

УДК 595.133:597.2/.5(262.5)

О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ СТАТУСЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СКРЕБНЕЙ (ACANTHOCEPHALA) ЧЕРНОМОРСКИХ РЫБ

И. П. Белофастова

Институт биологии южных морей НАН Украины,
пр. Нахимова, 2, Севастополь, 99011 Украина
E-mail: pronkina@fromru.com

Получено 21 марта 2003

О таксономическом статусе некоторых видов скребней (Acanthocephala) черноморских рыб. Белофастова И. П. — Проанализированы литературные и собственные данные по морфологии четырех видов скребней от черноморских рыб, относившихся ранее к роду *Acanthocephaloidea* (*A. propinquus* (Dujardin, 1845) Meyer, 1933; *A. incrassatus* (Molin, 1858) Meyer, 1933; *A. kostylewi* Meyer, 1933, *A. rhytidotes* (Porta, 1905) Belofastova et Kornijchuk, 2000). Установлено: *A. incrassatus* в Черном море отсутствует; *A. propinquus* — широкоспецифичный вид с 4–6 крючьями в 10–12 рядах на хоботке, паразитирует в кишечнике у 29 видов черноморских рыб; узкоспецифичный вид *A. kostylewi* от морского языка *Solea nasutus* (Pallas, 1814) с 5–6 крючьями в 12–14 рядах на хоботке морфологически близок как к *Solearhynchus soleae* (Porta, 1905) Buron et Maillard, 1985, так и к *A. rhytidotes* (Monticelli, 1905). Все 3 видовых названия, очевидно, являются синонимами. Приоритетность какого-либо из них остается спорной.

Ключевые слова: скребни, *Acanthocephaloidea*, *Solearhynchus*, Украина, Черное море.

About Taxonomic Status of Some Acanthocephalan Species of the Black Sea Fishes. Belofastova I. P. — Records and own materials on four species of the genus *Acanthocephaloidea*, (*A. propinquus* (Dujardin, 1845) Meyer, 1933; *A. incrassatus* (Molin, 1858) Meyer, 1933; *A. kostylewi* Meyer, 1933, *A. rhytidotes* (Porta, 1905) Belofastova et Kornijchuk, 2000) are analysed. *A. incrassatus* is shown to be absent in the Black Sea. *A. propinquus* is a polymorphic species with 4–6 hooks in 10–12 longitudinal rows on the proboscis; it parasitizes and is a parasite in 29 species of Black Sea fishes; *A. kostylewi* is a specific parasite of *Solea nasutus* (Pallas, 1814) with 5–7 hooks in 12–16 longitudinal rows on the proboscis and apparently is closely related to *Solearhynchus soleae* (Porta, 1905) Buron et Maillard, 1985 and *A. rhytidotes* (Monticelli, 1905).

Key words: Acanthocephaloidea, Solearhynchus, Ukraine, Black Sea.

Введение

В Черном море фауна скребней рыб представлена довольно ограниченным количеством видов, большей частью являющихся представителями рода *Acanthocephaloidea* Meyer, 1933. Нужно отметить, что виды этого рода изучены крайне слабо. Описания большинства из них были составлены авторами XIX и начала XX ст., часто без сопровождения рисунками, в большинстве описаний отсутствуют размерные характеристики, кроме того, при описании вида ранее не принято было учитывать вариабельность морфологических признаков. Все это приводит к тому, что при идентификации видов этого рода нередко возникают трудности. К настоящему времени у рыб Черного и Азовского морей отмечено 4 вида скребней: *A. incrassatus* (Molin, 1858) Meyer, 1933, *A. propinquus* (Dujardin, 1845) Meyer, 1933 (в русскоязычной литературе часто встречается неправильное написание — *A. propinguus*), *A. kostylewi* Meyer, 1933, *A. rhytidotes* (Porta, 1905) Belofastova et Kornijchuk, 2000. Анализ морфометрических показателей скребней этого рода от черноморских рыб показал широкую вариабельность признаков, используемых для их диагностики, что затрудняет определение видов по составленным ранее описаниям. В настоящее время возникла необходимость уточнения видовой принадлежности скребней рыб азово-черноморского бассейна.

