УДК 576.895.133 (571.65) 591.69-725 (571.65)

**ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ СКРЕБНЯ *NEOECHINORHYNCHUS BAUERI*
MIKHAILOVA ET ATRASHKEVICH, 2019 (EOACANTHOSEPHALA:
NEOECHINORHYNCHIDAE) В ЦЕНТРЕ И НА ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА**

Е. И. Михайлова

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения
Российской академии наук, г. Магадан
E-mail: emmodus@gmail.com

Представлены количественные данные, характеризующие численность популяций *N. baueri*, обитающих в нижнем течении и верховьях рек Ледовитоморского бассейна; рассмотрены их биологические характеристики. Стабильно высокие показатели экстенсивности инвазии скребня 83–92% на протяжении длительного периода отмечены в низовье р. Чаун (Западная Чукотка) у двух основных дефинитивных хозяев – чира и сига-пыжьяна. Годовые колебания зараженности промежуточных хозяев в очаге инвазии составляли 0.3–2.1%. Существующие в бассейне верхней Колымы популяции *N. baueri*, очевидно, имеют низкую численность, поскольку показатели инвазии единственного дефинитивного хозяина, сига-пыжьяна, за многолетний период не превысили 29%. Здесь не было обнаружено инвазии скребня в промежуточных хозяевах, сборы бентоса выявили их редкую встречаемость. Предполагается, что равнинный характер реки в нижнем течении определяет образование биотопов, которые содержат многочисленную фауну промежуточных хозяев и благоприятны для циркуляции инвазии. С изменением характера русла на предгорных участках очаги инвазии становятся редкими, поскольку отсутствуют условия для их образования.

Ключевые слова: скребни, *Neoechinorhynchus baueri*, промежуточные хозяева, дефинитивные хозяева, численность популяции, р. Чаун, бассейн верхней Колымы.

ВВЕДЕНИЕ

Масштабные гельминтологические исследования, проведенные в течение нескольких десятилетий советскими паразитологами, позволили не только получить цельное представление о разнообразии фауны паразитов рыб, населяющих пресные воды СССР, но и создать теоретические положения в области зоогеографии и ихтиопаразитологии (Догель, 1947, 1958; Бауер, Гусев, 1969; и др.). И в настоящее время материалы, собранные Союзными гельминтологическими экспедициями (СГЭ) акад. К. И. Скрябина, также дают возможность уточнять опубликованные ранее данные и делать новые выводы. Изучению гельминтофауны рыб Ледовитоморской провинции посвящены представленные О. Н. Бауером (Бауер, 1976) работы многих отечественных паразитологов, результатом которых среди прочего явились обширные сведения о распространении скребней в субарктических районах этой провинции (Пугачев, 2004).

В число фоновых паразитов сиговых рыб, обитающих в сибирских реках Ледовитоморского бассейна, вошел скребень *Neoechinorhynchus crassus* Van Cleave, 1919, первоначально известный как паразит американских видов чукучанов. Накопление сведений о его морфологических и экологических особенностях породило сомнения в правильности идентификации вида на территории Азии (Бауер, 1990). В дальнейшем ошибочность определения азиатского скребня от сиговых рыб была подтверждена результатами молекулярно-генетического анализа участка гена 18S рРНК (Malarchuk et al., 2014). В настоящее время видовая принадлежность этого скребня пересмотрена (Михайлова, 2015) и составлено его новое таксономическое описание как вида *N. baueri* sp. n. (Михайлова, Атрашкевич, 2019). В состав *N. crassus* на севере Азии ранее был включен и *N. tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949 (Скрябина, 1978; Бауер, Скрябина, 1987), присутствие которого регистрировали отечественные гельминтологи (Пугачев, 2004). Од-

нако заново изученные морфологические черты и экологические свойства этого вида послужили основанием для восстановления его валидности в фауне скребней северо-восточной Азии (Михайлова, 2015; Атрашкевич и др., 2016) и отделения от близкого вида *N. baueri* (Михайлова, Атрашкевич, 2019). Изучение коллекционных препаратов, находящихся в Центральном гельминтологическом музее ВНИИП им. К. И. Скрябина и в Гельминтологическом Музее Центра паразитологии ИПЭЭ РАН, опубликованных отчетов СГЭ и журналов вскрытий их полевых отрядов позволило идентифицировать *N. baueri* в сборах этих экспедиций, а также использовать для анализа опубликованные данные.

Одной из общих закономерностей в распространении паразитов, раскрытых В. А. Догелем (1947), является обеднение состава паразитофауны в популяциях хозяев, обитающих на краю своего ареала. Приводя примеры, иллюстрирующие это положение, автор отмечает и более низкие показатели зараженности на окраинных участках ареала по сравнению с центральными (Догель, 1958). Позднее тенденция к обеднению паразитофауны вследствие утраты части специфичных видов была отмечена у некоторых представителей сем. Карповых, обитающих в субарктических районах Азии (Трофименко, 1969; Пугачев, 1984), а также у обыкновенного чукучана, исследованного на крайнем западе своего ареала (Пугачев, 1984). Однако следует отметить, что этот аспект недостаточно широко представлен в литературе.

