

УДК 571.895.133:597(571)

***NEOECHINORHYNCHUS BAUERI* SP. N. (EOACANTHOСЕРНАLА:
NEOECHINORHYNCHIDAE) – ПАРАЗИТ ПРЕСНОВОДНЫХ
РЫБ СЕВЕРНОЙ АЗИИ**

© 2019 г. Е. И. Михайлова, Г. И. Атрашкевич

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

Поступила 20.06.2018 г.

Приводится описание нового вида *Neoechinorhynchus baueri* sp. n. от сиговых рыб (Coregonidae) Северо-Востока России. В состав вида включены акантоцефалы с близкими по размеру апикальными и медианными крючьями, корни которых снабжены корнями с передними выростами, ранее относившиеся в Северной Азии к виду *N. crassus* Van Cleave, 1919. Скребни, у которых крючья в двух верхних рядах тоже примерно равны по длине, но их корни не имеют передних выростов, отнесены к виду *N. tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949. Рассмотрены морфологические и экологические отличия нового вида от *N. crassus* и особей *N. tumidus* из азиатских популяций.

Ключевые слова: акантоцефалы, *Neoechinorhynchus baueri* sp. n., сиговые рыбы, арктический голец, Азиатская Субарктика, Северная Азия.

DOI: 10.1134/S0031184719010046

Изучение скребней рода *Neoechinorhynchus* в субарктических районах Азии началось с исследований О. Н. Бауера. Ему принадлежит первая регистрация всех обнаруженных неоэхиноринхов в качестве одного вида *N. rutili* (Müller, 1780) (Бауер, 1948), также как последующее дополнение регистрацией вида *N. crassus* Van Cleave, 1919 (Бауер, 1953), а затем и сомнения в правильности такого определения. В своей поздней публикации Бауер (1990) привел соображения в пользу отнесения обитающего в сибирских реках скребня, ставшего известным в отечественной литературе как *N. crassus*, к другому виду *N. tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949.

Следует отметить, что принадлежность коллекционных экземпляров скребней от рыб, распространенных в Сибири, к виду *N. tumidus* в свое время была установлена и другими исследователями. К таким выводам пришли В. И. Петроченко (1956) при определении материалов из Оби, собранных 70-ой Союзной гельминтологической экспедицией (СГЭ) 1929 г. возле г. Обдорска (Центральный гельминтологический музей Всероссийского научно-исследовательского института гельминтологии им. К. И. Скрябина (ЦГМ ВНИИП); Л. В. Филимонова и Н. И. Суменкова, определявшие червей в сборах 302-ой Якутской СГЭ 1957 г. в р. Лене и В. Я. Трофименко, работавший в составе Енисейской СГЭ 1963 г. (Гельминтологический Музей Центра паразитологии

Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (ГМ ЦП ИПЭЭ РАН). В дальнейшем Трофименко (1969) обнаружил различие в строении корней апикальных и медианных крючьев у изученных им скребней и заключил, что найденный признак разделяет виды *N. crassus* и *N. tumidus*. Позднее в известной ревизии Е. С. Скрыбина (1978) пришла к выводу, что *N. tumidus* является младшим синонимом *N. crassus*. Итоги отечественных исследований, касавшихся этих скребней, обобщены в работах О. Н. Пугачева (1984, 2004).

Новые факты, полученные на основе молекулярно-генетического анализа, свидетельствуют об отсутствии американского вида *N. crassus* в фауне скребней рыб Северо-Востока Азии (Malyarchuk et al., 2014). Очевидно, что в Азии существуют две формы, имеющие морфологическое сходство с *N. tumidus* и друг с другом. Исследование генома азиатских форм выявило их близость и на молекулярном уровне, показав при этом высокую степень отличия от *N. crassus*: на участке 18S рРНК нуклеотидные последовательности обеих форм оказались идентичными, при том что генетическая дистанция от *N. crassus* составила 1.48 %. В митохондриальном геноме между азиатскими формами на участке первой субъединицы цитохром-с-оксидазы (*cox 1*) невысокая дивергенция (9.5 %) была обнаружена. По сравнению с другими видами рода, обитающими на северо-востоке Азии, ее уровень вдвое ниже (Malyarchuk et al., 2014). Тем не менее, в разных популяциях скребней, обитающих на Северо-Востоке, проявляется обнаруженное Трофименко (1969) различие в строении корней хоботковых крючьев, и можно утверждать, что этот признак четко разделяет упомянутые формы.

Кроме того, уже стало ясно, что эти две формы скребней приурочены к биотопам с различными экологическими условиями, в которых каждая достигает высокой популяционной численности (Михайлова, 2015; Атрашкевич и др., 2016). Одна из форм связана с речными руслами, точнее с их участками, где наблюдается слабое течение и в бентосе формируется богатая фауна ракушковых раков (*Ostracoda*). В подобном биотопе исследован жизненный цикл этой формы скребней, найдены промежуточные хозяева – остракоды рода *Candona*, выявлены виды сиговых рыб, служащие основными облигатными дефинитивными хозяевами (Атрашкевич, Орловская, 1986; Михайлова, Атрашкевич, 1996; Михайлова, 2015; Атрашкевич и др., 2016). Вторая форма скребней отмечена нами только у рыб в горных озерах тектонического и ледникового происхождения, где ихтиофауна представлена, главным образом, жилыми формами арктического гольца *Salvelinus alpinus* s. l. (Михайлова, 2015; Атрашкевич и др., 2016). Промежуточный хозяин скребней в этих озерах до сих пор не обнаружен. Остракоды в их бентосе встречаются исключительно редко, также экспериментально установлено, что в раках, принадлежащих к этому отряду, личиночное развитие паразита не происходит (Михайлова, 2010; 2018).

Таким образом, возникла необходимость определить таксономический статус каждой из близкородственных форм. Полагаем, что отсутствие общих промежуточных хозяев в жизненных циклах паразитов является одним из важных признаков их видовой самостоятельности. Подобного рода расхождения признаны убедительным аргументом при обсуждении систематического положения среди акантоцефалов, в том числе, и на уровне рода (Nickol et al., 1999; García-Varela, Pérez-Ponce de León, 2008).

