

УДК 619:576.895.1: 598.2

DOI: 10.31016/1998-8435-2018-12-4-24-40

Состав и экологические особенности фауны гельминтов с пресноводными жизненными циклами у птиц Баренцева моря

Вадим Владимирович Куклин

Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, 183010, г. Мурманск, ул. Владимирская, д. 17,
e-mail: VV_Kuklin@mail.ru

Поступила в редакцию: 20.09.2018; принята в печать: 26.11.2018

Аннотация

Цель исследований: обобщение и систематизация данных о составе фауны гельминтов с пресноводными жизненными циклами у птиц Баренцева моря и анализ особенностей инвазии птиц разных видов в зависимости от экологии паразитов и хозяев.

Материалы и методы. Изучен материал от 729 особей морских птиц, относящихся к 17 видам, собранный в период с 1991 по 2017 гг. в нескольких районах Баренцева моря (Мурманское побережье, Новая Земля, Шпицберген, открытая акватория, Печорское море) и в двух районах западной части Карского моря (восточная часть пролива Карские Ворота, Байдарацкая губа). Определены таксономический состав гельминтофауны птиц и значения количественных показателей заражения – экстенсивность инвазии и индекс обилия. Полученные результаты обработаны статистически.

Результаты и обсуждение. У птиц Баренцева моря паразитирует 30 видов гельминтов с пресноводными жизненными циклами (10 видов трематод, 14 – цестод, 5 – нематод, 1 – скребней). Наибольшее число видов пресноводных паразитов характерно для моевок и морских чаек (по 9), морских песочников (10) и серебристых чаек (11). 5 видов птиц (люрики, гагарки, тупики, полярные крачки и сибирские гаги) оказались свободны от инвазии этими гельминтами. Самыми широко специфичными оказались нематоды *Parascaris adunca* и *Streptocara crassicauda*, найденные у 5 и у 8 видов хозяев соответственно. У птиц, гнездящихся вдали от побережья (западно-сибирская чайка, морской песочник, гага-гребенушка), преобладают паразиты, у которых роль промежуточных хозяев играют пресноводные беспозвоночные. Для большинства видов чаек (серебристой, морской, моевки, бургомистра), использующих в сезон размножения в качестве кормовых биотопов и море, и пресные водоемы, более характерно наличие в гельминтофауне видов, в циркуляции которых участвуют рыбы. У птиц, не имеющих в гнездовой период трофических связей с пресноводными биоценозами (чистиковые, глупыш, обыкновенная гага), чаще всего встречаются паразиты, демонстрирующие широкую специфичность к различным типам хозяев и высокую толерантность к колебаниям солености и температуры. Заражение птиц этой группы происходит либо при длительном пребывании на распресненных участках морской акватории, либо при использовании в пищу проходных рыб после их выхода в море.

Ключевые слова: фауна; гельминты; пресноводные экосистемы; морские птицы; жизненный цикл; Баренцево море.

Для цитирования: Куклин В. В. Состав и экологические особенности фауны гельминтов с пресноводными жизненными циклами у птиц Баренцева моря // Российский паразитологический журнал. 2018. Т. 12. № 4. С. 24–40.

DOI: 10.31016/1998-8435-2018-12-4-24-40

© Куклин В. В.

Species Composition and Ecological Features of Freshwater Helminthfauna of Seabirds on the Barents Sea

Vadim V. Kuklin

Murmansk Marine Biological Institute KSC RAS, 183010, Murmansk, Vladimirskaia St, 17, Russia,
e-mail: VV_Kuklin@mail.ru

Received on: 20.09.2018; accepted for printing on: 26.11.2018

Abstract

The purpose of the research is integration and classification of data on the species composition of the helminths with freshwater life cycles in the birds on the Barents Sea and analysis of the infection features of birds of different species, depending on the ecology of parasites and hosts.

Materials and methods. The material from 729 samples of seabirds belonging to 17 species collected during the period from 1991 to 2017 in several regions of the Barents Sea (Murman coast, Novaya Zemlya, Spitsbergen, offshore water, Pechora Sea) and in 2 regions of the western part of Kara Sea (eastern part of the Karskie Vorota Strait and Baidaratskaya Bay) was studied. The species composition of helminthes and quantitative parameters of birds infection (prevalence of infection, PI, and abundance index, AI) were determined. The statistical processing of the results using the Fisher F-distribution and cluster analysis by the "nearest neighbor" method using the data on PI was carried out.

Results and discussion. 30 species of helminths with freshwater life cycles (10 species of trematodes, 14 species of cestodes, 5 species of nematodes, 1 species of acanthocephalans) were found in birds on the Barents Sea. The greatest number of freshwater parasites is typical for kittiwakes and black-backed gulls (9 species each), purple sandpipers (10 species) and herring gulls (11 species). 5 species of birds (little auks, razorbills, Atlantic puffins, Arctic terns and Steller's eiders) were not infested by these parasites. The most widespread were nematodes *Paracuaria adunca* and *Streptocara crassicauda*, found in 5 and 8 species of hosts, respectively. In birds nesting far from the coast (Heuglin's gull, purple sandpiper, king eider), parasites predominate, in which the role of intermediate hosts is played by freshwater invertebrates. For most species of gulls (herring gull, black-backed gull, kittiwake, glaucous gull), used in the breeding season as forage biotopes sea and fresh water, more characteristic of the presence of helminths in the circulation of which fish are involved. In birds that do not have trophic connections with freshwater biocoenoses in the breeding period (alcids, northern fulmar, common eider), parasites are most often found showing wide specificity to different types of hosts and a high tolerance to fluctuations in salinity and temperature. Infestation of this group birds by freshwater helminths occurs either with a prolonged stay in the desalinated areas of the marine aquatory, or with consumption of migratory fishes after their release into the sea.

Keywords: helminths; freshwater ecosystems; seabirds; life cycle; Barents Sea.

For citation: Kuklin V. V. Species composition and ecological features of freshwater helminthfauna of seabirds on the Barents sea. *Rossiyskiy parazitologicheskii zhurnal = Russian Journal of Parasitology*. 2018; 12(4): 24–40.

DOI: 10.31016/1998-8435-2018-12-4-24-40

Введение

Реализация жизненных циклов гельминтов, использующих в качестве окончательных хозяев теплокровных животных, в пресноводных экосистемах высоких широт сопряжена со многими сложностями. Неблагоприятные абиотические условия (низкая температура воды, продолжительное сохранение ледового покрова, слабая эвтрофикация большинства водоемов), а также значительные сезонные ко-

лебания численности и активности промежуточных, паразитических и окончательных хозяев существенно снижают возможности для успешной циркуляции многих паразитов. По этим причинам северным гельминтам необходим широкий комплекс физиологических, экологических и поведенческих адаптаций.

Спектр адаптивных механизмов и реакций у паразитов, циркулирующих в северных пресноводных биоценозах, весьма разнообразен.

К ним можно отнести повышенную устойчивость покоящихся инвазионных стадий к низким температурам, быстрое развитие личинок в наиболее подходящие сезоны и синхронизацию этого процесса с периодами наибольшей уязвимости хозяев (появление птенцов у птиц и детенышей у млекопитающих), длительную продолжительность жизни половозрелых стадий, а также высокую плодовитость и отсутствие свободноживущих личинок у многих паразитов.

В районах Арктики, граничащих с морскими побережьями, особое значение для реализации жизненных циклов имеют широкая специфичность паразитов к промежуточным и окончательным хозяевам, а также высокая толерантность личиночных стадий к солёности воды. Это даёт гельминтам возможность использовать в качестве окончательных хозяев морских птиц, у которых в состав гнездовых и кормовых территорий входят тундровые озера и реки, а в качестве промежуточных и паратенических – эвригалинных беспозвоночных и проходных рыб. Такая жизненная стратегия, с одной стороны, создаёт риски для успешной циркуляции, связанные с «пере-

сечением границ» экосистем разных типов (пресноводных и морских). С другой стороны, в случае успешного преодоления этого препятствия перед паразитами открываются возможности для широкого географического расселения и последующего видообразования на базе гостальной и топической радиации.

Цель настоящего исследования – обобщение и систематизация данных о составе фауны гельминтов с пресноводными жизненными циклами у птиц Баренцева моря и анализ особенностей инвазии птиц разных видов в зависимости от экологии паразитов и хозяев.

Материалы и методы

Материал для настоящего исследования был собран в период с 1991 по 2017 гг. в нескольких районах Мурманского побережья (п-ов Рыбачий, северная часть Кольского залива – Западный Мурман, бухта Средне-Зеленецкая, устья рек Воронья и Восточная Лица, мыс Крутик, окрестности поселка Дальние Зеленцы – Центральный Мурман, архипелаг Семь Островов, губы Полютиха и Дворовая – Восточный Мурман), на Северном (губа Архангельская, залив Русская Гавань) и Южном (мыс Саханина) островах Новой Земли, на архипелаге Шпицберген (залив Грен-фьорд и о. Надежда), в западном и восточном районах открытой акватории Баренцева моря, а также в его юго-восточной части (Печорском море) – у побережья острова Вайгач. Кроме того, обследование птиц проводили в двух западных районах Карского моря (в восточной части пролива Карские Ворота и в Байдарацкой губе), а также в популяции синантропных серебристых чаек г. Мурманска (рис. 1).