В рамках развивающегося направления популяционной паразитологии были собраны и проанализированы факты, демонстрирующие различные варианты колебания численности в популяциях паразитов. При этом вопросы, касающиеся динамики популяций, большей частью были связаны с изучением сезонных изменений в отдельных местообитаниях, а также с поиском механизмов регуляции, стабилизирующих численность инфрапопуляций (Кеннеди, 1978). Скребни рыб представляют собой удобный объект для наблюдений, и, как отмечает К. Кеннеди (Kennedy, 2006), в Западной Европе они изучены значительно лучше, чем в других регионах. Данные об уровне зараженности дефинитивных хозяев акантоцефалов, распространенных в Европе, в отдельных местообитаниях составляют последовательные ряды продолжительностью 10 лет и более. Эти данные демонстрируют варианты поддержания высокого уровня инвазии в течение длительного времени: высокие показатели годового уровня экстенсивности и средней интенсивности инвазии *Acanthocephalus lucii* (Müller, 1776) Lühe, 1911 в р. Клист (Англия) стабильно повторялись на протяжении 18 лет (Kennedy, Mo-

riarty, 2002); наблюдения за *A. clavula* (Dujardin, 1985) Grabda-Kazubska et Chubb, 1968 в р. Тибр, сделанные с интервалом в 16 лет, тоже выявили устойчиво высокий уровень его инвазии (Kennedy et al., 1998). В других случаях продолжительные наблюдения регистрировали постоянно низкую зараженность рыб видами *N. rutili* (Müller, 1780) и *A. clavula* в р. Оттер (Англия) (Kennedy, 2006). Согласно мнению К. Кеннеди (Kennedy, 2006), еще нет ясности в том, каким образом скребням удается поддерживать очень низкий уровень численности, однако в итоге любой вид акантоцефалов может редко встречаться в одном местообитании и быть многочисленным в другом.

Несмотря на то что ареал животного представляет собой часть земной поверхности с определенными границами, во многих случаях центр ареала является экологическим понятием, не связанным с географическим центром территории (Реймерс, 1994). По определению, экологические условия, в которых существуют центральные популяции, наиболее благоприятны и обеспечивают виду высокую численность. Результаты наблюдений, полученные на Западной Чукотке в низовьях р. Чаун за многолетний период, выявили массовую зараженность дефинитивных хозяев скребнем *N. baueri* и свидетельствуют о его высокой численности, что позволяет рассматривать популяции *N. baueri* в этом местообитании в качестве центральных. Примером периферических могут служить малочисленные популяции паразита, обнаруженные в бассейне верхнего течения Колымы в ходе работ СГЭ. Повторными исследованиями показано, что низкий уровень инвазии дефинитивных хозяев, обитающих в верхних участках реки, сохраняется продолжительное время (Никишин, Леонов, 2000). Таким образом, цель настоящей работы заключается в сравнении экологических условий, в которых протекает цикл развития скребня, и особенностей структуры центральных и периферических популяций вида, а также выявлении возможных причин их различия в численности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалами, использованными в работе, послужили коллекции скребней, хранящиеся в Гельминтологическом Музее Центра паразитологии Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (ГМ ЦП ИПЭЭ РАН, Москва), Центральном гельминтологическом музее Всероссийского научно-исследовательского института гельминтологии им. К. И. Скрябина (ЦГМ ВНИИП, Москва), в лаборатории экологии гельминтов ИБПС ДВО РАН (Магадан), и собственные сборы. В коллекциях изучены препараты из сборов СГЭ: 1929 г. (р. Обь); 1956, 1957 г. (р. Лена); 1963 г. (р. Енисей); 1956, 1969,

1970 г. (р. Колыма); 1974 г. (р. Обь), а также журналы вскрытий рыб, проведенных этими экспедициями. Собственные сборы скребней и беспозвоночных проведены в окрестностях Чаунского стационара ИБПС на Чукотке (68°46' с. ш., 170°33' в. д.) в 1989–1991 гг. и на р. Буянда в районе пос. Верхняя Буянда (62°20' с. ш.; 153°09' в. д.) в 2003–2006 гг.

Извлечение и фиксация червей были проведены по стандартным методикам (Быховская-Павловская, 1985). Все скребни сохранялись в 70%-ном этаноле. Для определения видовой принадлежности и стадии развития изготавливались временные препараты скребней, в которых для просветления использовали глицерин. Микроскопические исследования проведены при помощи светового микроскопа Carl Zeiss AXIO Imager.D1.

При сборе беспозвоночных в качестве орудий лова были использованы сачок, драга и скребок. Для учета зараженности промежуточных хозяев извлеченных из проб бентоса остракод фиксировали в 70%-ном этаноле. В процессе камеральной обработки раков разделяли по принадлежности к таксономической группе и подвергали вскрытию с использованием микроскопа МБС-10.