Отсутствие сведений о форме корневых пластинок крючьев в первоописании *N. tumidus* так же, как сообщений о находках его промежуточных хозяев в Северной

Америке не позволяет однозначно соотнести этот вид с одной из азиатских форм. Однако совокупность фактов его регистрации в Америке свидетельствует о приуроченности вида к разного рода озерам. Опираясь на экологическое предпочтение паразитов, мы склонны отнести форму скребней, обнаруженную в озерах на северо-востоке Азии к виду *N. tumidus*. При этом хорошо знакомую отечественным гельминтологам речную форму, известную под именем *N. crassus*, мы выделяем в качестве нового вида *N. baueri* и приводим его подробное описание. Следует также добавить, что коллекционные материалы, с которыми работали предшественники, происходят из низовьев рек Сибири и Чукотки. Сравнение червей из разных популяций продемонстрировало их единообразие во всех субарктических регионах, что было показано Скрыбиной (1978) на основании анализа морфометрических данных. К сожалению, коллекция О. Н. Бауера не сохранилась и значительная часть коллекционных экземпляров из сборов других СГЭ также утрачена или не имеет качества, пригодного для таксономического описания. При этом большая коллекция скребней рода *Neoechinorhynchus* собрана сотрудниками лаборатории экологии гельминтов ИБПС ДВО РАН на северо-востоке России и хранится в лаборатории, что определило источник типовой серии для описания *N. baueri* sp. n.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для описания нового вида послужили сборы скребней от двух видов сиговых рыб (Coregonidae): сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1789) и чира *C. nasus* (Pallas, 1776), добытых в р. Чаун (Северо-западная Чукотка) в окрестностях Чаунского биологического стационара Института биологических проблем Севера ДВО РАН (68°46' с. ш., 170°33' в. д.) за период 1983–1990 гг. Кроме этого, таксономические данные получены по выборкам скребней из р. Анадырь (64°41' с. ш., 170°24' в. д.), из оз. Рыбное (67°19' с. ш., 169°20' в. д.), с участка верхнего течения р. Колымы (63°27' с. ш., 152°26' в. д.), из озер Лыдистое (61°00' с. ш., 148°35' в. д.), Энгтери (61°10' с. ш., 153°54' в. д.) и Мак-Мак (59°57' с. ш., 152°06' в. д.). Также изучены коллекционные материалы из сборов СГЭ: 1929 г. (р. Обь); 1956, 1957 гг. (р. Лена); 1963 г. (р. Енисей); 1956, 1969, 1970 гг. (р. Колыма); 1974 г. (р. Обь), хранящиеся в ЦГМ ВНИИП и ГМ ЦП ИПЭЭ РАН (Москва).

Извлечение и фиксация червей были проведены по стандартным методикам. Все скребни сохранялись в 70° этаноле, за исключением влажных препаратов в Музее гельминтологии ВНИИП, которые содержатся в растворе формалина. Для изучения морфологии и измерений были изготовлены временные препараты скребней, просветленных в глицерине. Микроскопические исследования проведены при помощи светового микроскопа Carl Zeiss AXIO Imager.D1, рисунки также сделаны с изображений, полученных на этом микроскопе. В приведенных величинах длина тела представляет собой длину метасомы без учета хоботка и шейки. Длина хоботка и крючьев измерена в соответствии с принятыми стандартами (Петроченко, 1956). Измерение зрелых яиц проводилось после их извлечения из полости тела самки, для чего были использованы дополнительные экземпляры из тех же выборок, что и особи, выделенные в типовую серию. Типовые экземпляры представлены взрослыми особями. Все размерные характеристики приведены в микрометрах, кроме размеров тела и лемнисков, что особо отмечено в тексте. В описании указаны предельные значения измеренного параметра в выборке и среднее значение в скобках. В таблицах с количественными данными ис-

пользованы стандартные статистические показатели: ошибка среднего значения и коэффициент вариации (в процентах).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Описание *Neoechinorhynchus baueri* sp. n.

Синонимы: *N. crassus* Van Cleave, 1919 sensu Trofimenko, 1969; *N. crassus* Van Cleave, 1919 sensu Skrjabin, 1978; *N. crassus* Van Cleave, 1919 sensu Pugachev, 1984.

Типовые дефинитивные хозяева: сиг-пыжьян *C. lavaretus pidschian* (Gmelin, 1789) и чир *C. nasus* (Pallas, 1776). Экстенсивность их инвазии (ЭИ) 83 и 85 %, интенсивность инвазии (ИИ) 1–62 и 1–130 соответственно.

Другие виды дефинитивных хозяев в типовом местонахождении: обыкновенный голянь *Phoxinus phoxinus* (L., 1758), тонкохвостый налим *Lota lota leptura* Hubbs et Schultz, 1941, полярная камбала *Liopsetta glacialis* (Pallas, 1776), четырехрогий керчак *Myoxocephalus quadricornis* (L., 1758).

Промежуточные хозяева: в природе – *Candona harmsworthi* Scott, 1899 и *Candona* spp., не определенные до вида [в первом упоминании (Атрашкевич, Орловская, 1986) название ошибочно указано как *C. hamworthi*]; в эксперименте – *C. candida*, *C. levanteri*, *C. cf. pedata*. В типовом местонахождении зараженность (ЭИ) остракод в течение летнего сезона варьирует в пределах 0.1–2.7 %.

Локализация в дефинитивном хозяине: кишечник.

Типовое местонахождение: р. Чаун в районе Чаунского биологического стационара ИБПС ДВО РАН (68°46' с. ш., 170°33' в. д.).

Типовой материал. Голотип № 1296, аллотип № 1297 и паратипы (40 экз.) № 1295 депонированы в ГМ ЦП ИПЭЭ РАН (Москва).

Этимология. Вид назван в честь выдающегося русского паразитолога Олега Николаевича Бауера, которому принадлежат первые сведения о скребнях пресноводных рыб в Азиатской Субарктике.

