

УДК 576.895.133(571)

**О РАСПРОСТРАНЕНИИ СКРЕБНЯ
NEOECHINORHYNCHUS TUMIDUS
(EOACANTHOСЕРНАЛА: NEOECHINORHYNCHIDAE)
В СЕВЕРНОЙ АЗИИ**

© 2020 г. Е. И. Михайлова*

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

Поступила в редакцию 02.06.2020 г.

После доработки 10.06.2020 г.

Принята к публикации 22.06.2020 г.

На материале двадцатилетних исследований на Северо-Востоке России рассмотрены вопросы, касающиеся валидности, экологии и зоогеографии скребня *Neoechinorhynchus tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949. В работе представлены данные о зараженности скребнем арктических гольцов рода *Salvelinus* в ряде горных озер этого региона. Описаны находки *N. tumidus* в сиговых рыбах (Coregonidae) из озер других горных районов Южной и Западной Сибири. Рассмотрены палеогеографические реконструкции обширных озерных бассейнов в Сибири, дающие представление о вероятной среде обитания и возможностях для расселения предковых форм лососевидных рыб, которые в настоящее время служат облигатными дефинитивными хозяевами *N. tumidus* в азиатском ареале. На основании имеющихся сведений о путях формирования изолированных популяций арктических гольцов и сигов в континентальных горных районах высказано предположение о связи современного ареала скребня с распространением таких популяций рыб в Северной Азии.

Ключевые слова: скребни, *Neoechinorhynchus tumidus*, арктические гольцы, сиговые рыбы, горные озера, Сибирь, Северо-Восток России

DOI: 10.31857/S1234567806040033

В настоящее время не существует общего представления об ареале скребня *Neoechinorhynchus tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949, который, согласно опубликованным данным, является обычным паразитом пресноводных рыб в северных районах Голарктики (Петроченко, 1956; Екимова, 1976; Bauer, 1970; Arai, 1989; Hoffman, 1999). При

первоописании этот скребень был представлен как типовой вид рода *Neoechinorhynchus* в Северной Америке, специфичный для лососевидных рыб. Хотя у этих рыб скребень *N. tumidus* был обнаружен только в двух северных озерах, авторы описания вида предположили, что он должен быть широко распространен вместе со своими хозяевами (Van Cleave, Bangham, 1949). И действительно, в дальнейшем *N. tumidus* был найден в отдельных местообитаниях на Аляске и в канадских штатах Юкон, Саскачеван, Альберта и Онтарио, а также во всех крупных озерах, входящих в систему Великих Озер (Arai, 1989; Hoffman, 1999).

Первые находки *N. tumidus* на территории России были сделаны В.И. Петроченко. Он обнаружил этот вид в собственных сборах скребней из р. Печоры, а также среди материалов 70-й Союзной гельминтологической экспедиции на р. Обь (Петроченко, 1956). Изучение коллекционного материала этой экспедиции, сохранившегося в Центральном гельминтологическом музее Всероссийского научно-исследовательского института экспериментальной ветеринарии имени К.И. Скрябина (ВНИИП им. К.И. Скрябина) (Москва), показало, что собранные черви относятся к недавно описанному виду *N. baueri* Mikhailova et Atrashkevich, 2019. Для выяснения видовой принадлежности скребней, встречающихся у рыб в р. Печора, требуются новые исследования. В 60-е и 70-е годы прошлого века появились публикации, в которых *N. tumidus* указан в составе гельминтофауны рыб, исследованных в некоторых районах Сибири и Северо-Востока России. Эти работы в полной мере отражены в Каталоге паразитов пресноводных рыб Северной Азии (Пугачев, 2004).

Изучая морфологию скребней от сиговых рыб, Трофименко (1969) выявил признак, четко отделяющий *N. tumidus* от других известных на то время видов рода *Neoechinorhynchus*. В качестве мест обитания этого скребня, помимо бассейна нижнего Енисея, он указал также оз. Телецкое и озера Чарской котловины в Забайкалье. Поскольку в собственных сборах Трофименко (1969) обнаружил только один экземпляр *N. tumidus*, очевидно, что он исследовал имевшиеся, но утраченные ныне коллекционные материалы. Последовавшая позднее ревизия (Скрябина, 1978) привела к исключению вида из списка фауны паразитов рыб СССР (Бауер, Скрябина, 1987). Изучение новых находок скребней в рыбах на территории Магаданской области (Атрашкевич и др., 2005) позволило восстановить валидность вида *N. tumidus* для фауны России (Михайлова, 2010; Атрашкевич и др., 2016).