Изучено 729 особей птиц, относящихся к 17 видам. Данные о видовом составе и количестве птиц, подвергнутых паразитологическому обследованию в различных районах, приведены в табл. 1.

Вскрытие птиц в ходе береговых и морских экспедиций проводили непосредственно в поле или в условиях полевых либо судовых лабораторий. Материал с архипелага Шпицберген и из двух районов открытой акватории Баренцева моря предварительно был заморожен при температуре – 22°C и обработан после транспортировки в лаборатории Мурманского морского биологического института.

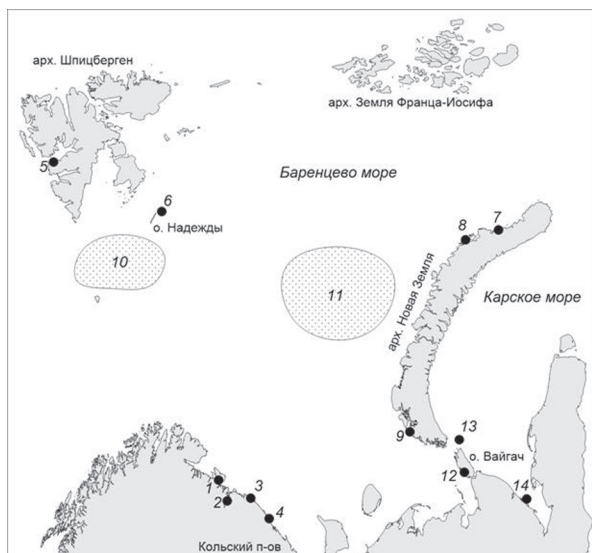


Рис. 1. Районы проведения исследований:

- 1 – Западный Мурман; 2 – г. Мурманск;
- 3 – Центральный Мурман; 4 – Восточный Мурман;
- 5 – залив Грен-фьорд; 6 – о. Надежды; 7 – залив Русская Гавань; 8 – губа Архангельская; 9 – мыс Саханина;
- 10 – западная часть открытой акватории Баренцева моря; 11 – восточная часть акватории Баренцева моря;
- 12 – побережье о. Вайгач; 13 – восточная часть пролива Карские Ворота; 14 – Байдарацкая губа

Таблица 1

Видовой состав и количество обследованных птиц Баренцева моря (1991–2017 гг.)

| Вид птиц | Общее число | Число особей, обследованных в различных районах * | | | | | | | | | | | | | |
|--|-------------|---|----|----|----|----|---|----|---|----|----|----|----|----|----|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 |
| Толстоклювая кайра (<i>Uria lomvia</i> Linnaeus, 1758) | 71 | 10 | - | 10 | 23 | - | 3 | 10 | 5 | 10 | - | - | - | - | - |
| Тонкоклювая кайра (<i>Uria aalge</i> Pontoppidan, 1763) | 45 | 10 | - | 10 | 25 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Атлантический чистик (<i>Cerphus grylle</i> Linnaeus, 1758) | 21 | - | - | 6 | 15 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Тупик (<i>Fratercula arctica</i> Linnaeus, 1758) | 20 | - | - | 3 | 17 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Гагарка (<i>Alca torda</i> Linnaeus, 1758) | 13 | - | - | 1 | 12 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Лютрик (<i>Alle alle</i> Linnaeus, 1758) | 10 | - | - | - | - | 5 | - | - | 5 | - | - | - | - | - | - |
| Моевка (<i>Rissa tridactyla</i> Linnaeus, 1758) | 179 | 29 | - | 51 | 54 | 20 | - | 10 | 5 | - | 10 | - | - | - | - |
| Серебристая чайка (<i>Larus argentatus</i> Pontoppidan, 1763) | 127 | 54 | 26 | 21 | 26 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Морская чайка (<i>Larus marinus</i> Linnaeus, 1758) | 49 | 12 | - | 27 | 10 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Бургомистр (<i>Larus hyperboreus</i> Gunnerus, 1767) | 42 | 6 | - | - | 1 | 26 | - | - | 2 | - | - | 3 | 2 | 2 | 2 |
| Западно-сибирская чайка (<i>Larus heuglini</i> Bree, 1876) | 5 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 5 |
| Глушыш (<i>Fulmarus glacialis</i> Linnaeus, 1761) | 57 | 1 | - | - | - | 10 | 2 | - | - | - | 20 | 21 | - | 3 | - |
| Полярная крачка (<i>Sterna paradisaea</i> Pontoppidan, 1763) | 5 | - | - | - | - | 5 | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Стеллерова гага (<i>Polysticta stelleri</i> Pallas, 1769) | 8 | - | - | 8 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Обыкновенная гага (<i>Somateria mollissima</i> Linnaeus, 1758) | 32 | - | - | 8 | - | 2 | - | - | 4 | - | - | - | 18 | - | - |
| Гага-гребенушка (<i>Somateria spectabilis</i> Linnaeus, 1758) | 8 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 7 | - | 1 |
| Морской песочник (<i>Calidris maritima</i> Brünlich, 1764) | 37 | - | - | 23 | - | 10 | - | - | 4 | - | - | - | - | - | - |

* – нумерация районов указана в соответствии с таковой на рис. 1.

Обследование птиц, поиск и фиксацию гельминтов, изготовление тотальных препаратов и определение материала проводили по стандартным паразитологическим методикам [4, 14]. При идентификации ряда объектов (в частности, некоторых мелких трематод, оторванных сколексов и личинок цестод) из них готовили временные препараты. Для этой цели гельминты, предварительно зафиксированные 70%-ным этанолом, помещали в смесь глицерина и 40%-ной молочной кислоты (в пропорции 2 : 1), а затем – под покровное стекло и идентифицировали под микроскопом.

Помимо таксономического состава гельминтофауны, определены количественные показатели заражения птиц – экстенсивность инвазии (ЭИ) (отношение числа птиц, зараженных паразитом данного вида, к общему числу птиц в выборке) и индекс обилия (ИО) (отношение общего числа гельминтов каждого вида в каждом виде хозяев к общему числу обследованных особей птиц данного вида). При статистической обработке результатов исследований использовали методы расчета и сравнения доверительных интервалов экстенсивности инвазии и индекса обилия при

95%-ном уровне значимости, основанные на использовании F-распределения [7]. Для расчетов использована компьютерная программа Quantitative parasitology 3.0 [47]. С целью выделения групп птиц, имеющих разные типы экологических связей с пресными водоемами в течение гнездового периода, проведен кластерный анализ по методу «ближайшего соседа» с использованием данных по ЭИ в пакете компьютерной программы Past.

Результаты и обсуждение

Согласно полученным результатам, у птиц Баренцева и Карского морей паразитирует 30 видов гельминтов с пресноводными жизненными циклами (10 видов трематод, 14 – цестод, 5 – нематод, 1 – скребней). Возможно, в действительности разнообразие этих паразитов несколько меньше, поскольку для некоторых установить точную видовую принадлежность не удалось из-за неполнозрелости найденных экземпляров или их плохой сохранности. Данные о составе гельминтофауны, количественных показателях зараженности, видах хозяев и районах обнаружения паразитов приведены в табл. 2.

Таблица 2

Состав фауны гельминтов с пресноводными жизненными циклами, найденных у птиц Баренцева моря (1991–2017 гг.)

| Вид гельминтов | Вид хозяев | Район обнаружения * | ЭИ, %** | ИО, экз.** |
|----------------------------------|-----------------------|---------------------|---------------------|--------------------|
| Trematoda | | | | |
| <i>Mesorchis pseudoechinatus</i> | <i>R. tridactyla</i> | 1, 3, 4 | 3,35 (1,2–7,2) | 0,18 (0,0–0,7) |
| <i>Plagiorchis laricola</i> | <i>L. argentatus</i> | 1, 2, 3, 4 | 8,66 (4,4–15,0) | 1,76 (0,5–5,7) |
| | <i>L. marinus</i> | 3, 4 | 12,24 (4,6–24,8) | 5,90 (0,4–27,1) |
| | <i>L. heuglini</i> | 14 | 3 из 5 | 0,80 (0,0–1,2) |
| <i>Apatemon gracilis</i> | <i>S. spectabilis</i> | 14 | 1 из 8 | 6,00 (0,0–12,0) |
| <i>Catatropis verrucosa</i> | <i>S. mollissima</i> | 12 | 12,12 (3,4–28,2) | 1,27 (0,3–3,9) |
| <i>Diplostomum indistinctum</i> | <i>R. tridactyla</i> | 3, 4 | 3,35 (1,2–7,2) | 0,09 (0,0–0,2) |
| | <i>L. argentatus</i> | 1, 2 | 7,87 (3,8–14,0) | 0,71 (0,2–2,4) |

* – нумерация районов указана в соответствии с таковой на рис. 1 и в табл. 1; ** – для экстенсивности инвазии и индекса обилия в скобках приведены значения нижней и верхней границ точного 95%-ного доверительного интервала.

