

**РОЛЬ ВОДЯНЫХ ОСЛИКОВ *ASELLUS* S. STR.  
(CRUSTACEA, ISOPODA, ASELLIDAE)  
В ПАРАЗИТАРНЫХ СИСТЕМАХ ГЕЛЬМИНТОВ  
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ**

**Г.И. Атрашкевич**

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан

В водяных осликах рода *Asellus* Saint-Hilaire, 1764 могут паразитировать личинки разных групп гельминтов, но классически, например, в Европе эти пресноводные ракообразные широко известны как промежуточные хозяева ряда видов колючеголовых червей или скребней (акантоцефалов). Не являясь объектом нашего профессионального внимания, водяные ослики интересуют нас исключительно с паразитологической точки зрения (Атрашкевич, 1986) – как обязательные компоненты в качестве промежуточных хозяев в паразитарных системах именно скребней, в имагинальной стадии паразитирующих как в пойкилотермных (рыбах), так и в гомойотермных животных (птицах), чему и посвящена данная работа. При этом обязательно возникает насущная потребность как можно в более разносторонних сведениях о самих раках, в первую очередь, о их биологии и экологических особенностях в тех или иных гидросистемах. Однако скудность, фрагментарность или полное отсутствие литературных данных по биологии и экологии представителей этой группы гидробионтов по природным зонам и регионам Сибири и Дальнего Востока обуславливают необходимость самостоятельных изысканий. К примеру, наша краткая работа по экологии одного из видов (*A. tshaunensis*) до сего времени является едва ли не единственным литературным свидетельством об образе жизни водяных осликов в тундровых водоемах Субарктики (Атрашкевич, 1983).

Результаты гидробиологических исследований представителей рода *Asellus* в Северной Азии в последние два десятилетия, среди которых трудно переоценить работы В.Я. Леванидова (1976, 1980), дали нам возможность использовать новые подходы в изучении биологии, популяционной экологии и зоогеографии акантоцефалов. И если основные результаты многолетних исследований скребней птиц Дальнего Востока в той или иной мере опубликованы, то аналогичное изучение скребней рыб региона еще находится на начальном этапе. Тем не менее появилась возможность для интегрированной оценки роли водяных осликов в биологии и эволюции конформированных (по В.А. Ройтману, 1993) с ними таксонов скребней, первым опытом которой и является данная работа.

Чем больше в литературе появляется материалов об особенностях паразито-хозяйинных отношений на разных стадиях онтогенеза различных видов и других таксономических групп скребней – их строгой избирательности в отношении промежуточных хозяев, тем больше подтверждений и доказательств в отношении скребней находит широко известная теория о первичности промежуточных хозяев у ди- и поликсенных паразитов. На этом основывается признанная в акантоцефалогии гипотеза о времени происхождения скребней, как максимум, в среднем кембрии – в период расцвета фауны членистоногих, ставших первыми хозяевами этих паразитов (Golvan, 1958). Именно тогда этот тип животных (*Acanthocephales*), содержащий исключительно паразитические формы, вероятно, пережил свой расцвет и максимальное разнообразие, после чего началось его угасание и исчезновение многих форм.

Не вдаваясь в детали использования широко известного сейчас понятия «паразитарная система» В.Н. Беклемишева, что описано нами применительно к гельминтам птиц (Контримавичус, Атрашкевич, 1982), отметим следующее. Хотя интегрирующую роль в паразитарной системе играет популяция самого паразита, но у биогельминта именно промежуточный хозяин (или хозяева), его популяция (популяции) является центральным компонентом, определяет характер структуры всей паразитарной системы, ее биотопическую приуроченность в экосистеме; обуславливает особенности ее функционирования и динамики в пространстве и времени; позволяет с той или иной достоверностью судить о границах паразитической части популяции и выявлять по этому признаку модификации ее паразитарной системы в пределах видового ареала. Особенно рельефно это проявляется в группах гельминтов, консервативных по отношению к промежуточным хозяевам, например: у трематод – к моллюскам, у скребней – к членистоногим, а у характеризующих ниже видов скребней – к пресноводным изоподам, водяным осликам *Asellus s. str.*

