

УДК 574.22

ТЕМПЕРАТУРНАЯ АДАПТАЦИЯ В ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ СКРЕБНЯ *Acanthocephalus tenuirostris* (Palaeacanthocephala: Echinorhynchidae)

© 2024 г. Е. И. Михайлова^{а, *}

^аИнститут биологических проблем Севера Дальневосточного отделения
Российской академии наук, Магадан, Россия

*e-mail: emmodus@gmail.com

Поступила в редакцию 04.04.2023 г.

После доработки 11.05.2023 г.

Принята к публикации 07.06.2023 г.

В экспериментальных условиях исследовано личиночное развитие паразита рыб, скребня *Acanthocephalus tenuirostris*, распространенного в восточных регионах России от Приморья до верховьев р. Колыма. Материал для опытов был собран в разных районах Магаданской обл., большая часть которой находится в зоне субарктического климата. В нескольких сериях экспериментов заражение и содержание промежуточных хозяев скребня, водяных осликов *Asellus hilgendorffii*, проходило при постоянной температуре 15°C. Во всех случаях для формирования окончательной стадии развития — цистаканта — требовалось ≤ 45 сут. Одновременно с цистакантами в полости тела осликов присутствовало большое количество личинок более ранних стадий развития. Дополнительный эксперимент, проходивший первые 45 сут при 15°C и следующие 207 сут при 4–6°C, показал возможность дальнейшего развития личинок при пониженных температурах. Сравнение вновь полученных данных и литературных сведений о сроках развития европейских видов рода *Acanthocephalus*, обитающих в условиях умеренного климата, позволило сделать вывод о наличии температурной адаптации у *A. tenuirostris* к холодному климату, что обеспечивает двукратное ускорение скорости его ларвогенеза относительно *A. lucii* в Европе.

Ключевые слова: *Acanthocephalus tenuirostris*, скребень, личиночное развитие, экспериментальные данные, температурные адаптации, климатические условия, ареал

DOI: 10.31857/S0320965224040123, EDN: YJBZHL

ВВЕДЕНИЕ

Скребни, относящиеся к роду *Acanthocephalus* Koelreuter, 1771, обитают на всех континентах и паразитируют только на холоднокровных животных. Для большинства из 54 валидных согласно последней классификации видов этого рода (Amin, 2013) промежуточные хозяева и детали жизненного цикла остаются неизвестными. При этом в составе рода имеются широко распространенные виды, экологии которых посвящены работы многих исследователей. Наиболее полные данные, включающие сведения о преимагинальной фазе жизненного цикла, протекающей в промежуточных хозяевах, собраны для трех обитающих в Европе видов: *A. lucii* (Müller, 1776) Lühe, 1911, *A. anguillae* (Müller, 1780) Lühe, 1911 и *A. ranae* (Schränk, 1788) Lühe, 1911. Их географическое распространение связано с зоной умеренного климата, только отдельные находки *A. ranae* были сделаны в более южных широтах (Neckmann et al., 2011). Промежуточными хозяевами этим видам служат пресноводные изоподы *Asellus aquaticus*

(L., 1758), а дефинитивными — различные виды рыб, за исключением *A. ranae*, имагинальная стадия которого развивается в бесхвостых амфибиях. Личиночное развитие каждого из этих видов было исследовано экспериментально (Андрюк, 1979а, 1979б; Курбанов, 1978; Bratney, 1986).

Вид *Acanthocephalus tenuirostris* (Achmerovet Dombrovskaja-Achmerova, 1941) Yamaguti 1963 впервые был обнаружен в рыбах, обитающих в р. Амур. Дальнейшие исследования расширили географию находок скребня в бассейне р. Амур, а также круг его окончательных хозяев до 31 вида рыб (Соколовская, 1971). Поскольку большая часть видов этих рыб — общая с ихтиофауной Китая, паразит был признан элементом китайского равнинного фаунистического комплекса, сформировавшегося в Сино-Индийской зоогеографической области (Стрелков, Шульман, 1971). Относительно недавно скребень найден также на о. Сахалин (Соколов, Фролов, 2012) и на юге Приморского края (Ермоленко, 2004). В то же время, ареал *A. tenuirostris* не ограничива-

ется умеренными широтами, а продолжается к северу. Кроме находок на реках Енисей, Лена и Пенжина, указанных в Северной Азии (Пугачев, 2004), обширные местообитания скребня обнаружены в северной части Охотоморья (Атрашкевич, 1998; Поспехов и др., 2009; Поспехов, 2013) и верховье р. Колыма (Никишин, Леонов, 2000). В реках охотского бассейна и в водоемах на побережье Охотского моря скребень встречается часто и может считаться фоновым паразитом (Атрашкевич, 2009). В бассейне Верхней Колымы этот вид также нередок (Атрашкевич и др., 2016). Для вида зарегистрирована природная инвазия в промежуточном хозяине, широко распространенном на Северо-Востоке водяном ослике *Asellus hilgendorffii* Bovallius, 1886 (Атрашкевич, 1998), также проведено морфологическое исследование цистакантов скребня (Давыденко, Никишин, 2023).