Продолжающиеся исследования на Северо-Востоке России, новые гельминтологические сборы коллег из сибирских регионов расширяют представления об ареале *N. tumidus* в Северной Азии. Данные, полученные нами в последние годы, дают возможность подвести некоторые итоги и рассмотреть вопросы, касающиеся зоогеографии этого вида скребней. Таким образом, основная цель настоящей работы заключается в анализе и обобщении разрозненных литературных сведений о находках *N. tumidus* и в оценке масштаба его распространения в Северной Азии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основанием для работы послужил материал, который был собран в течение двадцати лет с 1999 по 2019 г. в ходе собственных исследований, выполненных на территории Магаданской области в озерах Хадды, Синее, Лыдистое, Энгтери и Утиное. На Чукотке материал для вскрытия собран Ю.В. и Ю.Н. Хохловыми в оз. Гытгыкай, Д.В. Лебедевым в оз. Голубом, М.Б. Скопцом в оз. Липчиквыгытгын. Кроме того, выборки скребней из оз. Баунт были предоставлены Д.Р. Балдановой, из оз. Кутарамакан – К.В. Поляевой и Ю.К. Чугуновой. Материалы от арктических гольцов из озер Малый, Момонтай и Большой Дарпир были предоставлены сотрудником Института биологических проблем севера (ИБПС) ДВО РАН В.В. Поспеховым. Были изучены также тотальные препараты скребней от сига из оз. Большое Леприндо, хранящиеся в коллекции Института общей и экспериментальной биологии (ИОЭБ) СО РАН. Обработка и исследование гельминтологических материалов проводились согласно общепринятым методам. Для демонстрации зараженности исследованных рыб использованы традиционные показатели экстенсивности инвазии (ЭИ), интенсивности инвазии (ИИ) и индекс обилия (ИО). Сведения о положении озер над уровнем моря и их площади получены при помощи электронного ресурса <https://www.google.com.eg/intl/ru/earth/>. Для характеристики глубины озер использованы данные, опубликованные на сайте ИБПС ДВО РАН, и результаты собственных измерений.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Первые изученные нами особи *N. tumidus* в количестве 101 экз. были собраны Г.И. Атрашкевичем от гольцов рода *Salvelinus* в июле 1999 г. из оз. Хадды, расположенного на Охотско-Колымском водоразделе в районе истоков рек Кулу и Иня. Эта находка представлялась уникальной, поскольку во всех предыдущих сборах скребней от рыб на Северо-Востоке России этот вид отсутствовал. Результаты наших дальнейших исследований изменили это представление и показали, что скребня *N. tumidus* можно отнести к обычным паразитам жилых популяций арктических гольцов, населяющих озера Колымского нагорья. В настоящее время почти все горные озера на территории Магаданской области являются труднодоступными, но благодаря усилиям коллег из ИБПС ДВО РАН известно уже 9 озер в Колымском нагорье, где установлено существование инвазии *N. tumidus*. Как правило, эти озера располагаются в межгорных впадинах и занимают понижения рельефа, оставшиеся после деградации ледников при последнем плейстоценовом потеплении. Известна история одного из таких водоемов, где проводились наши работы. Так, оз. Энгтери непрерывно существовало на протяжении всего голоцена, а его возраст превышает 12.5 тыс. лет (Минюк и др., 2007). В табл. 1 приведены сведения о местоположении и размерах озер, в которых обнаружен скребень *N. tumidus*.

Во всех указанных озерах обитают популяции арктического гольца *Salvelinus alpinus complex*, который служит облигатным дефинитивным хозяином скребня *N. tumidus*.

Кроме арктического гольца, в состав ихтиоценоза этих озер могут входить восточносибирский хариус *Thymallus arcticus pallasii*, речной голец *Phoxinus phoxinus*, сибирский усатый голец *Barbatula toni* и колымский подкаменщик *Cottus kolymensis*. *N. tumidus* обнаружен только у арктического гольца и в небольшом количестве у хариуса. Для характеристики параметров инвазии облигатного дефинитивного хозяина использованы отдельные выборки скребней от арктических гольцов, пойманных в этих озерах в разные годы (табл. 2).

Показатели зараженности достаточно высоки во всех представленных в табл. 2 выборках. Во всех случаях повторных сборов материала на некоторых из озер присутствие инвазии подтверждалось. В июле 2016 г. в оз. Лыдистое кроме карликовых гольцов, параметры инвазии которых представлены в табл. 2, были пойманы два экземпляра крупной формы, зараженность каждого из них существенно превышала показатели, полученные для гольцов из других местообитаний. В самце было найдено 548 экз. скребней, в самке – 569 экз. Из самого крупного в Магаданской области оз. Малых (табл. 1) осенью 2015 г. и зимой 2016 г. были получены дополнительные выборки гольцов, в количестве 40 и 24 экз. соответственно. В обеих выборках ЭИ составляла 100 % при ИО 40.0 и 47.3. В результате семи непродолжительных гельминтологических экспедиций на оз. Энгтери в летние сезоны 2011–2019 г. было выловлено и вскрыто 296 экз. гольцов. За эти годы зараженность гольцов *N. tumidus* в оз. Энгтери колебалась в следующих пределах: ЭИ от 82.5 до 100 %, а ИО – от 4.4 до 11.2.

Инвазия *N. tumidus* в арктических гольцах обнаружена и в некоторых местообитаниях на Чукотке (табл. 2). Одно из них – оз. Голубое (67°39' с.ш., 169°25' в.д.), расположенное на северном склоне Илirianейского кряжа, относится к бассейну р. Лелюевем, впадающей в Восточно-Сибирское море. Озеро Липчиквыгытгын (67°01' с.ш., 167°56' в.д.) находится в верховьях Малого Анюя в северных отрогах Анюйского хребта. Показатели инвазии гольцов, пойманных в этих озерах (табл. 2), несомненно, указывают на их массовое заражение скребнем.

Полученные нами данные о зараженности арктических гольцов в местообитаниях Северо-Востока России свидетельствуют о главной роли этих рыб в поддержании инвазии скребня *N. tumidus*. Это вид был встречен и в других лососевидных рыбах, обитающих симпатрично с гольцами в некоторых озерах. Однако в них паразит обнаружен в незначительном количестве. Из 20 хариусов, пойманных в августе 2008 г. в оз. Хадды, были заражены две рыбы с интенсивностью 2 экз. каждая. В двух из 9 вальков *Prosopium cylindraceum*, добытых в оз. Липчиквыгытгын, было найдено по 1 экз. скребня. Из оз. Гытгыкай (63°25' с.ш., 176°34' в.д.), расположенного на севере Корякского нагорья, в нашем распоряжении были кишечники от четырех сиговпыжьянов *Coregonus lavaretus pidschian*, в одном из которых найден 1 экз. *N. tumidus*.