Продолжение таблицы 2

| Вид гельминтов | Вид хозяев | Район обнаружения * | ЭИ, %** | ИО, экз.** |
|-------------------------------------|-----------------------|---------------------|----------------------|-------------------------|
| <i>D. spathaceum</i> | <i>R. tridactyla</i> | 3, 4 | 1,12 (0,1–4,0) | 0,03 (0,0–0,1) |
| | <i>L. marinus</i> | 3, 4 | 12,24 (4,6–24,8) | 0,51 (0,1–1,4) |
| | <i>L. heuglini</i> | 14 | 2 из 5 | 0,40 (0,0–0,6) |
| <i>D. nordmanni</i> | <i>R. tridactyla</i> | 1, 4 | 1,68 (0,3–4,8) | 0,12 (0,0–0,6) |
| <i>D. chromatophorum</i> | <i>L. argentatus</i> | 2 | 0,79 (0,1–4,3) | 0,03 (0,0–0,1) |
| <i>D. helveticum</i> | <i>L. argentatus</i> | 2 | 1,57 (0,2–5,6) | 0,15 (0,0–0,7) |
| | <i>L. hyperboreus</i> | 13 | 2,38 (0,1–12,6) | 0,05 (0,0–0,1) |
| <i>Diplostomum sp</i> | <i>R. tridactyla</i> | 3, 4 | 1,12 (0,1–4,0) | 0,03 (0,0–0,1) |
| | <i>L. marinus</i> | 3 | 2,04 (0,1–10,9) | 0,14 (0,0–0,4) |
| | <i>L. hyperboreus</i> | 12 | 2,38 (0,1–12,6) | 0,02 (0,0–0,1) |
| Cestoda | | | | |
| <i>Diphyllobothrium dendriticum</i> | <i>L. argentatus</i> | 3 | 0,79 (0,1–4,3) | 0,01 (0,0–0,1) |
| | <i>L. marinus</i> | 3, 4 | 14,29 (5,9–27,2) | 9,78 (0,4–28,7) |
| | <i>L. hyperboreus</i> | 4, 13 | 4,76 (0,6–16,2) | 0,07 (0,0–0,2) |
| | <i>L. heuglini</i> | 14 | 2 из 5 | 0,60 (0,0–1,2) |
| <i>Diphyllobothrium sp.</i> | <i>R. tridactyla</i> | 3 | 0,56 (0,1–3,1) | 0,01 (0,0–0,1) |
| | <i>L. argentatus</i> | 1 | 0,79 (0,1–4,3) | 0,01 (0,0–0,1) |
| | <i>L. marinus</i> | 1 | 2,04 (0,1–10,9) | 0,02 (0,0–0,1) |
| <i>Decacanthus arctica</i> | <i>S. spectabilis</i> | 14 | 1 из 8 | 0,75 (0,0–2,3) |
| <i>Paricterotaenia porosa</i> | <i>L. argentatus</i> | 1, 2, 3, 4 | 19,69 (13,2–27,7) | 2,81 (1,7–4,5) |
| | <i>L. marinus</i> | 3, 4 | 10,20 (3,4–22,2) | 4,14 (0,6–17,8) |
| | <i>L. hyperboreus</i> | 12, 13, 14 | 9,52 (2,7–22,6) | 0,33 (0,1–1,1) |
| | <i>L. heuglini</i> | 14 | 5 из 5 | 225,20 (112,6–333,4) |
| <i>Anomolepis sp.</i> | <i>C. maritima</i> | 3 | 2,70 (0,1–14,2) | 0,03 (0,0–0,1) |
| <i>Aploparaksis crassirostris</i> | <i>L. argentatus</i> | 3 | 1,57 (0,2–5,6) | 0,02 (0,0–0,1) |
| <i>A. crassipenis</i> | <i>C. maritima</i> | 3, 5 | 10,81 (3,0–25,4) | 0,95 (0,2–3,5) |
| <i>A. leonovi</i> | <i>C. maritima</i> | 3, 5 | 13,51 (4,5–28,8) | 2,08 (0,1–9,5) |
| <i>A. octacantha</i> | <i>C. maritima</i> | 3 | 16,22 (6,2–32,0) | 0,49 (0,2–1,4) |

Окончание таблицы 2

| Вид гельминтов | Вид хозяев | Район обнаружения * | ЭИ, %** | ИО, экз.** |
|--|-----------------------|---------------------|----------------------|----------------------|
| <i>Aploparaksis sp.</i> | <i>C. maritima</i> | 3 | 8,11 (1,7–21,9) | 0,11 (0,0–0,3) |
| <i>Echinocotyle nitida</i> | <i>C. maritima</i> | 3, 8 | 5,41 (0,7–18,2) | 0,35 (0,0–1,2) |
| <i>Nadejdolepis nitida</i> | <i>C. maritima</i> | 3, 5 | 35,14 (20,2–52,5) | 19,54 (4,9–82,3) |
| <i>N. nitidulans</i> | <i>C. maritima</i> | 3 | 2,70 (0,1–14,2) | 0,27 (0,0–0,8) |
| | <i>R. tridactyla</i> | 4 | 0,56 (0,1–3,1) | 0,01 (0,0–0,1) |
| <i>Trichocephalloides megaloccephala</i> | <i>C. maritima</i> | 3 | 16,22 (6,2–32,0) | 2,08 (0,6–7,0) |
| Nematoda | | | | |
| <i>Paracuaria adunca</i> | <i>R. tridactyla</i> | 1, 3, 4, 10 | 23,46 (17,5–30,4) | 0,60 (0,4–0,9) |
| | <i>L. argentatus</i> | 1, 2, 3, 4 | 48,82 (39,9–57,9) | 2,88 (2,1–4,2) |
| | <i>L. marinus</i> | 1, 3, 4 | 51,02 (36,3–65,6) | 3,10 (1,9–5,6) |
| | <i>L. hyperboreus</i> | 1, 4, 5, 12, 13 | 21,43 (10,3–36,8) | 1,24 (0,5–2,9) |
| | <i>F. glacialis</i> | 5 | 1,75 (0,1–9,4) | 0,07 (0,0–0,2) |
| <i>Streptocara crassicauda</i> | <i>R. tridactyla</i> | 4 | 0,56 (0,1–3,1) | 0,01 (0,0–0,1) |
| | <i>L. argentatus</i> | 3, 4 | 1,57 (0,2–5,6) | 0,04 (0,0–0,2) |
| | <i>L. marinus</i> | 4 | 4,08 (0,5–14,0) | 0,10 (0,0–0,4) |
| | <i>L. hyperboreus</i> | 5 | 4,76 (0,6–16,2) | 0,10 (0,0–0,3) |
| | <i>S. mollissima</i> | 3, 5, 8 | 12,12 (3,4–28,2) | 0,58 (0,1–1,6) |
| | <i>C. grylle</i> | 4 | 14,29 (3,0–36,3) | 0,33 (0,1–1,1) |
| | <i>U. aalge</i> | 4 | 2,22 (0,1–11,8) | 0,02 (0,0–0,1) |
| | <i>U. lomvia</i> | 4 | 6,56 (1,8–15,5) | 0,15 (0,0–0,3) |
| <i>Cosmocephalus obvelatus</i> | <i>L. argentatus</i> | 1, 2 | 3,15 (0,9–7,9) | 0,06 (0,0–0,2) |
| | <i>L. marinus</i> | 3, 4 | 12,24 (4,6–24,8) | 0,43 (0,1–0,9) |
| | <i>L. hyperboreus</i> | 4 | 2,38 (0,1–12,6) | 0,02 (0,0–0,1) |
| <i>Echinuria uncinata</i> | <i>S. spectabilis</i> | 12, 14 | 5 из 8 | 45,25 (3,3–168,0) |
| <i>Tetrameres fissispina</i> | <i>S. mollissima</i> | 12 | 3,03 (0,1–15,8) | 0,06 (0,0–0,2) |
| Acanthocephala | | | | |
| <i>Polymorphus magnus</i> | <i>C. maritima</i> | 3 | 2,70 (0,1–14,2) | 0,03 (0,0–0,1) |

Пресноводные гельминты не найдены у люриков, гагарок, тупиков, полярных крачек и сибирских гаг. Наибольшее число гельминтов с пресноводными жизненными циклами было характерно для паразитофауны моевок и морских чаек (по 9 видов), морских песоч-

ников (10 видов) и серебристых чаек (11 видов). Данные о количестве видов гельминтов с морскими и пресноводными жизненными циклами и их соотношении у обследованных видов птиц приведены в табл. 3.

