

УДК 576.895.1: 598.2

ГЕЛЬМИНТОФАУНА ЧИСТИКОВЫХ ПТИЦ (CHARADRIIFORMES, ALCIDAE) БАРЕНЦЕВА МОРЯ: СОСТАВ, СТРУКТУРА, ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ

© 2024 г. В. В. Куклин*, М. М. Куклина, А. В. Ежов

Мурманский морской биологический институт РАН,

Мурманск, 183010 Россия

*e-mail: VV_Kuklin@mail.ru

Поступила в редакцию 27.03.2024 г.

После доработки 28.05.2024 г.

Принята к публикации 30.05.2024 г.

Обобщены результаты многолетних исследований авторов и данные научной литературы по изучению гельминтофауны шести видов птиц семейства Alcidae (чистиковые), обитающих в Баренцевоморском регионе, — люрика (*Alle alle*), гагарки (*Alca torda*), тупика (*Fratercula arctica*), атлантического чистика (*Cerpphus grylle*), тонкоклювой (*Uria aalge*) и толстоклювой (*U. lomvia*) кайр. У чистиковых на Баренцевом море обнаружен 31 вид паразитических червей (4 вида трематод, 11 — цестод, 12 — нематод, 4 — скребней). Некоторые из них циркулируют в прибрежных экосистемах, но реализация жизненных циклов большинства видов происходит в пелагиали при участии планктонных беспозвоночных и рыб в качестве промежуточных и паратенических хозяев. Из общего числа 24 вида гельминтов не достигают в чистиковых половозрелого состояния и используют в качестве облигатных окончательных хозяев либо других птиц, либо морских млекопитающих. Установлено, что структура фауны паразитов и особенности географического и межвидового распределения гельминтов связаны с относительным эволюционным возрастом паразито-хозяинных систем, экологией хозяев и специфичностью паразитов. Сравнительный анализ состава гельминтофауны чистиковых в Северной Атлантике и в Баренцевом море показал, что у баренцевоморских птиц ниже разнообразие трематод и цестод, различия в составе фауны нематод незначительные, а находки скребней чаще отмечались на Баренцевом море. Очевидно, это обусловлено тем, что у различных видов паразитов чистиковых разные требования к условиям среды и разная степень специфичности и к промежуточным, и к окончательным хозяевам.

Ключевые слова: паразитические черви, фауна, морские птицы, Северная Атлантика

DOI: 10.31857/S0044513424080014, **EDN:** txecwm

Гельминтофауна морских птиц в любом регионе — это результат сложного взаимодействия эволюционной истории, экологии и физико-географических условий. И чем теснее птицы связаны с морскими экосистемами, тем больше важной информации о состоянии и динамике экосистем можно получить при изучении паразитов птиц. В этом плане представители семейства чистиковых (Alcidae) особенно интересны, поскольку в ходе эволюции они почти полностью утратили трофические связи с пресноводными и наземными биоценозами (Козлова, 1957; Карташев, 1974).

Из всех морских птиц Северного полушария чистиковые лучше других приспособлены к поиску и захвату подвижной добычи в воде и в наибольшей степени используют именно эти пищевые ресурсы. Способность к “подводному полету”, то есть к движению в воде с помощью крыльев, была базовой адаптацией, которая предопределила многие особенности

биологии и экологии этих птиц (Козлова, 1957; Птицы СССР..., 1989). В то же время в условиях все более изменчивого гидрологического режима и климатических флуктуаций в морях Северного полушария спектр кормовых объектов птиц также меняется и в пространстве, и во времени (Gaston, Woo, 2008; Barrett, 2015). Это неизбежно будет влиять на динамику трансмиссии, встречаемость и количественные параметры инвазии морских птиц гельминтами. Поэтому следует ожидать, что перестройки в структуре морских экосистем, многие последствия которых еще не вполне понятны, вызовут изменения в разнообразии и распределении хозяев и паразитов.