Общая характеристика. Скребни средних размеров, при жизни белого цвета, обладают всеми характерными признаками рода *Neoechinorhynchus*. Тело червей обоего пола имеет веретенообразную форму (рис. 1 а, б). Толщина стенки тела увеличивается от переднего конца к заднему, с вентральной стороны она несколько меньше, чем с дорсальной. В тегументе скребней присутствует шесть гигантских ядер: одно на вентральной стороне и пять на дорсальной. Хоботок округлый, его ширина превосходит длину. Шейка короткая, чаще всего конической формы. 18 хоботковых крючьев располагаются шестью спиральными рядами, в каждом из которых апикальный и медианный крючки, имея примерно равную величину, намного превосходят базальный. Наиболее мощные апикальные крючья имеют хорошо выраженные корни, имеющие передние выросты (рис. 1 е). Корни медианных крючьев также снабжены подобными выростами (рис. 1 ж). Более тонкие базальные крючья имеют слабо выраженный корень округлой формы (рис. 1 з). Хоботковое влагалище, состоящее из одного слоя мышечных волокон, крепится в основании хоботка. На дорсальной и вентральной его сторонах имеются мышечные образования небольшого размера (рис. 1 г) – «para-gesectacle structure» (Amin et al., 2002), представляющие собой рудимент еще одной мускульной оболочки влагалища (Herlin, Taraschewsky, 2017); эта структура является новым признаком в диагностике скребней. Церебральный ганглий располагается на дне хоботкового влагалища. Парные, жгутовидные лемниски хорошо развиты и

незначительно различаются по длине. Меньший лемниск содержит одно ядро, а больший – два ядра, расположенных близко друг к другу. Как правило, ядра в лемнисках выделяются в виде утолщений. Величина большего лемниска, в среднем, составляет около половины длины метасомы скребня, как у самцов, так и у самок. Органы половой системы у самцов занимают большую часть полости тела. Каждый из двух семенников сопоставим по размеру с цементной железой. Цементный резервуар снабжен двумя протоками. Мешок Сэфтигена имеется. Яйцевыводящий проток самок (рис. 1 д) короткий, включает в себя маточный колокол, сортировочный аппарат, матку и влагалище. Генитальное отверстие самок, снабженное сфинктером, расположено субтерминально и смещено на вентральную сторону (рис. 1 д). Зрелые яйца эллиптической формы (рис. 1 и), с четырьмя оболочками. На тотальных препаратах скребней тонкая наружная оболочка яиц, как правило, плохо различима внутри полости тела самки. Половой диморфизм проявляется в размерах тела взрослых скребней, хоботка и хоботковых крючьев. Наибольшие по значениям характеристики свойственны самкам.

Самец (размеры по 21 особи). Длина тела 4.0–7.2 (5.3) мм, наибольшая ширина 0.7–1.6 (1.1) мм. Толщина стенки тела в передней части метасомы составляет 10–20, в задней части достигает 85–175. Длина хоботка 120–156 (144), его ширина 162–214 (178). Длина острия апикальных крючьев 61–80 (71), медианных 59–77 (70), базальных 37–50 (45). Длина хоботкового влагалища 256–544 (422), его ширина 92–236 (168). Длина меньшего лемниска 1.5–3.1 (2.3) мм. Длина большего лемниска 1.7–3.4 (2.5) мм, его величина относительно длины метасомы 31–65 (49) %. Общая длина органов половой системы (без эвагинированной бурсы) 2.3–5.4 (3.5) мм, относительно длины тела 57–83 (65) %. Семенники продолговато-удлиненные, соприкасаются или слегка накладываются друг на друга. Длина переднего семенника 600–1480 (967) при ширине 310–600 (463). Длина заднего семенника 520–1925 (920), его ширина 310–700 (455). Длина цементной железы 500–2110 (1016), ее ширина 220–550 (361). Цементный резервуар передней частью латерально прилегает к цементной железе, его длина 200–460 (322), наибольшая ширина 140–380 (218). Длина семенного пузырька 320–600 (444), его ширина 100–230 (155). Длина мешка Сэфтигена 460–770 (626) при ширине 50–220 (91). Длина копулятивной бурсы в эвагинированном положении составляет 300–520 (378), ее ширина 240–430 (320).

Самка (размеры по 21 особи). Длина тела 5.6–9.9 (7.2) мм, наибольшая ширина 0.9–1.9 (1.3) мм. Толщина стенки тела меняется от 15–35 в передней части метасомы до 90–150 в задней. Длина хоботка 130–178 (156), его ширина 170–208 (189). Длина острия апикальных крючьев 62–85 (76), медианных 65–84 (78), базальных 43–54 (48). Длина хоботкового влагалища 164–524 (375), его ширина 100–188 (151). Длина меньшего лемниска 2.3–4.7 (3.3) мм. Длина большего лемниска 2.4–5.3 (3.7), что составляет 36–66 (52) % от длины тела. Общая длина яйцевыводящих путей 480–900 (676), относительно длины тела 7–12 (10) %. Матка больше влагалища, ее длина 175–295 (235). Длина влагалища 105–165 (132), что составляет 48–73 (57) % относительно длины матки. Вагинальный сфинктер, выдающийся в просвет матки, имеет длину 50–85 (65) при ширине 70–90 (78). Генитальный сфинктер округлый, его длина 40–90 (64) и ширина 60–105 (77). 50 экз. зрелых яиц, выделенных из полости тела самок, не включенных в типовую серию, имеют размеры 38–45 (42) × 23–27 (25). Размеры кератинсодержащей внутренней оболочки яиц («hard shell» по Van Cleave et Bangham, 1949), хорошо видимой сквозь стенку тела, составляют 35–40 (37) × 18–21 (20).

Таксономические сведения о скребнях *N. baueri* sp. n. из других географических популяций

В проведенном ранее генетическом анализе (Malyarchuk et al., 2014) в качестве материала были использованы особи из популяций *N. baueri* sp. n., обитающих на Чукотке и в бассейне верхней Колымы. В дополнение к морфологическому описанию червей из чаунской популяции мы приводим данные о размерных характеристиках основных диагностических признаков из трех других исследованных популяций (табл. 1).