Таблица 3

Число и соотношение видов гельминтов с морскими и пресноводными жизненными циклами у птиц Баренцева моря (1991–2017 гг.)

| Вид птиц | Общее число видов гельминтов | Число видов гельминтов с морскими жизненными циклами | Число видов гельминтов с пресноводными жизненными циклами | Относительная доля видов гельминтов с пресноводными жизненными циклами в общем разнообразии гельминтофауны, % |
|-------------------------|------------------------------|--|---|---|
| Толстоклювая кайра | 12 | 11 | 1 | 8,33 |
| Тонкоклювая кайра | 8 | 7 | 1 | 12,50 |
| Атлантический чистик | 12 | 11 | 1 | 8,33 |
| Тупик | 3 | 3 | – | – |
| Гагарка | 2 | 2 | – | – |
| Люрик | – | – | – | – |
| Моевка | 29 | 20 | 9 | 31,03 |
| Серебристая чайка | 40 | 29 | 11 | 27,50 |
| Морская чайка | 30 | 31 | 9 | 30,00 |
| Бургомистр | 35 | 28 | 7 | 20,00 |
| Западно-сибирская чайка | 10 | 6 | 4 | 40,00 |
| Глупыш | 14 | 13 | 1 | 7,14 |
| Полярная крачка | 3 | 3 | – | – |
| Стеллерова гага | 5 | 5 | – | – |
| Обыкновенная гага | 30 | 27 | 3 | 10,00 |
| Гага-ребенушка | 18 | 15 | 3 | 16,67 |
| Морской песочник | 27 | 17 | 10 | 37,04 |

Наиболее широко специфичными оказались нематоды *P. adunca* и *S. crassicauda*, найденные у 5 и у 8 видов хозяев соответственно. 18 видов гельминтов отмечены у одного вида птиц, 3 вида – у двух, 5 видов – у трех, 2 вида – у четырех.

Самое значительное число видов паразитов с пресноводными жизненными циклами найдено у морских птиц на Мурманском побережье. Вместе с тем, необходимо отметить, что такие гельминты отмечены практически во всех районах, включая высокоширотные архипелаги и открытую акваторию Баренцева моря.

Обработка данных с использованием кластерного анализа позволила выделить не-

сколько групп птиц и форм экологических связей, благодаря которым становится возможным заражение морских птиц пресноводными гельминтами (рис. 2). В определенной степени некоторые из этих связей дублируют друг друга, и в то же время для каждой из них характерны свои особенности.

На сегодняшний день практически полностью отсутствуют данные о точных путях циркуляции найденных гельминтов в районах проведения исследований. Достаточно детально описана лишь фауна личинок паразитов у пресноводных и проходных рыб Европейского Севера [8, 9, 18, 19, 24], а информации о паразитологическом обследовании

пресноводных беспозвоночных Баренцево-морского региона в доступной литературе нет. По этим причинам при анализе материала использовали сведения о путях реализации жизненных циклов обнаруженных гельминтов в других районах Палеарктики с учетом наличия потенциальных промежуточных хозяев в пресных водоемах Кольского полуострова и островных архипелагов Баренцева моря [15, 28, 37, 41].

По результатам кластерного анализа следует выделить группу птиц, которые в сезон размножения не связаны с морем. Этот период они проводят в материковой тундре или на удаленных от побережья участках островных архипелагов, причем гнездиться предпочитают на берегах или островках рек и озер. К этой группе относятся морской песочник, гага-гребенушка и западно-сибирская чайка. В гнездовой период они питаются главным образом пресноводными и наземными беспозвоночными – аннелидами, моллюсками, членистоногими [1, 22, 32] (чайки могут использовать также рыб и грызунов [34]). Именно эти организмы выступают в качестве промежуточных хозяев для большинства гельминтов, обнаруженных у птиц указанной группы.

Из паразитов, найденных у морских песочников, роль промежуточных хозяев для цестод *p. Aploparaksis* играют различные виды пресноводных олигохет (*Mesenchytranceus spp*, *Rhyacodrilus spp*, *Bryodrylus spp*) [2], для представителей *p. Nadejdolepis* – моллюски-лимнеиды [27], для *T. megaloccephala* – личинки комаров-хинономид [31]. У цестод *p. Echinocotyle* жизненный цикл реализуется при участии пресноводных копепод *Paracyclops fimbriatus*, *Eucyclops macrurus* и *Macrocyclus algidus* [49], у скребней *P. Magnus* в качестве промежуточных хозяев выступают ракообразные *Gammarus lacustris* [20]. Вопрос о путях циркуляции цестод *p. Anomolepis* в Баренцево-морском регионе пока полностью не ясен, поскольку в качестве их промежуточных хозяев описаны жаброногие ракообразные, обитающие в горько-соленых озерах [16]. При этом следует отметить, что на побережье Мурмана у морских песочников все цестоды с пресноводными жизненными циклами были обнаружены в зимнее время, которое птицы проводят на морских побережьях, питаясь главным обра-

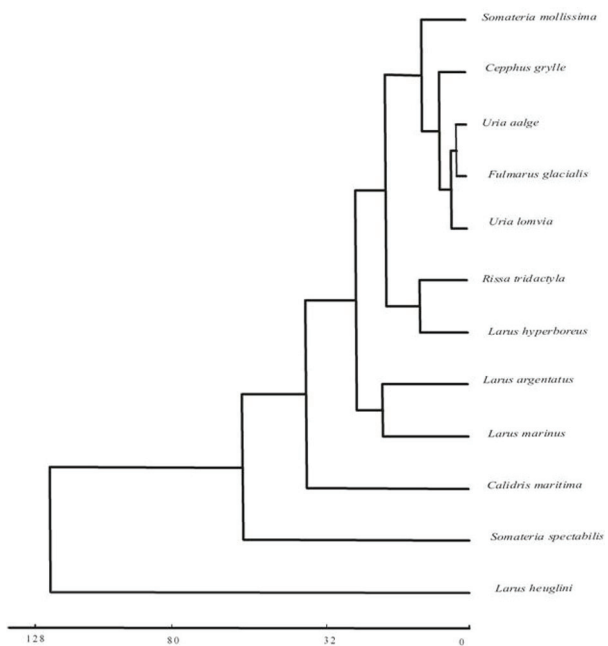


Рис. 2. Дендрограмма сходства и различий состава пресноводной гельминтофауны у разных видов птиц Баренцева моря

зом литоральными и верхне-сублиторальными беспозвоночными, которых птицы собирают на урзе воды или со штормовых выбросов. Кулики зимой, видимо, до конца не очищаются от «долгоживущих летних» видов паразитических червей, которые переживают в окончательных хозяевах период, неблагоприятный для трансмиссии инвазионного начала.

Найденные у гаг-гребенушек цестоды *D. arctica* в качестве промежуточных хозяев используют ракообразных *Lepidurus arcticus* (Branchiopoda) [23], а нематоды *E. Uncinata* – главным образом дафний (Cladocera) (в частности, *Daphnia pulex*) [39]. Жизненный цикл трематод *P. laricola*, отмеченных у западно-сибирских чаек, включает двух промежуточных хозяев: роль первых играют моллюски сем. Lymnaeidae, а круг вторых очень широк и разнообразен (водные личинки насекомых – жуков, стрекоз, двукрылых, а также ракообразные); при этом метацеркарии могут инцистироваться и в моллюсках – первых промежуточных хозяевах [12]. У найденных в этих же птицах цестод *P. porosa* описан единственный промежуточный хозяин, в качестве которого выступают личинки комаров *p. Chironomus* [13].

У птиц этой группы (в основном у западно-сибирских чаек и частично у гаг-гребенушек) также обнаружено несколько видов гельминтов, в жизненном цикле которых роль вторых промежуточных хозяев играют рыбы. У трематод *p. Apatemon* эту функцию на Кольском Севере выполняют ряпушка, сиг, голянь, плотва, окунь, ерш и девятииглая колюшка (первые промежуточные хозяева – моллюски сем. Lymnaeidae) [18, 29]. У *D. spathaceum* первые промежуточные хозяева те же [35], а метацеркарии обнаружены у корюшки, хариуса, щуки, плотвы, язя, леща, налима и речной камбалы во многих реках и озерах Мурманской области [18]. Процеркоиды *D. dendriticum* развиваются в пресноводных ракообразных *p. Cyclops* [6], а плероцеркоиды зарегистрированы у 11 видов пресноводных и проходных рыб в водоемах Кольского полуострова [8, 18].

Ко второй группе следует отнести птиц, гнездящихся на морских побережьях, но в состав кормовых территорий которых в сезон размножения наряду с прибрежными морскими акваториями входят прибрежные участки суши и близлежащие пресноводные водоемы. К таким видам относятся моевка, бургомистр, морская и серебристая чайки. При этом у птиц второй группы, в отличие от первой, преобладают пресноводные гельминты, в реализации жизненных циклов которых участвуют рыбы. Это относится к трематодам *p. Diplostomum*, видовое разнообразие которых у птиц второй группы значительно выше по сравнению с первой, цестодам *p. Diphyllobothrium*, а также дигенейм *M. pseudoechinatus* (вторые промежуточные хозяева – уклейка, трехиглая и девятииглая колюшки) [30]. Личинки многих из указанных гельминтов на Кольском полуострове найдены у пресноводных и у проходных рыб [18], и поэтому чайки могут заражаться этими паразитами при добывании пищи и в пресных водоемах, и в море.

Примечательны высокие показатели инвазии чаек *p. Larus* цестодами *P. porosa* (см. табл. 2). Этот факт (с учетом схемы жизненного цикла *P. porosa*, описанной выше) пока трудно объяснить. По всей видимости, в циркуляции этих цестод участвуют паратенические хозяева, аккумулирующие личинок паразита. Эту роль, вероятно, играют рыбы – молодь многих видов северной ихтиофауны

активно потребляет личинок комаров на ранних стадиях развития [36]. Но вопрос о том, какие виды рыб могут выполнять функцию паратенических хозяев для *P. porosa*, остается открытым и требует дальнейшего изучения.