### Результаты и обсуждение

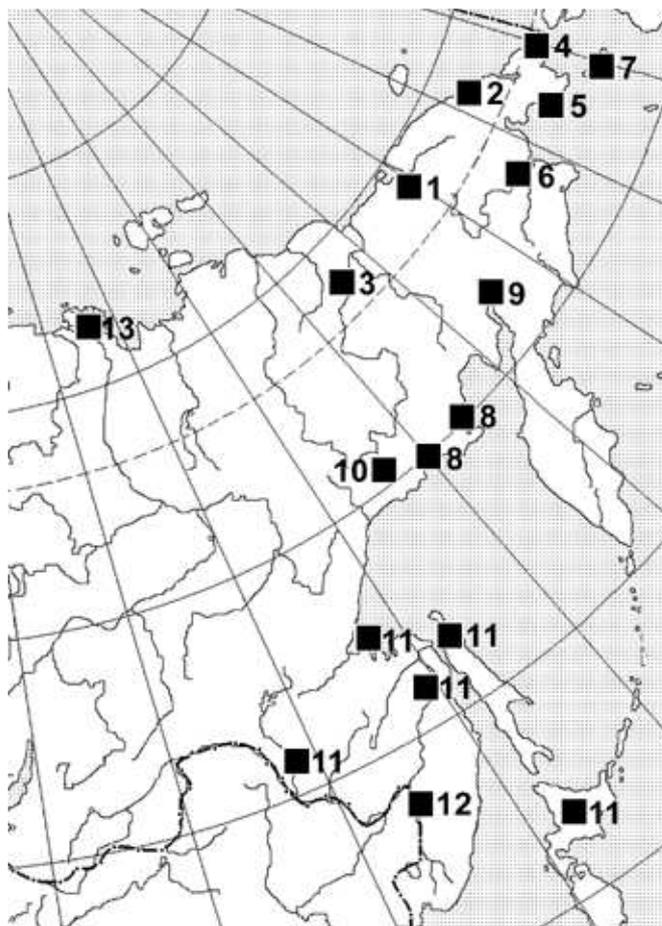
Время наших исследований скребней на Чукотке и Дальнем Востоке России замечательным образом совпало с периодом достаточно интенсивных гидробиологических исследований водяных осликов *Asellus s. str.* в Азиатской Субарктике (Леванидов, 1978, 1980; Vekhoff, 1993, 1994) и на Аляске (Bowman, Holmquist, 1975 – по: Леванидов, 1980).

На Чукотке к настоящему времени описано 4 вида водяных осликов, в том числе 3 вида В.Я. Леванидовым (1976, 1980) *A. tshaunensis* (Чаунский бассейн), *A. birsteini* (озера по южному побережью Чукотского полуострова), *A. beringianus* (озеро близ Анадыря) и один вид описан Н.В. Веховым (Vekhoff, 1993) *A. andreji* (бассейн р. Утавеем на северо-востоке Чукотского полуострова).

С Аляски был описан *A. alaskensis*, обитающий в озерах Нуатакской и Селявикской низменностей за Полярным кругом. Позднее В.Я. Леванидов (1980) по материалу, собранному В.Л. Контримавичусом, значительно расширил и отодвинул границу ареала изопод этого вида на Аляске значительно южнее – к придельтовым озерам междуречья Юкона и Кускоквима.

Результаты указанных работ дали основание В.Я. Леванидову (1980) высказать предположение, развитое Н.В. Веховым (Vekhoff, 1993) (оба исследователя охватили своим анализом все известные виды изопод характеризующего таксона) о берингийском центре происхождения и расселения водяных осликов *Asellus s. str.* Как наиболее древние отмечены изоподы с Аляски и Чукотского полуострова, а наиболее молодым и продвинутым считается европейский *A. aquaticus* (Леванидов, 1980). В дальнейшем блестяще подтвердилось и предположение В.Я. Леванидова о возможности обнаружения водяных осликов (возможно, в качестве новых видов) в низовьях других, не исследованных гидробиологами рек Северо-Востока Азии. Мы уже указали водяного ослика, описанного Н.В. Веховым. Теперь отметим изопод, обнаруженных в регионе нами и К.В. Регель, и еще не описанных в литературе. Это *Asellus sp. 1* («амгуэмский»), найденный в озерах низо-