Таким образом, жизненный цикл *A. tenuirostris* успешно реализуется в обследованных районах Субарктики и его развитию в промежуточных хозяевах не препятствует температурный режим холодного климата. Можно предполагать, что диапазон толерантных температур, к которому скребень адаптирован, достаточно велик, это позволяет его популяциям занимать северные территории. Поскольку методики для исследования температурных адаптаций свободноживущих организмов не применимы к гельминтам, судить о таковых возможно только на основании данных о продолжительности отдельных этапов онтогенетического развития в зависимости от температурных условий. Для выяснения воздействия термических условий на процесс постэмбрионального развития *A. tenuirostris* было предпринята попытка его изучения при контролируемой температуре, близкой к сезонным температурам теплого периода на Северо-Востоке. Основная цель на начальном этапе — определить срок, необходимый для формирования в промежуточном хозяине цистаканта — конечной личиночной стадии паразита. Сравнение данных о продолжительности личиночного развития родственных видов скребней, обитающих в разных климатических условиях, даст возможность оценить их температурные адаптации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал для исследования был получен экспериментальным путем. Для постановки опытов с целью изучения развития в промежуточных хозяевах скребня *A. tenuirostris* в летние сезоны 2018–2021 гг. проводили сборы водяных осликов *Asellus hilgendorffii* в тех местообитаниях, где нами установлено отсутствие заражения этим видом скребня. Одно из них — приморский водоем на берегу Ольской лагуны Охотского моря (59°36′

с.ш., 151°20′ в.д.). Второй участок находился в бассейне Верхней Колымы (62°27′ с.ш., 153°34′ в.д.), в небольшом притоке р. Буюнды, протекающем по болотистой низине. Эти местообитания служили источниками подопытных раков для экспериментальных работ, проведенных в 2018–2021 гг. Инвазионный материал добывали из девятииглых колюшек *Pungitius pungitius* L., 1758, пойманных в оз. Глухое (59°44′ с.ш., 149°55′ в.д.) на побережье Охотского моря, и из хариусов *Thymallus arcticus* Valenciennes, 1848, пойманных в двух пунктах на р. Колыма (62°52′ с.ш., 152°24′ в.д. и 63°06′ с.ш., 152°32′ в.д.) в районе пос. Сеймчан. Заражение проводили в течение одних суток, после чего осликов пересаживали на чистый субстрат из опавших листьев, которые служат кормом этим ракам. Контейнеры с подопытными раками содержали в термокамере с регулируемой температурой и бытовом холодильнике. На протяжении экспериментов изымали партии осликов для вскрытия; во всех сериях их вскрывали после экспозиции 40 и 45 сут. Материал фиксировали в 70%-ном этаноле, для просветления объектов и приготовления временных препаратов применяли глицерин. Для изучения организации личинок и изготовления микрофотографий использовали микроскоп CarlZeissAxioImager.D1. Строение каждой личинки исследовали индивидуально после ее отделения от внутренностей рака. Для количественной характеристики зараженности использовали стандартные показатели — экстенсивность инвазии (ЭИ), интенсивность инвазии (ИИ) и индекс обилия (ИО), которые используют в паразитологических исследованиях (Пугачев, 1984).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Половозрелые экземпляры *Acanthocephalus tenuirostris* неоднократно отмечены в дефинитивных хозяевах, пойманных на различных участках в русле р. Колыма в районе пос. Сеймчан, а также в притоках р. Колыма — реках Буюнде и Эльгене, в оз. Солнечное, из которого вытекает другой колымский приток, р. Бахапча. Кроме того, очаг заражения обнаружен в старой протоке р. Кулу вблизи пос. Кулу, где инвазия зарегистрирована и в окончательных, и в промежуточных хозяевах.