Исследования гельминтофауны чистиковых в Голарктике имеют более чем вековую историю и охватывают практически все крупные гнездовые территории птиц и в Северной Атлантике (Ditlevsen, 1917; Nicoll, 1923; Dawes, 1946; Baer, 1956, 1962; Threlfall, 1971; Hoberg, 1991; Nolsø, 2002; Muzaffar, 2009),

и в Северной Пацифике (Кротов, Делямуре, 1952; Белопольская, 1963; Ошмарин, 1963; Цимбалюк, 1965; Алексеев, Сметанина, 1968; Белогуров и др., 1968; Сметанина, 1978; Сметанина, Леонов, 1984; Хоберг, 1992; Yamaguti, 1939; Hoberg, 1979, 1981, 1982, 1984, 1984a, 1984b, 1984c). Согласно обобщенным данным исследований, у представителей семейства Alcidae обнаружено 88 видов гельминтов (34 вида трематод, 23 вида цестод, 22 вида нематод и 9 видов скребней) (Muzaffar, Jones, 2004).

Из 23 современных видов семейства Alcidae в Баренцевом море, как и в Северной Атлантике, обитают 6 видов — люрик (*Alle alle* (L. 1758)), гагарка (*Alca torda* (L. 1758)), тупик (*Fratercula arctica* (L. 1758)), атлантический чистик (*Cephus grylle* (L. 1758)), тонкоклювая кайра (*Uria aalge* (Pontopiddan 1763)) и толстоклювая кайра (*U. lomvia* (L. 1758)). Повсеместное распространение характерно для атлантического чистика и толстоклювой кайры. Тупики, гагарки и тонкоклювые кайры в основном приурочены к районам, находящимся под влиянием ветвей Гольфстрима, а люрики обитают в северной части (Состояние популяций..., 2003). При этом многие птицы почти не покидают акваторию Баренцева моря в течение круглого года (SEATRACK Seabirds Tracking, 22.03.2024), и это снижает возможность заноса ими гельминтов из других районов во время кочевок и миграций.

Исследования гельминтофауны чистиковых в Баренцевом море также начались в первые годы XX столетия и к настоящему времени охватывают практически все крупные гнездовые территории птиц (Марков, 1937, 1941; Белопольская, 1952; Галактионов и др., 1997; Куклин, 2001, 2017; Куклин, Куклина, 2013; Куклин и др., 2004, 2020; Baylis, 1919; Galaktionov, 1996). Результаты работ позволяют получить достаточно полное представление о составе и структуре фауны паразитов у птиц-хозяев в различных районах моря. Установлено, что гельминтофауна чистиковых является своеобразным итогом сбора кормов в неритических и пелагических экосистемах в разные периоды годового цикла птиц.

Цель исследования — обобщение материалов по гельминтофауне птиц семейства Alcidae, обитающих в баренцевоморском регионе, определение основных экологических и эволюционно-исторических механизмов, повлиявших на формирование и структуру фауны паразитических червей птиц, а также на межвидовые и географические различия в зараженности чистиковых.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

При составлении обзора были использованы данные авторов по гельминтофауне птиц семейства Alcidae в южном побережье Баренцева моря (тонкоклювая кайра 57 экз., толстоклювая кайра 53 экз.,

атлантический чистик 21 экз., тупик 20 экз., гагарка 13 экз.), на Южном (толстоклювая кайра 10 экз.) и Северном (толстоклювая кайра 26 экз., люрик 5 экз.) островах Новой Земли, архипелагах Земля Франца-Иосифа (толстоклювая кайра 4 экз.) и Шпицберген (толстоклювая кайра 3 экз., люрик 5 экз.). Кроме того, при проведении анализа были привлечены результаты исследований Маркова (1937, 1941) на Южном острове Новой Земли (толстоклювая кайра 52 экз., атлантический чистик 7 экз.), Белопольской (1952) на архипелаге Семь островов у северного побережья Кольского п-ова (тонкоклювая кайра 54 экз., толстоклювая кайра 17 экз., атлантический чистик 27 экз., тупик 26 экз., гагарка 22 экз.), а также Галактионова и соавторов (Галактионов, Атрашкевич, 2015; Galaktionov, 1996) на Земле Франца-Иосифа (толстоклювая кайра 18 экз., атлантический чистик 11 экз., люрик 15 экз.) и на архипелаге Шпицберген (люрик 3 экз.).

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 количества экземпляров каждого вида гельминтов в каждом виде хозяев к общему количеству обследованных особей птиц данного вида). При статистической обработке результатов исследований использовались методы расчета и сравнения границ доверительных интервалов ЭИ и ИО при 5% уровне значимости, достоверность обнаруженных различий проверяли, используя точный критерий Фишера (F). Для расчетов использовали компьютерную программу Quantitative Parasitology 3.0 (Rozsa et al., 2000).