Таблица 1. Географические и размерные характеристики озер в Колымском нагорье, в которых обнаружена инвазия *N. tumidus*

Table 1. Geographical coordinates and dimensions of lakes in the Kolyma upland where the infection of *N. tumidus* was discovered

Озеро	Координаты	Административный район	Высота над ур. м., м	Площадь, км ²	Максим. глубина, м
Хадды	61°43'с.ш.145°55'в.д.	Охотский	980	3.55	30
Мак-Мак	59°57'с.ш.152°06'в.д.	Ольский	630	1.21	26
Синее	61°03'с.ш.148°17'в.д.	Тенькинский	910	0.22	30
Льдистое	61°00'с.ш.148°35'в.д.	Тенькинский	860	0.45	25
Энгтери	61°10'с.ш.153°54'в.д.	Омсукчанский	890	0.31	22
Утиное	61°09'с.ш.153°51'в.д.	Омсукчанский	875	0.18	–
Малык	63°31'с.ш.147°55'в.д.	Сусуманский	960	24.02	–
Момонтай	63°42'с.ш.148°08'в.д.	Сусуманский	1015	16.03	105
Б. Дарпир	64°10'с.ш.148°00'в.д.	Момский	800	13.23	66

Таблица 2. Зараженность скребнем *N. tumidus* арктических гольцов в озерах Колымского нагорья (1–8) и Чукотки (9, 10).

Table 2. Degree of infestation of *N. tumidus* in arctic char from the lakes of the Kolyma upland (1–8) and Chukotka (9, 10).

№	Озеро	<i>S. alpinus</i> (N)	Дата вылова	ЭИ±m %	ИИ экз.	ИО
1	Мак-Мак	52	4.04.2008	67±6	1–153	15.4
2	Синее	9	1–8.07.2009	56±16	1–63	26.4
3	Льдистое	30	7–9.08.2011	90±5	1–13	3.4
4	Энгтери	50	19–21.06.2012	96±3	1–21	4.8
5	Утиное	29	21.07.2017	97±3	2–73	18,8
6	Малык	10	15.10.2014	100	26–192	52.8
7	Момонтай	15	31.10–2.11.2018	93±7	6–38	19.1
8	Б. Дарпир	17	31.07–7.08.2018	82±9	1–23	6.4
9	Голубое	9	07.2010	100	44–227	201.3
10	Липчиквыгытгын	10	07.2018	90±9	1–20	8.6

Примечание. N – количество рыб в выборке, m – ошибка репрезентативности.

Note. N – number of fish in the sample, m – coverage error.

Также получены достоверные данные о существовании инвазии в Забайкалье и на северо-западе Красноярского края. Принадлежность скребней к виду *N. tumidus* установлена нами по 9 экземплярам от сигов, пойманных в оз. Баунт (55°12' с.ш., 112°59' в.д.). Озеро представляет собой наиболее крупный водоем Ципо-Ципиканской озерно-речной системы, расположенной в северо-западной части Витимского плоскогорья. Скребни *N. tumidus* идентифицированы нами также в сборах от сиговых рыб из оз. Кутарамакан (68°40' с.ш., 91°39' в.д.), расположенного на плато Путорана –

83 экз. скребней от двух сигов и 38 экз. от шести вальков. В выборках из озер Баунт и Кутарамакан присутствуют особи скребней разного возраста, в т.ч. и зрелые самки, что свидетельствует об облигатности отношений паразита и хозяина. Основанием для идентификации является строение корней апикальных и медианных хоботковых крючьев (Атрашкевич и др., 2016; Михайлова, Атрашкевич, 2019). Приведенные фотографии образцов *N. tumidus* из озер Баунт (рис. 1а, 1б) и Кутарамакан (рис. 1в, 1г) демонстрируют закругленную форму корневых пластинок этих крючьев и отсутствие у них передних выростов.