Определение сроков развития *A. tenuirostris* в промежуточных хозяевах проведено при постоянной температуре в нескольких сериях экспериментального заражения водяных осликов *Asellus hilgendorffii* яйцами скребня. Осликов содержали при температуре 15°C для сравнения наших результатов с данными Л. В. Андрюк (1979а), полученными при той же температуре. Зрелые самки *A. tenuirostris* для экспериментов были получены от девятииглых колюшек из водоема на побережье Охотского моря и хариусов из притоков

р. Колыма. Зараженность колюшек не превышала 18%, зараженность хариусов достигала 46%. Подопытные раки также были собраны в географически изолированных друг от друга местообитаниях — в бассейне верхнего течения р. Колыма и на побережье Охотского моря. Варианты сочетания в опытах промежуточных хозяев и инвазионного материала из различных локальностей представлены в табл. 1.

Повторные эксперименты показали, что яйца *A. tenuirostris* от колюшек и хариусов с одинаковым успехом заражаются водяные ослики *Asellus hilgendorffii*, обитающие в разных географических районах Магаданской обл. Также они продемонстрировали возможность промежуточных хозяев нести значительную нагрузку инвазии исследуемого скребня. Во всех сериях получено большое количество личинок различной организации (табл. 1). Поскольку одновременно обнаруженные в теле раков личинки находились на разных стадиях развития (рис. 1), для сравнения результатов, полученных в разных экспериментах, стадии в развитии личинок разделены на категории.

В настоящее время исследователи используют термины “акантор” — эмбриональная личинка, вышедшая из оболочек яйца в кишечнике промежуточного хозяина и “цистакант” — конечная стадия в процессе формирования личинки. Все промежуточные стадии личиночного развития

объединяются понятием “акантелла”. Как правило, описания изменений в строении акантелл приводятся особо.

В нашем исследовании выделены четыре стадии развития, согласно которым проводили оценку изменений в организации личинок и их учет (рис. 2, рис. 3).

Стадия I. “Ранняя акантелла” (рис. 2а). Личинка имеет округлую форму. Во внутреннем строении отчетливо заметна более плотная область центральной ядерной массы и периферическая зона, в которой хаотично располагаются крупные ядра.

Стадия II. “Средняя акантелла” (рис. 2б). Начальный этап продольного роста. Характерно появление полости, в центре которой находится зачаток внутренних органов; в переднем и заднем концах также имеются недифференцированные зачатки пресомы и половых органов.

Стадия III. “Поздняя акантелла” (рис. 3а, 3б). Дальнейший рост личинки в длину. Дифференциация зачатков и быстрый органогенез, в результате которого формируются все структуры скребня.

Стадия IV. “Цистакант” (рис. 3в, 3г). Главный признак завершения формирования личинки — инвагинация хоботка. После этого с течением

Таблица 1. Зараженность личинками *Acanthocephalus tenuirostris* промежуточных хозяев *Asellus hilgendorffii* в проведенных экспериментах

Опыт	<i>A. hilgendorffii</i>	<i>A. tenuirostris</i>	ЭИ
№ 1 2018 г.	Побережье Охотского моря, небольшой водоем (15)	Побережье Охотского моря, оз. Глухое (78)	93
№ 2 2019 г.	Побережье Охотского моря, небольшой водоем (10)	Бассейн р. Колыма (376)	100
№ 3 2019 г.	Бассейн р. Колыма (10)	Бассейн р. Колыма (232)	100
№ 4 2021 г.	Побережье Охотского моря, небольшой водоем (10)	Бассейн р. Колыма (193)	100

Примечание. ЭИ — экстенсивность инвазии *Asellus hilgendorffii* (%) в опытах, проведенных в 2018–2021 гг.; в скобках дано число вскрытых *Asellus hilgendorffii* и найденных личинок *Acanthocephalus tenuirostris* (экз.).



Рис. 1. Участок кишечника водяного ослика *Asellus hilgendorffii* с личинками *Acanthocephalus tenuirostris* разных стадий развития в возрасте 45 сут.

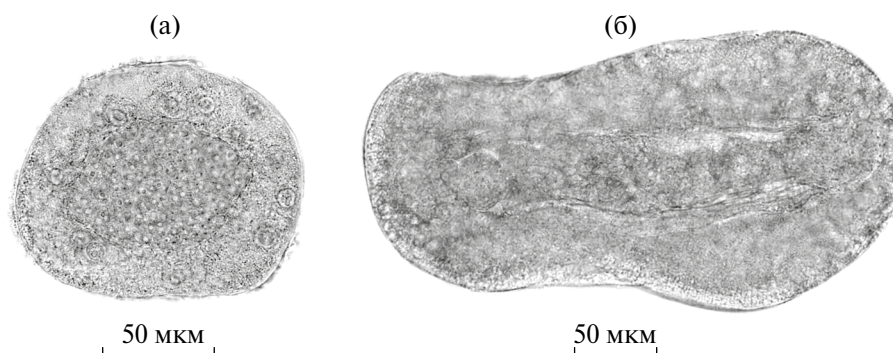


Рис. 2. Начальные стадии личиночного развития *Acanthocephalus tenuirostris* из промежуточного хозяина через 45 сут после заражения: а – ранняя акантелла; б – средняя акантелла.