Материал

Проанализированы морфометрические показатели 156 экз. скребней рода *Acanthocephaloidea* от рыб: *Gobius ophiocephalus* Pallas, 1914, *G. niger* Linnaeus, 1758, *G. cobitis* Pallas, 1814, *Pomathoschistus marmoratus* (Risso, 1810), *Neogobius melanostomum* (Pallas, 1814), *Merlangius merlangius euxinus* (Nordmann,

1840), *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758, *Blennius sphinx* Valenciennes, 1836, *B. pavo* (Risso, 1810), *Solea nasutus* (Pallas, 1814). Материал собран в окрестностях Карадага в 1994 г., Севастополя в 1997–2002 гг. и в оз. Донузлав в 1986 г. Скребней фиксировали 70°-ным спиртом, при изучении морфологических особенностей просветляли глицерином с молочной кислотой или глицерином с дистиллированной водой в концентрациях 25% и 50%. Измерения проводились с помощью окуляр-микрометра при увеличениях: x44; x87; x350; x875.

Результаты и обсуждение

Первой и единственной работой, в которой содержатся описания представителей рода *Acanthocephaloides* от черноморских рыб до настоящего времени, являлась статья Н. Н. Костылева (1926). В этой работе автор приводит описания двух видов скребней, которые были ранее описаны от средиземноморских рыб: *Echinorhynchus incrassatus* Molin 1858 и *E. propinquus* Dujardin, 1845. Оба вида определены были им «провизорно, так как ни в русской, ни в иностранной литературе не было ни исчерпывающего описания, ни удовлетворительных изображений этих двух видов. Определять их пришлось, пользуясь кратким диагнозом, приводимым Molin (1861)». Эти виды позднее были переведены А. Мейером в обоснованный им род *Acanthocephaloides* Meyer, 1933.

Acanthocephaloides incrassatus (Molin, 1858) Meyer, 1933 (*E. incrassatus* Molin, 1858). Первое подробное описание этого вида представлено в работе А. Порта (Porta, 1905): хоботок вооружен 8–11 поперечными рядами крючьев, передние 8 из которых крупные. В еще более ранней работе Р. Молина (Molin, 1858), на которую ссылается А. Порта, этот вид «имеет толстый хоботок, покрытый колючками в 10 рядах, передние 6 из которых в противоположность задним очень крупные». А. Порта в своей сводке в качестве синонимов этого вида указывает также *Echinorhynchus flavus* Molin, 1858, который вооружен 11 рядами крючьев, передние 8 из которых крупные, 3 задние — мелкие, и *E. visiani* Molin, 1858, в вооружении хоботка которого уже 12 поперечных рядов крючьев, передние 8 — крупные, задние 4 — мелкие.

Таким образом, на хоботке *E. incrassatus* в каждом продольном ряду должно находиться по 8–12 крючьев, передние 6–8 из которых крупные, задние 3–4 — мелкие (рис. 1). Скребни, обнаруженные Н. Н. Костылевым, значительно отличаются от этих описаний: имеют в вооружении хоботка 12 продольных рядов крючьев по 5 крючьев в каждом ряду, т. е. по системе Порта — 5 поперечных рядов (рис. 2, табл. 1) и поэтому не могут быть отнесены к виду *Echinorhynchus (Acanthocephaloides) incrassatus*.

Так как статья Н. Н. Костылева была наиболее доступной для исследователей первой половины XX ст., при определении скребней этой группы у отечественных ученых принято было относить червей с 5 крючьями в 12 продольных рядах к виду *A. incrassatus*, и эта традиция сохранилась практически до настоящего времени.

Acanthocephaloides propinquus (Dujardin, 1845) Meyer, 1933 (= *Echinorhynchus propinquus* Dujardin, 1845). В описании, представленном для этого вида в сводке А. Порта (1905), крючья хоботка расположены

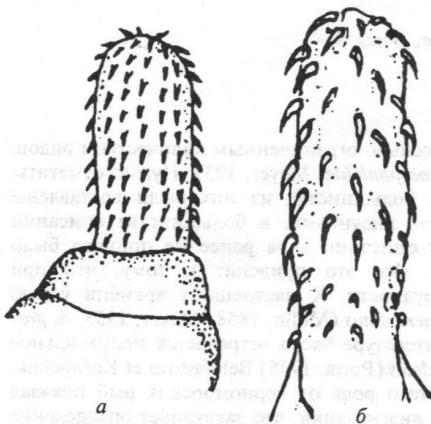


Рис. 1. Вооружение хоботка: а — *Echinorhynchus incrassatus* Molin, 1858 (по: Porta, 1905); б — *Acanthocephaloides incrassatus* (Molin) по Meyer, 1933.

