543.
- Бауер О. Н., Грезе В. Н. 1948. Паразиты рыб оз. Таймыр. Изв. ВНИОРХ. 27: 186—194.
- Бауер О. Н., Гусев Л. В. 1969. Паразитофауна рыб Палеарктики и Неарктики. Сходства и различия. В кн.: Мончадский А. С. (ред.). Паразитологический сборник. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР). Т. 24. Л.: Наука. 30—48.
- Бауер О. Н., Никольская Н. П. 1948. К познанию паразитов рыб р. Анадырь. Изв. ВНИОРХ. 27: 175—176.
- Бауер О. Н., Никольская Н. П. 1952. Новые данные о промежуточных хозяевах паразитов сига. Докл. Акад. наук. 84 (5): 1109—1112.
- Бауер О. Н., Скрыбина Е. С. 1987. Тип скребни — Acanthocephales. В кн.: Бауер О. Н. (отв. ред.). Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3. Паразитические многоклеточные. (Вторая часть). Л.: Наука. 311—339.
- Бауер О. Н., Шульман С. С. 1948. К вопросу экологической классификации паразитов рыб. Изв. ВНИОРХ. 27: 239—243.
- Буторина Т. Е., Бусарова О. Ю., Ермоленко А. В. 2011. Паразиты гольцов (Salmonidae: *Salvelinus*) Голарктики. Владивосток: Дальнаука. 281 с.
- Быховская И. Е. 1936. Географическое распространение скребней рыб СССР. Уч. зап. ЛГУ. Т. 7, сер. биол. 3: 16—194.
- Витомскова Е. А. 2003. Гельминты промысловых рыб северной части бассейна Охотского моря, опасные для человека и животных. Магадан: Изд-во МНИИСХ РАСХН. 132 с.
- Вознесенская Н. Г. 1976. Гельминтофауна озер Орон и Капылючикан Ципо-Ципиканской озерной системы. В кн.: Бауер О. Н. (ред.). Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск. 43—49.
- Гаврилов А. Л., Богданов В. Д., Иешко Е. П. 2013. Особенности зараженности паразитами сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* (Valenciennes, 1848) в уральских притоках нижней Оби. Экология. 1: 46—52.
- Делямуре С. Л. 1955. Гельминтофауна морских млекопитающих в свете их экологии и филогении. М.: Изд-во АН СССР. 517 с.
- Диденко Е. М., Шевченко Г. Г. 1999. Класс Acanthocephala. В кн.: Поздняков С. Е. (науч. ред.). Паразитические черви рыб дальневосточных морей и сопредельных акваторий Тихого океана. Владивосток: ТИНРО-центр. 51—59.
- Ермоленко А. В., Мельникова Ю. А., Беспозванных В. В., Надточий Е. В. 2013. Паразиты животных и человека юга Дальнего Востока. Ч. 3. Цестоды и скребни. Владивосток: Дальнаука. 154 с.
- Жуков Е. В. 1963. Паразитофауна рыб Чукотки. Сообщение II. Эндопаразитические черви морских и пресноводных рыб. Паразитол. сб. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР). 21: 96—139.
- Зюганов В. В. 1991. Семейство колюшковых (Gasterosteidae) мировой фауны. Фауна СССР. Рыбы. Т. 5. Вып. 1. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, № 137. Новая серия). Л.: Наука. 261 с.
- Коновалов С. М. 1971. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Л.: Наука. 229 с.