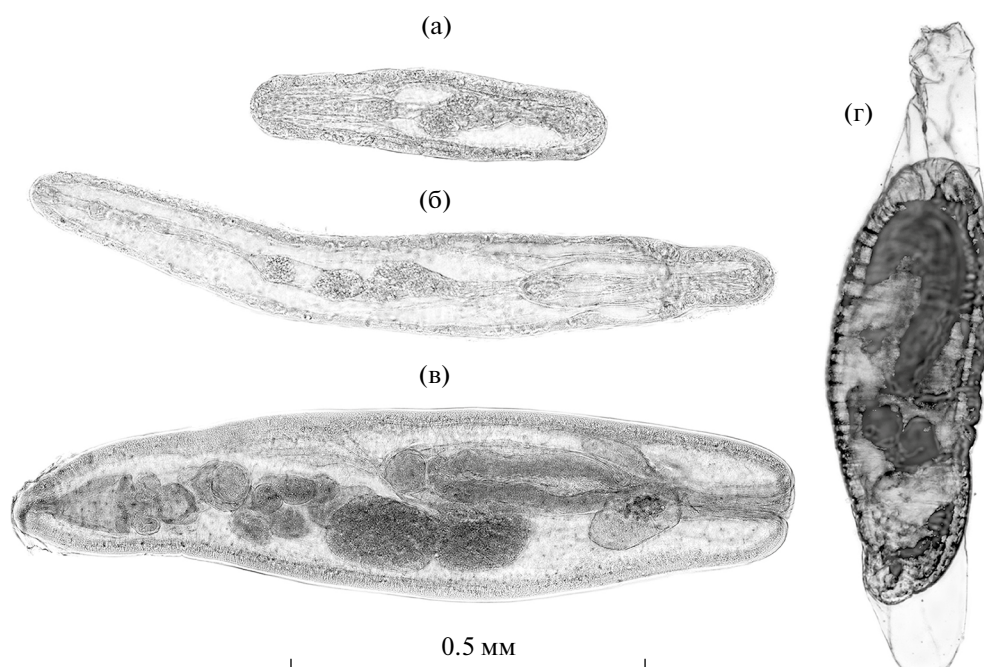


Рис. 3. Продвинутое стадии личиночного развития *Acanthocephalus tenuirostris* из промежуточного хозяина через 45 сут после заражения: а – поздняя акантелла (начальный этап дифференциации зачатков); б – поздняя акантелла (заключительный этап органогенеза); в – сформированный цистакант; г – циста с сократившимся цистакантом.

времени происходит сокращение мускулатуры, что заметно по образованию складчатости тегумента и появлению пустот по концам цисты.

Итоги культивации скребней в промежуточных хозяевах в опытах продолжительностью 45 и 252 сут представлены в табл. 2. Следует отметить, что для формирования цистаканта при температуре 15°C 40 сут оказалось недостаточно, во всех опытах наиболее продвинутой стадией, отмеченной в этот срок, была поздняя акантелла; но после 45 сут содержания в осликах неизменно присутствовали цистаканты. Кроме них во всех зараженных раках находились личинки более ранних стадий (рис. 1). Общее количество личинок, выросших

в каждом эксперименте, оказалось значительным (табл. 1), что позволило определить соотношение продвинутых и заторможенных стадий развития (табл. 2).

Низкий индекс обилия и, соответственно, наименьшее количество личинок отмечено в опыте “1/2018”. Это может быть связано с небольшим количеством яиц в мелких самках скребней, добытых из девятиглых колюшек. Их длина вдвое меньше (4.0–5.9 мм), чем у самок из хариусов, пойманных в бассейне р. Колыма (8.4–11.7 мм), которых использовали в остальных опытах. В условиях меньшей интенсивности инвазии относительно большее количество личинок достигло

Таблица 2. Показатели инвазии подопытных *Asellus hilgendorffii* и количественное соотношение стадий развития личинок (%) *Acanthocephalus tenuirostris* в экспериментах

Опыт	ПО	ИО	ИИ	Акантелла			Цистакант
				ранняя	средняя	поздняя	
№ 1 2018 г.	45	5.2	2–21	28	9	22	41
№ 2 2019 г.	45	37.6	22–59	17	16	43	24
№ 3 2019 г.	45	23.2	4–43	31	20	33	16
№ 4 2021 г.	252	19.3	14–23	—	6	30	64

Примечание. ПО – продолжительность опыта, сут; ИО – индекс обилия; ИИ – интенсивность инвазии промежуточных хозяев в опытах.