вья р. Амгуэма на Чукотке, *Asellus* sp. 2 («колымский») – из озер низовья р. Колыма, *Asellus* sp. 3 («пенжинский»), обнаруженный в желудках формалиновых пенжинских омулей (*Coregonus subautumnalis*) из коллекции И.А. Черешнева, *Asellus* sp. 4 из желудков жилой нерки *Oncorhynchus nerka* оз. Хэл-Дэги в бассейне р. Иня (Охотская группа рек). И, наконец, *A. cf. hilgendorfi*, как массовый вид, выявленный во многих тундровых озерах, стоячих и слабопроточных водоемах низовий Примагаданских лососевых рек от Малкачана до Тауя. Создается четкое представление, что водяные ослики, описание которых ждет своего исследователя, широко распространены в водоемах всего Приохотья на север от Амура до Пенжинского бассейна и далее на Чукотку (рисунок), а не так, как представляется сейчас, когда северная граница ареала этих изопод в Приохотье проводится по Шантарским островам и Сахалину (Бирштейн, 1951; Определитель пресноводных беспозвоночных России ..., 1995; Vekhoff, 1994).



Распространение водяных осликов *Asellus* s. str. на Дальнем Востоке (номера таксонов указаны в таблице)

Скребни птиц, конформированные с водяными осликами *Asellus* s. str. Мы изучили основные черты структурно-функциональной организации паразитарных систем трех массовых видов скребней водоплавающих и околоводных птиц Азиатской Субарктики, включая северные районы Дальнего Востока России, *Filicollis anatis* (Schrank, 1788), *F. trophimenkoi* Atrashkevich, 1982, *Arhythmorhynchus petrochenkoi* (Schmidt, 1969).

*Filicollis anatis* относится к числу самых распространенных и классически «ветеринарных» гельминтов птиц Палеарктики, включая весь Дальний Восток России с островными территориями (Петроченко, 1958; Хохлова, 1986). Зарегистрирован у птиц 65 видов. По нашим данным 45 из них (около 70%) зарегистрированы на северных территориях, где *F. anatis* полностью доминирует среди акантоцефалов птиц в тундровых гидроценозах (Атрашкевич, 1981). Инвазируя самых различных птиц, паразит, тем не менее, облигатными отношениями в Субарктике связан лишь с немногими видами утиных, в первую очередь, с шилохвостью (*Anas acuta*), зараженность которой достигает 80-90%. На сегодня известно шесть видов промежуточных хозяев *F. anatis* в ареале. Среди них водяной ослик (*A. aquaticus*) был известен для средней Европы и пять, установлены нами в высоких широтах от Южного Ямала (*A. latifrons*) до Колымы, Чукотки и Северного Приохотья (Атрашкевич, 1999) (таблица). Какие-либо сведения о биологии паразита на более южных дальневосточных территориях ареала полностью отсутствуют. Мы не сомневаемся, что этот пробел будет ликвидирован при целенаправленном поиске промежуточных хозяев *F. anatis* в озерах Амурского и Пенжинского бассейнов, на Сахалине, по которым пролегают сезонные магистральные пути пролета птиц и где достоверно обитают популяции дальневосточного водяного ослика *A. hilgendorfi* и близких к нему форм. Предпосылкой к тому может служить факт обнаружения нами ювенильных скребней, по сути, эвагинированных цистакантов *F. anatis* от молодых речных уток с озер Удыль и Эворон (Хабаровский край) в коллекции скребней Института паразитологии РАН (Москва), обработанной в свое время Хуан Шен-И (1962). Именно эти ювенильные формы филиколлизосов, возраст которых с момента заражения птиц не превышает и суток, Хуан Шен-И ошибочно определила как *Polymorphus* sp. Очевидно, что утки заразились скребнями *F. anatis* на указанных озерах через каких-то гидробионтов. Можно не сомневаться, что это были инвазированные цистакантами водяные ослики *A. hilgendorfi*. Остается только доказать это путем паразитологического исследования рачков на амурских водоемах. Собственно, как это осуществлено нами в «Примагаданье», где выявлен ряд приморских тундровых озер, квалифицированных как природные очаги филиколлезной инвазии (Атрашкевич, 1997б).