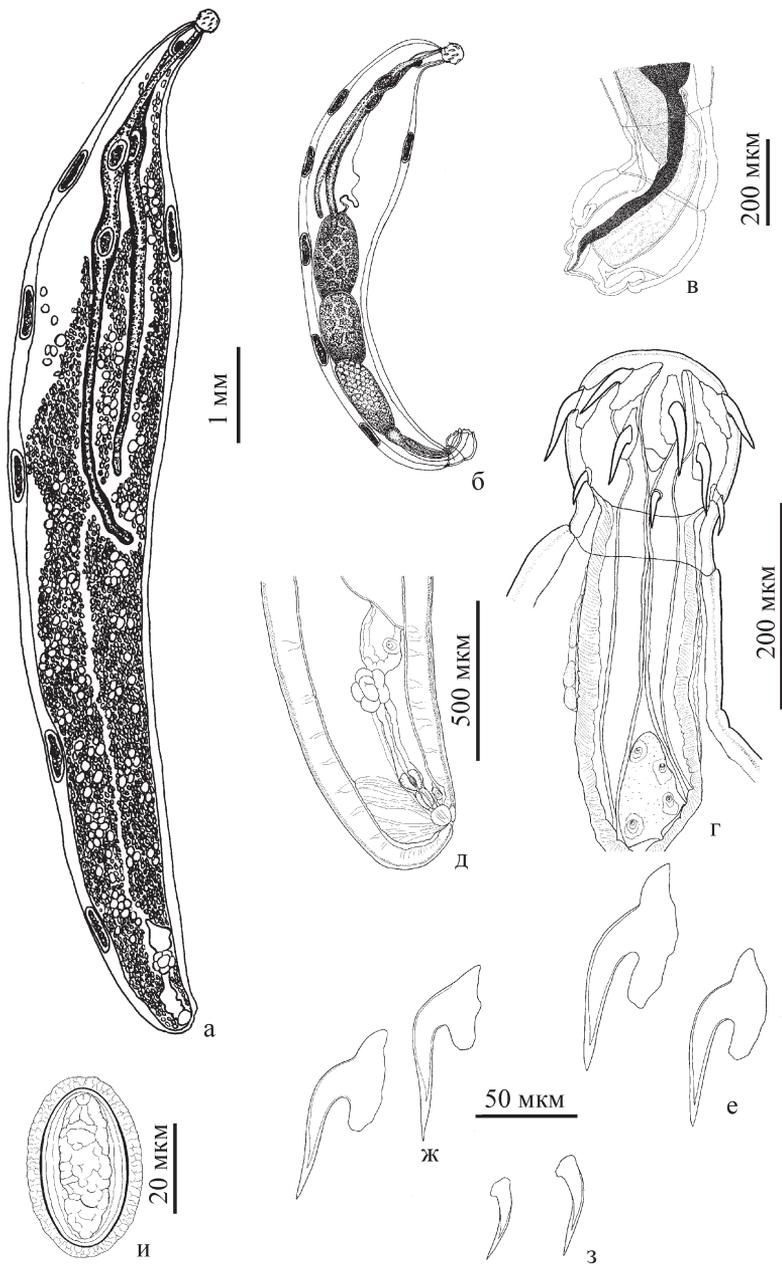


Рис. 1. *Neoechinorhynchus baueri* sp. n. (а-и).

а – самка (голотип); б – самец (аллотип); в – задний конец самца с эвагинированной бурсой;
 г – хоботок и хоботковое влагалище (аллотип); д – задний конец самки; е – апикальные крючья;
 ж – медианные крючья; з – базальные крючья; и – зрелое яйцо.

Таблица 1. Размерные характеристики (мкм) диагностических признаков *N. baueri* sp. n. из разных географических популяций. N — количество экземпляров

Пол	N	Длина тела, мм	Хоботок		Длина крючьев		
			Длина	Ширина	апикальных	медианных	базальных
Оз. Рыбное							
самцы	15	5.7–9.3 (7.1 ± 0.3)	124–148 (139 ± 2.4)	160–188 (176 ± 2.2)	64–80 (72 ± 0.9)	65–78 (71 ± 0.6)	38–52 (45 ± 0.8)
самки	15	6.4–21.7 (12.4 ± 1.2)	144–170 (154 ± 2.1)	182–220 (198 ± 2.5)	68–90 (79 ± 1.1)	64–82 (75 ± 0.8)	44–54 (49 ± 0.7)
Р. Анадырь							
самцы	6	4.5–8.2 (5.9 ± 0.5)	120–130 (126 ± 2.0)	162–206 (181 ± 7.2)	70–80 (74 ± 1.1)	64–76 (69 ± 1.2)	42–50 (45 ± 1.1)
самки	15	3.8–12.0 (7.1 ± 0.7)	140–168 (155 ± 2.2)	160–210 (187 ± 3.7)	70–88 (77 ± 0.8)	70–80 (75 ± 0.5)	42–56 (50 ± 0.6)
Бассейн верхнего течения р. Колымы							
самцы	13	4.1–6.7 (5.2 ± 0.3)	133–154 (141 ± 2.5)	170–204 (184 ± 4.3)	66–82 (73 ± 0.8)	64–75 (71 ± 0.6)	40–52 (46 ± 0.7)
самки	15	4.0–16.7 (9.1 ± 0.8)	132–168 (147 ± 2.7)	160–204 (181 ± 3.8)	68–88 (74 ± 0.8)	61–78 (71 ± 0.6)	38–52 (47 ± 0.7)
Р. Чаун (типовая серия)							
самцы	21	4.0–7.2 (5.3 ± 0.2)	120–156 (144 ± 1.9)	162–214 (178 ± 2.8)	61–80 (71 ± 0.7)	59–77 (70 ± 0.6)	37–50 (45 ± 0.5)
самки	21	5.6–9.9 (7.2 ± 0.3)	130–178 (156 ± 2.7)	170–208 (189 ± 2.0)	62–85 (76 ± 0.6)	65–84 (78 ± 0.4)	43–54 (48 ± 0.4)

Поскольку главным отличительным признаком в анатомии *N. baueri* sp. n. остается форма корневой пластинки апикальных и медианных хоботковых крючьев, целесообразно продемонстрировать сходство этого признака у червей из чаунской популяции и особей из районов, расположенных западнее типового местонахождения (рис. 2 а–в).