Для характеристики зараженности хозяев использовали стандартные количественные показатели экстенсивности (ЭИ) и интенсивности инвазии (ИИ).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По имеющимся сведениям скребень *N. crassus* широко распространен в нижнем течении рек, впадающих в Северный Ледовитый океан, и является массовым паразитом рыб. В «Каталоге паразитов пресноводных рыб» (Пугачев, 2004) указано 86 местообитаний в Северной Азии, где вид отмечен, и приведен список из 24 видов рыб,

в которых он обнаружен. При этом относительно небольшое число литературных источников содержит количественные показатели инвазии, характеризующие численность скребня. В табл. 1 из этих источников представлены данные о зараженности чира и сига-пыжьяна – основных дефинитивных хозяев паразита, а также показатели, рассчитанные нами на основании записей о результатах вскрытия рыб в журналах полевых отрядов СГЭ. Исследование влажных и тотальных препаратов скребней, находящихся в коллекциях ЦГМ ВНИИП и ГМ ЦП ИПЭЭ РАН, дает возможность утверждать, что во всех указанных в табл. 1 географических пунктах обнаружен *N. baueri*.

Хотя показатели инвазии в популяциях рыб, обитающих в низовьях рек, колеблются в широких пределах, максимальные значения экстенсивности и интенсивности инвазии свидетельствуют о высокой численности паразитов. В ряду приведенных в табл. 1 цифр выделяются характеристики, полученные по материалу, собранному в 1973 г., для популяций дефинитивных хозяев из низовья р. Чаун. Дальнейшие наблюдения в этом районе подтвердили, что зараженность в этих популяциях сохраняется на постоянно высоком уровне. По данным, полученным за период с 1986 по 1991 г., ЭИ чира и пыжьяна составила 85 и 83%, а ИИ – 1–228 и 1–130 экз. соответственно. В имгинальной гемипопуляции паразитов в течение всего летнего сезона одновременно присутствуют взрослые скребни (в их числе зрелые самки) и ювенильные особи, причем доля последних может быть значительной.

Так, в проанализированной выборке из 399 червей, собранных в августе 1983 г., 38% составляют скребни, близкие по размеру и организации к цистаканту, что свидетельствует о том, что

Таблица 1. Экстенсивность (ЭИ) и интенсивность (ИИ) инвазии дефинитивных хозяев *N. baueri* в нижнем течении и дельтах рек

Table 1. Prevalence and intensity of infection in the definitive hosts of *N. baueri* in lower reaches and deltas of rivers

Место сбора	Чир		Сиг-пыжьян		Источник данных
	ЭИ, %	ИИ	ЭИ, %	ИИ	
р. Обь, г. Салехард	60.6	2.7	20	2.3	Петрушевский и др., 1948
р. Обь, пос. Ямбура	25	1–84	–	–	Журнал вскрытий: СГЭ, 1974 г.
р. Обь, пос. Находка	36	1–13	–	–	
р. Енисей, пос. Дудинка	13	1–8	33	1–12	Бауер, 1948a
р. Енисей, пос. Усть-Порт	15		35		
р. Лена, пос. Титары	33	1–17	67	1–21	Бауер, 1948b
р. Лена, пос. Мостах	87		–	–	
р. Лена, пос. Сиктях	37	1–32	–	–	Журнал: 290 СГЭ, 1956 г.
р. Колыма, пос. Среднеколымск	26	1–65	41	1–5	Журнал: СГЭ, 1970 г.
р. Чаун, стационар ИБПС	92	2–107	88	1–60	Скрябина, 1975
р. Чаун, стационар ИБПС	83	1–107	87	2–85	Рудминайтене, Рудминайтис, 1979

Примечание. Прочерк здесь и в табл. 3 – данные отсутствуют.

в кишечник дефинитивного хозяина они попали недавно. Для отдельных рыб этот показатель варьирует в пределах 6–86%. Кроме того, на протяжении летних месяцев в гемипопуляции сохраняется равное соотношение самцов и самок (табл. 2).

Таблица 2. Количество самцов и самок *N. baueri* в сезонных выборках из дефинитивных хозяев, пойманных в районе Чаунского стационара ИБПС (Чукотка)

Table 2. Number of males and females of *N. baueri* in seasonal samples from the definitive hosts caught in the area of the IBPN station (Chaun River, Chukotka)

Месяц	Самцы	Самки	Соотношение
Июнь (1988 г.)	24	27	1 : 1.12
Июль (1984 г.)	109	112	1 : 1.03
Август (1983 г.)	101	108	1 : 1.05

Очевидно, что постоянно высокие показатели зараженности скребнями в этом местообитании и пополнение ювенильными особями в течение сезона объясняются близостью биотопа, в котором находится очаг заражения. Он представляет собой мелководный кулдук длиной около 2 км, с отчасти заиленным песчаным дном, не покрытым растительностью из макрофитов. В теплый период в нем присутствует богатая фауна беспозвоночных, в которой представлены многие группы остракод, в том числе из рода *Candona*, которые служат промежуточными хозяевами для *N. baueri*. Динамика инвазии в личиночной гемипопуляции *N. baueri* была изучена в течение трех полевых сезонов (1989–1991 гг.). Данные об экстенсивности инвазии промежуточных хозяев приведены в табл. 3.