Находки у птиц второй группы большинства гельминтов, жизненные циклы которых реализуются без участия рыб (например, цестод *A. crassirostris* у серебристых чаек и *N. nitidulans* у моевок), были единичными, а сами черви были представлены либо сколексами, либо ювенильными стробилами. Относительно высокие значения ЭИ и ИО были характерны лишь для трематод *P. laricola*, найденных в большом количестве, в частности, у серебристых и морских чаек в устье реки Восточная Лица (Восточный Мурман).

Исключительно для птиц второй группы характерна инвазия нематодами *C. obvelatus* (см. табл. 2) – космополитичными паразитами, к настоящему времени не найденными только в Антарктиде. Экспериментально установлено, что личинки этих гельминтов развиваются в пресноводных амфиподах *Crangonyx laurentianus*, *Hyalella azteca* и *Gammarus fasciatus*, а роль паратенических хозяев играют многие виды пресноводных рыб [51]. Помимо многочисленных находок личиночных стадий *C. obvelatus* у пресноводных гидробионтов, описаны и случаи их обнаружения в морских экосистемах у рыб, толерантных к широкому диапазону солености (табл. 4). При этом в Баренцевоморском регионе личинки указанных нематод не отмечены ни у рыб, ни у беспозвоночных.

Наконец, к третьей группе следует отнести птиц, не имеющих в гнездовой период прямых трофических связей с пресноводными экосистемами. Из числа обследованных видов в указанную группу входят атлантический чистик, тонкоклювая и толстоклювая кайры, глупыш и обыкновенная гага. Инвазия птиц этой группы пресноводными гельминтами может быть следствием трех возможных причин, взаимосвязанных друг с другом:

1. Длительное пребывание птиц на распрессенных участках морской акватории (например, в эстуариях крупных рек или в небольших заливах, в которые впадает много ручьев), где могут быть широко представлены элементы пресноводной фауны;

Таблица 4

Паратенические хозяева и районы обнаружения личиночных стадий нематод *Cosmocephalus obvelatus* по данным литературы

| Район обнаружения | Вид хозяев | Источник |
|--|---|----------|
| Азовское море | Бычок-кругляк (<i>Neogobius melanostomus</i>) | [11] |
| Черное море | Бычок-кругляк (<i>Neogobius melanostomus</i>), сингиль (<i>Liza aurata</i>), черноморская собачка (<i>Lipophrys pavo</i>), обыкновенная морская собачка (<i>Parablennius sanguinolentus</i>), бычок-ротан (<i>Neogobius rattan</i>) | [11, 21] |
| Каспийское море | Каспийская атерина (<i>Atherina mochon pontica natio caspia</i>) | [3] |
| Кильский канал | Плотва (<i>Rutilus rutilus</i>) | [48] |
| Северное море | Европейская корюшка (<i>Osmerus eperlanus</i>) | [46] |
| Ватгово море | Европейский шпрот (<i>Sprattus sprattus</i>), большая песчанка (<i>Hyperoplus lanceolatus</i>), малый бычок-бубырь (<i>Pomatoschistus minutus</i>) | [42] |
| Солоноватоводные пруды о. Сейбл (Северная Атлантика) | Трехиглая колюшка (<i>Gasterosteus aculeatus</i>), четырехиглая колюшка (<i>Apeltes quadratus</i>) | [44] |
| Залив Святого Лаврентия | Фундулюс обыкновенный (<i>Fundulus heteroclitus</i>) | [40] |

- Использование в пищу проходных рыб, зараженных личинками гельминтов, после их выхода в море;
- Высокая степень эвригалинности потенциальных промежуточных хозяев или самих паразитов, с равным успехом использующих в этом качестве и пресноводных, и морских гидробионтов.

Причинами первого порядка можно объяснить обнаружение у обыкновенных гаг трематод *C. verrucosa* (промежуточные хозяева – пресноводные моллюски из родов *Anisus*, *Gyalis*, *Segmentina* и *Bithynia* [25]) и нематодами *T. fissispina* (промежуточные хозяева – пресноводные бокоплавы, дафнии и личинки насекомых, паратенические – пресноводные рыбы [39]). Оба вида гельминтов были найдены у птиц в Печорском море, акватория которого в летний период подвергается значительному распреснению [10, 17]. При этом нельзя исключить, что отмеченные у гаг трематоды *C. verrucosa* относятся к «морским формам» этого сборного вида, о существовании которых высказывались предположения по итогам ранее проведенных исследований [33].

У обыкновенных гаг, чистиков и кайр зарегистрированы нематоды *S. crassicauda*, которые были найдены также у всех представителей второй группы птиц (см. табл. 2). У глупышей обнаружены нематоды *P. adunca*, которыми были заражены и все виды птиц, входящих во вторую группу; при этом коли-

чественные параметры инвазии птиц второй группы были высокими. В жизненном цикле *S. crassicauda*, описанном Гаркави [5], роль промежуточных хозяев играют пресноводные гаммариды (*G. lacustris*), а паратенических – рыбы и водные рептилии. Циркуляция же *P. adunca* происходит по той же схеме и с участием тех же хозяев, что и у *C. obvelatus* [38].

Полученные результаты и данные научной литературы свидетельствуют о том, что нематодам *S. crassicauda* и *P. adunca* (возможно, наряду с *C. obvelatus*) удалось преодолеть экологический барьер между пресноводными и морскими экосистемами за счет широкой специфичности к хозяевам и высокой толерантности к широкому диапазону солености и температуры. В пользу этого говорят их распространение, а также таксономический состав и особенности экологии промежуточных и паратенических хозяев. Это подтверждают, в частности, материалы исследований биологии *P. adunca* в морских и солоноватоводных экосистемах (помимо многочисленных находок в пресноводных биоценозах) (табл. 5).

В качестве окончательных хозяев эти нематоды одинаково успешно используют птиц, удаленных друг от друга в филогенетическом отношении и заметно различающихся в плане кормовых предпочтений. Так, *S. crassicauda* была обнаружена и у ихтиофагов (тонкоклювая кайра), и у умеренных полифагов (толстоклювая кайра, атлантический чистик, моевка), и у эврифагов (морская и серебристая чайки,

Таблица 5

Промежуточные и паратенические хозяева и районы обнаружения личиночных стадий нематод *Parascaris adunca* по данным научной литературы

| Район обнаружения | Промежуточные хозяева | Паратенические хозяева | Источник |
|---|---|---|----------|
| Северо-восточное (атлантическое) побережье США | Ракообразные-мизиды <i>Mysis gaspensis</i> , <i>M. stenolepis</i> , <i>Neomysis americana</i> , <i>Praunus flexuosus</i> , амфиподы <i>Amphiporea virginiana</i> , <i>Echinogammarus obtusatus</i> , <i>Gammarus lawrencianus</i> , <i>G. oceanicus</i> | - | [43] |
| Залив Святого Лаврентия | - | Фундулюс обыкновенный (<i>Fundulus heteroclitus</i>) | [40] |
| Сублиторальная зона и заплесковые пруды о. Сейбл (Северная Атлантика) | Амфиподы <i>Amphiporea virginiana</i> – в сублиторали | Трехиглая колюшка (<i>Gasterosteus aculeatus</i>), четырехиглая колюшка (<i>Apeltes quadratus</i>) – в солоноватоводных прудах, девятииглая колюшка (<i>Pungitius pungitius</i>) – в пресноводном пруду | [44, 45] |
| Северное море | - | Европейская корюшка (<i>Osmerus eperlanus</i>) | [46] |
| Кильский канал | - | Плотва (<i>Rutilus rutilus</i>) | [48] |
| Балтийское море (побережья Германии и Литвы) | - | Сельдь (<i>Clupea harengus</i>) | [50] |
| Черное море | - | Бычок-кругляк (<i>Neogobius melanostomus</i>), сингиль (<i>Liza aurata</i>), черноморская собачка (<i>Lipophrys pavo</i>), обыкновенная морская собачка (<i>Parablennius sanguinolentus</i>), бычок-ротан (<i>Neogobius rattan</i>) | [11, 21] |
| Каспийское море | - | Каспийская атерина (<i>Atherina mochon pontica natio caspia</i>) | [3] |
| Бассейн залива Петра Великого (Приморье) | - | Ротан (<i>Perccottus glenii</i>) | [26] |

Примечание. «-» – данные отсутствуют

бургомистр), и у бентофагов (обыкновенная гага). При этом личинки указанных нематод ни у беспозвоночных, ни у рыб в Баренцево-морском регионе не найдены, хотя половозрелые стадии отмечены у птиц не только на Мурманском побережье, но и в районах высокоширотных архипелагов (см. табл. 2).

Для более корректной трактовки полученных результатов необходима детальная информация о путях циркуляции найденных гельминтов в районе проведения исследований (видовой состав промежуточных и паратенических хозяев, географическое распределение очагов инвазии, сроки и продолжительность периодов трансмиссии паразитов, требования к абиотическим условиям). Соответственно, экосистемная оценка и определение степени влияния того или иного фактора на распределение и обилие паразитов могут быть проведены лишь по результатам детального сбора и комплексного анализа материала на локальном и региональном уровнях.