*Filicollis trophimenkoi* эндемик крайнего Северо-Востока Азии. Документально зарегистрирован у птиц только в приморских тундровых экосистемах от низовья р. Колыма – и далее на восток до Амгуэмская низменности Чукотки (в достоверно установленных границах ареала скребня – территория симпатричного с *F. anatis* обитания). Из числа немногих облигатных дефинитивных хозяев паразита только один – морянка (*Clangula hyemalis*) абсолютно доминирует (на 90%) в контроле численности имагинальной части паразитической популяции в изученных чаунской и амгуэмской паразитарных системах *F. trophimenkoi*. Документально установлены два вида промежуточных хозяев паразита – *A. tshaunensis* и *Asellus* sp. 1 («амгуэмский»), но совершенно очевидно, что ареал зоны заражения птиц этим скребнем намного шире на сегодня установленных границ (Атрашкевич, 1997а, 1999). По крайней мере, южная его граница по мере развития исследований, несомненно, будет продвинута по берингоморскому и охотоморскому побережьям до «Примагаданья» – как традиционным местам гнездования морянки и других облигатных дефинитивных хозяев *F. trophimenko*, так и районам обитания водяных осликов *Asellus* s. str. (таблица).

*Arhythmorhynchus petrochenkoi* фоновый, в отдельных районах массовый паразит куликов азиатской Субарктики от низовья р. Оби до Чукотки. Описан с о-ва Святого Лаврентия (Берингово море, Аляска), но на материковой части Америки пока неизвестен. Общий список дефинитивных хозяев скребня (различные виды птиц, в том числе и утиные) достигает 30 видов, но облигатными отношениями паразит связан лишь с немногими видами куликов, из которых только отдельные виды имеют регулирующее значение в его паразитарных системах, в первую очередь, круглоносый (*Phalaropus lobatus*) и плосконосый (*Ph. ruficarius*) плавунчики (Атрашкевич, 1981, 1997а). Список промежуточных

хозяев *A. petrochenkoi* насчитывает 4 вида водяных осликов: *A. tshaunensis* и *Asellus* sp. 1. установлены нами при вскрытиях рачков в природе, а *A. latifrons* («ямальский») и *A. cf. hilgendorfi* («магаданский») – установлены в условиях экспериментов (таблица).

Водяные ослики *Asellus* s. str. – промежуточные хозяева скребней птиц и рыб Дальнего Востока России и сопредельных территорий

Вид	
Водяные ослики	Скребни
<i>Asellus tshaunensis</i> («чукотский, чаунский»)	<i>Filicollis anatis</i> *, <i>Filicollis trophimenkoi</i> *, <i>Acanthocephalus petrochenkoi</i> *
<i>Asellus</i> sp. 1 («чукотский, амгуэмский»)	<i>Filicollis anatis</i> *, <i>Filicollis trophimenkoi</i> *, <i>Acanthocephalus petrochenkoi</i> *
<i>Asellus</i> sp. 2 («колымский»)	<i>Filicollis anatis</i> *, <i>Filicollis trophimenkoi</i> ?, <i>Acanthocephalus petrochenkoi</i> ?, <i>Acanthocephalus</i> sp.?
<i>Asellus andreji</i> («чукотский, утавеемский»)	<i>Filicollis anatis</i> ?, <i>Filicollis trophimenkoi</i> ?, <i>Acanthocephalus petrochenkoi</i> ?
<i>Asellus birsteini</i> («чукотский, чаплинский»)	<i>Filicollis anatis</i> ?, <i>Filicollis trophimenkoi</i> ?, <i>Acanthocephalus petrochenkoi</i> ?
<i>Asellus beringianus</i> («чукотский, анадырский»)	<i>Filicollis anatis</i> ?, <i>Filicollis trophimenkoi</i> ?, <i>Acanthocephalus petrochenkoi</i> ?
<i>Asellus alaskensis</i> ? («аласкинский»)	<i>Filicollis anatis</i> ?, <i>Filicollis trophimenkoi</i> ?, <i>Acanthocephalus petrochenkoi</i> ?, <i>Acanthocephalus rauschi</i> ?
<i>Asellus</i> cf. <i>hilgendorfi</i> («магаданский»)	<i>Filicollis anatis</i> *, <i>Acanthocephalus petrochenkoi</i> * (экспер.), <i>Acanthocephalus</i> cf. <i>tenuirostris</i> *, <i>Filicollis trophimenkoi</i> ?
<i>Asellus</i> sp. 3 («пенжинский»)	<i>Filicollis anatis</i> ?, <i>Filicollis trophimenkoi</i> ?, <i>Acanthocephalus petrochenkoi</i> ?, <i>Acanthocephalus</i> cf. <i>tenuirostris</i> ?
<i>Asellus</i> sp. 4 («хэл-дегинский»)	<i>Filicollis anatis</i> ?, <i>Acanthocephalus</i> sp.?
<i>Asellus hilgendorfi</i> («дальневосточный»)	<i>Acanthocephalus minor</i> (Nagasava et al., 1982), <i>Acanthocephalus curtus</i> ?, <i>Acanthocephalus tenuirostris</i> ?, <i>Filicollis anatis</i> ?, <i>Acanthocephalus petrochenkoi</i> ? <i>Acanthocephalus</i> sp. (Сахалин)?, <i>Acanthocephalus aculeatus</i> ?
<i>Asellus dentifer</i> («уссурийский»)	<i>Acanthocephalus tenuirostris</i> ?, <i>Acanthocephalus curts</i> ?, <i>Filicollis anatis</i> ?
<i>Asellus martynovi</i> («нижнеленский»)	<i>Filicollis anatis</i> ?, <i>Filicollis trophimenkoi</i> ?, <i>Acanthocephalus petrochenkoi</i> ?, <i>Acanthocephalus tenuirostris</i> ?