Fig. 1. Arme of proboscis: а — *Echinorhynchus incrassatus* Molin, 1858 (after Porta, 1905); б — *Acanthocephaloides incrassatus* (Molin) after Meyer, 1933.

Таблица 1. Размеры *Acanthocephaloides propinquus* и *A. incrassatus*
Table 1. Measurements of *Acanthocephaloides propinquus* and *A. incrassatus*

Параметр	<i>A. propinquus</i>				<i>A. incrassatus</i>
	по: Golvan, 1969	по: Radujkovic, 1989	по: Dezfuli et K°, 1992	собственные данные	по: Kostylew, 1926
Длина тела, мм	4–6,75	2,2–4,8	2,17–6,23	1,45–5,13	3–6
Размеры хоботка, мм	0,2 x 0,11	0,16–0,195	0,2	(0,19–0,29) x (0,11–0,13)	0,2
Количество рядов крючьев на хоботке	12	11–13	12	10–12	12
Количество крючьев в ряду	6–7	4–6	5–6	4–6	5
Длина остряя крючка, мкм:					
L _{ap}	—	—	—	24,5–28	—
L ₁	27,2	33 (30–36)	30–38	28–38,5	25–29
L ₂	34,1	38 (35–42)		31,5–38,5	36–39
L ₃	40,9	48 (44–52)	47–52	49–59,5	54
L ₄	15,9	19 (17–20)		17,5–24,5	14–18
L ₅	13,6	19 (17–20)	12–23	17,5–21	11–14
L ₆	—	—	—	17,5–21	—

Примечание. L — длина, ар — апикальный крюк.

жены в 7–9 поперечных рядах, передние из которых крупные, а задние 2–3 — мелкие, т. е. в каждом продольном ряду 7–9 крючьев.

Н. Н. Костылев, не располагая сводкой А. Порта, к данному виду отнес скребней с 5 крючьями в каждом из 16 продольных рядов на хоботке, обнаруженных им у морского языка *Solea lascaris nasuta*, а позднее этот вид был переописан как *A. kostylewi* Meyer, 1933.

Значительную путаницу в систематику данного рода внесла статья А. Мейера (Meyer, 1933). В этой сводке при описании представителей рода *Acanthocephaloides* приведены рисунки, не соответствующие тексту (рис. 1, табл. 1). Этот автор, как и Н. Н. Костылев, к виду *A. incrassatus* относит скребней, имеющих в вооружении хоботка 12 продольных рядов крючьев по 5 (3 больших и 2 маленьких) в каждом, при этом на рисунке, иллюстрирующем описание, мы видим 6–7 крючьев в ряду. В то время как у *A. propinquus* в описании этого автора вооружение хоботка имеет 12 рядов крючьев по 6–7 в каждом, но на рисунке, иллюстрирующем описание, отчетливо видно 5 крючьев в продольном ряду.

Некорректные описания А. Мейера были повторены в более поздних сводках по скребням (Петроченко, 1956; Yamaguti, 1961; Golvan, 1969), что привело к разнотечениям и ошибкам при определении этих видов. С другой стороны, работа А. Мейера была труднодоступной для советских исследователей первой половины XX ст. и многие продолжали руководствоваться описаниями Н. Н. Костылева. В современной зарубежной литературе (Dezfuli et al., 1992), в отличие от русскоязычных источников, скребней с 12 рядами крючьев по 5–6 в каждом ряду принято относить в виду *A. propinquus* (Dujardin, 1845), а не к *A. incrassatus* (Molin, 1858). Некоторые авторы (Radujkovic, 1989) к этому виду относят также скребней с 4–6 крючьями в ряду.