Заключение

Фауна гельминтов с пресноводными жизненными циклами, паразитирующих у птиц Баренцева моря, разнообразна и во многом специализирована в зависимости от таксономического статуса и особенностей экологии хозяев. У птиц, гнездящихся вдали от побережья (западно-сибирская чайка, морской песочник, гага-гребенушка), преобладают паразиты, у которых роль промежуточных хозяев играют пресноводные беспозвоночные. Для большинства видов чаек (серебристой, морской, моевки, бургомистра), использующих в сезон размножения в качестве кормовых биотопов и море, и пресные водоемы, более характерно наличие в гельминтофауне видов, в циркуляции которых участвуют рыбы. В птицах, не имеющих в гнездовой период трофических связей с пресноводными биоценозами (чистиковые, глупыш, обыкновенная гага), чаще всего встречаются паразиты, демонстрирующие широкую специфичность к различ-

ным типам хозяев и высокую толерантность к колебаниям солености и температуры. Заражение птиц этой группы происходит либо при длительном пребывании на распресненных участках морской акватории, либо при использовании в пищу проходных рыб после их выхода в море. Результаты исследований показывают, что гельминты, с равным успехом использующие в качестве промежуточных и паратенических хозяев и пресноводных, и морских гидробионтов (например, нематоды *S. crassicauda* и *P. adunca*), имеют наиболее широкое распространение и способны успешно завершать жизненные циклы в окончательных хозяевах, заметно отличающихся друг от друга в плане кормовой пластичности и не имеющих близких филогенетических связей.

Литература

1. Белопольский Л. О. К экологии зимующего морского песочника – *Calidris maritima* Brünn // Труды гос. заповедника «Семь Островов». 1941. Т. 1. С. 89–94.
2. Бондаренко С. К., Контримавичус В. Л. Основы цестодологии. Аплопаразиты диких и домашних птиц. М.: Наука, 2006. Т. 14. 443 с.
3. Великанов В. П. Личиночные формы нематод надсемейства Acaarioidea (Nematoda, Spirurata) – паразиты пресмыкающихся Туркмении // Вестник зоологии. 1984. № 1. С. 3–8.
4. Галактионов К. В., Куклин В. В., Ишкулов Д. Г., Галкин А. К., Марасаев С. Ф., Марасаева Е. Ф., Прокофьев В. В. К гельминтофауне птиц побережья и островов Восточного Мурмана (Баренцево море). Экология птиц и тюленей в морях северо-запада России. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 67–153.
5. Гаркави Б. Л. Расшифровка цикла развития нематоды *Streptocara crassicauda* (Creplin, 1829), паразитирующей у домашних и диких уток // Доклады АН СССР. 1949. Т. 65. № 3. С. 421–424.
6. Делямуре С. Л., Скрябин А. С., Сердюков А. М. Основы цестодологии. Дифиллоботрииды – ленточные гельминты человека, млекопитающих и птиц. М.: Наука, 1985. 199 с.
7. Животовский Л. А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
8. Казаков Б. Е. Гельминтофауна рыб пресных вод Кольского полуострова // Труды гельмитол. лаб. АН СССР. 1973. Т. 23. С. 64–70.
9. Казаков Б. Е. Оценка гельминтологической ситуации озер в зависимости от их типа трофности // Труды гельмитол. лаб. АН СССР. 1980. Т. 30. С. 25–29.
10. Ковалев И. В. Современное гидрохимическое состояние акватории Печорского моря в районе проведения разведочного бурения на углеводороды // Вестник МГТУ. 2006. Т. 9. № 5. С. 839–842.
11. Корнийчук Ю. М., Пронькина Н. В., Белофастова И. П. Фауна нематод бычка-кругляка *Neogobius (Apollonia) melanostomus* в Черном и Азовском морях // Экология моря. 2008. Т. 76. С. 17–22.
12. Краснолобова Т. А. Трематоды фауны СССР. Род *Plagiorchis*. М.: Наука, 1987. 164 с.
13. Краснощеков Г. П., Томиловская Н. С. Морфология и развитие цистицеркоидов *Paricterotaenia porosa* // Паразитология. 1978. Т. 12. № 2. С. 108–116.
14. Куклин В. В. Модифицированная методика изготовления тотальных препаратов паразитических плоских червей // Российский паразитологический журнал. 2013. № 4. С. 66–67.
15. Макарецва Е. С. Зоопланктон озер различных ландшафтов Кольского полуострова. – Озера различных ландшафтов Кольского полуострова. Ч. II. Л.: Наука, 1974. С. 143–179.
16. Максимова А. П. Жаброногие раки – промежуточные хозяева *Anomolepis averini* (Spassky et Yurpalova, 1967) (Cestoda: Dilepididae) // Паразитология. 1977. Т. 11. № 1. С. 77–79.
17. Матишов Г. Г., Ильин Г. В., Матишов Д. Г. Летняя океанологическая ситуация в Печорском море (материалы экспедиции, 67 рейс НИС «Дальние Зеленцы, июль 1992 г.). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1993. 32 с.
18. Митенев В. К. Паразиты пресноводных рыб Кольского Севера. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1997. 199 с.
19. Митенев В. К., Шульман С. С. Паразитофауна рыб Баренцева моря. Проходные рыбы. – Ихтиофауна и условия ее существования в Баренцевом море. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1986. С. 151–160.
20. Петровиченко В. И. Акантоцефалы домашних и диких животных. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 458 с.
21. Пронькина Н. В., Белофастова И. П., Мачковский В. К. Находки личинок нематод надсемейства Acaarioidea (Spirurata) у рыб в Черном море // Вестник зоологии. 2009. Т. 43. № 2. С. 157–162.

22. Птушенко Е. С., Исаков Ю. А. Отряд гусеобразные. – Птицы Советского Союза. Т. 4. М.: Советская Наука, 1952. С. 247–635.
23. Регель К. В. Гименолепидиды утиных птиц северо-западной Чукотки (фауна, жизненные циклы, экология): дис. ... канд. биол. наук. Инст. биол. проблем Севера ДВО РАН. Магадан, 2001. 221 с.
24. Румянцев Е. А., Иешко Е. П., Шульман Б. С. Паразиты лососевидных рыб (Salmonoidei) Европейского Севера России. – Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2005. С. 116–130.
25. Скрябин К. И. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Т. 8 (Notocotylata, Gorgoderidae). М.: Изд-во АН СССР, 1953. 619 с.
26. Соколов С. Г. Новые данные о паразитофауне ротана *Perccottus glenii* (Actinopterygii: Odontobutidae) в Приморском крае с описанием нового вида миксоспоридий рода *Muxidium* (Мухозоа: Мухидидеи) // Паразитология. 2013. Т. 47. № 1. С. 77–99.
27. Спасская Л. П. Цестоды птиц СССР. Гименолепидиды. М.: Наука, 1966. 698 с.
28. Стальмакова Г. А. Бентос озер различных ландшафтов Кольского полуострова. – Озера различных ландшафтов Кольского полуострова. Ч. II. Л.: Наука, 1974. С. 180–212.
29. Судариков В. Е. Трематоды фауны СССР. Стригеиды. М.: Наука, 1984. 168 с.
30. Судариков В. Е., Шигин А. А., Курочкин Ю. В., Ломакин В. В., Стенько Р. П., Юрлова Н. И. Метацицеркарии трематод – паразиты гидробионтов России. Т. 1. Метацицеркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России. М.: Наука, 2002. 298 с.
31. Томиловская Н. С. *Chironomus* sp. – промежуточный хозяин *Trichocephalloides megalosephala* (Krabbe, 1869) (Cestoda: Dilepididae) // Паразитология. 1974. Т. 8. № 2. С. 179–181.
32. Томкович П. С. К биологии морского песочника на Земле Франца-Иосифа // Орнитология. 1985. Т. 20. С. 3–17.
33. Филимонова Л. В. Трематоды фауны СССР. Нотокотилиды. М.: Наука, 1985. 129 с.
34. Фильчагов А. В., Семашко В. Ю. Распространение и экология западносибирской серебристой чайки *Larus argentatus heuglini* на Кольском полуострове // Русский орнитологический журнал. 2008. Т. 17, Вып. 453. С. 1777–1783.
35. Шигин А. А. Морфология, биология и таксономия рода *Diplostomum* от чайковых птиц Палеарктики // Труды гельминтол. лаб. АН СССР. 1977. Т. 27. С. 5–64.
36. Шустов Ю. А. Экология молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Изд-во Карелия, 1983. 152 с.
37. Яковлев В. А. Пресноводный зообентос северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика). Ч. 2. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2005. 145 с.
38. Anderson R. C., Wong P. L. The transmission and development of *Paracuaria adunca* (Creplin, 1846) (Nematoda: Acuarioidea) of gulls (Laridae). *Can. J. Zool.*, 1982. V. 60, No 12. P. 3092–3104.
39. Barus V., Sergeeva T. P., Sonin M., Ryzhikov K. M. Helminths of fish-eating birds of the Palearctic region. V. I. Nematoda. Ed. B. Rysavy, K. M. Ryzhikov. – USSR Academy of Sciences / Czechoslovak Academy of Sciences. Moscow–Prague: Academia, Publishing House of Czechoslovak Academy of Sciences, 1978. 318 p.
40. Blanař C. A., Marcogliese J. D., Couillard C. M. Natural and anthropogenic factors shape metazoan parasite community structure in mummichog (*Fundulus heteroclitus*) from two estuaries in New Brunswick, Canada. *Folia Parasitologica*, 2011. V. 58, No 3. P. 240–248.
41. Coulson S. J., Convey P., Aakra K., Aarvik L., Ávila-Jiménez M. L., Babenko A., Biersma E., Boström S., Brittain J. E., Carlsson A., Christoffersen K. S., De Smet W. H., Ekrem T., Fjellberg A., Füreder L., Gustafsson D., Gwiazdowicz D. J., Hansen L. O., Hullé M., Kaczmarek L., Kolicka M., Kuklin V., Lakka H.-K., Lebedeva N., Makarova O., Maraldo K., Melekhina E., Ødegaard F., Pilskog H. E., Simon J. C., Sohlenius B., Solhøy T., Söli G., Stur E., Tanasevitch A., Taskaeva A., Velle G., Zawierucha K., Zmudczynska-Skarbek K. The terrestrial and freshwater invertebrate biodiversity of the archipelagoes of the Barents Sea: Svalbard, Franz Josef Land and Novaya Zemlya. *Soil Biology & Biochemistry*, 2014. No 68. P. 440–470.
42. Groenewold S., Berghahn R., Zander C.-D. Parasite communities of four fish species in Wadden Sea and role of fish discarded by shrimp fisheries in parasite transmission. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*. 1996. V. 50. P. 69–85.
43. Jackson C. J., Marcogliese D. J., Burt M. D. Role of hyperbenthic crustaceans in the transmission