При обработке материала анализировали содержание желудков птиц и устанавливали относительную встречаемость разных групп кормов. При расчете относительной встречаемости кормов определяли отношение количества встреч данной группы кормов к сумме встреч всех групп кормов:

$$F_{\text{отн}} = \frac{n}{N} \times 100\%,$$

где n — количество встреч данной группы кормов, N — общее количество встреч всех групп кормов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Согласно результатам проведенного нами обследования 217 экземпляров птиц семейства Alcidae, относящихся к 6 видам, в Баренцевоморском регионе у них обнаружено 20 видов паразитических червей (2 вида трематод, 8 видов цестод, 8 видов нематод и 2 вида скребней). Данные о видовом составе гельминтофауны птиц и значения количественных показателей инвазии представлены в табл. 1.

Таблица 1. Состав гельминтофауны чистиковых (семейство Alcidae) Баренцева моря (1991–2021 гг., наши данные)

Виды гельминтов	Люрик (<i>Alle alle</i>) (n = 10)		Гагарка (<i>Alca torda</i>) (n = 13)		Тупик (<i>Fratercula arctica</i>) (n = 20)		Атлантический чистик (<i>Cerpphus grylle</i>) (n = 21)		Тонкокловая кайра (<i>Uria aalge</i>) (n = 57)		Толстокловая кайра (<i>Uria lomvia</i>) (n = 96)	
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
<u>Trematoda</u>												
<i>Cryptocotyle lingua</i> (Lühe 1899)	–	–	–	–	5.00 (0.12– 24.88)	0.05 (0.00– 0.15)	19.05 (5.44– 41.91)	0.95 (0.14– 3.71)	1.75 (0.04– 9.40)	0.04 (0.00– 0.11)	6.25 (2.32– 13.11)	0.33 (0.07– 1.19)
<i>Microphallus</i> sp.	–	–	–	–	–	–	4.76 (0.12– 23.82)	15.14 (0.00– 45.43)	–	–	–	–
<u>Cestoda</u>												
<i>Alcataenia armillaris</i> (Rudolphi 1810)	–	–	–	–	–	–	–	–	22.81 (12.73– 35.84)	1.60 (0.77– 3.32)	53.13 (42.6– 63.39)	5.58 (3.67– 8.82)
<i>Alcataenia campylacantha</i> (Krabbe 1869)	–	–	–	–	5.00 (0.12– 24.88)	0.05 (0.00– 0.15)	47.62 (25.71– 70.22)	5.95 (2.76– 11.00)	–	–	–	–
<i>Alcataenia dominicana</i> (Raillet et Henry 1912)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1.04 (0.02– 5.67)	0.01 (0.00– 0.03)
<i>Alcataenia larina</i> (Krabbe 1869)	–	–	–	–	15.00 (3.20– 37.90)	2.60 (0.15– 8.50)	9.52 (1.17– 30.38)	0.24 (0.00– 0.81)	–	–	–	–
<i>Neovalipora</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5.21 (1.71– 11.74)	0.23 (0.07– 0.53)
<i>Microsomacanthus</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	1.75 (0.04– 9.40)	0.02 (0.00– 0.05)	–	–
<i>Tetrabothrius erosiris</i> (Loennberg 1889)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4.17 (1.14– 10.33)	0.05 (0.01– 0.11)
<i>Tetrabothrius jaegerskioeldi</i> (Nybelin 1916)	–	–	–	–	–	–	9.52 (1.17– 30.38)	0.14 (0.00– 0.43)	3.51 (0.42– 12.11)	0.05 (0.00– 0.16)	1.05 (0.02– 5.67)	0.03 (0.00– 0.09)
<u>Nematoda</u>												
<i>Anisakis</i> sp. l. 3	–	–	7.69 (0.19– 36.03)	0.08 (0.00– 0.08)	–	–	4.76 (0.12– 23.82)	0.10 (0.00– 0.29)	10.53 (3.96– 21.52)	0.39 (0.11– 1.21)	28.13 (19.42– 38.23)	0.90 (0.51– 1.82)