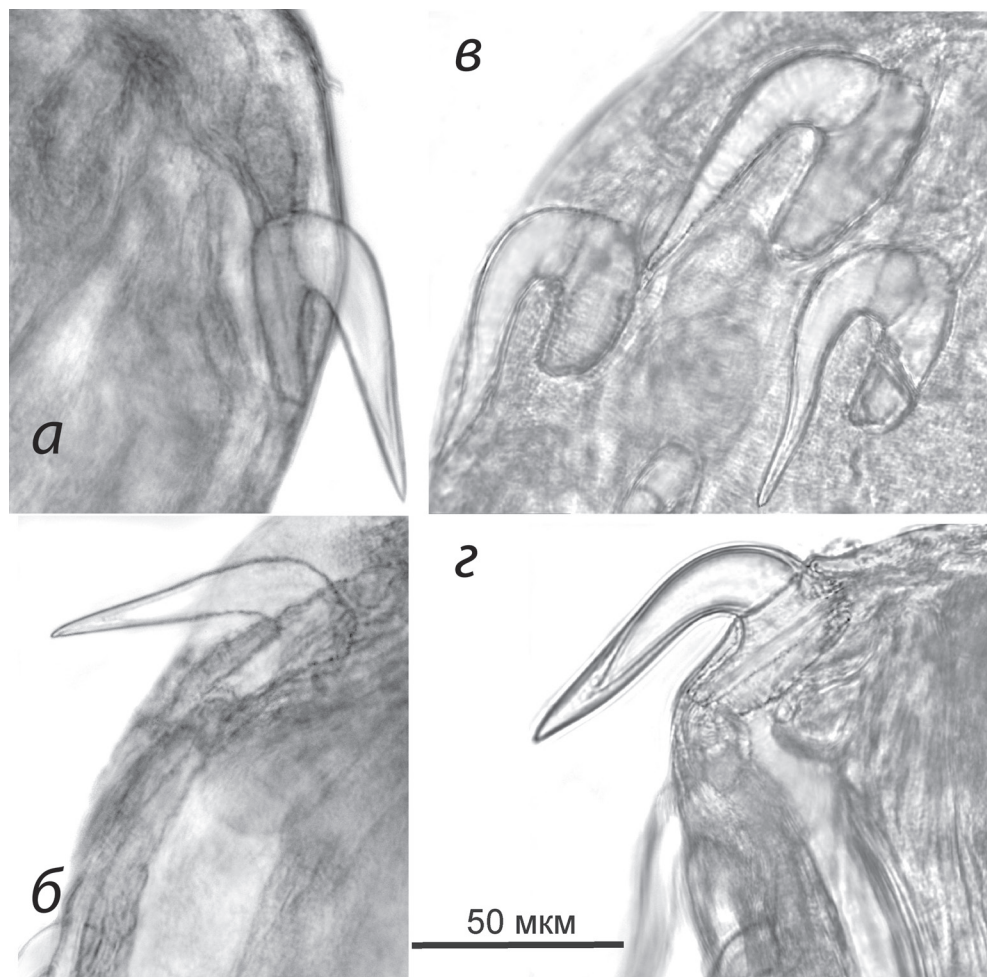


Рисунок 1. Апикальные и медианные крючья *N. tumidus* от сигов (а, б, г) и валька (в): а – апикальный крючок (оз. Баунт), б – медианный крючок (оз. Баунт), в – апикальный и два медианных крючка (оз. Кутарамакан), г – апикальный крючок (оз. Кутарамакан).

Figure 1. Anterior and middle proboscis hooks of *N. tumidus* in the common whitefish (а, б, г) and the round whitefish (в).

В коллекционных материалах из одного из озер Чарской котловины, где работал Пронин (1966), также были найдены экземпляры *N. tumidus* (рис. 2). К этому виду нами отнесены скребни от сига, пойманных в оз. Большое Леприндо в декабре 1963 г.

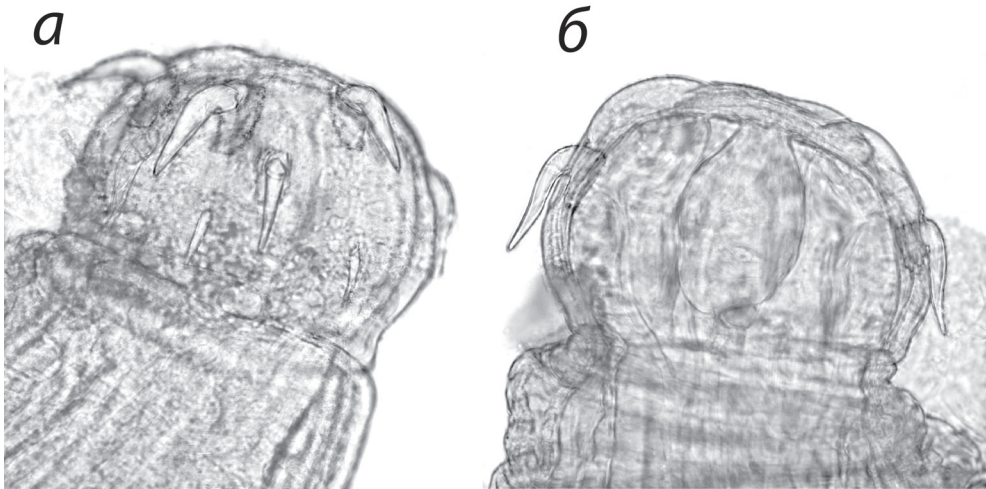


Рисунок 2. Хоботок самца (а) и хоботок самки (б) *N. tumidus* от сига из оз. Б. Леприндо.

Figure 2. Proboscis of male (a) and proboscis of female (б) of *N. tumidus* in the common whitefish from the Lake B. Leprindo.

ОБСУЖДЕНИЕ

В современных условиях скребень *N. tumidus* повсеместно биотопически приурочен к озерам. Будучи впервые обнаружен в двух озерах в Висконсине и Саскачеване (Van Cleave, Bangham, 1949), этот вид и в дальнейшем на территории Северной Америки регистрировался в озерах, как в ледниковых – на Аляске (Schmidt, 1965) и истоках Юкона (Arthur et al., 1976), так и во всех крупных водоемах акватории Великих Озер (Arai, 1989; Hoffman, 1999; Muzzall, Madenjian, 2013). В качестве облигатных дефинитивных хозяев во всех местообитаниях отмечены исключительно лососевидные рыбы, в том числе и интродуцированная в оз. Гурон кокани *Oncorhynchus nerka* (Collins, Dechtiar, 1974; Hoffman, 1999). Однако наиболее часто скребень встречается у относящихся к планктофагам американских сига *Coregonus clupeaformis* и *C. arthedi* (Parasites of fishes..., 1988; Faisal et al., 2011).