стадии цистаканта за одинаковый срок (табл. 2). Эксперимент “4/2021”, продолжавшийся >8 мес (252 сут), состоял из двух периодов. Первый период (45 сут) проходил при температуре 15°C, второй (остальные 207 сут) – при температурах 4–6°C. Зараженность промежуточных хозяев в этом опыте оказалась достаточно высокой (табл. 2). Состав личинок по сравнению с предыдущими опытами изменился: отсутствовали наиболее ранние стадии, большая часть личинок уже завершила свое развитие или была близка к завершению: из 193 личинок 64% достигли стадии цистаканта, 30% – стадии поздней акантеллы. Таким образом, полученный результат показывает, что при снижении температуры шансы на успешное окончание развития имеет большая масса инвазии.

Поскольку жизненный цикл скребней рыб связан только с эктотермными животными, то и развитие гельминтов напрямую зависит от температуры среды. Температурные адаптации определяют скорость онтогенетического развития организмов (Винберг, 1987) и, соответственно, необходимое для этого при различных температурах время, что может быть предметом исследования в отношении кишечных паразитов. Экспериментальное изучение сроков развития при задаваемых температурах позволяет, с одной стороны, получить представление о диапазоне благоприятных для объекта исследования температур и, с другой, – сравнить этот диапазон с климатическими характеристиками в его ареале.

Имеющиеся сведения о сроках постэмбрионального развития в водяных осликах *Asellus aquaticus* видов рода *Acanthocephalus*, обитающих в зоне умеренного климата Европы, позволяют оценить их отношение к условиям среды. Результаты экспериментов Л. В. Андрюк (1979а) на материалах, собранных в Смоленской обл. и проведенных при температурах 15, 18, 19, 22, и 25°C, показали, что повышение температуры заметно увеличивает скорость развития личинок *A. lucii*. Так, при 15°C для формирования цистаканта требуется 89 сут, при 25°C весь процесс занимает 19 сут. Опыты по культивированию личинок *A. lucii*, проведенные в Шотландии (Bratney, 1986), выявили линейный характер зависимости скорости их

развития в интервале 9–22°C, что позволило экспериментатору определить температурный порог развития, или условный биологический ноль. Его значение составило 5.7°C; кроме того, было зарегистрировано прекращение развития на стадии ранней акантеллы в опыте, продолжавшемся 147 сут при 5°C (Bratney, 1986). Данные о сроках личиночного развития двух других европейских видов скребней ограничены результатами экспериментов, проведенных только при достаточно высоких температурах. Инвазионная стадия цистаканта *A. angullae* при 19°C образовалась за 43 сут, при 24°C – за 15 сут (Андрюк, 1979б); для *A. ranae* процесс формирования цистаканта занял 48 сут при 23–24°C (Курбанов, 1978).

Предпочтительными местообитаниями *Asellus aquaticus*, промежуточного хозяина упомянутых европейских видов, служат мелководные участки водоемов. По данным В.Г. Серова (1986), изучавшего паразитарную систему *A. lucii* в небольшом пойменном озере на территории Белоруссии, в весенне-осенний период основная масса водяных осликов держится на глубинах до 2 м. Поскольку температура воды тесно коррелирует с температурой воздуха, термический режим неглубоких озер и прибрежных участков водоемов в безледный период отображает ход сезонных температур воздуха (Здоровеннова и др., 2017) и может достигать высоких значений. Так, в центре Русской равнины в июле–августе при среднесуточных температурах воздуха 23–24°C температура в эпилимнионе оз. Плещеево поднимается до 25°C (Поддубный и др., 2020). Кроме того, в условиях умеренного климата достаточно велика продолжительность “биологического лета” – периода с температурой поверхностного слоя воды >10°C, который даже на севере в озерах Карелии может составлять 123–148 сут (Ефремова и др., 2016).

Таким образом, исследованный диапазон температур, при которых проходило личиночное развитие *A. lucii* в экспериментах (Андрюк, 1979а; Bratney, 1986), соответствует летним температурам в водоемах, расположенных в умеренных широтах. Результаты этих экспериментов демонстрируют широкий интервал толерантных для развития температур, что свидетельствует об

эвритермности вида. Однако наиболее благоприятная для развития температура, ведущая к значительному сокращению его срока, относительно характеристик умеренного климата, находится в области высоких значений. Возможно, в природных биотопах приближению к оптимальным условиям ларвогенеза способствует поведение промежуточного хозяина. Установлено, что водяной ослик *Asellus aquaticus* имеет свойство активно выбирать термические условия своего существования, причем избираемые температуры находятся в интервале 20.7–24.2°C (Вербицкий, 2012).