Всего в течение летних месяцев 1989, 1990 и 1991 г. были исследованы 10 944, 8102 и 5023 особи р. *Candona*, в среднем за сезон их зараженность составляла 0.3, 1.6 и 2.1% соответственно. Отметим, что с середины лета 1990 г. в биотопе стала увеличиваться численность представителей р. *Iliocypris*, систематически близких р. *Candona*, но не заражающихся яйцами *N. baueri*: в них не обнаружено естественной инвазии скребня и не получено личинок в эксперименте. Очевидно, с этим связано уменьшение в пробах количества особей *Candona*, при этом степень их зараженности к 1991 г. возросла.

Представленные выше параметры популяций *N. baueri*, обитающих в низовье р. Чаун, очевидно, соответствуют комплексу благоприятных условий, в которых протекает жизненный цикл скребня и сохраняется стабильно высокий уровень численности. К этому следует добавить, что присутствие зрелых яиц у самок в начале лета обеспечивает успешное личиночное развитие в промежуточных хозяевах в течение относительно короткого теплого периода. На соседних участках реки (68°44' 58" с. ш., 170°43' 28" в. д. и 68°36' 48" с. ш., 170°36' 26" в. д.) также было отмечено высокое содержание ювенильных особей в имагинальных инфрапопуляциях скребней: 1694 экз. у хариуса и 195 экз. у сига. Биотопы, сходные с тем, в котором была обнаружена инвазия скребня в промежуточных хозяевах и где нагуливаются сиговые рыбы, нередки в нижнем течении р. Чаун. Таким образом, можно полагать, что очаги заражения существуют поблизости друг от друга.

Поскольку показатели высокой численности гельминта отмечены и в других регионах (см.

Таблица 3. Зараженность цистакантами *N. baueri* остракод рода *Candona* в низовье р. Чаун

Table 3. Prevalence of *N. baueri* of the *Candona* genus specimens in the lower reaches of the Chaun River

Месяц	Декада	1989 г.		1990 г.		1991 г.	
		N	ЭИ, %	N	ЭИ, %	N	ЭИ, %
Июнь	II	—	—	—	—	1721	4.1
	III	—	—	914	1.3	—	—
Июль	I	1609	0.6	2144	0.1	714	1.1
	II	988	0.5	1054	0.5	*653	2.3
		715	0.7	683	0.3	—	—
	III	1569	0.2	*42	0	*103	2.9
		1913	0.2	1291	0.8	413	1.4
	I	1249	0.6	*127	2.4	*197	1.5
Август	II	757	0	*76	3.9	*77	5.2
	III	—	—	—	—	883	1.1
		2144	0.3	1021	2.7	—	—
Сентябрь	I	—	—	750	2.4	—	—

*В пробе преобладали остракоды рода *Iliocypris*, N – количество раков в пробе.

табл. 1), вероятнее всего, на равнинных участках в низовьях рек Ледовитоморского бассейна также складываются условия для длительного существования очагов инвазии. В качестве косвенных признаков обилия остракод в реках Чукотки можно упомянуть данные о питании сиговых рыб, в котором эта группа раков имеет заметную долю (Черешнев и др., 2002). Помимо чира и сига-пыжьяна, выполняющих роль основных дефинитивных хозяев, в паразитарную систему *N. baueri* могут включаться иные виды рыб. По коллекционным материалам установлено, что созревание самок *N. baueri* происходит в других видах сиговых рыб, обитающих в Азии, таких как муксун, ряпушка, тугун, сиг-востряк, валец. Кроме того, в щуках из низовьев Оби также отмечены зрелые самки этого скребня.

В верховье Колымы, в рр. Буянда и Колыма возле пос. Среднекан, где были собраны данные, *N. baueri* был обнаружен в единственном виде хозяина – сига-пыжьяна, хотя здесь обитают другие потенциальные виды дефинитивных хозяев – валец и щука. Показатели инвазии в популяциях пыжьяна, обитающих в бассейне верхней Колымы, демонстрируют низкий уровень численности скребня (табл. 4).