Окончание таблицы 1

Виды гельминтов	Люрлик (<i>Alle alle</i>) (n = 10)		Гагарка (<i>Alca torda</i>) (n = 13)		Тупик (<i>Fratercula arctica</i>) (n = 20)		Атлантический чистик (<i>Cerphus grylle</i>) (n = 21)		Тонкокловая кайра (<i>Uria aalge</i>) (n = 57)		Толстокловая кайра (<i>Uria lomvia</i>) (n = 96)	
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
Nematoda												
<i>Contracaecum</i> sp. 1. 3	—	—	15.38 (1.92– 45.45)	0.23 (0.00– 1.31)	—	—	9.52 (1.17– 30.38)	0.14 (0.00– 0.43)	1.75 (0.04– 9.40)	0.02 (0.00– 0.05)	4.17 (1.14– 10.33)	0.13 (0.02– 0.48)
<i>Stegophorus stellaeopolaris</i> (Parona 1901)	—	—	—	—	—	—	19.05 (5.44– 41.91)	0.67 (0.10– 2.24)	5.26 (1.09– 14.62)	0.05 (0.00– 0.11)	42.71 (32.66– 53.22)	4.54 (3.00– 7.19)
<i>Stegophorus stercorarii</i> (Leonov, Sergeeva et Zimbaluk 1966)	—	—	—	—	—	—	38.10 (18.10– 61.57)	1.05 (0.43– 2.00)	1.75 (0.04– 9.40)	0.02 (0.00– 0.05)	—	—
<i>Streptocara crassicauda</i> (Creplin 1829) Skrjabin 1916	—	—	—	—	—	—	14.29 (3.04– 36.35)	0.33 (0.05– 0.95)	1.75 (0.04– 9.40)	0.02 (0.00– 0.05)	5.21 (1.71– 11.74)	0.05 (0.01– 0.09)
<i>Paracuariaria adunca</i> (Creplin 1846) Anderson et Wong 1981	—	—	—	—	—	—	—	—	1.75 (0.04– 9.40)	0.02 (0.00– 0.05)	—	—
<i>Cosmocephalus obelatus</i> (Creplin 1825) Seurat 1919	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.04 (0.02– 5.67)	0.01 (0.00– 0.03)
<i>Hysterothylacium aduncum</i> (Rudolphi 1802) Deardorff, Overstreet 1981	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.04 (0.02– 5.67)	0.07 (0.00– 0.22)
Acanthocephala												
<i>Polymorphus minutus</i> (Zeder 1800) Lühe 1911	—	—	—	—	—	—	19.05 (5.44– 41.91)	0.29 (0.05– 0.62)	—	—	—	—
<i>Corynosoma strumosum</i> (Rudolphi 1802) Lühe 1904	—	—	—	—	—	—	9.52 (1.17– 30.38)	0.14 (0.00– 0.43)	—	—	1.05 (0.02– 5.73)	0.09 (0.00– 0.28)

Примечания. Здесь и в табл. 2 для экстенсивности инвазии и индекса обилия в скобках приведены значения нижней и верхней границ точного 95% доверительного интервала; 1. 3 — здесь и в табл. 2, 3 и 7 личинки третьей стадии развития.