Другие европейские представители рода *Asanthocephalus angullae* и *A. ranae*, успешно развивались при высокой температуре, хотя северные границы ареалов этих видов, судя по их находкам (Петроченко, 1956; Соколовская, 1962), пролегают в северных пределах умеренной зоны. При этом, местообитания *A. ranae* обнаружены также на юге Турции (Hesckmann et al., 2011) в субтропическом поясе. Возможно, данный вид наиболее термофилен из перечисленных европейских видов, и его личиночное развитие может ускоряться при температурах > 24°C.

Первоначальные находки *A. tenuirostris* были ограничены бассейном среднего и нижнего течения р. Амур, однако в дальнейшем выяснилось, что ареал паразита охватывает не только зону умеренного климата. Местообитания, обнаруженные в верховьях р. Колыма, располагаются на территории многолетней мерзлоты в зоне субарктического климата. Поскольку на востоке России климатические условия с юга на север резко изменяются, разница летних температур в водных объектах на разных широтах весьма существенна. Так, в р. Арсеньевка (Даубихэ), где зарегистрирован *A. tenuirostris* (Ермоленко, 2004), и в его ареале на Нижнем Амуре в районе г. Хабаровск и в оз. Болонь (Соколовская, 1971) среднемесячные температуры воды превышают 10°C с мая по сентябрь, достигая в июле 22–23°C (Ресурсы..., 1967; Гидрологический..., 1969). При этом в материковых районах Магаданской обл., где существуют очаги инвазии *A. tenuirostris*, теплый период составляет 4–5 мес, а среднемесячные температуры воздуха календарных летних месяцев в районе поселков Сеймчан и Кулу колеблются в пределах 11.6–15.2°C и 9.3–12.9°C соответственно (Справочник..., 1966–1968). Совсем коротка продолжительность “биологического лета” в водных объектах субарктического региона. По имеющимся для известных местообитаний *A. tenuirostris* сведениям, весенний переход температуры воды через 10°C в р. Буюнда в среднем приходится на 19 июня, осенний — на 26 июля; в р. Кулу — 20 июня и 13 августа соответственно (Многолетние..., 1985).

Очевидно, что скребень *A. tenuirostris* имеет возможность расселения в субарктическом реги-

оне благодаря своим термическим адаптациям. Распространение этого вида и в южных районах Дальнего Востока свидетельствует об его адаптации к весьма широкому диапазону толерантных для постэмбрионального развития температур, от которого зависят границы его ареала в разных климатических зонах.

Биотические факторы, по-видимому, не препятствуют распространению вида. Известно, что по отношению к окончательным хозяевам *A. tenuirostris* не отличается специфичностью и паразитирует на представителях разных систематических групп рыб, включая лососевидных, карповых, колюшковых и окуневых (Петроченко, 1956; Соколовская, 1971; Атрашкевич, 2009; Соколов, Фролов, 2012; Поспехов, 2013). Промежуточным хозяином служит вид водяного ослика *A. hilgendorffii*, распространенный от Приморья до Чукотки (Sidorov, Prevorčnik, 2016), при этом на Чукотке паразит отсутствует (Атрашкевич, 2016). Для массовых на северо-востоке России видов скребней рода *Neoechinorhynchus*, также являющихся гельминтами рыб, были выявлены температурные адаптации разного характера — от эвритермных свойств до признаков stenotермии (Михайлова, 2015). В связи с этим, предстоит выяснить, в какой степени повышение температуры может ускорять личиночное развитие *A. tenuirostris*, на каком участке температурной шкалы находится термопреферендум этого процесса, переносят ли личиночные стадии отрицательные температуры. Информация о предпочитаемых температурах на преимагинальном этапе онтогенеза скребня позволит судить об условиях среды, в которой вид сформировался, и, возможно, выявить факторы, способные ограничивать его распространение.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленные в работе результаты экспериментов с преимагинальными стадиями *A. tenuirostris* демонстрируют увеличение темпов личиночного развития этого скребня по сравнению с европейскими видами. При температуре 15°C продолжительность развития до стадии цистиканта во всех опытах составляла ≤ 45 сут, что вдвое меньше срока, необходимого *A. lucii* для достижения этой стадии при той же температуре. Указанная температура соответствует максимальным среднемесячным значениям июля, наблюдающимся в водах рек северо-востока России (Михайлов, 2013). Несмотря на непродолжительность благоприятного периода, можно полагать, что процесс формирования инвазионных личинок укладывается в один летний сезон. Как показал эксперимент, процесс развития продолжается и при понижении температуры до 4–6°C. В условиях, при которых развитие европейского вида