Проанализировав имеющийся у нас материал, мы обнаружили большую вариабельность вооружения хоботка черноморских представителей этого рода (рис. 2). Установлено, что варьируют не только размеры тела, лемнисков, семенников, что легко объяснить возрастной изменчивостью, но и более стабильные систематические признаки, которые формируются уже на стадии акантеллы —

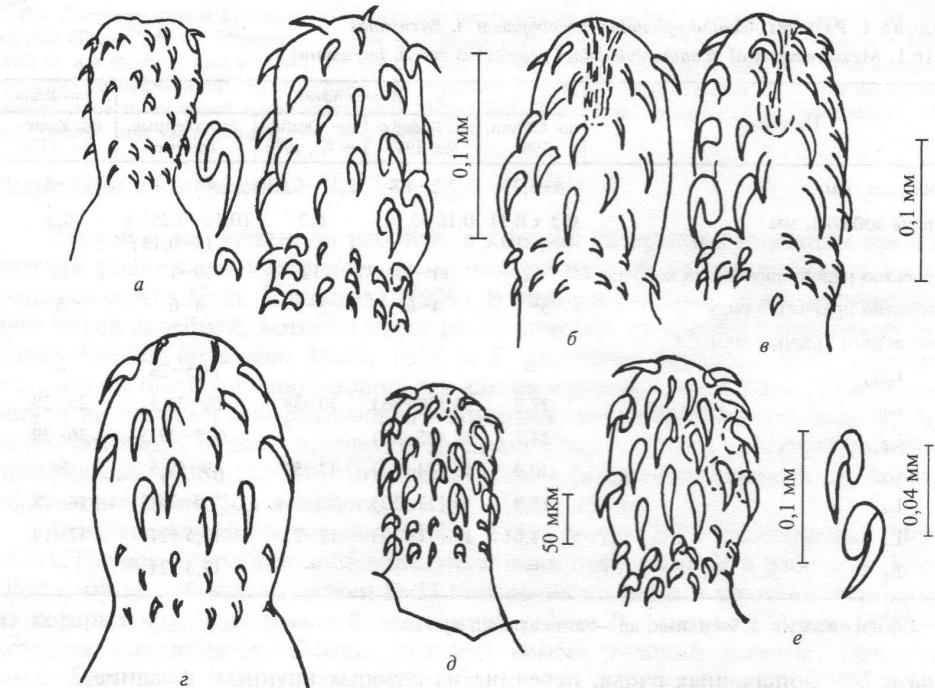


Рис. 2. Вооружение хоботка: а — *Echinorhynchus propinquus* (по: Porta, 1905.); б — *Acanthocephaloides propinquus* (по: Meyer, 1933); в — *Acanthocephaloides propinquus* (по: Golvan, 1969); г — *Acanthocephaloides incrassatus* (sin. *Echinorhynchus incrassatus* по: Костылеву, 1926); д — *Acanthocephaloides propinquus* (по: Radujkovic, 1989); е — *Acanthocephaloides incrassatus* (по: Белофастова, Корничук, 2000).

Fig. 2. Arme of proboscis: а — *Echinorhynchus propinquus* (after Porta,); б — *Acanthocephaloides propinquus* (after Meyer, 1933); в — *Acanthocephaloides propinquus* (after Golvan, 1969); г — *Acanthocephaloides incrassatus* (sin. *Echinorhynchus incrassatus* after Kostylew, 1926); д — *Acanthocephaloides propinquus* (after Radujkovic, 1989); е — *Acanthocephaloides incrassatus* (after Belofastova, Korniychuk, 2000).

размеры крючьев, количество рядов крючьев на хоботке и количество крючьев в ряду (как крупных, так и мелких — базальных). Так, количество рядов крючьев у скребней из кишечника *Gobius ophiocephalus* изменялось в пределах 10–12, а общее количество крючьев на хоботке в пределах — 45–59. Количество крючьев в каждом ряду также может меняться: 4–4; 4–5; 5–5; 5–6 (поскольку крючья в рядах расположены по квинкунциальному типу, то в двух соседних рядах количество крючьев часто отличается на 1). Кроме того, меняется и композиция вооружения больших и малых крючьев: (3 больших + 2 маленьких); (3+3); (4+2); (2+2); (3+1). Длина острия крючьев на хоботке одной особи может варьировать в пределах 7–9 мкм. Размеры крючьев у исследованных нами экземпляров в целом сопоставимы с описанными ранее в литературе (рис. 2, табл. 1). Вариабельность в вооружении хоботка — явление не редкое у скребней, отсутствие такой информации о представителях рода *Acanthocephaloides* объясняется слабой изученностью этой группы.