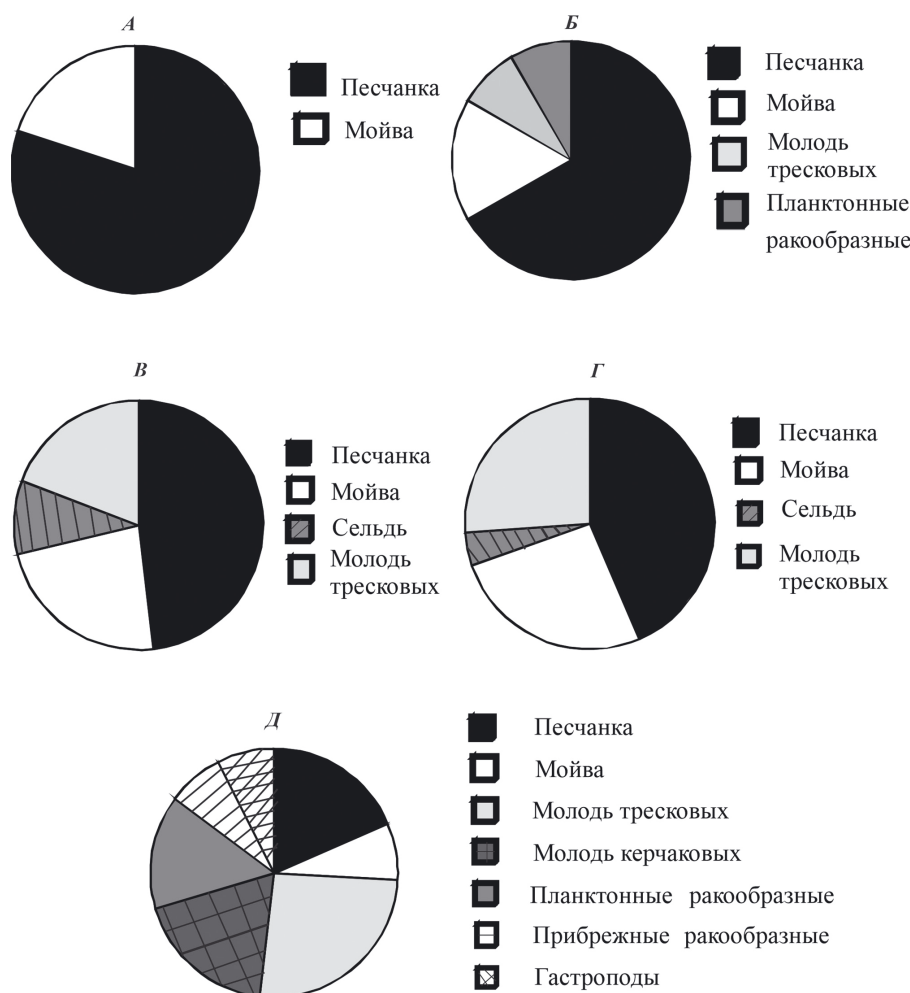


Рис. 1. Состав и относительная встречаемость кормов в желудках чистиковых в южном побережье Баренцева моря (1991–2020 гг.): А – гагарка, Б – тулик, В – тонкоклювая кайра, Г – толстоклювая кайра, Д – атлантический чистик.

Из 217 обследованных особей заражение гельминтами зарегистрировано у 126 (ЭИ = 58.06%). Трематоды найдены у 12 птиц (ЭИ = 5.53%), цестоды – у 86 (ЭИ = 39.63%), нематоды – у 90 (ЭИ = 41.47%), скребни – у 7 птиц (ЭИ = 3.23%). При этом представители всех основных таксонов гельминтов отмечены только у атлантического чистика и толстоклювой кайры.

Наивысшие значения ЭИ трематодами и скребнями зарегистрированы у атлантических чистиков (19.05 и 28.57%, соответственно), цестодами и нематодами – у толстоклювых кайр (58.33 и 66.67%, соответственно).

Моноинвазии обнаружены у 57 особей птиц. 46 экз. птиц были заражены 2 видами гельминтов, 16 экз. – 3 видами, 5 экз. – 4 видами, 1 экз. – 5 видами и 1 экз. – 8 видами. При этом инвазия 3 и 4 видами паразитических червей была характерна только для атлантических чистиков

и толстоклювых кайр, а 5 и 8 видов найдены только у атлантических чистиков.

У птиц южного побережья Баренцева моря зарегистрировано 19 видов гельминтов, на Южном острове Новой Земли – 4 вида, на Северном острове Новой Земли – 6 видов, на Земле Франца-Иосифа – 3 вида, на Шпицбергене – 4 вида. Повсеместно встречались 2 вида гельминтов – цестоды *Alcataenia armillaris* и нематоды *Stegophorus stellaepolaris*. Цестоды *Neovalipora* sp. обнаружены на южном побережье Баренцева моря, на Земле Франца-Иосифа и Шпицбергене, нематоды *Anisakis* sp. – на южном побережье Баренцева моря и двух островах Новой Земли. На южном побережье Баренцева моря и на Северном острове Новой Земли найдены цестоды *Tetrabothrius erostris*, нематоды *Contracaecum* sp. и скребни *Corynosoma strumosum*, а ленточные черви *Tetrabothrius jaegerskioeldi* – на южном