\* Паразитирование личиночных форм документально нами установлено; вопрос – паразитирование личиночных форм нами предполагается.

Таким образом, объединяющим звеном паразитарных систем, формируемых всеми тремя обсуждаемыми видами скребней птиц в каждом из исследованных регионов, являются туводные популяции водяных осликов. Причем в одном рачке (на Амгуэме, в Чаунской низменности Чукотки) можно обнаружить личинки сразу трех видов скребней. Все это может свидетельствовать о едином эволюционном пути, который прошли эти конформные виды паразитов водяных осликов от каких-то древних предковых форм, и последовавшим затем длительным процессом «гостальной» радиации на систематически

неродственных, но обитавших в тех же древних пресноводных биоценозах новых окончательных хозяев – птиц, что, по мнению В.Л. Контримавичуса является одним из основных факторов видообразования у паразитических червей.

Аргументированная гипотеза В.Я. Леванидова (1980) о происхождении *Asellus* s. str. позволяет нам, в свою очередь, уверенно говорить об очевидном берингийском происхождении конформированных с ними обсуждаемых акантоцефалов птиц, в том числе, представителей рода *Filicollis* (всего два вида), входящих в число фоновых и массовых гельминтов птиц Азиатской Субарктики. И если *F. trophimenkoi* (как более древний) является ее эндемиком (точнее берингийским эндемиком), то *F. anatis*, вероятно, как более молодой и экологически более пластичный, широко распространился за пределы Субарктики - и в Азии, и в Европе, найдя условия для реализации своего жизненного цикла с участием, по крайней мере, одного из туводных видов изопод *Asellus* s. str. На этой основе мы выделяем территориальные модификации паразитарных систем скребней *F. anatis*, *F. trophimenkoi* и *A. petrochenkoi* (как установленные, так и предполагаемые) в пределах Евразии, на амфиберингийских территориях и в различных регионах Дальнего Востока (Атрашкевич, 1997а, 1999, 2000).

Скребни рыб, конформированные с водяными осликами *Asellus* s. str. Мы установили факт широкого распространения скребня *Acanthocephalus* cf. *tenuirostris* в бассейнах всех крупнейших лососевых рек Северного Приохотья – от р. Пенжина на юг вдоль западного побережья до р. Тауй, что нашло свое отражение в кратких сообщениях (Атрашкевич, 1997б, 1998). Здесь отметим лишь последнюю, очень интересную находку с о-ва Сахалин, не отраженную в печати. Проф. С.Н. Сафронов из Южно-Сахалинска предоставил нам для исследования 5 формалиновых экземпляров пескаря Солдатова (*Gobio soldatovi*), отловленных 22 сентября 2000 г. в мелководном озере в районе устья р. Виахту на северо-западе Сахалина. У одной самочки пескаря мы обнаружили половозрелую самку скребня *Acanthocephalus* sp. Это первая регистрация представителя данного рода паразитов у рыб Сахалина! Результаты таксономического изучения собранной коллекции скребней, равно как и подробные сведения о их биологии и экологических особенностях будут отражены в отдельных публикациях. Здесь же необходимо подчеркнуть главное обстоятельство – скребни рода *Acanthocephalus* распространены и паразитируют в пресноводных рыбах всего Охотского побережья от Амура до Пенжины, ровно так, как распространены в этом регионе пресноводные изоподы подрода *Asellus*.