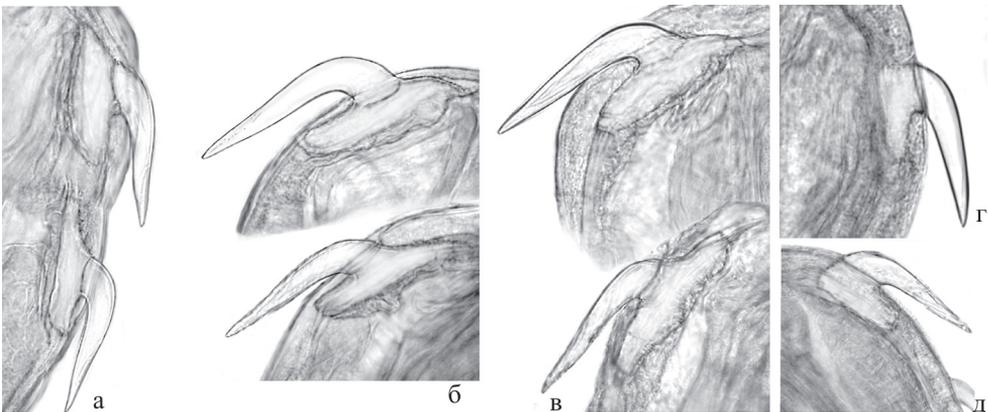


Рис. 2. Апикальные и медианные крючья *N. baueri* sp. n. (а–в) и *N. tumidus* (г, д) из разных географических популяций Северной Азии.

а – р. Лена; б – р. Обь; в – р. Чаун; г – апикальный крючок (оз. Мак-Мак); д – медианный крючок (оз. Энгтери).

Дифференциальный диагноз

Ревизия рода *Neoechinorhynchus* (Amin, 2002), в которой проведен анализ таксономических описаний всех известных к тому времени представителей, содержит ключ для определения 88 валидных видов. Пользуясь таблицей Амина (Amin, 2002), составленной на основании значимых диагностических признаков, можно аргументированно отделить заведомо несходные по морфологии виды и сосредоточить внимание на сравнении с близкими.

По соотношению длины хоботковых крючьев и размерам тела *N. baueri* sp. n. имеет сходство только с *N. crassus* и *N. tumidus*, к которым его в разные периоды относили отечественные исследователи.

Цилиндрическая форма тела с почти параллельными сторонами, характерная для *N. crassus*, отделяет его от *N. tumidus* и *N. baueri* sp. n., которые имеют форму тела веретенообразную с наибольшим расширением в передней части. Кроме того, *N. crassus* имеет хоботок, длина которого превышает ширину. Для *N. baueri* sp. n. характерен хоботок иных пропорций – его ширина существенно больше длины. Длина апикальных крючьев *N. crassus*, приведенная в первоописании, составляет 94–100 мкм (Van Cleave, 1919), и значительно превышает размеры таковых у *N. baueri* sp. n. (61–90 мкм).

В первоописании *N. tumidus* размерные характеристики хоботка и крючьев представляют собой данные о минимальных и максимальных значениях измеренных величин. В нем не имеется указаний на присутствие и форму корней хоботковых крючьев. Также нет описания строения зрелых яиц или их рисунка, приведены только размеры их внутренней твердой оболочки (Van Cleave, Bangham, 1949). Таким образом, ввиду отсутствия сведений о дифференцирующих признаках в описании американских особей *N. tumidus*, сравнение *N. baueri* sp. n. проведено с особями *N. tumidus* из популяций Северо-восточной Азии, исследованных нами. Особи *N. tumidus* представлены из трех удаленных друг от друга озер Магаданской области: Лыдистое, Мак-Мак и Энгтери.

Основным признаком, который позволяет различить эти два вида, является форма корневых пластинок апикальных и медианных крючьев: корневые пластинки *N. baueri* sp. n. имеют передний вырост, у *N. tumidus* такой вырост отсутствует. Отличие по этому признаку демонстрируют фотографии отдельных крючьев скребней из разных популяций на рисунке 2, а также рисунки крючьев и фотографии хоботков особей из р. Чаун и оз. Лыдистого (рис. 3).

Размеры хоботка и крючьев скребней *N. tumidus* в популяциях из разных озер (табл. 2) меньше, чем таковые во всех изученных выборках *N. baueri* sp. n.

Еще одно важное отличие дифференцируемых скребней проявляется в размерах яиц: у *N. baueri* sp. n. они меньше, чем у *N. tumidus*. Зрелые яйца *N. tumidus* имеют более широкое пространство между тонкой наружной и внутренней кератинсодержащей оболочкой по сравнению с яйцами *N. baueri* sp. n. (рис. 4). Разница составляет 2–3 мкм, что определяет больший размер яиц *N. tumidus* в наших выборках. В оригинальном описании вида *N. tumidus* авторы привели размеры только внутренней оболочки, назвав ее твердой оболочкой «hard shell» (Van Cleave, Bangham, 1949). И, как можно видеть (табл. 3), указанные ими величины не существенно отличаются от наших данных для двух других форм.

Таблица 2. Размерные характеристики (мкм) диагностических признаков *N. tumidus* из разных географических популяций. N – количество экземпляров

Пол	N	Длина тела, мм	Хоботок		Длина крючьев		
			Длина	Ширина	апикальных	медианных	базальных
Оз. Лыдистое							
самцы	15	2.9–6.2 (4.1 ± 0.2)	106–130 (115 ± 1.7)	138–164 (151 ± 2.0)	48–58 (52 ± 0.7)	44–54 (49 ± 0.5)	30–40 (34 ± 0.5)
самки	15	4.7–8.7 (6.2 ± 0.3)	112–144 (130 ± 2.3)	154–176 (164 ± 1.7)	50–64 (56 ± 0.6)	50–58 (53 ± 0.4)	32–40 (36 ± 0.4)
Оз. Мак-Мак							
самцы	15	3.1–5.5 (4.0 ± 0.2)	108–146 (132 ± 2.6)	121–162 (145 ± 3.8)	50–68 (59 ± 0.8)	46–66 (55 ± 0.8)	30–46 (40 ± 0.6)
самки	15	5.0–7.8 (6.0 ± 0.2)	126–171 (143 ± 4.2)	156–192 (169 ± 3.0)	50–72 (65 ± 0.8)	60–70 (65 ± 0.4)	40–50 (45 ± 0.5)
Оз. Энгтери							
самцы	15	3.3–6.32 (5.2 ± 0.2)	128–156 (142 ± 2.2)	160–190 (178 ± 2.5)	52–72 (64 ± 0.8)	54–68 (59 ± 0.5)	34–44 (40 ± 0.5)
самки	15	6.2–11.5 (7.9 ± 0.3)	134–160 (148 ± 2.4)	170–190 (182 ± 1.5)	54–74 (64 ± 0.7)	48–68 (61 ± 0.7)	38–50 (43 ± 0.5)