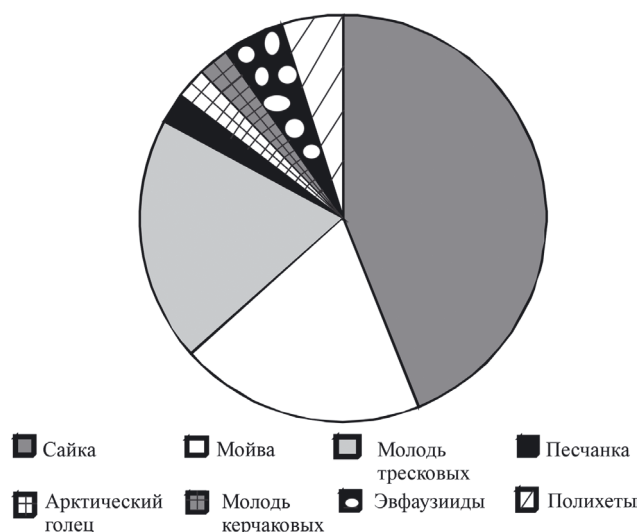


Рис. 2. Состав и относительная встречаемость кормов в желудках толстоклювых кайр на арктических архипелагах (Новая Земля, Земля Франца-Иосифа, Шпицберген) Баренцева моря (1996–2022 гг.).

прибрежье Баренцева моря и на Шпицбергене. Другие виды гельминтов отмечены только в одном из районов проведения исследований (цестоды *Alcataenia dominicana* — на Южном острове Новой Земли, остальные — на южном прибрежье Баренцева моря). Находки 5 видов гельминтов (цестод *A. dominicana* и *Microsomacanthus* sp., а также нематод *Paracuaria adunca*, *Cosmocephalus obvelatus* и *Hyterothylacium aduncum*) оказались единичными.

Люрики были свободны от инвазии гельминтами. В составе паразитофауны у гагарок отмечено 2 вида паразитических червей (оба — нематоды), у тупиков — 3 вида (1 вид трематод, 2 вида цестод), у атлантических чистиков — 12 видов (2 вида трематод, 3 вида цестод, 5 видов нематод, 2 вида скребней), у тонкоклювой кайры — 10 видов (1 вид трематод, 3 вида цестод, 6 видов нематод), у толстоклювой кайры — 12 видов (1 вид трематод, 5 видов цестод, 5 видов нематод, 1 вид скребней).

Четыре вида гельминтов (трематоды *Cryptocotyle lingua*, цестоды *T. jaegerskioeldi*, а также нематоды *Anisakis* sp. и *Contracaecum* sp.) оказались общими для паразитофауны 4 видов птиц. Исключительно у атлантических чистиков зарегистрированы 2 вида гельминтов (трематоды *Microphallus* sp. и скребни *Polymorphus minutus*), у тонкоклювых кайр — также 2 вида (цестоды *Microsomacanthus* sp. и нематоды *P. adunca*), а у толстоклювых кайр — 5 видов (цестоды *A. dominicana*, *Neovalipora* sp. и *T. erostris*, нематоды *C. obvelatus* и *H. aduncum*).

Согласно результатам изучения питания птиц, у 9 из 10 обследованных люриков желудки

оказались пустыми, у одной особи обнаружены остатки планктонных ракообразных. Отсутствие содержимого в желудках также было отмечено у 4 гагарок, 4 тупиков, 7 чистиков, 18 тонкоклювых кайр и 28 толстоклювых кайр. Данные по относительной встречаемости кормов у птиц на южном прибрежье Баренцева моря представлены на рис. 1, а у толстоклювых кайр на высокоширотных архипелагах — на рис. 2. На южном прибрежье Баренцева моря в рационе всех птиц доминируют рыбные корма (прежде всего песчанка, мойва и молодь тресковых рыб), а беспозвоночные обнаружены лишь у тупиков и атлантических чистиков. В арктической зоне основу питания толстоклювых кайр составляют сайка, мойва и молодь тресковых рыб.

ОБСУЖДЕНИЕ

Для более корректного анализа состава и структуры гельминтофауны чистиковых Баренцева моря в дополнение к результатам собственных исследований нами были систематизированы материалы научной литературы (см. Введение) (табл. 2). Эти данные не всегда позволяют детально оценить количественные показатели заражения из-за отсутствия многих параметров в первоисточниках, но их использование дает возможность уточнить таксономическое разнообразие паразитофауны у разных видов птиц и особенности географического распространения гельминтов (табл. 3).