- of marine helminth parasites. *Can. J. of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1997. V. 54, No 4. P. 815–820.
44. *Marcogliese D. J.* Metazoan parasites of sticklebacks on Sable Island, Northwest Atlantic Ocean: biogeographic considerations. *J. of Fish Biology*. 1992. V. 41, No 3. P. 399–407.
 45. *Marcogliese D. J.* Larval nematodes infecting *Amphiporea virginiana* (Amphipoda: Pontoporeioidea) on Sable Island, Nova Scotia. *J. of Parasitology*. 1993. V. 79, No 6. P. 959–962.
 46. *Obiekiezie A. I., Lick R., Kerstan S., Möller H.* Larval nematodes in stomach wall granulomas of smelt *Osmerus eperlanus* from German North Sea coast. *Diseases of Aquatic Organisms*. 1992. V. 12. P. 177–183.
 47. *Rozsa L., Reiczigel J., Majoros G.* Quantifying parasites in samples of hosts. *Journal of Parasitology*. 2000. V. 86. P. 228–232.
 48. *Rückerts S., Klimpel S., Palm H. W.* Parasite fauna of bream *Abramis abramis* and roach *Rutilus rutilus* from a man-made waterway and freshwater habitat in northern Germany. *Diseases of Aquatic Organisms*. 2007. V. 74, No 3. P. 225–233.
 49. *Ryzhikov K. M., Rusavy B., Khokhlova I. G., Tolkatchova L. M., Korniyuchin V. V.* Helminths of Fish-Eating Birds of the Palaearctic Region. Part II. USSR Academy of Sciences / Helminthological Laboratory Czechoslovak Academy of Sciences / Institute of Parasitology Charles University in Prague / Faculty of Sciences. Moscow/Prague: Academia, Publishing House of Czechoslovak Academy of Sciences, 1985. 412 p.
 50. *Unger P., Klimpel S., Lang T., Palm H.* Metazoan parasites from herring (*Clupea harengus* L.) as biological indicators in the Baltic Sea. *Acta Parasitologica*. 2014. V. 59, No 3. P. 518–528.
 51. *Wong P. L., Anderson R. C.* The transmission and development of *Cosmocephalus obvelatus* (Nematoda: Acuarioidea) of gulls (Laridae). *Canadian Journal of Zoology*. 1982. V. 60, No 6. P. 1426–1440.
 3. *Velikanov V. P.* Larval forms of nematodes of the superfamily Acuarioidea (Nematoda, Spirurata) – parasites of reptiles of Turkmenistan. *Vestnik zoologii = Bulletin of Zoology*. 1984; 1: 3–8. (in Russ.)
 4. *Galaktionov K. V., Kuklin V. V., Ishkulov D. G., Galkin A. K., Marasaev S. F., Marasaeva E. F., Prokofiev V. V.* Helminthfauna of birds on the coast and islands of East Murman (Barents Sea). In «*Ekologiya ptic i tyulenej v moryah severo-zapada Rossii*» = *Ecology of birds and seals in the North-Western Russian Seas*. Apatity, KSC RAS Publ., 1997; 67–153. (in Russ.)
 5. *Garkavi B. L.* Deciphering the life cycle of the nematode *Streptocara crassicauda* (Creplin, 1829), a parasite of domestic and wild ducks. *Doklady Academy Nauk SSSR = Doklady Biological Sciences*. 1949; 65(3): 421–424. (in Russ.)
 6. *Delyamure S. L., Skryabin A. S., Serdyukov A. M.* Fundamentals of Cestodology. Diphylobothriids – Tape Worms of Humans, Mammals, and Birds. Moscow: Nauka, 1985; 199. (in Russ.)
 7. *Zhivotovskij L. A.* Population-based biometrics. Moscow: Nauka, 1991; 271. (in Russ.)
 8. *Kazakov B. E.* Helminthfauna of fishes in the freshwaters of the Kola Peninsula. *Tr. gelminthol. lab. AN SSSR = Proceedings of the helminthological laboratory of the AS USSR*. 1973; 23: 64–70. (in Russ.)
 9. *Kazakov B. E.* Assessment of the helminthological situation of lakes depending on their trophic type. *Tr. gelminthol. lab. AN SSSR = Proceedings of the helminthological laboratory of the AS USSR*. 1980; 30: 25–29. (in Russ.)
 10. *Kovalev I. V.* Modern hydrochemical state of the water area of the Pechora Sea in the region of exploration drilling for hydrocarbons. *Vestnik MGTU = Bulletin of MSTU*. 2006; 9(5): 839–842. (in Russ.)
 11. *Kornijchuk Yu. M., Pron'kina N. V., Belofastova I. P.* Nematode fauna of the round goby, *Neogobius (Apollonia) melanostomus*, in the Black Sea and the Sea of Azov. *Ekologiya moray = Marine ecology*. 2008; 76: 17–22. (in Russ.)
 12. *Krasnolobova T. A.* Trematodes of the fauna of the USSR. The Genus *Plagiorchis*. Moscow: Nauka, 1987; 164 (In Russ.)
 13. *Krasnoshhekov G. P., Tomilovskaja N. S.* Morphology and development of cysticeroids

References

1. *Belopol'skij L. O.* The ecology of the wintering purple sandpiper – *Calidris maritima* Brünn. *Tr. gos. zapovednika "Sem' Ostrovov" = Proceedings of the state reserve "Seven Islands"*. 1941; 1: 89–94. (in Russ.)
2. *Bondarenko S. K., Kontrimavichus V. L.* Fundamentals of cestodology. Aploparaksidae