Таблица 3. Размеры (мкм) зрелых яиц *N. baueri* sp. n. и *N. tumidus*: диапазон, среднее значение с ошибкой, коэффициент вариации

Местонахождение	N	Размеры яиц по внутренней оболочке		Размеры яиц с наружной оболочкой	
		Длина	Ширина	Длина	Ширина
<i>N. tumidus</i> , Северная Америка (Van Cleave, Bangham, 1949)		36–40	16–19	–	–
<i>N. tumidus</i> из озер Лыдистое, Мак-Мак, Энгтери	50	36–49	18–24	44–59	28–37
		40 ± 0.4	20 ± 0.2	51 ± 0.5	31 ± 0.3
		7 %	6 %	7 %	6 %
<i>N. baueri</i> sp. n., р. Чаун	50	35–40	18–21	38–45	23–27
		37 ± 0.2	20 ± 0.1	42 ± 0.2	25 ± 0.1
		4 %	4 %	3 %	4 %

Пропорции хоботка сходны у обоих видов: ширина хоботка больше его длины как у *N. baueri* sp. n., так и у *N. tumidus*. Однако абсолютные размеры обоих параметров хоботка, также как и длина крючьев во всех рядах у *N. baueri* sp. n. больше, чем у *N. tumidus* (табл. 4).

Хотя абсолютные размеры лемнисков не относятся к основным диагностическим признакам, отметим еще одно различие, обнаруженное у скребней из всех исследованных выборок: для самцов и самок *N. baueri* sp. n. характерны лемниски существенно большей длины по сравнению с особями *N. tumidus*. Данные о величине большего лем-



Рис. 3. Хоботок, апикальные и медианные крючья *N. baueri* sp. n. и *N. tumidus* из азиатских популяций.

а – *N. baueri* sp. n. (р. Чаун), б – *N. tumidus* (оз. Лыдстойе).

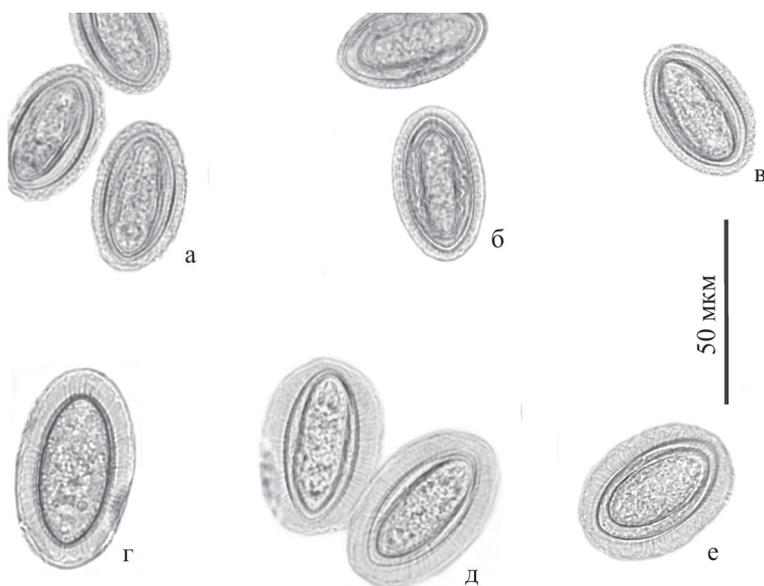


Рис. 4. Зрелые яйца *N. baueri* sp. n. (а–в) и *N. tumidus* (г–е) из азиатских популяций.

а – р. Чаун; б – р. Обь; в – р. Колыма; г – оз. Энгтери; д – оз. Лыдстойе; е – оз. Мак-Мак.

ниска приводит Скрябина (1978) в работе о морфологической изменчивости скребней р. *Neoechinorhynchus*, материалом для которой послужили гельминтологические сборы, сделанные в низовьях рек Оби, Лены и Чауна. Изучая те же сборы скребней из Оби и Лены в музейных коллекциях, мы имели возможность определить соотношение размеров лемнисков и тела скребней из этих местонахождений и получить сравнительные данные для червей из типового местообитания в р. Чаун. Аналогичные данные получены для *N. tumidus* из трех озер Магаданской области и приведены в таблице 5.

При этом следует отметить, что факторы, оказывающие влияние на степень развития лемнисков, неизвестны, также как неясна их функция. Наши данные относятся к осо-

Таблица 4. Размерные характеристики (мкм) диагностических параметров *N. baueri* sp. n. и *N. tumidus* из азиатских популяций (диапазон, среднее значение с ошибкой, коэффициент вариации)

Пол	Хоботок		Длина крючьев		
	Длина	Ширина	апикальных	медианных	базальных
<i>N. baueri</i> из популяций северо-восточной Азии (рр. Чаун, Анадырь, Колыма, оз. Рыбное) ¹					
самцы	120–156	160–214	61–82	59–78	37–52
	140 ± 1.4 (7%)	179 ± 1.7 (7%)	72 ± 0.4 (6%)	70 ± 0.3 (5%)	45 ± 0.3 (7%)
самки	130–170	160–210	62–90	61–84	38–56
	153 ± 1.4 (7%)	189 ± 1.6 (7%)	77 ± 0.4 (7%)	75 ± 0.3 (6%)	48 ± 0.3 (6%)
<i>N. tumidus</i> из популяций северо-восточной Азии (озера Лыдистое, Мак-Мак, Энгтери) ¹					
самцы	106–156	121–190	48–72	44–68	30–46
	130 ± 2.1 (11%)	159 ± 2.7 (11%)	59 ± 0.6 (10%)	55 ± 0.5 (10%)	39 ± 0.4 (10%)
самки	112–171	154–192	50–74	48–70	32–50
	140 ± 2.1 (10%)	172 ± 1.7 (6%)	62 ± 0.6 (9%)	60 ± 0.6 (10%)	42 ± 0.5 (11%)

Примечание: ¹ данные для *N. baueri* sp. n. и *N. tumidus* рассчитаны по совокупным выборкам, составленным из всех представленных в результатах.