различном количестве присутствовали ракушковые раки из родов *Cyclocypris*, *Cypria*, *Cypriopsis* и *Candona*. Только в одной пробе из протоки Желтая были найдены 453 остракоды рода *Candona*, в пробах из остальных биотопов они присутствовали единичными особями. В них не было обнаружено личинок *N. baueri*, однако в коллекции препаратов из сборов 1994 г. В. П. Никишина и С. А. Леонова, сделанных от сигов-пыжьянов, выловленных в этом местообитании в августе, были найдены ювенильные скребни, близкие по организации к цистиканту. Это свидетельствует о том, что именно в этом биотопе происходило заражение скребнями и, по всей видимости, здесь располагается очаг инвазии. Совершая нерестовые миграции в конце сентября – начале октября, сига-пыжьяны выходят в основное русло реки, где и остаются зимовать (Черешнев и др., 2002). Вероятно, часть скребней переживает зимовку вместе с дефинитивными хозяевами и, таким образом, в новом сезоне возобновляется жизненный цикл паразита в местах нагула рыб, где в достаточном количестве присутствуют промежуточные хозяева.

Таблица 4. Экстенсивность (ЭИ) и интенсивность (ИИ) инвазии дефинитивного хозяина *N. baueri* в бассейне верхней Колымы

Table 4. Prevalence and intensity of infection of *N. baueri* in the definitive host in the upper reaches of the Kolyma River

Место сбора	Сиг-пыжьян		Источник данных
	ЭИ, %	ИИ	
р. Колыма, пос. Среднекан	29	1–11	Журнал вскрытий: СГЭ, 1969 г.
р. Буянда, пос. В. Буянда	18	1–4	Никишин, Леонов, 2000
р. Буянда, пос. В. Буянда	28	1–4	Собственные сборы (сентябрь 2004 г.)

Во время проведения исследований на р. Буянда за четыре сезона только в 2004 г. была получена репрезентативная выборка сигов. Из 47 вскрытых нами рыб, выловленных в сентябре этого года, были извлечены всего 24 особи взрослых скребней. В выборке преобладали самки в соотношении 3:1. При этом 7 из 16 взрослых самок крупного размера (8.4–12 мм) не были оплодотворены, поскольку в кишечнике рыб отсутствовали самцы. За период работ в 2003–2006 гг. не удалось обнаружить зараженных промежуточных хозяев скребня. Были обследованы различные биотопы, расположенные в мелководных заливах и протоках со слабым течением, с целью выявить фауну остракод. На участке русла р. Буянда длиной около 70 км между 62°14' 56" и 62°33' 23" с. ш. были собраны 23 пробы бентоса. В сборах в

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты наблюдений, сделанных в разные периоды, свидетельствуют о том, что в низовье р. Чаун на западе Чукотки в течение длительного времени в обоих видах основных дефинитивных хозяев – чира и сига-пыжьяна – сохраняется высокий уровень инвазии скребня *N. baueri* и, соответственно, высокая численность его популяций. Признаками постоянного пополнения популяции и динамического равновесия между поступлением и убылью особей гельминта являются значительное содержание в имагинальной гемипопуляции ювенильных особей и равное соотношение самцов и самок, отмеченные в течение летнего сезона. Равнинный характер реки и меандрирование русла создают благоприятные условия для существования многочисленных продуктивных биотопов, населенных в изобилии

промежуточными хозяевами скребня и пригодных для циркуляции инвазии *N. baueri*. Напротив, в верхних участках бассейна Колымы можно констатировать постоянно низкий уровень зараженности рыб, причем из имеющегося набора видов облигатных дефинитивных хозяев инвазия установлена только в одном из них, а именно в сиге-пыжьяне. Кроме того, возрастной состав скребней и присутствие в выборках взрослых неоплодотворенных самок служат показателями редкости случаев заражения хозяев. Эти данные согласуются с результатами обследования фауны остракод в районе работ, где выявлено единственное местообитание, в котором присутствует подходящая в качестве промежуточных хозяев группа из рода *Candona*, хотя виды из этой группы, которые могут служить промежуточными хозяевами для скребня, относятся к широко распространенным и часто встречающимся (Семенова, 2007). Таким образом, основная причина, приводящая к различию в численности популяций скребня, существующих в нижних и верхних участках бассейнов рек, очевидно, заключается в сокращении числа биотопов, где промежуточные хозяева могут в массе развиваться. Соответственно уменьшается и вероятность возникновения очага инвазии.

Хотя объем данных о зараженности *N. baueri* в других частях ареала ограничен, все же имеются сведения о достаточно высоких показателях инвазии, которые были отмечены в низовьях Оби и Лены (Петрушевский и др., 1948; Бауер, 1948б). С большой долей уверенности можно предполагать, что в нижних участках сибирских рек Ледовитоморского бассейна, так же как в р. Чаун, складываются условия, оптимальные для реализации жизненного цикла и стабильного существования популяций скребня. Факты, указывающие на участие в питании сигов-бентофагов ракушковых раков, известны по исследованиям рыб в дельте Лены и низовье Колымы, в то время как в среднем течении Колымы остракоды среди кормовых объектов не обнаружены (Половова, 1970). По всей видимости, эти обстоятельства определяют расположение основной части ареала *N. baueri* в субарктических районах Азии.