- Лаппо Е. Г., Томкович П. С., Сыроечковский Е. Е. 2012. Атлас ареалов гнездящихся куликов Российской Арктики. Атлас-монография. М.: Изд-во-типография: ООО «УФ Офсетная печать». 448 с.
- Леванидов В. Я. 1980. Новые виды и распространение водяных осликов *Asellus* s. str. (Isopoda, Asellidae) на северо-востоке Азии. В кн.: Леванидов В. Я. (отв. ред.). Фауна пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. 13—23.
- Мамаев Ю. Л., Парухин А. М., Баева О. М., Ошмарин П. Г. 1959. Гельминтофауна дальневосточных лососей в связи с вопросом о локальных стадах и путях миграции этих рыб. Владивосток: Приморское изд-во. 74 с.
- Мамаев Ю. Л., Ошмарин П. Г. 1963. Особенности распространения некоторых гельминтов дальневосточных лососевых рыб. В кн.: Ошмарин П. Г. (отв. ред.). Паразитические черви животных Приморья и Тихого океана. М.: Изд-во АН СССР. 114—127.
- Михайлова Е. И. 2010. О значении признака, предложенного В. Я. Трофименко для разграничения видов *Neoechinorhynchus crassus* van Cleave, 1919 и *N. tumidus* van Cleave et Bangham, 1949 (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae). В кн.: Беэр С. А. (отв. ред.). Биоразнообразие и экология паразитов. Тр. Центра паразитологии ИПЭЭ РАН. Т. XLVI. М.: Наука. 146—153.
- Михайлова Е. И. 2015. Скребни рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae) северо-восточной Азии (таксономия, зоогеография, экология). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 22 с.
- Михайлова Е. И., Атрашкевич Г. И. 1996. Сравнение паразитарных систем двух фоновых видов скребней сиговых рыб Чаунского бассейна (Западная Чукотка). В кн.: Залозный Н. А. (отв. за издание). Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Матер. конф. по изучению водоемов Сибири. Томск. 107 с.
- Михайлова Е. И., Атрашкевич Г. И., Казаков Б. Е. 2004. Проблемы изучения скребней рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) в России и первообнаружение *N. salmonis* Ching, 1984 в Палеарктике. В кн.: Беэр С. А. (отв. ред.). Успехи общей паразитологии. Тр. Центра паразитологии ИПЭЭ РАН. Т. XLIV. М.: Наука. 211—220.
- Однокурцев В. А. 2010. Паразитофауна рыб пресноводных водоемов Якутии. Новосибирск: Наука. 152 с.
- Петроченко В. И. 1956. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР. 435 с.
- Петроченко В. И. 1958. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. Т. 2. М.: Изд-во АН СССР. 458 с.
- Петрушевский Г. К., Мосевич М. В., Щупаков И. Г. 1948. Фауна паразитов рыб рек Оби и Иртыша. Изв. ВНИОРХ. 27: 67—96.
- Поляева К. В. 2011. Об эндопаразитофауне рыб бассейна р. Енисея. В кн.: Акоедов А. Н. (пред. оргкомитета). Современные проблемы и перспективы рыбохозяйственного комплекса. Матер. II науч.-практич. конф. молодых ученых ФГУП «ВНИРО». М.: Изд-во ВНИРО. 303—306.
- Поспехов В. В., Атрашкевич Г. И., Орловская О. М. 2014. Паразитические черви проходных лососевых рыб Северного Охотоморья. Магадан: Изд-во Кордис. 128 с.
- Пугачев О. Н. 1984. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР. 155 с.
- Пугачев О. Н. 2004. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи. Тр. Зоол. ин-та РАН. 304. СПб.: Изд-во Зоол. ин-та РАН. 250 с.
- Решетников Ю. С., Слугин И. В., Штундюк Ю. В., Простантин В. В., Черешнев И. А. 1976. Систематика и экология лососевидных рыб рек Амгуэма, Анадырь и Пенжина. В кн.: Скарлато О. А. (гл. ред.). Экология и систематика лососевидных рыб. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР. 82—87.