Обнаруженные нами скребни (рис. 3, табл. 1) по морфологическим особенностям близки, судя по имеющимся в литературе описаниям *A. propinquus* современных европейских исследователей (Radujkovic, 1989; Dezfuli et al., 1992).

Нужно отметить, что в настоящее время род *Acanthocephaloides* включает еще 2 вида, морфологически близких к *A. propinquus*: *A. distinctus* Golvan, 1969 и *A. geniticus* Buron, Renaud et Euzet, 1986. Крючья на хоботках этих видов также расположены в 12 продольных рядах по 5–6 крючьев в каждом. Основными

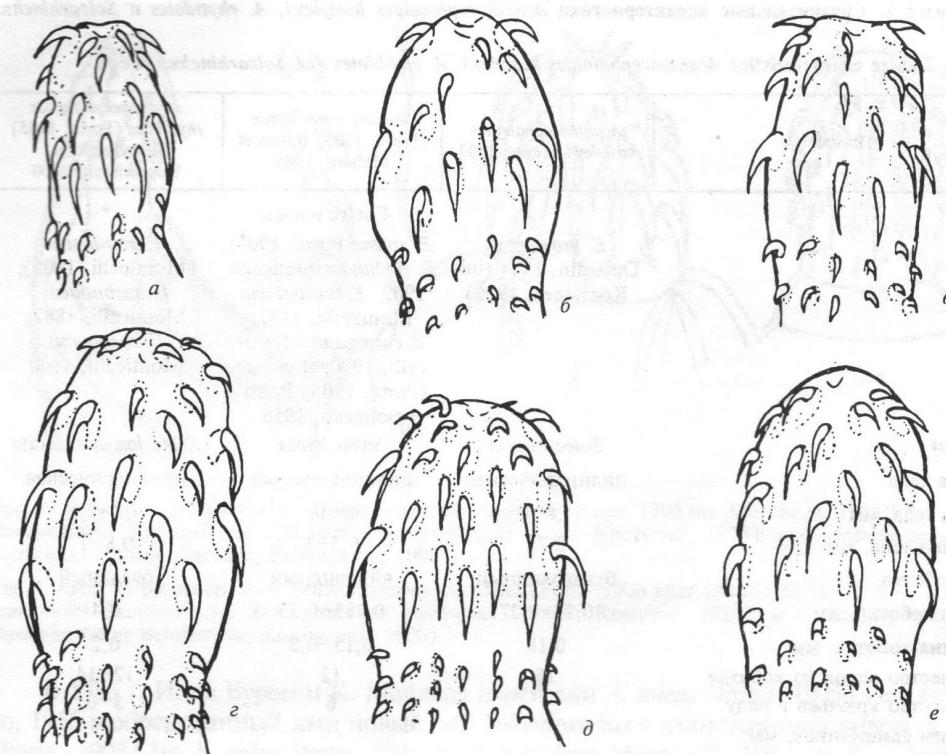


Рис. 3. Некоторые типы вооружения хоботка черноморских *A. propinquus*. Расположение крючьев по типу: а — (3+2) (3+1); б — (2+2); в — (3+2); г — (3+3) (4+2); д — (3+3) (3+2); е — (3+2) (2+2).

Fig. 3. Some types of proboscis armaments of Black Sea *A. propinquus*. Composition of proboscis hooks: а — (3+2) (3+1); б — (2+2); в — (3+2); г — (3+3) (4+2); д — (3+3) (3+2); е — (3+2) (2+2).

отличительными признаками *A. distinctus* являются более крупные размеры по сравнению с *A. propinquus*, что может оказаться проявлением изменчивости одного широко специфичного и вариабельного вида — *A. propinquus*. Не исключено, однако, что род *Acanthocephaloïdes* является комплексом морфологически сходных видов, различия которых могут быть выявлены более тонкими методами, как это было установлено с помощью молекулярно-генетического анализа для *A. propinquus* и *A. geneticius* (Buron et al., 1986).

Acanthocephaloïdes kostylewi Meyer, 1933 — впервые обнаружен Н. Н. Костылевым у морского языка (*Solea nasuta*) в районе Севастополя и первоначально определен им как *E. propinquus*, позднее был переописан А. Мейером (рис. 3, табл. 2.) на основе описания Н. Н. Костылева. Вооружение хоботка этого вида состоит из 16 продольных рядов крючьев по 5 в каждом.