С учетом наших данных и результатов ранее проведенных исследований можно констатировать, что к настоящему времени у птиц семейства Alcidae в Баренцевоморском регионе обнаружен 31 вид паразитических червей (4 вида трематод, 11 — цестод, 12 — нематод, 4 — скребней). В действительности их может быть меньше (с учетом находок таких форм, как *Alcataenia* sp., *Tetraphothrius* sp. и *Polymorphus* sp. — каждая из них может относиться к представителям этих родов, также найденным у чистиковых и определенным до уровня вида) или больше (с учетом того, что среди обнаруженных форм *Anisakis* sp., *Contracaecum* sp. и *Neovalipora* sp. могут присутствовать и разные виды). При этом следует иметь в виду, что из общего числа гельминтов чистиковых половозрелого состояния достигают паразиты лишь 7 видов (исключая гельминтов, использующих в качестве окончательных хозяев рыб и попадающих к птицам с пищей уже в половозрелом состоянии) (табл. 4). Для всех остальных чистиковых играют роль либо факультативных, либо элиминативных окончательных хозяев.

В целом, всех гельминтов, найденных у чистиковых Баренцева моря, можно разделить на 6 экологических групп:

1. Паразиты рыб — *H. aduncum*;

Таблица 2. Состав гельминтофауны чистиковых (семейство Alcidae) Баренцева моря по данным научной литературы (Марков, 1937, 1941; Белопольская, 1952; Галактионов, Атрашкевич, 2015; Baylis, 1919; Galaktionov, 1996)

Виды гельминтов	Люрик (n = 18)		Гагарка (n = 22)		Тупик (n = 26)		Атлантический чистик (n = 45)		Тонкокловая кайра (n = 54)		Толстокловая кайра (n = 87)	
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
Trematoda												
<i>Cryptocotyle lingua</i> (Lühe 1899)	—	—	—	—	7.69 (0.94– 25.14)	?	8.89 (2.47– 21.23)	?	1.85 (0.04– 9.90)	0.07 (0.00– 0.22)	1.15 (0.00– 6.24)	0.01 (0.00– 0.03)
<i>Gymnophallus deliciosus</i> (Olsson 1893)	—	—	—	—	3.85 (0.09– 19.64)	?	—	—	—	—	—	—
<i>Apatemon gracilis</i> (Rudolphi 1819) Szidat 1928	—	—	—	—	—	—	2.22 (0.05– 11.78)	0.02 (0.00– 0.07)	—	—	—	—
Cestoda												
<i>Alcataenia armillaris</i> (Rudolphi 1810)	—	—	9.09 (1.12– 29.17)	?	—	—	4.44 (0.54– 15.15)	0.22 (0.00– 0.80)	33.33 (21.09– 47.48)	?	41.38 (30.91– 52.45)	?
<i>Alcataenia campylacantha</i> (Krabbe 1869)	—	—	—	—	—	—	37.78 (23.76– 53.46)	?	—	—	—	—
<i>Alcataenia larina</i> (Krabbe 1869)	—	—	—	—	19.23 (6.55– 39.36)	0.19 (0.04– 0.35)	2.22 (0.05– 11.78)	0.33 (0.00– 1.00)	—	—	—	—
<i>Alcataenia</i> sp.	5.56 (0.14– 27.30)	0.06 (0.00– 0.17)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Anomotaenia m. micracantha</i> (Krabbe 1869)	—	—	—	—	—	—	+	?	—	—	—	—
<i>Microsomacanthus ductilus</i> (Linton 1927)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3.45 (0.71– 9.75)	0.24 (0.00– 0.61)
<i>Tetrabothrius jaegerskioldi</i> (Nybelin 1916)	—	—	9.09 (1.12– 29.17)	?	3.85 (0.09– 19.64)	0.04 (0.00– 0.12)	4.44 (0.54– 15.15)	0.07 (0.00– 0.22)	3.70 (0.45– 12.75)	0.04 (0.00– 0.09)	—	—
<i>Tetrabothrius</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3.45 (0.71– 9.75)	0.37 (0.00– 0.90)