A. lucii останавливается на ранней стадии, личинки *A. tenuirostris* завершают развитие и достигают стадии цистаканта.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю признательность магаданским коллегам К.В. Кусенко, В.П. Никишину, К.В. Регель (Институт биологических проблем Дальневосточного отделения РАН) за содействие в проведении экспедиций и организации экспериментов. Особую благодарность автор приносит Ю.А. Слепцову (Институт биологических проблем Дальневосточного отделения РАН) за добычу дефинитивных хозяев исследуемого паразита в отдаленных районах Магаданской обл.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме “Гельминты в биоценозах северо-восточной Азии: биоразнообразие, морфология и молекулярная филогенетика”, № регистрации 1021060307693-0. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андрюк Л.В. 1979а. Цикл развития скребня *Acanthocephalus lucii* (Echinorhynchidae) // Паразитология. Т. 13. № 5. С. 530.
- Андрюк Л.В. 1979б. Цикл развития скребня *Acanthocephalus anguillae* // Зоол. журн. Т. 58. № 2. С. 168.
- Атрашкевич Г.И. 1998. Природные очаги акантоцефалезов пресноводных рыб в Северном Приохотье // Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования: Матер. науч. чтений, посвященных памяти проф. Б.Г. Иоганзена. Томск: ООО Дельтаплан. С. 255.
- Атрашкевич Г.И. 2009. Скребни (Acanthocephala) в бассейне Охотского моря: таксономическое и экологическое разнообразие // Тр. Зоол. ин-та РАН. СПб. Т. 313. № 3. С. 350.
- Атрашкевич Г.И. 2016. Скребни рода *Acanthocephalus* (Palaeacanthocephala: Echinorhynchidae) — северные или южные “пришельцы”? // Фауна и экология паразитов (Тр. Центра паразитологии ИПЭЭ РАН). М.: Наука. Т. 49. С. 9.
- Атрашкевич Г.И., Михайлова Е.И., Орловская О.М., Поспехов В.В. 2016. Биоразнообразие скребней рыб пресных вод азиатской Субарктики // Паразитология. Т. 50. № 4. С. 263.
- Вербицкий В.Б. 2012. Температурный оптимум, предпочтительный и термотолерантность пресноводных ракообразных (Cladocera, Isopoda, Amphipoda): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Борок.
- Винберг Г.Г. 1987. Зависимость скорости онтогенетического развития от температуры // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л.: Наука. Т. 165. С. 5.
- Гидрологический ежегодник. 1969. Бассейн Тихого океана. Бассейн р. Усури и бассейн Японского моря. Владивосток. Т. 9. Вып. 6.
- Давыденко Е.В., Никишин В.П. 2023. Особенности организации тегумента у цистаканта и взрослого скребня *Acanthocephalus tenuirostris* // Биология внутр. вод. № 2. С. 164.
<https://doi.org/10.31857/S0320965223020043>
- Ермоленко А.В. 2004. Фауна паразитов головешки ротана *Perccottus glehni* (Eleotridae) Приморского края // Паразитология. Т. 38. Вып. 3. С. 251.
- Ефремова Т.В., Пальшин Н.И., Белашев Б.З. 2016. Температура воды разнотипных озер Карелии в условиях изменения климата (по данным инструментальных измерений 1953–2011 гг.) // Водн. ресурсы. Т. 43. № 2. С. 228.
- Здоровеннова Г.Э., Здоровеннов Р.Э., Пальшин Н.И., Терзевик А.Ю. 2017. Динамика температуры и растворенного кислорода в мелководном озере на фоне погодной изменчивости // Уч. зап. Петрозаводск. гос. ун-та. № 8(169). С. 106.
- Курбанов М.Н. 1978. Развитие *Acanthocephalus ranae* (Schränk, 1788) Lühe, 1911 в промежуточном хозяине // Изв. АН Азерб. ССР. Сер. биол. наук. № 1. С. 114.
- Михайлов В.М. 2013. Пойменные талики Северо-Востока России. Новосибирск: Акад. изд-во “Гео”.
- Михайлова Е.И. 2015. Скребни рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae) северо-восточной Азии (таксономия, зоогеография, экология): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: Зоол. ин-т РАН.
- Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши (Государственный водный кадастр). 1985. Т. 1. Вып. 17. Л.: Гидрометеиздат.
- Никишин В.П., Леонов С.А. 2000. Гельминты промысловых рыб бассейна Буянды. Препринт Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН.
- Петроченко В.И. 1956. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. Т. 1. М.: АН СССР.
- Поддубный С.А., Цветков А.И., Иванова И.Н. и др. 2020. Термические и динамические процессы в озере Плещеево // Тр. Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 90(93). С. 7.
- Поспехов В.В. 2013. Гельминты и паразитические ракообразные рыб озерно-речной системы Чукча (бассейн р. Тауй, Охотское море) // Изв. ТИНРО: Сб. науч. трудов. Владивосток. Т. 172. С. 181.
- Поспехов В.В., Атрашкевич Г.И., Орловская О.М. 2009. Гельминтофауна лососевых рыб (Salmonidae) северного Охотоморья (бассейны рек Тауй и Яма) Сообщение 1. Гельминты тихоокеанских лососей // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. № 1. С. 93.
- Пугачев О.Н. 1984. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. Л.: Зоол. ин-т АН СССР.
- Пугачев О.Н. 2004. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки,