Ледниковые озера, расположенные в нагорьях северо-востока Азии, большей частью остаются неисследованными в гельминтологическом отношении. Тем не менее, полученные для региона данные о зараженности рыб скребнем *N. tumidus* показывают, что его инвазия характерна для арктических гольцов, населяющих горные озера. Можно полагать, что в дальнейшем этот вид скребня будет обнаружен еще во многих других

горных водоемах Северо-Востока, поскольку эти местообитания представляют собой зону, в современных условиях благоприятную для существования жилых форм гольцов, и входят в их ареал (Алексеев, 2016). Кроме фактов обнаружения *N. tumidus* у гольцов в озерах, находящихся в горных массивах Колымского бассейна и Чукотки, его инвазия установлена в водоемах южной части Сибири. Наши данные по определению скребней в материале из оз. Баунт, любезно предоставленном Д.Р. Балдановой, согласуются с опубликованными ранее. В озерах Орон и Капылючикан (современное название Большое и Малое Капылюши), вместе с оз. Баунт составляющих Ципо-Ципиканскую озерно-речную систему Забайкалья, Вознесенская (1976) обнаружила *N. tumidus* у баунтовского сига и сига-пыжьяна. Уровень зараженности был не высок: ЭИ 3.7 и 16.2 % соответственно, а средняя ИИ 3 экз. (Вознесенская, 1976). Вероятно, вследствие низкой численности паразита, он не был найден при повторных исследованиях в этих же озерах (Пронин и др., 2015). Сообщения о находке *N. tumidus* в двух озерах Чарской котловины (Пронин, 1966) и в Телецком озере (Титова, 1965) можно считать подтвержденными работой Трофименко (1969), которому принадлежит описание отличительной особенности в анатомии этого вида. Титова (1965) отметила высокую зараженность телецкого сига в исследованной популяции: ЭИ составляла 68 % при интенсивности, достигавшей 24 экз. Результаты нашего определения скребней от сигов из оз. Б. Леприндо служат дополнительным подтверждением фактов обнаружения *N. tumidus* в Чарской котловине. О существовании инвазии *N. tumidus* на северо-западе Сибирской платформы в районе Норильских озер изначально известно также из работы Трофименко (1969), обнаружившего этого скребня у щуки *Esox lucius* в бассейне оз. Кета. Изучив морфологические признаки экземпляров скребней, собранных К.В. Поляевой и Ю.К. Чугуновой в водоемах плато Путорана, мы с уверенностью можем отнести неозиноринхов от сиговых рыб из оз. Кутарамакан к виду *N. tumidus*. Этот же вид скребня зарегистрирован и в оз. Собачьем (Поляева, Романов, 2016).

Сообщение о находках *N. tumidus* в сиговых рыбах из р. Колымы (Губанов и др., 1967) позднее было опровергнуто (Трофименко, 1969). К настоящему времени нами показано, что речных сигов-бентофагов инвазирует другой скребень – *N. baueri*, ранее относимый к виду *N. crassus* Van Cleave, 1919 (Михайлова, Атрашкевич, 2019). Экология именно этого вида связана с речными биотопами (Атрашкевич, Орловская, 1986; Атрашкевич и др., 2016; Михайлова, 2018, 2019), и определения скребней как *N. tumidus* от рыб из Колымы и других рек Северной Азии, отмеченные в сводке Пугачева (2004), следует считать ошибочными.

Жизненный цикл *N. tumidus* протекает в озерных биотопах, и наиболее вероятными его промежуточными хозяевами, по нашему мнению, являются планктонные ракообразные, относящиеся к веслоногим ракам (Михайлова, 2018; Михайлова, Атрашкевич, 2019), которые играют заметную роль в питании озерных рыб. Известно, что массовое

развитие различных групп копепод характерно для олиготрофных озер, к которым принадлежат холодноводные горные водоемы. Представления о том, что исходные формы сиговых и гольцов берут свое начало из подобных водоемов горных областей Евразии (Шапошникова, 1976; Сычевская, 1988, 1989; Алексеев, 2016), согласуются с приобретением ими адаптаций к питанию планктоном. Среди гольцов, ныне обитающих в ледниковых озерах в бассейне Колымы и на Чукотском полуострове, выявлены формы, питающиеся преимущественно планктоном (Гудков, 1993; Гудков и др., 2003). В районах богатого развития планктона сформировались сиги с большим количеством жаберных тычинок, образующих хороший цедильный аппарат (Шапошникова, 1976). В настоящее время в озерах Баунтовской (Ципо-Ципиканской) системы при отсутствии арктических гольцов нишу планктофагов занимают разные формы многотычинковых пыжьяновидных сигов (Самусенок, 2017). В других озерах Забайкалья существуют специализированные планктоноядные формы мелких и карликовых гольцов (Самусенок, 2000; Алексеев, 2016). Описанные виды и формы гольцов из озер плато Путорана достигают крупных размеров и, в основном, являются хищниками (Заделенов и др., 2017); обособление планктоноядных форм в этих озерах более характерно для сигов (Романов, 1983; Вышегородцев, Заделенов, 2013).