Возможно, распределение каждого вида акантоцефалов внутри ареала имеет свои особенности. Сравнивая распространение фоновых видов скребней рыб в Европе и не найдя общих закономерностей, К. Кеннеди (Kennedy, 2006) пришел к выводу о том, что численность любого из них в отдельных местообитаниях на этом континенте может быть как высокой, так и низкой в течение длительного времени. Результаты наших исследований показали, что на Северо-Востоке Азии *N. baueri* связан преимущественно с речными биотопами (Михайлова, 2015; Атрашкевич и др., 2016). Исходя из этого, можно предположить,

что во всех речных бассейнах, в которых отмечен этот вид, в соответствии с изменением геологических условий в верхних участках русла, его популяции становятся редкими. Хотя имеются сообщения об обнаружении *N. crassus* в южных районах Сибири (Пугачев, 2004) и на юге Дальнего Востока (Ермоленко и др., 2013), в настоящее время нет возможности представить достоверные сведения о распространении *N. baueri* в этих регионах, поскольку в музеях отсутствуют коллекционные материалы. Таким образом, для того, чтобы определить южную границу ареала *N. baueri* и получить представление о его численности у этого предела, необходимы новые фаунистические исследования скребней рыб в истоках сибирских рек и Приморье.

Автор приносит благодарность всем коллегам – сотрудникам ИБПС ДВО РАН (Магадан), гельминтологические сборы которых являются основанием представленной работы, а также Н. А. Самойловской, А. С. Москвину и О. С. Хасановой за предоставление возможности изучить препараты, хранящиеся в ЦГМ ВНИИП и ГМ ЦП ИПЭЭ РАН. Также автор выражает искреннюю признательность рецензентам, замечания которых позволили доработать и улучшить рукопись.

Работа выполнена в рамках научных проектов по госзаданиям АААА-Б17-217012740045-3 и АААА-А17-117012710031 (ИБПС ДВО РАН).

ЛИТЕРАТУРА

- Атрашкевич Г. И., Михайлова Е. И., Орловская О. М., Поспехов В. В. Биоразнообразие скребней рыб пресных вод Азиатской Субарктики // Паразитология. 2016. 50 (4). С. 263–290.
- Бауер О. Н. Исследование паразитов и болезней рыб в водоемах Ледовитоморской провинции // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). 1976. С. 4–12.
- Бауер О. Н., Гусев А. В. Паразитофауна рыб Палеарктики и Неарктики. Сходства и различия // Паразитологический сборник. 1969. Т. 24. С. 30–48.
- Бауер О. Н. Паразиты рыб р. Енисей // Известия ВНИОРХ. 1948а. Т. 27. С. 97–156.
- Бауер О. Н. Паразиты рыб р. Лены // Там же. 1948б. Т. 27. С. 157–174.
- Бауер О. Н. 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. 1990. Т. 24 (6). С. 542–543.
- Бауер О. Н., Скрябина Е. С. Тип скребни – Acanthocephales // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1987. Т. 3. С. 311–339.
- Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб: руководство по изучению. Л. : Наука, 1985. 121 с.
- Догель В. А. Значение паразитологических данных для решения зоогеографических вопросов // Зоол. журн. 1947. Т. 26. С. 481–492.
- Догель В. А. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб // Основные проблемы паразитологии рыб. Л. : Изд-во Ленинград. ун-та, 1958, С. 9–54.

Ермоленко А. В., Мельникова Ю. А., Беспрозванных В. В., Надточий Е. В. Паразиты животных и человека юга Дальнего Востока. Ч. 3. Цестоды и скребни. Владивосток : Дальнаука, 2013. 156 с.

Кеннеди К. Экологическая паразитология. М. : Мир, 1978. 230 с.

Михайлова Е. И. Скребни рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae) северо-восточной Азии (таксономия, зоогеография, экология) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2015. 22 с.

Михайлова Е. И., Атрашкевич Г. И. *Neoechinorhynchus baueri* sp. n. (Eoacanthocephala: Neoechinorhynchidae) – паразит пресноводных рыб Северной Азии // Паразитология. 2019 (В печати).

Никишин В. П., Леонов С. А. Гельминты промысловых рыб бассейна Буюнды : препринт. Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2000. 78 с.

Петрушевский Г. К., Мосевич М. В., Щупаков И. Г. Фауна паразитов рыб рек Оби и Иртыша // Изв. ВНИОРХ. 1948. Т. 27. С. 67–96.

Половова Т. П. Первые сведения по питанию некоторых рыб бассейна среднего течения р. Колымы // Изв. ТИНРО. 1970. Т. 71. С. 249–257.

Пугачев О. Н. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи // Тр. ЗИН. 2004. Т. 304. 248 с.

Пугачев О. Н. Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока Азии. Л. : Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1984. 155 с.

Реймерс Н. Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). М. : Журнал «Россия Молодая», 1994. 367 с.