В качестве естественного промежуточного хозяина скребня *A. cf. tenuirostris* во всех изученных водоемах нами впервые установлен широко распространенный в регионе, в отдельных тундровых и старичных водоемах массовый водяной ослик *A. cf. hilgendorfi*. Тем самым, паразитарные системы *A. cf. tenuirostris* в крае приурочены и к различным типам озер, и к развитым речным системам. Структурно-функциональная организация каждой из конкретных паразитарных систем, формируемых паразитом в том или ином водоеме всегда одинакова по промежуточному хозяину, но отличается (или может отличаться) по окончательным хозяевам в зависимости от состава и характера конкретного ихтиоценоза.

В тундровых приморских водоемах, где зараженность (Э.И.) водяных осликов варьирует по сезонам и годам в пределах 1–80% при И.О. 0,05–1,8, циркуляция паразитической популяции обычно полностью контролируется девятииглой колюшкой (*Pungitius pungitius*) как облигатным дефинитивным хозяином.

В русловых участках рек, например, в Тауе, Малкачане, Яме среди промысловых видов рыб в наибольшей мере (Э.И. до 60–90%) инвазируется средних размеров сибирский хариус (*Thymallus arcticus* – камчатский и восточносибирский подвиды), но существенно меньше – мальма (*Salvelinus malma*) и кунджа (*S. leucomaenis*). Практический интерес представляют сведения о высокой летней зараженности этим патогенным паразитом (Э.И. более 90% при И.И. 3–57 и И.О. до 20!) молоди кижуча (*Oncorhynchus kisutch*) (вес 11–18 г., длина по Смитту 98–118 мм) в затишных протоках и старицах ряда лососевых

рек Малкачан и Тауй. Примечательно, что И.О. зрелых самок скребня (показатель реального участия хозяина в воспроизводстве паразитической популяции) в инвазированных кижучатах при этом достигает значительной величины до 10–13 экз.! Зараженность водяных осликов личинками скребней *A. cf. tenuirostris* и в этих гидроценозах в мае-сентябре также характеризуется относительно высокими показателями: Э.И. 30–60%, И.И. 1–3 при И.О. 0,4–0,8. В водоемах любого типа, где зарегистрированы акантоцефалюсы и достигает высокой численности широко распространенный пестроногий подкаменщик (*Cottus poecilopus*), его роль в качестве одного из облигатных дефинитивных хозяев, регулирующих циркуляцию и численность скребней в этих гидроценозах, бывает весьма существенна.

Наличие и широкое распространение водяных осликов в водоемах какого-либо региона еще не свидетельствует о существовании там конформированных с ними скребней и рыб, как это имеет место в ряде хорошо изученных нами речных бассейнах Северной Чукотки и Приохотья. В противоположность этому, по нашему убеждению, установленный факт паразитирования в пресноводных рыбах какого-либо водоема скребней рода *Acanthocephalus* однозначно свидетельствует о существовании туводной, еще невыявленной популяции водяных осликов рода *Asellus*, к примеру, в бассейне р. Охота (Пугачев, 1984, 1999), в бассейне р. Верхняя Колыма (Леонов, Никишин, 2000).

В случае обнаружения в водоеме у рыб и скребней *Acanthocephalus* spp. и туводной популяции водяных осликов, остается только провести тщательное паразитологическое исследование последних на предмет обнаружения личиночных форм этих скребней и тем самым установить центральное структурное звено в региональной паразитарной системе – в Амурском и Пенжинском бассейнах, в водоемах о-ва Сахалин.

### Заключение

Являясь последовательным сторонником теории о первичности промежуточного хозяина у акантоцефалов и эволюционной сопряженности их паразито-хозяинных отношений, опираясь на литературные данные и собственные оригинальные материалы по биологии, экологии и распространению скребней птиц и рыб, конформированных с водяными осликами подрода *Asellus*, мы полагаем, что можно по-новому взглянуть на историю происхождения, распространения по гидросистемам и формообразования известных представителей рода *Acanthocephalus*. Такую возможность нам дает творческое наследие В.Я. Леванидова в изучении водяных осликов Дальнего Востока, Аляски и Сибири, развитое Н.В. Веховым, а также наш опыт применения этого наследия при изучении скребней птиц Азиатской Субарктики.