Очевидно, что современный ареал *N. tumidus*, который можно представить по местам его обнаружения в Сибири и на Северо-Востоке, связан с историей происхождения и расселения его облигатных дефинитивных хозяев. Ископаемые остатки древнейших лососевидных, относящиеся к палеогену, известны по находкам в Северной Азии и на западе Северной Америки. Условия их захоронения и таксономические особенности свидетельствуют о том, что лососевидные первично были обитателями горных водоемов и затем на протяжении неогена оставались типично пресноводными рыбами (Сычевская, 1988). В равнинных отложениях неогена Евразии их остатков практически нет, из чего следует, что их расселение произошло недавно и связано с расширением ареала (Сычевская, 1989). Общеприняты представления о существовании во внутренних районах Сибири обширных озерных бассейнов, заполнение которых зависело от стадии развития оледенений, неоднократно происходивших в плейстоцене. Подпруживание поверхностного стока мощными сплошными ледниками, занимавшими ледовитоморский шельф, создавало условия для изменения общего направления континентального стока и сообщения озерных бассейнов друг с другом. В максимум оледенения озера и протоки Трансибирской системы стока простирались от хребта Черского до Альп. Главными элементами этой системы в Сибири были Лено-Вилуйское, Енисейское и Мансийское подпрудные озера (Гросвальд, 1999). Сибирскими геологами найдены и исследованы геоморфологические признаки местоположения этих озер. Установлено, что при начавшемся последнем плейстоценовом потеплении в Енисейский озерный

бассейн по району Нижней Тунгуски талые воды поступали из Лено-Вилуйского приледникового бассейна. Переполнив Туруханскую низину, эти воды нашли выход на западе в Мансийское озеро. Кроме того, существовала связь этого озера с северным подпрудным бассейном при отступании ледника из долины Енисея (Казьмин, Волков, 2015). В течение последних 150 тыс. лет на юге Восточной Сибири озера появлялись и исчезали; при помощи картографической модели показано, что их распространение на территории временами достигало грандиозных масштабов (Леви и др., 2015).

Таким образом, приведенные реконструкции демонстрируют обстоятельства, при которых озерные рыбы могли существовать и иметь широкие возможности для расселения. Представляется вероятным, что изначально формирование скребня *N. tumidus*, становление его жизненного цикла и паразитарной системы проходило в континентальных озерных бассейнах, где обитали лососевидные предки современных дефинитивных хозяев скребня. Молекулярно-генетические исследования озерных гольцов из горных районов в бассейнах Индигирки, Колымы и Забайкалья показывают, что непосредственными предками современных арктических гольцов континентальных горных районов Сибири были не проходные, а жилые формы сибирских палеоозер (Алексеев, 2016). Согласно выводам Г.Х. Шапошниковой интенсивное формообразование и расселение сига, начавшееся в четвертичное время, тоже связано с обширными сибирскими водоемами (Шапошникова, 1976). Эти выводы получили подтверждение при изучении родственных взаимоотношений сиговых рыб Сибири новейшими методами генетики. Найдены молекулярные признаки южно-сибирской линии пыжьяновидных сига, сохранившейся в озерах бассейна верховьев Оби и Енисея и давшей начало северным популяциям нижнего Енисея (Балдина, 2010). Кроме того, показана генетическая связь сига из озер Алтая с восточно-сибирскими сигами из бассейна Лены (Бочкарев и др., 2017).

Другой вид скребня – *N. baueri*, близкородственный *N. tumidus* и тоже распространенный в северных районах Азии, массово инвазирует сига рыб. Однако исследование жизненного цикла *N. baueri* показало, что его паразитарная система сложилась в иных экологических условиях и наибольшей численности этот вид достигает в низинных биотопах приустьевых участков рек Ледовитоморского бассейна (Атрашкевич и др., 2016; Михайлова, 2019). Его промежуточные хозяева, остракоды, многочисленны в бентосе этих биотопов, а дефинитивными хозяевами преимущественно служат бентоноядные виды речных сига: чир и пыжьян. Главным различием в анатомии этих двух видов скребней являются более мощные корни апикальных и медианных хоботковых крючьев у *N. baueri*, что очевидно усиливает его прикрепительный аппарат. Можно предполагать, что необходимость укрепления фиксации скребня в стенке кишечника возникла в связи с изменением питания окончательного хозяина – с переходом на

более грубую пищу. Относительно недавняя морфологическая и экологическая дивергенция внутри рода *Coregonus* была связана с проникновением в низинные биотопы и освоением новых ниш (Сычевская, 1988). Также и внутри вида *Coregonus lavaretus* образовалось множество озерных и речных форм, обладающих различными трофическими адаптациями. По данным Шапошниковой (1974, 1976), типичным бентофагом пыжьяна сделало слабое развитие планктона в речных условиях. Вполне вероятно, что существенные изменения в экологии сигов привели к обособлению вида *N. baueri*, а невысокий уровень его отличия от *N. tumidus*, обнаруженный в митохондриальном геноме (Malyarchuk et al., 2014), возможно, объясняется его молодостью.

Последнее потепление четвертичного периода в итоге привело к сокращению площади озер и деградации озерно-речной сети в горных районах. Арктические гольцы там, где это было возможно, поднимались в освобождающиеся от ледников долины с холодноводными озерами и формировали в них изолированные популяции (Алексеев, 2016). Образование реликтовых популяций сигов, существующих в водоемах на юге Сибири, также связано с событиями послеледникового периода при потеплении, начавшемся на рубеже плейстоцена и голоцена (Мамонтов, 2000; Бочкарев, Зуйкова, 2008).