Рудминайтене А. Ф., Рудминайтис Э. А. К гельминтофауне рыб р. Чаун // Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М. : Наука, 1979. С. 46–51.

Семенова Л. М. Каталог Ostracoda (Crustacea) пресных водоемов России и сопредельных государств. Н. Новгород : Вектор-Тис, 2007. 148 с.

Скрябина Е. С. Морфологическая изменчивость скребней рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae), паразитирующих у рыб Ледовитоморской провинции в пределах СССР // Паразитология. 1978. 12 (6). С. 512–521.

Скрябина Е. С. Эндогельминты рыб нижнего течения реки Чаун // Паразитические организмы северо-востока Азии. Владивосток : ИБПС ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 181–186.

Трофименко В. Я. Гельминтофауна пресных вод Азиатской Субарктики : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1969. 313 с.

Черешнев И. А., Волобуев В. В., Шестаков А. В., Фролов С. В. Лососевидные рыбы северо-востока России. Владивосток : Дальнаука, 2002. 495 с.

Kennedy C. R., Berrili F., Di Cave D. et al. Composition and diversity of helminth communities in eels *Anguilla anguilla* in the River Tiber: long-term changes and comparison with insular Europe // Journal of Helminthology. 1998. Vol. 72 (4). P. 301–306.

Kennedy C. R. Ecology of the Acanthocephala. Cambridge University Press, 2006. 249 p.

Kennedy C. R., Moriarty C., 2002. Long-term stability in the richness and structure of helminth communities in eels *Anguilla anguilla* in Lough Derg, River Shannon, Ireland // Journal of Helminthology. Vol. 76 (4). P. 315–322.

Malyarchuk B., Derenko M., Mikhailova E., Denisova G. Phylogenetic relationships among *Neoechinorhynchus* species (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) from North-East Asia based on molecular data // Parasitology International. 2014. Vol. 63 (1). P. 100–107.

Поступила в редакцию 30.11.2018 г.

Поступила после доработки 25.01.2019 г.

FEATURES OF ECOLOGY OF THE THORNY-HEADED WORM *NEOECHINORHYNCHUS BAUER* MIKHAILOVA ET ATRASHKEVICH, 2019 (EOACANTHOCEPHALA: NEOECHINORHYNCHIDAE) IN THE AREA “CENTER” AND PERIPHERY

E. I. Mikhailova

*Institute of the Biological Problems of the North, Far-Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences,
Magadan*

The paper presents quantitative data characterizing the number and the biological characteristics of *N. baueri* populations in the lower and upper reaches of the Arctic basin rivers. Consistently high prevalence (83–92%) over a long period of time was noted in the lower reaches of the Chaun River (Western Chukotka), in two preferred definitive hosts: broad whitefish and Siberian whitefish. Annual variations in prevalence of intermediate hosts in the habitat were 0.3–2.1%. Populations of *N. baueri* inhabiting the Upper Kolyma basin obviously are insufficient in quantity, since prevalence of the only definitive host, Siberian whitefish, for many years did not exceed 29%. Here, no infection of *N. baueri* was discovered in the intermediate hosts, and benthos collections revealed their rare occurrence. It is assumed that the flatland pattern of the river in its lower course determines the formation of habitats containing numerous fauna of intermediate hosts and are favorable for the infection circulation. With the channel pattern changing in the foothills, the localities where the infection occurs become rare, since there are no conditions for their formation.

Keywords: Acanthocephala, *Neoechinorhynchus baueri*, intermediate hosts, definitive hosts, population, Chaun River, Upper Kolyma basin.