Мы полагаем, что скребни рода *Acanthocephalus*, если брать во внимание наиболее характерных его представителей, валидность и таксономическое положение которых не вызывает сомнения, могут иметь берингийское происхождение. Среди них эндемичный «аляскинский» *A. rauschi*, вероятно, можно по праву считать наиболее древним из них, предки которого могли дать начало видам, широко расселившимся в пресных водах по всей Голарктике. В отличие от устоявшегося мнения о сино-индийском происхождении *A. tenuirostris* и отнесении этого паразита к китайскому равнинному фаунистическому комплексу (Пугачев, 1984, 1999; Ройтман, 1993), мы склонны и его предков отнести к субарктическим, берингийским «пришельцам». Широко же распространенные, «европейские» *A. anguillae* и *A. lucii*, паразитарные системы которых функционируют с участием только *Asellus aquaticus*, очевидно, как и этот их специфичный промежуточный хозяин, являются наиболее молодыми и экологически пластичными из всей группы видами. Мы полагаем, что давно назревшая таксономическая ревизия рода *Acanthocephalus*, насчитывающего 44 вида (Amin, 1985), соотношенная с анализом современного географического распространения и состава известных промежуточных хозяев его представителей, а также дальнейший поиск новых промежуточных хозяев акантоцефалюсов

и изучение их биологии в известных экосистемах Дальнего Востока, позволят либо укрепить, либо развеять нашу гипотезу.

### Благодарности

Исследования поддержаны Российским фондом фундаментальных исследований (проекты № № 94-04-11292 и 96-04-48528), Программой ГНТП России «Биоразнообразие» (проект 2.1.53) и Программой ГНТП России “Мировой океан” (проект 09.11 «Арктические экосистемы»).

### Литература

- Атрашкевич Г.И. Акантоцефалы птиц Северо-Западной Чукотки (фауна, жизненные циклы, экология): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1981. 23 с.
- Атрашкевич Г.И. К экологии водяного ослика *Asellus tshaunensis* Levanidov, 1980 // Биологические проблемы Севера (Тез. X Всесоюз. Симпоз). Ч. 2. Животный мир. Магадан., 1983. С. 234-235.
- Атрашкевич Г.И. Водяной ослик *Asellus tshaunensis* Levanidov, 1980 в паразитарных системах скребней птиц Северо-Востока Азии // Паразиты и болезни водных беспозвоночных (Тез. докл. IV Всесоюз. Симпоз.). М., 1986. С. 10-11.
- Атрашкевич Г.И. Паразитарные системы гельминтов птиц Берингии // Вестник ДВО РАН. Владивосток: Дальнаука, 1997а. № 2 (72). С. 39-46.
- Атрашкевич Г.И. Первые сведения о биологии некоторых фоновых видов скребней (*Acanthoserphala*) рыб и птиц Дальнего Востока России // Роль Российской гельминтологической школы в развитии паразитологии. М., 1997б. С. 6.
- Атрашкевич Г.И. Природные очаги акантоцефалезов пресноводных рыб в Северном Приохотье // Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования. Томск, 1998. С. 255-256.
- Атрашкевич Г.И. Паразитарные системы гельминтов птиц в Субарктике и их модификации в ареалах // Наука на Северо-Востоке России: К 275-летию Российской академии наук. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1999. С. 129-138.
- Ахмеров А.Х. Скребни рыб р. Амура // Тр. ГЕЛАН, 1959. Т. 9. С. 23-44.
- Ахмеров А.Х., Домбровская-Ахмерова О.С. Новые *Acanthoserphala* из рыб р. Амура // Докл. АН СССР, 1941. Т. 31, № 5. С. 517-520.
- Бауер О.Н. Паразиты рыб реки Лены // Изв. ВНИОРХ, 1948. Т. 27. С. 157-174.
- Бирштейн Я.А. Пресноводные ослики (*Asellota*). Ракообразные. Фауна СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 7, вып. 5. 142 с.
- Ермоленко А.В., Беспрозванных В.В., Шедько С.В. Фауна паразитов лососевых рыб (*Salmonidae*, *Salmoniformes*) Приморского края. Владивосток: Дальнаука, 1998. 89 с.
- Коновалов С.М. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Л.: Наука, 1971. 229 с.
- Контримавичус В.Л., Атрашкевич Г.И. Паразитарные системы и их значение в популяционной биологии гельминтов // Паразитология, 1982. Т. 16, вып. 3. С. 177-187.
- Леванидов В.Я. Новый вид водяного ослика (*Asellus* s. str. *Hilaire*) из водоемов Чукотского полуострова // Зоол. журн. 1976. Т. 55, вып. 12. С. 1906-1908.
- Леванидов В.Я. Новые виды и распространение водяных осликов *Asellus* s. str. (*Isopoda*, *Asellidae*) на Северо-Востоке Азии // Фауна пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 13-23.
- Леонов С.А., Никишин В.П. Гельминты промысловых рыб бассейна Буянды. Препринт. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2000. 78 с.
- Мамаев Ю.Л., Парухин А.М., Баева О.М., Ошмарин П.Г. Гельминтофауна дальневосточных лососевых в связи с вопросом о локальных стадах и путях миграций этих рыб. Владивосток: Примиздат, 1959. 73 с.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3. Паразитические многоклеточные. (Вторая часть). Л.: Наука, 1987. 583 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные. СПб., 1995. 628 с.
- Петроченко В.И. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. М.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 1. 435 с.