Необходимо отметить, что у Н. Н. Костылева было всего 2 экз. этих червей, по которым и было сделано описание, вероятно, не совсем точное. Переописание этого вида А. Мейером основано также на материалах Н. Н. Костылева. Но к тому времени уже были известны виды, паразитирующие в морском языке: в начале XX ст. в сводке по скребням А. Порта (1905) приводит описание двух видов от средиземноморского *Solea impar* Bennet, 1831: *E. rhytidotes* Monticelli, 1905 с хоботком, вооруженным крючьями, расположенными в 6—7 поперечных рядах, где передние — крупные, а последние — мелкие и тонкие (т. е. 6—7 крючьев в продольном ряду), и *E. soleae* Porta, 1905 с хоботком, вооруженным 11 поперечными рядами крючьев трех типов (т. е. 11 крючьев в продольном ряду). Однако эти виды остались вне поля зрения автора.

Таблица 2. Сравнительные характеристики *Acanthocephaloides kostylewi*, *A. rhytidotes* и *Solearhinchus soleae*

Table 2. Size characteristics *Acanthocephaloides kostylewi*, *A. rhytidotes* and *Solearhinchus soleae*

Параметр	<i>Acanthocephaloides kostylewi</i> Meyer, 1933	<i>Solearhinchus soleae</i> (Porta, 1905) Buron et Mailard, 1985	<i>Acanthocephaloides rhytidotes</i> (Porta, 1905) Белофастова, Корничук, 2000
Синонимы			
	<i>E. propinguus</i> Dujardin, 1845 (по: Костылев, 1926)	<i>E. soleae</i> Porta, 1905; <i>E. rhytidotes</i> Monticelli, 1905; <i>E. aurantiacus</i> Monticelli, 1887; <i>E. corrugatus</i> Monticelli, 1900; <i>A. soleae</i> (Porta, 1905) Petrotchenko, 1956	<i>E. rhytidotes</i> (Monticelli, 1905); <i>E. aurantiacus</i> Monticelli, 1887; <i>E. corrugatus</i> Monticelli, 1900
Хозяин	<i>Solea nasuta</i>	<i>Solea impar</i>	<i>Solea lascaris nasuta</i>
Форма тела	цилиндрическая	цилиндрическая	цилиндрическая
Длина тела, мм	4,8–8	5–10	4,7–7,5
Ширина тела, мм	0,72	0,5–1	0,8–1
Вид хоботка	булавовидный	яйцевидный	овальный
Длина хоботка, мм	0,23–0,27	0,285–0,35	0,4
Ширина хоботка, мм	0,18	0,15–0,2	0,2
Количество рядов на хоботке	16	12	12–14
Количество крючьев в ряду	5	6	5–6
Размеры семенников, мм:			
I	0,23	0,4 (0,28–0,55) x 0,27 (0,18–0,4)	0,6 x (0,5–0,6)
II	0,27	0,41 (0,32–0,45) x 0,26 (0,19–0,29)	(0,5–0,6) x (0,4–0,6)

В. И. Петроченко (1956) в своей сводке в род *Acanthocephaloides* включает также *A. solea* (Porta, 1905), Meyer, 1933 (= *E. soleae* Porta, 1905) от средиземноморского языка *Solea impar*, у которого крючья на хоботке расположены в 12 продольных рядах по 5–6 в каждом. Но описание этого вида соответствует не *E. soleae* Porta, 1905), а *E. rhytidotes* Monticelli, 1905. Эта ошибка прочно закрепилась в дальнейшей литературе (Yamaguti, 1961; Golvan, 1969).

И. Гольван в своей сводке за 1969 г. допустил еще одну неточность в описании *A. soleae* (Porta, 1905) Petrotchenko, 1956: в качестве его синонимов он приводит *E. rhytidotes* Monticelli, 1905, прилагая как иллюстрации рисунок последнего. Таким образом, в результате всех вышеуказанных перестановок получился синтез из описания двух изначально разных видов: *E. rhytidotes* Monticelli, 1905 и *E. soleae* Porta, 1905.