Таблица 5. Размеры большого лемниска *N. baueri* sp. n. и *N. tumidus*: абсолютная (мм) и относительная длина (в % от длины тела). N – количество экземпляров

Место сбора	N	Длина большого лемниска	Относительная длина	N	Длина большого лемниска	Относительная длина
		Самцы			Самки	
<i>N. baueri</i> sp. n. = <i>N. crassus</i> sensu Skrjabina, 1978 (Скрябина, 1978)						
Р. Чаун	29	1.4–3.8 (2.4 ± 0.11)		26	2.4–4.8 (3.7 ± 0.10)	
Р. Обь	15	1.9–3.1 (2.5 ± 0.10)		15	2.6–4.4 (3.3 ± 0.10)	
Р. Лена	34	1.3–2.4 (1.9 ± 0.06)		22	2.2–4.9 (3.5 ± 0.12)	
<i>N. baueri</i> sp. n. по данным собственных измерений						
Р. Чаун	43	1.0–4.5 (2.7 ± 0.40)	33–87 (50 ± 7.6)	46	1.7–5.7 (3.5 ± 0.10)	34–80 (50 ± 7.4)
Р. Обь	11	1.3–2.7 (1.9 ± 0.10)	18–74 (54 ± 15.0)	18	1.3–4.1 (2.8 ± 0.20)	33–67 (49 ± 11.8)
Р. Лена	17	1.1–3.8 (2.1 ± 0.10)	38–63 (49 ± 12.1)	34	1.8–4.8 (3.4 ± 0.10)	31–68 (49 ± 8.6)
<i>N. tumidus</i> из озер Лыдистое, Мак-Мак, Энгтери						
Озера	45	1.0–2.4 (1.5 ± 0.06)	23–44 (34 ± 7.1)	45	1.1–3.0 (1.9 ± 0.06)	16–46 (30 ± 6.8)

бям *N. baueri* sp. n., извлеченным из сиговых рыб, и особям *N. tumidus*, добытых исключительно из арктических гольцов. Скребень *N. tumidus* описан от американских видов сигов (Van Cleave, Bangham, 1949), однако аналогичных данных о размере лемнисков в описании не имеется, что не позволяет оценить возможное гостальное влияние на формирование этого парного органа скребней.

Совокупность рассмотренных морфологических отличий *N. baueri* sp. n. от *N. crassus* и установленных ранее различий их генотипа (Malyarchuk et al., 2014) (в этой работе *N. baueri* sp. n. обозначен еще как *N. sp.*) свидетельствует о том, что мнение о распространении в России скребня *N. crassus* следует признать ошибочным. Полное несоответствие круга дефинитивных хозяев *N. crassus* в Америке и Азии отметил еще Бауер (1990), обосновывая свою рекомендацию пересмотреть определение этого скребня, утвердившееся в России. Возможно также, что названные виды используют разные систематические группы промежуточных хозяев. Есть данные о том, что в остракодах, которые встречаются в местообитаниях *N. crassus*, его личиночное развитие прекращается на ранних стадиях (Uglem, 1972), тогда как формирование цистакантов *N. baueri* sp. n. происходит именно в остракодах, что было установлено нашими наблюдениями в природе и подтверждено экспериментально (Атрашкевич, Орловская, 1986; Михайлова, Атрашкевич, 1996; Михайлова, 2018).

За прошедшее после первоописания *N. tumidus* время накоплены данные о его новых находках в Северной Америке (Hoffman, 1999; Muzzall, Madenjian, 2013 и др.), однако сведения по морфологии и биологии скребня при этом не пополнились. Таким образом, для сравнительного анализа скребней в пределах всего амфиберингийского ареала необходимы дополнительные морфологические и экологические данные о североамериканских представителях вида *N. tumidus*.

Наши исследования подтверждают заключение Трофименко (1969) о существовании в субарктических районах Азии двух форм червей, одну из которых мы описали в качестве нового вида *N. baueri* sp. n., а вторую, так же как он, отнесли к *N. tumidus*. Весомыми аргументами их таксономического расхождения можно считать явную приуроченность этих скребней к разным экологическим нишам и отсутствие общих промежуточных хозяев.

Имея в виду морфологическое и генетическое сходство обоих видов, исследованных в Азии, можно полагать, что *N. tumidus*, распространенный в Северной Америке, также имеет родственные связи с *N. baueri* sp. n. По нашему мнению, описанный новый вид может быть обнаружен и в Неарктике. Получение в перспективе данных о геноме американских образцов *N. tumidus* позволит судить о степени родства и дивергенции всех форм, обитающих по разные стороны Берингова пролива. Весьма вероятно, что мы имеем дело с комплексом сестринских таксонов, история расселения которых пока не выяснена.

Молекулярно-генетические методы исследования, широко применяемые в настоящее время, открыли новые возможности для установления связей в систематической иерархии, но выявили также и новые вопросы. К примеру, не найдено объяснения присутствию явных морфологических отличий у скребней, встречающихся в разных таксономических группах камбал, при совпадении нуклеотидных последовательностей в секвенированных генах (Sobecka et al., 2012). Подобный вопрос можно отнести и к случаю близкого генетического сходства *N. baueri* sp. n. и азиатских популяций *N. tumidus* (Malyarchuk et al., 2014).

Как показывает опыт исследования акантоцефалов, убедительными аргументами в разрешении сложных вопросов таксономического характера служат данные об их

биологии и экологических свойствах. Без сомнения, продолжение изучения всех звеньев жизненного цикла паразитов, как в природе, так и в эксперименте не утратило своей актуальности и с развитием новых методов биологических исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность коллегам – сотрудникам ИБПС ДВО РАН (Магадан), которые собирали материалы, позволившие осуществить настоящее исследование. Искреннюю благодарность приносим сотрудникам ВНИИП им. К. И. Скрябина Н. А. Самойловской и А. С. Москвину за предоставление возможности изучить препараты, хранящиеся в ЦГМ ВНИИП, а также О. С. Хасановой за помощь при изучении коллекции в ГМ ЦП ИПЭЭ РАН. Мы глубоко признательны О. И. Лисицкой (Институт зоологии НАН Украины, г. Киев), О. Н. Пугачеву (ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург) и С. Г. Соколову (ЦП ИПЭЭ РАН, г. Москва) за ценные советы в работе над рукописью.