- Петроченко В.И. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. М.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. 2. 458 с.
- Пугачев О.Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1984. 155 с.
- Пугачев О.Н. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1999. 50 с.
- Ройтман В.А. Скребни рыб бассейна р. Зеи // Тр. ГЕЛАН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1961. Т. 11. С. 194–207.
- Ройтман В.А. Гельминты лососевидных рыб и их коэволюция с хозяевами: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук в форме научн. докл. М., 1993. 63 с.
- Скрябина Е.С. Систематический обзор акантоцефалов (Acanthocephala) рыб водоемов СССР // Нематоды и акантоцефалы (морфология, систематика, экология, физиология). Тр. ГЕЛАН СССР. М.: Наука, 1978. Т. 28. С. 166–190.
- Соколовская И.Л. Скребни рыб бассейна Амура // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1971. Т. 25. С. 165–176.
- Хохлова И.Г. Акантоцефалы наземных позвоночных фауны СССР. М.: Наука, 1986. 277 с.
- Хуан Шен-И. Гельминтофауна охотничье-промысловых птиц Нижнего Амура // Тр. ГЕЛАН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 12. С. 284–300.
- Amin O.M. Classification // Biology of the Acanthocephala (Eds by D.W.T. Crompton & B.B. Nickol). Cambridge University Press, 1985. P. 27–72.
- Atrashkevich G.I. Parasite systems with Acanthocephalans of the genus *Filicollis* Luhe, 1911 (Acanthocephala) and their geographical modifications // Bull. of the Scandinavian Society for Parasitology. 2000. V. 10, N. 2. P. 96–97.
- Golvan Y.J. Le phylum des Acanthocephala. 1-ere note. Sa place dans l echelle zoologique // Ann. parasitol. hum. et comp. 1958. V. 33, N. 5/6. P. 538–602.
- Schmidt G.D. *Paracanthocephalus rauschi* sp. n. (Acanthocephala: Paracanthocephalidae) from grayling, *Thymallus arcticus* (Pallas), in Alaska // Can. J. Zool. 1969. V. 47. P. 383–385.
- Schmidt G.D. Development and life cycles // Biology of the Acanthocephala (Eds by D.W.T. Crompton & B.B. Nickol). Cambridge University Press, 1985. P. 273–305.
- Vekhoff N.V. Review of the waterlouse fauna of the tundra zone of Siberia and the Russian Far East, with the description of a new species and zoogeographical comments (Crustacea, Isopoda, Asellidae) // Arthropoda Selecta. 1993. V. 2, N. 4. P. 3–15.
- Vekhoff N.V. Waterlice from the extra-tundra areas of Siberia and the Far East of Russia, with notes on systematics and zoogeography (Crustacea, Isopoda, Asellidae) // Arthropoda Selecta. 1994. V. 3, N 3–4. P. 21–31.
- Yamaguti S. Acanthocephala // Systema Helminthum. V. 5. New York; London. Wiley Interscience, 1963. 423 p.