При изучении морфологии червей от морского языка из района Севастополя в наших сборах обнаружены скребни с морфологическими признаками, близкими к *E. rhytidotes* Monticelli, 1905, но слабо отличавшимися вооружением хоботка: 5–6 крючьев в 12–14 продольных рядах, которые первоначально были отнесены к виду *A. rhytidotes* (Monticelli, 1905) (Белофастова, Корничук, 2000). В наших сборах отсутствовали скребни, хоботок которых был бы вооружен крючьями, расположенными исключительно по 5 в каждом ряду, как это описано у Н. Н. Костылева. Несомненно, *A. rhytidotes* Monticelli, 1905 и *Acanthocephaloides kostylewi* Meyer, 1933 являются синонимами, и разница в вооружении хоботка обоих видов легко объяснима видовой изменчивостью. В данном случае, учитывая вышесказанное, приоритетным следует считать название *A. rhytidotes*.

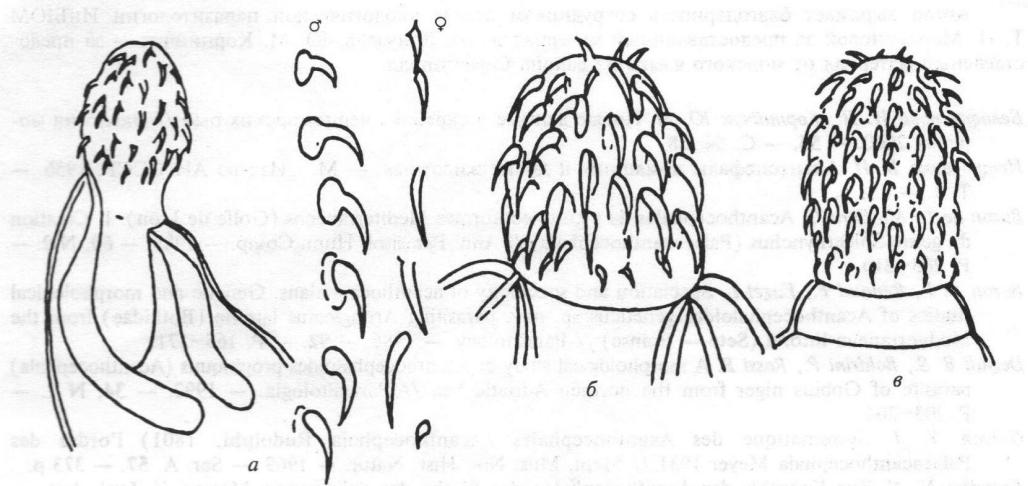


Рис. 4. Вооружение хоботка: а — *Echinorhynchus rhytidotes* (Porta, 1906 по: Monticelli, 1905); б — *Acanthocephaloides kostylewi* (sin. *Echinorhinchus propinquus* — по: Костылев, 1926); в — *Acanthocephaloides rhytidotes* (по: Белофастова, Корнийчук, 2000).

Fig. 4. Arme of proboscis: а — *Echinorhynchus rhytidotes* (Porta, 1906 after Monticelli 1905); б — *Acanthocephaloides kostylewi* (sin. *Echinorhinchus propinquus* — after Kostylew, 1926); в — *Acanthocephaloides rhytidotes* (after Belofastova, Korniychuk, 2000).

В 1985 г. И. де Бурон и К. Майлард перенесли *A. soleae* (Porta, 1905) Petrotchenко, 1956 в обоснованный ими новый род *Solearhynchus* с единственным видом *S. solea* (Porta, 1905) [= *E. solea* Porta, 1905 = *E. rhytidotes* Monticelli, 1905, = *E. aurantiacus* Monticelli, 1887 = *E. corrugatus* Monticelli, 1900]. Этот вид морфологически близок *A. kostylewi*, но имеет несколько отличное вооружение хоботка: 12 рядов крючьев по 6 в каждом. Как показано выше, количество рядов крючьев и количество крючьев в ряду может значительно варьировать, и все 3 вида — *A. rhytidotes* (Monticelli, 1905), *A. kostylewi* Meyer, 1933 и *S. soleae* (Porta, 1905) Buron et Maillard (но не *A. soleae* (Porta, 1905) — очевидно, являются синонимами. Главным отличительным признаком рода *Solearhynchus* является отсутствие кутикулярного вооружения у скребней от морского языка, в отличие от прочих представителей рода *Acanthocephaloides* (семейство Arhytmacanthidae Yamaguti, 1935), имеющих кутикулярные шипики. Но в литературе уже есть род, основанный на данном признаке: в сводке И. Гольвана (1969) в семействе Arhytmacanthidae Yamaguti, 1935, подсемействе Palaeacanthocephaloidinae Golvan, 1969 выделяет род *Paracanthocephaloides*, главный признак которого — отсутствие кутикулярного вооружения. В этот род он помещает *P. chabanaudi* (Dollfus, 1951) Golvan, 1969 (= *Acanthocephaloides chabanaudi* Dollfus, 1951). Таким образом, при определении статуса скребней от морского языка приоритетным следует считать видовое название *rhytidotes*, тогда как валидность родового названия *Solearhynchus* остается спорной. Мы предполагаем посвятить этому вопросу отдельную статью.