Работа выполнена в рамках научных проектов по госзаданиям ААА-А-Б17-217012740045-3 и АААА-А17-117012710031 (ИБПС ДВО РАН) и при поддержке гранта РФФИ № 15-04-01418.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атрашкевич Г.И., Михайлова Е.И., Орловская О.М., Поспехов В.В. 2016. Биоразнообразие скребней рыб пресных вод Азиатской Субарктики. *Паразитология* **50** (4): 263–290.
- Атрашкевич Г.И., Орловская О.М. 1986. К экологии скребней пресноводных рыб Чукотки. В кн.: *Ихтиология, гидробиология, гидрохимия, энтомология и Паразитология Тез. докл. XI Всесоюз. симпозиум. «Биологические проблемы Севера»*. (Якутск, 1986). Якутск: Изд-во Якутского филиала СО АН СССР, т. 4, с. 120.
- Бауер О.Н. 1948. Паразиты рыб р. Енисей. *Изв. ВНИОРХ* **27**: 97–156.
- Бауер О. Н. 1953. Скребни рыб ледовитоморской провинции, их распространение и рыбохозяйственное значение. *Тр. Барабинского отд. ВНИОРХ* **6** (2): 31–51.
- 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.
- 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.: *Биоразнообразие и экология паразитов*. Тр. Центра паразитологии ИПЭЭ РАН. Т. XLVI. М., Наука, с. 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. 2018. Новые данные о циклах развития близких видов скребней *Neoechinorhynchus tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949 и *N. baueri* sp. n. (Eoacanthocephala: Neoechinorhynchidae) на Северо-Востоке Азии. В кн.: *Современная паразитология – основные тренды и вызовы*. Матер. VI съезда Паразитологического общества. СПб, с. 162.
- Михайлова Е.И., Атрашкевич Г.И. 1996. Сравнение паразитарных систем двух фоновых видов скребней сиговых рыб Чаунского бассейна (Западная Чукотка). В кн.: *Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири*. Матер. конф. по изучению водоемов Сибири. Томск, с. 107.
- Петроченко В.И. 1956. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. Т. I. М., Изд-во АН СССР, 435 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.
- Скрябина Е.С. 1978. Морфологическая изменчивость скребней рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae), паразитирующих у рыб Ледовитоморской провинции в пределах СССР. *Паразитология* **12** (6): 512–521.

- Трофименко В.Я. 1969. Гельминтофауна пресных вод Азиатской Субарктики. Дис. ... канд. биол. наук. М., 313с.
- Amin O.M. 2002. Revision of *Neoechinorhynchus* Stiles et Hassall, 1905 (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) with keys to 88 species. *Systematic Parasitology* **53** (1): 1–18.
- Amin O.M., Saoud M.F. A., Alkuwari K.S. R. 2002. *Neoechinorhynchus qatariensis* sp. n. (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) from the blue-barred flame parrot fish, *Scarus ghobban* Forsskål, 1775, in Qatari waters of the Arabian Gulf. *Parasitology International* **51** (1): 171–176.
- García-Varela M., Pérez-Ponce de León G. 2008. Validating the systematic position of *Profilicollis* Meyer, 1931 and *Hexaglandula* Petrochenko, 1950 (Acanthocephala: Polymorphidae) using cytochrome c oxidase (Cox 1). *Journal of Parasitology* **94** (1): 212–217.
- Herlin H., Taraschewsky H. 2017. Evolutionary anatomy of the muscular apparatus involved in the anchoring of Acanthocephala to the intestinal wall of their vertebrate hosts. *Parasitology Research* **116** (4): 1207–1225.
- Hoffman G.L. 1999. Parasites of North American freshwater fishes. Comstock Publishing Associates, 539 pp.
- 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.
- Muzzall P., Madenjian C. 2013. Parasites of Bloater *Coregonus hoyi* (Salmonidae) from Lake Michigan, U.S.A. *Comparative Parasitology* **80** (2): 164–170.
- Nickol B. B., Crompton D. W. T., Searle D. W. 1999. Reintroduction of *Profilicollis* Meyer, 1931, as a genus in Acanthocephala: Significance of the intermediate host. *Journal of Parasitology* **85** (4): 716–718.
- Sobecka E., Szostakowska B., MacKenzie K., Hemmingsen W., Prajsnar S., Eydal M. 2012. *Echinorhynchus gadi* Zoega in Müller, 1776 (Acanthocephala: Echinorhynchidae) from Atlantic cod *Gadus morhua* L. *Journal of Helminthology* **86** (1): 16–25.
- 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., Bangham R. V. 1949. Four new species of the acanthocephalan family Neoechinorhynchidae from fresh-water fishes of North America, one representing a new genus. *Journal of Washington Academy of Science* **39** (12): 398–409.

NEOECHINORHYNCHUS BAUERI SP. N. (EOACANTHOCEPHALA:
NEOECHINORHYNCHIDAE) – PARASITE OF FRESHWATER FISHES
IN NORTHERN ASIA

E. I. Mikhailova, G. I. Atrashkevich

Key words: Acanthocephala, *Neoechinorhynchus baueri* sp. n., coregonid fishes, arctic char, the Asian Subarctic, Northern Asia.

SUMMARY

A taxonomic description of *N. baueri* sp. n. based on 42 specimens from Chaun River population (western Chukotka). This description is a summation of the many years of investigations of acanthocephalans from the northern Russia belonging to the genus *Neoechinorhynchus*. New data on genetic features and ecology of acanthocephalans parasitizing on salmonids inhabiting the North-Eastern Russia determined the necessity to revise the species affiliation of these worms. Morphological difference between the species *N. crassus* and *N. tumidus* in the shape of roots of anterior and middle proboscis hooks described by V. Ya. Trofimenko (1969) was used by him to distinguish between the two species. Basing on the established fact that *N. crassus* in Asia is not present, we allocated acanthocephalans having roots with manubria in the new species *N. baueri* sp. n. Similarity of this feature in specimens from different geographic populations is shown by the collection of photographs. This form of acanthocephalans is widespread in low reaches of Siberian and Chukchi rivers. To the species *N. tumidus* we attribute also the lacustrine form that occurs in mountain lands of the North-Eastern Russia. In addition to the above mentioned morphological feature that was detected earlier, the difference is described in egg structures between specimens of *N. baueri* sp. n. and *N. tumidus* from Asian populations and the data are given on divergence in dimensions of their lemnisci.