REFERENCES

- Atrashkevich, G. I.; Mikhailova, E. I.; Orlovskaya, O. M.; Pospelkov, V. V., 2016, Biodiversity of Acanthocephala of Fresh Water Fishes in the Asian Subarctic, *Parazitologiya*, 50, 4, 263–290 [In Russian].
- Bauer, O. N., 1948a, Fish Parasites of the Yenisei River, *Izvestiya VNIORKH*, 27, 97–156 [In Russian].
- Bauer, O. N., 1948b, Parasites of Fishes of the Lena River, *Ibid.*, 27, 157–174 [In Russian].
- Bauer, O. N., 1976, Studies of Parasites and Diseases of Fish in the Waterbodies of the Arctic Province, *Diseases and Parasites of Fishes in Arctic Sea Province (within the USSR)*, 4–12 [In Russian].
- Bauer, O. N., 1990, Book Review: Guide to the Parasites of Fishes of Canada, Ed. L. Margolis, Z. Kabata, Part III, Acanthocephala, H. P. Arai. Cnidaria. M. N. Arai. Ottawa, 1989, *Parazitologiya*, 24, 6, 542–543 [In Russian].
- Bauer, O. N.; Gusev, A. V., 1969, Parasitic Fauna of Fishes of the Palearctic and Nearctic, Similarities and Differences, *Parazitologicheskii Sbornik*, 24, 30–48 [In Russian].
- Bauer, O. N.; Skryabina, E. S., 1987, Type Acanthocephala – Acanthocephales, *Identification Guide to Parasites of Freshwater Fish of the USSR Fauna*, 3, 311–339 [In Russian].
- Bykhovskaya-Pavlovskaya, I. E., 1985, Parasites of Fishes, Study Guide, Leningrad, Nauka [In Russian].
- Chereshnev, I. A.; Volobuev, V. V.; Shestakov, A. V.; Frolov, S. V., 2002, Salmonoid Fishes in the Russian North-East, Vladivostok, Dalnauka [In Russian].
- Dogiel, V. A., 1947, Significance of Parasitological Data for Solving Zoogeographical Issues, *Zool. Zh.*, 26, 481–492 [In Russian].
- Dogiel, V. A., 1958, Parasitic Fauna and the Environment. Some Issues of the Ecology of Parasites of Freshwater Fish, *Basic Problems of the Parasitology of Fish*, Leningrad, Publishing House of Leningrad University, 9–54 [In Russian].
- Kennedy, K., 1978, Ecological Parasitology, Moscow, Mir [In Russian].
- Kennedy, C. R., 2006, Ecology of the Acanthocephala, Cambridge University Press.
- Kennedy, C. R.; Berrili, F.; Di Cave, D.; De Liberato, C.; Orecchia, P., 1998, Composition and Diversity of Helminth Communities in Eels *Anguilla anguilla* in the River Tiber: Long-Term Changes and Comparison with Insular Europe, *Journal of Helminthology*, 72, 4, 301–306.
- Kennedy, C. R.; Moriarty, C., 2002, Long-Term Stability in the Richness and Structure of Helminth Communities in Eels *Anguilla anguilla* in Lough Derg, River Shannon, Ireland, *Ibid.*, 76, 4, 315–322.
- Malyarchuk, 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.
- Mikhailova, E. I., 2015, Acanthocephalans of the Genus *Neoechinorhynchus* (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae) of Northeast Asia (Taxonomy, Zoogeography, Ecology), St. Petersburg [In Russian].
- Mikhailova, E. I.; Atrashkevich, G. I., 2019, *Neoechinorhynchus baueri* sp. n. (Eoacanthocephala: Neoechinorhynchidae) – Parasite of Freshwater Fish in North Asia, *Parazitologiya*, in Press [In Russian].
- Nikishin, V. P.; Leonov, S. A., 2000, Helminths of Commercial Fishes of the Buyunda R. basin, Preprint, Magadan, NESC FEB RAS [In Russian].
- Petrushevsky, G. K.; Mosevich, M. V.; Shchupakov, I. G., 1948, Fauna of Fish Parasites of the Ob and Irtysh Rivers, *Izvestiya VNIORKH*, 27, 67–96 [In Russian].
- Polovova, T. P., 1970, First Information on the Nutrition of Some Fishes in the Middle Reaches of the Kolyma River Basin, *Ibid.*, 71, 249–257 [In Russian].
- Pugachev, O. N., 1984, Parasites of Freshwater Fishes in Northeast Asia, Leningrad, ZIN AN USSR [In Russian].
- Pugachev, O. N., 2004, Catalog of the Freshwater Fish Parasites of North Asia. Nematoda, Acanthocephala, Hirudinea, Mollusca, Crustacea, Acari, *Proceedings of the Zoological Institute*, St. Petersburg, 304 [In Russian].
- Reimers, N. F., 1994, Ecology (Theory, Laws, Rules and Hypotheses), Moscow, Zhurnal "Rossiya Molodaya" [In Russian].
- Rudminaitene, A. F.; Rudminaitis, E. A., 1979, On the Helminth Fauna of the Chaun River Fishes, *Ecology and Morphology of Helminths of Vertebrates of Chukotka*, Moscow, Nauka, 46–51 [In Russian].
- Semenova, L. M., 2007, Catalog of Ostracoda (Crustacea) of Freshwater Reservoirs in Russia and Neighboring States, N. Novgorod, Vector-TiS [In Russian].
- Skryabina, E. S., 1975, Endohelminths of Fishes in the Lower Reaches of the Chaun River, *Parasitic Organisms of the Northeast Asia*, 181–186 [In Russian].
- Skryabina, E. S., 1978, Morphological Variability of Acanthocephalans of the Genus *Neoechinorhynchus* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae), Parasitizing in Fishes of the Arctic Province within the USSR, *Parazitologiya*, 12, 6, 512–521 [In Russian].
- Trofimenko, V. Ya., 1969, Helminth Fauna of Fresh Waters in the Asian Subarctic, Abstr. Dis. Cand. Sci. (Biol), Moscow [In Russian].
- Yermolenko, A. V.; Melnikova, Ju. A.; Besprozvannykh, V. V.; Nadtochy, E. V., 2013, Parasites of Animals and the Man in the Southern Far East, Part 3, Cestoda and Acanthocephala, Vladivostok, Dalnauka [In Russian].