- Регель К. В. 2005. Морские и солоноватоводные беспозвоночные Тауйской губы. В кн.: Черешнев И. А. (отв. ред.). Биологическое разнообразие Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. 479—544.
- Ройтман В. А. 1993. Гельминты лососевидных рыб и их коэволюция с хозяевами. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук в форме науч. докл. М. 63 с.
- Рудминайтене А. Ф., Рудминайтис Э. А. 1979. К гельминтофауне рыб р. Чаун. В кн.: Сонин М. Д. (отв. ред.). Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М.: Наука. 46—51.
- Самусенок В. П. 2000. Экология арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) высокогорных водоемов Северного Забайкалья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск. 19 с.
- Семенова Л. М. 2007. Каталог Ostracoda (Crustacea) пресных водоемов России и сопредельных государств. Н. Новгород: Изд-во Вектор-ТиС. 148 с.
- Сидоров Д. А. 2005. Фауна водяных осликов (Crustacea, Isopoda, Asellidae) пресных вод Дальнего Востока и сопредельных территорий. В кн.: Макаренко Е. А. (ред.). Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 3. Владивосток: Дальнаука. 255—275.
- Скрябина Е. С. 1963. К гельминтофауне морских рыб Камчатки. В кн.: Скрябин К. И. (ред.). Гельминты домашних и диких животных Дальнего Востока. Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР. Т. XIII. М.: Изд-во АН СССР. 313—329.
- Скрябина Е. С. 1975. Эндогельминты рыб нижнего течения реки Чаун. В кн.: Контримавичус В. Л. (отв. ред.). Паразитические организмы северо-востока Азии. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. 181—186.
- Скрябина Е. С. 1978. Морфологическая изменчивость скребней рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae), паразитирующих у рыб Ледовитоморской провинции в пределах СССР. Паразитология. 12 (6): 512—521.
- Скрябина Е. С. 1979. *Neoechinorhynchus rutili* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) от рыб водоемов Ледовитоморской провинции и Амурской (переходной) области. В кн.: Судариков В. Е. (отв. ред.). Гельминты животных и растений. Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР. Т. XXIX. М.: Изд-во АН СССР. 131—135.
- Соколов С. Г. 2005. Обзор паразитов микижи *Parasalmo mykiss* (Osteichthyes, Salmonidae) полуострова Камчатка. Invertebrate Zoology. 2 (1): 35—60.
- Соколов С. Г. 2010а. Новые сведения о гельминтах «речной» молоди звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* (Pallas, 1787) (Osteichthyes, Pleuronectidae) Западной Камчатки. Биол. внутр. вод. 1: 85—91.
- Соколов С. Г. 2010б. Паразиты колюшковых рыб (Gasterosteidae) бассейна р. Утхолок (северо-западная Камчатка). Вестн. СВНЦ ДВО РАН. 3: 55—66.
- Соколовская И. Л. 1971. Скребни рыб бассейна Амура. В кн.: Быховский Б. Е., Шульман С. С. (ред.). Паразиты рыб Амура. Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. Т. 25. Л.: Наука. 165—176.
- Трофименко В. Я. 1962. Материалы по гельминтофауне пресноводных и проходных рыб Камчатки. В кн.: Скрябин К. И. (ред.). Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР. Т. XII. М.: Изд-во АН СССР. 232—262.
- Трофименко В. Я. 1969а. Гельминтофауна рыб пресных вод Азиатской Субарктики (эколого-географическая характеристика и история формирования). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 27 с.
- Трофименко В. Я. 1969б. К вопросу о генезисе гельминтофауны пресноводных рыб Азиатской Субарктики. Изв. АН СССР, сер. биол. 6: 912—918.
- Трофименко В. Я. 1975. Основные направления и проблемы развития гельминтогеографии. В кн.: Контримавичус В. Л. (отв. ред.). Паразитические организмы Северо-Востока Азии. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. 9—20.
- Хохлова И. Г. 1968. Географическое распространение акантоцефал птиц Субарктического пояса. Паразитология. 2 (1): 50—55.
- Хохлова И. Г. 1986. Акантоцефалы наземных позвоночных фауны СССР. М.: Наука. 277 с.
- Цимбалюк Е. М., Куликов В. В., Цимбалюк А. К. 1978. Три вида личинок скребней (Acanthocephala: Echinorhynchinae) от беспозвоночных о-ва Большой Шантар

- (Охотское море). В кн.: Белогуров О. И. (ред.). Свободноживущие и паразитические черви. Владивосток. Деп. в ВИНТИ № 1800-79. 192—203.
- Черешнев И. А. 1998. Биogeография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука. 131 с.
- Чернов Ю. И. 1978. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука. 167 с.
- Amin O. M. 1985. Classification. In: Crompton D. W. T., Nickol B. B. (eds). *Biology of the Acanthocephala*. Cambridge University Press. London, New York. 27—72.
- Amin O. M. 1986a. Acanthocephala from lake fishes in Wisconsin: Host and seasonal distribution of the genus *Neoechinorhynchus* Hamann, 1892. *Journal of Parasitology*. 72 (1): 111—118.
- Amin O. M. 1986b. Acanthocephala from lake fishes in Wisconsin: Morphometric growth of *Neoechinorhynchus cylindratus* (Neoechinorhynchidae) and taxonomic implications. *Transactions of the American Microscopical Society*. 105 (4): 375—380.
- Amin O. M. 2002. Revision of *Neoechinorhynchus* Stiles & Hassall, 1905 (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) with keys to 88 species. *Systematic Parasitology*. 53 (1): 1—18.
- Amin O. M. 2013. Classification of the Acanthocephala. *Folia Parasitologica*. 60 (4): 273—305.
- Amin O. M., Heckmann R. A., Baldanova D. R. 2015. Revisiting Echinorhynchid Acanthocephalans in Lake Baikal with the Use of Scanning Electron Microscopy, with some Taxonomic reconsiderations. *Comparative Parasitology*. 82 (1): 29—39.
- Arai H. P. 1989. Acanthocephala. In: Margolis L., Kabata Z. (eds). *Guide to the parasites of fishes of Canada. Part III*. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 107. 95 p.
- Bauer O. N. 1970. Parasites and diseases of USSR coregonids. In: Lindsey C. C., Woods C. S. (eds). *Biology of coregonid fishes*. Univ. of Manitoba Press, Winnipeg. 267—278.
- Golvan Y. J. 1994. Nomenclature of the Acanthocephala. *Research and Reviews in Parasitology*. 54 (3): 135—205.
- Ching H. L. 1984. Description of *Neoechinorhynchus salmonis* sp. n. (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) from freshwater fishes of British Columbia. *Journal of Parasitology*. 70 (2): 286—291.
- Eure H. E. 1976. Seasonal abundance of *Neoechinorhynchus cylindratus* taken from largemouth bass (*Micropterus salmoides*) in a heated reservoir. *Parasitology*. 73 (3): 355—370.
- Hoffman G. L. 1967. *Parasites of North American freshwater fishes*. Berkeley. University of California Press. 486 p.
- Malarchuk B., Derenko M., Mikhailova E., Denisova G. 2014. Phylogenetic relationships among *Neoechinorhynchus* species (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) from North-East Asia based on molecular data. *Parasitology International*. 63 (1): 100—107.
- Meyer A. 1933. Acanthocephala. In: Dr. H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs, Band 4, Abt. 2, Buch. 2. Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft. 333—582.
- Mikhailova E. I. 2013. Origination of a separate form of *Neoechinorhynchus salmonis* Ching, 1984 (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae) in severe environment of the Asian Arctic. *Parasitology Research*. 112 (1): 1973—1981.
- Mikhailova E. I., 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.
- Moles A. 2007. Parasites of the Fishes of Alaska and Surrounding Waters. *Alaska Fishery Research Bulletin*. 12 (2): 197—226.
- Schmidt G. D. 1969. *Paracanthocephalus rauschi* sp. n. (Acanthocephala: Paracanthocephalidae) from grayling, *Thymallus arcticus* (Pallas), in Alaska. *Canadian Journal of Zoology*. 47 (3): 383—385.
- Shimazu T. 1975. Some cestode and acanthocephalan larvae from euphausiid crustaceans collected in the northern North Pacific Ocean. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*. 41: 813—821.
- Uglem G. L. 1972. The life cycle of *Neoechinorhynchus cristatus* Lynch, 1936 (Acanthocephala) with notes on the hatching of eggs. *Journal of Parasitology*. 58 (6): 1071—1074.