Таким образом, предположение о том, что скребень *N. tumidus* происходит из древних озерных водоемов, согласуется с его находками в современных изолированных популяциях гольцов и сигов. Местобитания паразита, разбросанные по горным водоемам от Чукотки и бассейна Колымы до Забайкалья и Западной Сибири, видимо, представляют собой часть обширного в прошлом ареала, сократившегося в той же степени, что и ареалы его облигатных дефинитивных хозяев, населявших приледниковые озера.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность всем сотрудникам лаборатории экологии гельминтов ИБПС ДВО РАН за помощь в экспедиционных работах и сборе материалов для изучения; а также глубокую признательность коллегам Д.Р. Балдановой (ИОЭБ СО РАН, Улан-Удэ, Россия), Ю.К. Чугуновой и К.В. Поляевой (Красноярский филиал ВНИРО, Красноярск, Россия), передавшим для исследования экземпляры червей из своих коллекций, и М.Б. Скопцу (Хабаровск, Россия), собравшему гельминтологический материал на Чукотке.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев С.С. 2016. Распространение, разнообразие и диверсификация арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) Сибири. Дис. ... докт. биол. наук. М., 546 с.
- 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. симпоз. «Биологические проблемы Севера». (Якутск, 1986). Якутск, Изд-во Якутского филиала СО АН СССР, т. 4, с. 120.
- Атрашкевич Г.И., Орловская О.М., Регель К.В., Михайлова Е.И., Поспехов В.В. 2005. Паразитические черви животных Тайгской губы. В кн.: Черешнев И.А. (отв. ред.). Биологическое разнообразие Тайгской губы Охотского моря. Владивосток, Дальнаука, 175–251.
- Балдина С.Н. 2010. Внутривидовая генетическая дифференциация и филогеография сига (р. *Coregonus*) Сибири. Дис. ... канд. биол. наук. М., 172 с.
- Бауер О.Н., Скрябина Е.С. 1987. Тип скребни – Acanthocephales. В кн.: Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3. 311–339.
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. 2008. Современный взгляд на проблему систематики, дифференциации и происхождения симпатрических сига Телецкого озера. Электронный ресурс: <http://e-lib.gasu.ru/konf/biodiversity/2008/1/11.pdf>
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И., Соловьев М.М. 2017. Вторичная интерградация различных форм сига (*Coregonus lavaretus pidschian sensu lato*, Coregonidae) в водоемах Алтае-Саянской горной страны. *Экологическая генетика* 15 (2): 31–43.
- Вознесенская Н.Г. 1976. Гельминтофауна озер Орон и Капылючикан Ципо-Ципиканской озерной системы. В кн.: Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск, 43–49.
- Вышегородцев А.А., Заделенов В.А. 2013. Промысловые рыбы Енисея: монография. Красноярск, Сиб. федер. ун-т, 303 с.
- Гросвальд М.Г. 1999. Евразийские гидросферные катастрофы и оледенение Арктики. Опыт геоморфологического анализа палеогидрологических систем материка. М., Научный мир, 120 с.
- Губанов Н.М., Новиков А.С., Трофименко В.Я. 1967. К изучению гельминтофауны рыб бассейнов рек Колымы и Яны. В: Сборник работ по гельминтофауне рыб и птиц. (Деп. № 162–67). М. 6–17.
- Гудков П.К. 1993. О симпатричных формах гольцов рода *Salvelinus* из некоторых озер Чукотского полуострова. *Вопросы ихтиологии* 33 (5): 618–625.
- Гудков П.К., Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. 2003. Морфо-экологические особенности жилых гольцов рода *Salvelinus* некоторых озер Охотско-Колымского региона. *Вопросы ихтиологии* 43 (5): 618–625.
- Екимова И.В. Эколого-географический анализ паразитов рыб р. Печоры В кн.: Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск, 50–68.
- Заделенов В.А., Шадрин Е.Н., Матасов В.В. 2017. Гольцы Таймырского полуострова (обзор). *Рыбоводство и рыбное хозяйство* 12: 19–28.
- Казьмин С.П., Волков И.А. 2015. Подтопление долин Сибири времени последнего континентального оледенения и его дегляциации. *Вестник ВГУ. Серия: Геология* 2: 125–127.
- Леви К.Г., Мирошниченко А.И., Козырева Е.А., Кадетова А.В. 2015. Модели эволюции озерных бассейнов Восточной Сибири в позднем плейстоцене и голоцене. *Известия Иркутского государственного университета. Серия «Геоархеология. Этнология. Антропология»* 11: 55–85.
- Мамонтов А.М. 2000. Ледниковые периоды и формообразования у реликтовых сиговых рыб в водоемах юга Сибири. *Вопросы ресурсосведения, ресурсопользования, экологии и охраны*. Ч. 5. Якутск, Якутский гос. Университет, 127–146.
- Минюк П.С., Ложкин А.В., Андерсон П.М., Соломаткина Т.Б., Пахомов А.Ю., Борходоев В.Я. 2007. Комплексное исследование осадков оз. Энгтери, Северо-Восток России. *Вестник СВНЦ ДВО РАН* 4: 2–13.