- Paricterotaenia porosa. *Parazitologija = Parasitology*. 1978; 12(2): 108–116. (in Russ.)
14. Kuklin V. V. Modified technique of prepare of total permanent preparations of parasitic flatworms. *Rossijskij parazitologicheskij zhurnal = Russian Journal of Parasitology*. 2013; 4: 66–67. (in Russ.)
 15. Makarceva E. S. Zooplankton of lakes of various landscapes on the Kola Peninsula. In «*Ozera razlichnyh landshaftov Kol'skogo poluostrova. Ch. II*» = *Lakes of various landscapes of the Kola Peninsula. Part II*. Leningrad: Nauka, 1974; 143–179. (In Russ.)
 16. Maksimova A. P. Branchipods – intermediate hosts of the cestodes of *Anomolepis averini* (Spassky et Yurpalova, 1967) (Cestoda: Dilepididae). *Parazitologija = Parasitology*. 1977; 11(1): 77–79. (in Russ.)
 17. Matishov G. G., Il'in G. V., Matishov D. G. Summer oceanological situation in the Pechora Sea (materials of the expedition, 67 flight of NIS "Dalnye Zelentsy, July 1992). Apatity, KSC RAS Publ., 1993; 32 (In Russ.)
 18. Mitenev V. K. Parasites of freshwater fish of the Kola North. Murmansk, PINRO Press, 1997; 199 (In Russ.)
 19. Mitenev V. K., Shul'man S. S. Parasitic fauna of fishes of the Barents Sea. Diadromous fish. In «*Ikhtiofauna i usloviya ee sushhestvovaniya v Barentsevom more*» = *Ichthyofauna and conditions of its existence in the Barents Sea*. Apatity, Kola branch AN SSSR Publ., 1986; 151–160. (In Russ.)
 20. Petrochenko V. I. Acanthocephalans of domestic and wild animals. Moscow: AS USSR Publ., 1958; 458. (In Russ.)
 21. Pron'kina N. V., Belofastova I. P., Machkevskij V. K. Occurrence of Nematoda Larvae of the Superfamily Acuarioidea (Spirurata) at the Black Sea Fish. *Vestnik zoologii = Bulletin of Zoology*. 2009; 43(2): 157–162. (in Russ.)
 22. Ptushenko E. S., Isakov Yu. A. Order Anseriformes. In «*Pticy Sovetskogo Soyuza. T. 4*» = *Birds of the Soviet Union. Vol. 4*. Moscow: Soviet science Publ., 1952; 247–635. (In Russ.)
 23. Regel' K. V. Hymenolepidid of ducks of North-Western Chukotka (fauna, life cycles, ecology). Cand. of Biol. Diss. Magadan, 2001; 221. (In Russ.)
 24. Rumyanec E. A., Ieshko E. P., Shul'man B. S. Parasites of Salmonoids (Salmonoidei) in the European North of Russia. In «*Lososevidnye ryby Vostochnoj Fennoskandii*» = *Salmon fishes of Eastern Fennoscandia*. Petrozavodsk: KarSC RAS Publ., 2005; 116–130. (In Russ.)
 25. Skryabin K. I. Trematodes of animals and humans. *Fundamentals of Trematodology*. Vol. 8 (Notocotylata, Gorgoderidae). Moscow: AS USSR Publ., 1953; 619. (In Russ.)
 26. Sokolov S. G. New data on parasite fauna of the Chinese sleeper *Percottus gleni* (Actinopterygii: Odontobutidae) in Primorsky territory with the description of a new myxozoan species from the genus *Myxidium* (Myxozoa: Myxididae). *Parazitologija = Parasitology*. 2013; 47(1): 77–99. (in Russ.)
 27. Spasskaya L. P. Cestodes of birds of the USSR. Hymenolepididae. Moscow: Nauka, 1966; 698. (In Russ.)
 28. Stal'makova G. A. Benthos of lakes of various landscapes of the Kola Peninsula. In «*Ozera razlichnyh landshaftov Kol'skogo poluostrova. Ch. II*» = *Lakes of various landscapes of the Kola Peninsula. Part II*. Leningrad: Nauka, 1974; 180–212. (In Russ.)
 29. Sudarikov V. E. Trematodes of the fauna of the USSR. Strigeidae. Moscow: Nauka, 1984; 168. (In Russ.)
 30. Sudarikov V. E., Shigin A. A., Kurochkin Yu. V., Lomakin V. V., Sten'ko R. P., Yurlova N. I. Metacercariae of trematodes – parasites of hydrobionts of Russia. Vol. 1. Metacercariae of trematodes – parasites of freshwater hydrobionts in Central Russia. Moscow: Nauka, 2002; 298. (In Russ.)
 31. Tomilovskaya N. S. Chironomus sp. as intermediate host of *Trichocephalloides megaloccephala* (Krabbe, 1869) (Cestoda: Dilepididae). *Parazitologija = Parasitology*. 1974; 8(2): 179–181. (in Russ.)
 32. Tomkovich P. S. Sketch of the purple sandpiper (*Calidris maritima*) biology on the Franz Josef Land. *Ornitologiya = Ornithology*. 1985; 20: 3–17. (in Russ.)
 33. Filimonova L. V. Trematodes of the fauna of the USSR. Notokotilidae. Moscow: Nauka, 1985; 129. (In Russ.)
 34. Fil'chagov A. V., Semashko V. Yu. Distribution and ecology of the Heuglin's Gull *Larus argentatus heuglini* on the Kola Peninsula. *Russkij ornitologicheskij zhurnal = Russian Journal of Ornithology*. 2008; 17(453): 1777–1783. (in Russ.)
 35. Shigin A. A. Morphology, biology and taxonomy of the genus *Diplostomum* from the gulls of

- the Palearctic. *Tr. gelminthol. lab. AN SSSR = Proceedings of the helminthological laboratory of the AS USSR*. 1977; 27: 5–64. (in Russ.)
36. Shustov Yu. A. Ecology of juvenile Atlantic salmon. Petrozavodsk: Kareliya Publ., 1983; 152. (In Russ.)
 37. Yakovlev V. A. Freshwater zoobenthos in the Northern Fennoscandia (diversity, structure and the anthropogenic dynamics). Part 2. Apatity: KSC RAS Publ., 2005; 145. (In Russ.)
 38. Anderson R. C., Wong P. L. The transmission and development of *Paracuaria adunca* (Creplin, 1846) (Nematoda: Acuarioidea) of gulls (Laridae). *Canad. Journ. of Zool.*, 1982; 60: 3092–3104. doi: 10.1139/z82-393.
 39. Barus V., Sergeeva T. P., Sonin M., Ryzhikov K. M. Helminths of fish-eating birds of the Palearctic region. V. I. Nematoda. Ed. B. Rysavy, K. M. Ryzhikov. USSR Academy of Sciences / Czechoslovak Academy of Sciences. Moscow–Prague: Academia, Publishing House of Czechoslovak Academy of Sciences, 1978; 318 p.
 40. Blonar C. A., Marcogliese J. D., Couillard C. M. Natural and anthropogenic factors shape metazoan parasite community structure in mummichog (*Fundulus heteroclitus*) from two estuaries in New Brunswick, Canada. *Folia Parasitologica*, 2011; 58(3): 240–248. doi: 10.14411/fp.2011.023.
 41. Coulson S. J., Convey P., Aakra K., Aarvik L., Ávila-Jiménez M. L., Babenko A., Biersma E., Boström S., Brittain J. E., Carlsson A., Christoffersen K. S., De Smet W. H., Ekrem T., Fjellberg A., Füreder L., Gustafsson D., Gwiazdowicz D. J., Hansen L. O., Hullé M., Kaczmarek L., Kolicka M., Kuklin V., Lakka H.-K., Lebedeva N., Makarova O., Maraldo K., Melekhina E., Ødegaard F., Pilskog H. E., Simon J. C., Sohlenius B., Solhøy T., Søli G., Stur E., Tanasevitch A., Taskaeva A., Velle G., Zawierucha K., Zmudczynska-Skarbek K. The terrestrial and freshwater invertebrate biodiversity of the archipelagoes of the Barents Sea: Svalbard, Franz Josef Land and Novaya Zemlya. *Soil Biology & Biochemistry*. 2014; 68: 440–470. doi: 10.1016/j.soilbio.2013.10.006.
 42. Groenewold S., Berghahn R., Zander C.-D. Parasite communities of four fish species in Wadden Sea and role of fish discarded by shrimp fisheries in parasite transmission. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*. 1996; 50(1): 69–85. doi: 10.1007/BF02367137.
 43. Jackson C. J., Marcogliese D. J., Burt M. D. Role of hyperbenthic crustaceans in the transmission of marine helminth parasites. *Canad. Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1997; 54(4): 815–820. doi: 10.1139/f96-329.
 44. Marcogliese D. J. Metazoan parasites of sticklebacks on Sable Island, Northwest Atlantic Ocean: biogeographic considerations. *Journal of Fish Biology*. 1992; 41(3): 399–407. doi: 10.1111/j.1095-8649.1992.tb02668.x.
 45. Marcogliese D. J. Larval nematodes infecting *Amphiporea virginiana* (Amphipoda: Pontoporeioidea) on Sable Island, Nova Scotia. *Journal of Parasitology*. 1993; 79(6): 959–962. doi: 10.2307/3283739.
 46. Obiekezie A. I., Lick R., Kerstan S., Möller H. Larval nematodes in stomach wall granulomas of smelt *Osmerus eperlanus* from German North Sea coast. *Diseases of Aquatic Organisms*. 1992; 12(3): 177–183. doi: 10.3354/dao012177.
 47. Rozsa L., Reiczigel J., Majoros G. Quantifying parasites in samples of hosts. *Journal of Parasitology*. 2000; 86(2): 228–232. doi: 10.1645/0022-3395(2000)086[0228:QPISOH]2.0.CO;2.
 49. Ryzhikov K. M., Rusavy B., Khokhlova I. G., Tolkatchova L. M., Kornychin V. V. Helminths of Fish-Eating Birds of the Palearctic Region. Part II. USSR Academy of Sciences / Helminthological Laboratory Czechoslovak Academy of Sciences / Institute of Parasitology Charles University in Prague / Faculty of Sciences. Moscow/Prague: Academia, Publishing House of Czechoslovak Academy of Sciences, 1985; 412 p.
 50. Unger P., Klimpel S., Lang T., Palm H. Metazoan parasites from herring (*Clupea harengus* L.) as biological indicators in the Baltic Sea. *Acta Parasitologica*. 2014; 59(3): 518–528. doi: 10.2478/s11686-014-0276-5.
 51. Wong P. L., Anderson R. C. The transmission and development of *Cosmocephalus obvelatus* (Nematoda: Acuarioidea) of gulls (Laridae). *Canad. Journal of Zool.* 1982; 60(6): 1426–1440. doi: 10.1139/z82-192.