Выводы

Анализ морфологических особенностей скребней от черноморских рыб позволяет предположить, что вид *A. incrassatus* (Molin, 1858) в Черном море изначально отсутствовал и те особи, которые ранее относили к этому виду, следует относить к *A. propinquus* (Dujardin, 1815), который, возможно, является комплексом морфологически сходных видов. *A. rhytidotes* (Monticelli, 1905), *A. kostylewi* Meyer, 1933 и *S. soleae* (Porta, 1905) Buron et Maillard, очевидно, являются синонимами с приоритетным видовым названием *rhytidotes* (Porta, 1905), но принадлежность этого вида к роду *Solearhynchus* или *Paracanthocephaloides* остается под вопросом.

Автор выражает благодарность сотрудникам отдела экологической паразитологии ИнБЮМ Т. Н. Мордвиновой за предоставленный материал из оз. Донузлав, Ю. М. Корничук — за предоставленный материал от морского языка из района Севастополя.

- Белофастова И. П., Корничук Ю. М. Новые данные о скребнях черноморских рыб // Экология моря. — 2000. — 53. — С. 54–58.
- Петроченко В. И. Акантоцефалы домашних и диких животных. — М. : Изд-во АН СССР, 1956. — Т. 1. — 431 с.
- Buron de I., Maillard C. Acanthocephales de pleuronectiformes Mediterraneens (Golfe de Lion). 1. Creation du genre *Solearhynchus* (*Palaeacanthocephala*) // Ann. Parasitol. Hum. Comp. — 1985. — 60, N 2. — P. 205–210.
- Buron de I., Renaud F., Euzet L. Speciation and specificity of acanthocephalans. Genetic and morphological studies of *Acanthocephaloides gencticus* sp. nov. parasiting *Arnoglossus laterna* (Bothidae) from the Mediterranean littoral (Sete — Franse) // Parasitology. — 1986. — 92. — P. 165–171.
- Desfili B. S., Boldrini P., Rossi R. A morphological study of *Acanthocephaloides propinquus* (*Acanthocephala*) parasite of *Gobius niger* from the northern Adriatic Sea // Parassitologia. — 1992. — 34, N 1. — P. 203–204.
- Golvan Y. J. Systematique des Acanthocephales (*Acanthocephala Rudolphi, 1801*) l'ordre des *Palaeacanthocephala* Meyer 1931 // Mem. Mus. Nat. Hist. Natur. — 1969. — Ser. A, 57. — 373 p.
- Kostylew N. N. Zur Kenntnis der Acanthocephalen der Fische des Schwaarsen Meeres // Zool. Anz. — 1926. — 67, N 7/8. — S. 177–183.
- Meyer A. Acanthocephala // Brouns Klassen und Ordnung des Terreichs. — 1933. — 4. — 523 S.
- Monticelli F. S. Su di un echinorhinchico della collezione del Museo Zoologico di Napoli (*Echinorhynchus rhytidotes* Montic.) // Ann. Mus. Zool. Napoli (N. S.) — 1905. — 1, N 25. — P. 1–13.
- Porta A. Gli Echinorinchi dei Perci // Arch. Zoologico Italiana. — 1905. — 2. — P. 149–214.
- Radujkovic B. M. Parasites des poissons marins du Montenegro: Acanthocephales // Acta Adriatica. — 1989. — 30, N 1/2). — P. 189–194.
- Yamaguti S. Systema Helminthum. Acanthocephala. — London, 1963. — 423 p.