- 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. 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. Материалы VI съезда Паразитологического общества. СПб., с. 162.
- Михайлова Е.И. 2019. Особенности экологии скребня *Neoechinorhynchus baueri* Mikhailova et Atrashkevich, 2019 (Eoacanthocephala: Neoechinorhynchidae) в центре и на периферии ареала. Вестник СВНЦ ДВО РАН 1: 83–90.
- Михайлова Е.И., Атрашкевич Г.И. 2019. *Neoechinorhynchus baueri* sp. n. (Eoacanthocephala: Neoechinorhynchidae) – паразит пресноводных рыб Северной Азии. Паразитология 53 (1): 40–53.
- Петроченко В.И. 1956. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. Т. I. М., Изд-во АН СССР, 435 с.
- Поляева К.В., Романов В.И. 2016. Эколого-фаунистический обзор паразитов лососевидных рыб озера Собачье (плато Путорана). Российский паразитологический журнал 37 (3): 281–290.
- Пронин Н.М. 1966. Паразитофауна рыб водоемов Чарской котловины (Забайкальский Север). В кн.: Вопросы географии и биологии. Чита, 120–159.
- Пронин Н.М., Бурдуковская Т.Г., Батуева М.Д.-Д., Дугаров Ж.Н., Сондуева Л.Д., Самусенок И.В. 2015. Паразитофауна сиговых рыб рода *Coregonus* из водоемов Ципо-Ципиканской системы. Вопросы ихтиологии 55 (5): 603–610.
- 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.
- Романов В.И. 1983. Экологическая структура гольцов (р. *Salvelinus*) Хантайского озера. В кн.: Вопросы географии Сибири, вып. 14. Томск, Изд-во Томского ун-та. 73–88.
- Самусенок В.П. 2000. Экология арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) высокогорных водоемов Северного Забайкалья. Дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 186 с.
- Самусенок И.В. 2017. Эколого-систематическая характеристика сиговых рыб Баунтовских озер (Северное Забайкалье). Дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 86 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.
- Сычевская Е.К. 1988. Происхождение сиговых в свете исторического развития лососевидных (Salmonoidea). В кн.: Биология сиговых рыб. (Сб. научных трудов ИЭМЭЖ). М., Наука, 17–28.
- Сычевская Е.К. 1989. Пресноводная ихтиофауна неогена Монголии. М., Наука, 144 с.
- Титова С.Д. 1965. Паразиты рыб Западной Сибири. Томск, 172 с.
- Трофименко В.Я. 1969. Гельминтофауна пресных вод Азиатской Субарктики. Дис. ... канд. биол. наук. М., 313 с.
- Шапошникова Г.Х. 1974. Сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) водоемов Советского Союза. Вопросы ихтиологии 14 (5): 749–768.
- Шапошникова Г.Х. 1976. История расселения сигов рода *Coregonus*. В кн.: Зоогеография и систематика рыб. Л., Наука, 54–67.
- Arai H.P. 1989. Acanthocephala. In: L. Margolis and Z. Kabata (eds). Guide to the parasites of fishes of Canada. Part III. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 107, 95 p.
- Arthur J.R., Margolis L., Arai H.P. 1976. Parasites of fishes of Aishihik and Stevens Lakes, Yukon Territory, and potential consequences of their interlake transfer through a proposed water diversion for hydroelectric purposes. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 33 (11): 2489–2499.

- Bauer O.N. 1970. Parasites and diseases of USSR coregonids. In: C.C. Lindsey and C.S. Woods (eds). Biology of coregonid fishes. Univ. of Manitoba Press, Winnipeg, 267–278.
- Collins, J.J., A.O. Dechtiar. 1974. Parasite fauna of Kokanee salmon (*Oncorhynchus nerka*) introduced into Lake Huron. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 31 (11): 1818–1821.
- Faisal M., Fayed W., Nour A., Brenden T. 2011. Spatio-temporal dynamics of gastrointestinal helminthes infecting four lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) stocks in northern Lakes Michigan and Huron, U.S.A. Journal of Parasitology 97 (5): 760–774.
- Hoffman G.L. 1999. Parasites of North American freshwater fishes. Comstock Publishing Associates, 539 p.
- 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.M., Madenjian C.P. 2013. Parasites of Bloater *Coregonus hoyi* (Salmonidae) from Lake Michigan, U.S.A. Comparative Parasitology 80 (2): 164–170.
- Parasites of fishes in the Canadian waters of the Great Lakes. 1988. Nepszy S.J. (ed.). Great Lakes Fishery Commission Technical Report 51. Ann Arbor, Michigan. 108 p.
- Schmidt G.D. 1965. A collection of Acanthocephala from fishes of George Lake, Central Alaska. Canadian Journal of Zoology 43 (4): 651.
- 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.

ON THE DISTRIBUTION OF THE *NEOECHINORHYNCHUS TUMIDUS*
(EOACANTHOCEPHALA: NEOECHINORHYNCHIDAE) IN NORTHERN ASIA

E. I. Mikhailova

Keywords: Acanthocephala, *Neoechinorhynchus tumidus*, arctic charrs, coregonid fish, mountain lakes, Siberia, Northeastern Russia

SUMMARY

On the basis of twenty years of research in the Northeastern Russia, the issues concerning the validity, ecology, and zoogeography of *N. tumidus* van Cleave et Bangham, 1949 are discussed. This paper presents data on the infection of arctic charrs of the genus *Salvelinus* by acanthocephalans in several mountain lakes of this region. Findings of *N. tumidus* in whitefish (*Coregonidae*) from lakes of other mountain regions of southern and Western Siberia are described. Paleogeographic reconstructions of vast lake basins in Siberia are considered. These hypotheses give an idea of probable habitats of ancestral forms of salmonid fish which currently serve as obligatory definitive hosts of *N. tumidus* in their Asian range. On the basis of the available data on the ways of formation of isolated populations of arctic char and whitefish in continental mountain areas, it is suggested that the modern range of the acanthocephalan *N. tumidus* is related to the distribution of such fish populations in Northern Asia.