- моллюски, ракообразные, клещи // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 304. СПб.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Основные гидрологические характеристики. Дальний Восток. 1967. Т. 18. Вып. 2. Л.: Гидрометеиздат.
- Серов В.Г. 1986. *Asellus aquaticus* — промежуточный хозяин скребня *Acanthocephalus lucii*: динамика численности, структура популяции и зараженность скребнем // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л.: Наука. Т. 155. С. 13.
- Соколов С.Г., Фролов Е.В. 2012. Разнообразие паразитов ротана (*Perccottus glenii*, Osteichthyes, Odontobutidae) в границах нативного ареала // Зоол. журн. Т. 91. № 1. С. 17.
- Соколовская И.Л. 1962. Акантоцефалы. Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. М.: АН СССР. С. 579.
- Соколовская И.Л. 1971. Скребни рыб бассейна Амура // Паразитол. сборник. Т. 25. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 165.
- Справочник по климату СССР. 1966—1968. Вып. 33. Ч. I—IV. Л.: Гидрометеиздат.
- Стрелков Ю.А., Шульман С.С. 1971. Эколого-фаунистический анализ паразитов рыб Амура // Паразитол. сборник. Т. 25. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 196.
- Amin O.M. 2013. Classification of the Acanthocephala // Folia Parasitol. V. 60. № 4. P. 273.
- Bratley J. 1986. Life history and population biology of larval *Acanthocephalus lucii* (Acanthocephala: Echinorhynchidae) in the isopod *Asellus aquaticus* // J. Parasitol. V. 72. № 5. P. 633.
- Heckmann R.A., Amin O.M., Tepe Y. et al. 2011. *Acanthocephalus ranae* (Acanthocephala: Echinorhynchidae) from amphibians in Turkey, with special reference to new morphological features revealed by SEM, and histopathology // Sci. Parasitol. V. 12. № 1. P. 23.
- Sidorov D.A., Prevorčnik S. 2016. A review of the genus *Asellus* E.L. Geoffroy, 1762 (Crustacea: Isopoda: Asellidae) from the Asian part of Russia, with description of plesiomorphic *A. turanaicus* sp.n. // Arthropoda Selecta. V. 25. № 2. P. 157.

Temperature Adaptation in the Postembryonic Development of *Acanthocephalus tenuirostris* (Palaeacanthocephala: Echinorhynchidae)

E. I. Mikhailova^{1,*}

¹Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan, Russia
*e-mail: emmodus@gmail.com

Under experimental conditions, the larval development of a fish parasite, *Acanthocephalus tenuirostris* was studied. This species is common in the eastern regions of Russia from Primorye Territory to the upper reaches of the Kolyma River. The material for the experiments was collected in different areas of the Magadan region which is located mainly in the subarctic climate zone. In several series of experiments, the infection and maintenance of intermediate hosts, the isopod *Asellus hilgendorffii*, took place at a constant temperature 15°C. In all cases, no more than 45 days were required for the formation of the final cystacanth stage. At the same time, in the hemocoel of isopods a large number of other larval stages were present simultaneously with cystacants. An additional experiment was conducted for the first 45 days at 15°C and the next 207 days at 4–6°C, showed the possibility of further development of larvae at low temperatures. Based on the comparison with the data available in the literature on the development times of European *Acanthocephalus* species living in temperate climates, it is concluded that the *A. tenuirostris* has an adaptation to a cold climate, which provides a twofold acceleration of the rate of its development relative to larval *A. lucii* in Europe.

Keywords: *Acanthocephalus tenuirostris*, larval development, experimental data, temperature adaptations, climatic conditions, areal