- van Cleave H. J., Lynch J. E. 1950. The circumpolar distribution of *Neoechinorhynchus rutili*, an acanthocephalan parasite of fresh-water fishes. Transactions of the American Microscopical Society. 69 (2): 156—171.
- Vekhoff N. F. 1993. Review of the waterlouse fauna of the tundra zone of Siberia and the Russian Far East, with the description of a new species and zoogeographical comments (Crustacea, Isopoda, Asellidae). Arthropoda Selecta. 2 (4): 2—15.
- Vekhoff N. F. 1994. Waterlice from extra-tundra areas of Siberia and the Far East Russia, with notes on systematics and zoogeography (Crustacea, Isopoda, Asellidae). Arthropoda Selecta. 3 (3-4): 21—31.
- Walkey M. 1967. The ecology of *Neoechinorhynchus rutili* (Müller). Journal of Parasitology. 53 (4): 795—804.
- Ward H. L. 1940. Studies on the life history of *Neoechinorhynchus cylindratus* (van Cleave, 1913) (Acanthocephala). Transactions of the American Microscopical Society. 59 (3): 327—347.

#### BIODIVERSITY OF ACANTHOCEPHALANS (ACANTHOCEPHALA) IN FRESHWATER FISHES OF ASIATIC SUB-ARCTIC REGION

G. I. Atrashkevich, E. I. Mikhailova, O. M. Orlovskaya, V. V. Pospekhov

*Key words:* acanthocephalans, biodiversity, freshwater fishes, Asian sub-Arctic region, *Neoechinorhynchus*, *Acanthocephalus*, *Metechinorhynchus*, life cycle.

#### SUMMARY

The analysis of taxonomical and ecological diversity of acanthocephalans in fishes of Asiatic sub-Arctic region freshwaters, summarizing changes in modern views on species composition, life cycles, and ecology of background groups of these parasites is given. A priority role of studies provided by O. N. Bauer and his scientific school in organization and development of these aspects of acanthocephalology is demonstrated. Special attention is paid to the assessment of acanthocephalan biodiversity of the genus *Neoechinorhynchus*, the background group of freshwater fish parasites of the Asiatic sub-Arctic region, and an original key for their species is given. The distribution of acanthocephalans of the genus *Acanthocephalus* in northeastern Asia is analyzed and prospective study of this parasite group, evolutionary associated with freshwater isopods of the genus *Asellus* as intermediate hosts, is outlined. The absence of documented evidences on intermediate hosts of other background parasites of freshwater fishes in the region, acanthocephalans of the genus *Metechinorhynchus*, is revealed. It is assumed that subsequent taxonomic revisions based both on morphological and molecular genetic studies are necessary for the reliable revealing of species composition in each genus of the background acanthocephalans from freshwater fishes of Northern Asia. Theoretical significance of the study of acanthocephalan life cycles and revealing their natural intermediate hosts for the reliable estimation of structural and functional organization of their host-parasite systems in different parts of the range is substantiated and the possibility of the distribution of taxonomic conclusions in new territories is analyzed. A brief annotated taxonomical list of freshwater acanthocephalans of the Asiatic sub-Arctic region is given.