Окончание таблицы 2

Виды гельминтов	Люрик (n = 18)		Гагарка (n = 22)		Тупик (n = 26)		Атлантический чистик (n = 45)		Тонкоклювая кайра (n = 54)		Толстоклювая кайра (n = 87)	
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
Nematoda												
<i>Anisakis</i> sp. l. 3	—	—	—	—	—	—	2.22 (0.05– 11.78)	?	1.85 (0.04– 9.90)	?	—	—
<i>Contracaecum rudolphii</i> (Rudolphi 1819) Hartwich 1964	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	27.58 (18.54– 38.22)	?
<i>Contracaecum</i> sp. l. 3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4.60 (1.26– 11.36)	0.05 (0.01– 0.09)
<i>Stegophorus stellaepolaris</i> (Parona 1901)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2.30 (0.27– 8.06)	0.02 (0.00– 0.06)
<i>Streptocara crassicauda</i> (Creplin 1829) Skrjabin 1916	—	—	—	—	—	—	+	?	1.85 (0.04– 9.90)	0.02 (0.00– 0.06)	—	—
<i>Eulimdana lari</i> (Yamaguti 1935)	—	—	—	—	—	—	—	—	12.96 (5.37– 24.91)	?	2.30 (0.27– 8.06)	?
<i>Eustrongylides mergorum</i> (Rudolphi 1809)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.75 (1.89– 12.91)	0.06 (0.01– 0.10)
<i>Seuratia</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14.94 (8.20– 24.20)	1.34 (0.74– 2.10)
Acanthocephala												
<i>Polymorphus minutus</i> (Zeder 1800) Lühe 1911	—	—	—	—	—	—	11.11 (3.70– 24.06)	0.22 (0.04– 0.40)	—	—	—	—
<i>Polymorphus phippisi</i> (Kostylew 1922)	11.11 (1.37– 34.72)	0.78 (0.00– 2.89)	—	—	—	—	4.44 (0.54– 15.15)	0.04 (0.00– 0.11)	—	—	—	—
<i>Polymorphus</i> sp.	—	—	—	—	—	—	4.44 (0.54– 15.15)	0.04 (0.00– 0.11)	—	—	—	—

Примечания. * Установлен только факт обнаружения гельминтов, поскольку в первоисточнике (Baylis, 1919) не приведены значения количественных показателей инвазии.

Таблица 3. Встречаемость гельминтов у разных видов чистиковых (семейство Alcidae) в различных районах Баренцева моря

Виды гельминтов	Люрик	Гагарка	Тупик	Атлантический чистик	Тонкоклювая кайра	Толстоклювая кайра
<i>Cryptocotyle lingua</i>	—	—	+ (южное побережье)	<u>Trematoda</u> + (южное побережье)	+ (южное побережье)	+ (южное побережье)
<i>Gymnophallus deliciosus</i>	—	—	+ (южное побережье)	—	—	—
<i>Apatemon minor</i>	—	—	—	+ (южное побережье)	—	—
<i>Microphallus sp.</i>	—	—	—	+ (южное побережье)	—	—
<i>Alcataenia armillaris</i>	—	+ (южное побережье)	—	<u>Cestoda</u> + (Южный остров Новой Земли)	+ (южное побережье)	+ (южное побережье, Южный остров Новой Земли, Северный остров Новой Земли, Земля Франца—Иосифа, Шпицберген)
<i>Alcataenia caprylascantha</i>	—	—	+ (южное побережье)	+ (южное побережье, Южный остров Новой Земли, Земля Франца—Иосифа)	—	—
<i>Alcataenia dominicana</i>	—	—	—	—	—	+ (Южный остров Новой Земли)
<i>Alcataenia larina</i>	—	—	+ (южное побережье)	+ (южное побережье)	—	—
<i>Alcataenia sp.</i>	+ (Земля Франца—Иосифа)	—	—	—	—	—
<i>Anomotaenia m. micrasantha</i>	—	—	—	+ (южное побережье)	—	—
<i>Neovalipora sp.</i>	—	—	—	—	—	+ (южное побережье, Земля Франца—Иосифа, Шпицберген)
<i>Microsomacanthus sp.</i>	—	—	—	—	+ (южное побережье)	+ (Земля Франца—Иосифа)
<i>Tetrabothrius erosiris</i>	—	—	—	—	—	+ (южное побережье, Северный остров Новой Земли, Шпицберген)
<i>Tetrabothrius jaegerskioeldi</i>	—	+ (южное побережье)	+ (южное побережье)	+ (южное побережье)	+ (южное побережье)	+ (Шпицберген)
<i>Tetrabothrius sp.</i>	—	—	—	—	—	+ (Земля Франца—Иосифа)

Окончание таблицы 3

Виды гельминтов	Люрик	Гагарка	Тупик	Атлантический чистик	Тонкокловая кайра	Толстокловая кайра
<i>Anisakis</i> sp. l. 3	–	+ (южное прибре- жье)	–	<i>Nematoda</i> + (южное прибрежье) + (южное прибрежье) + (южное прибрежье) + (южное прибрежье) – – – –	+ (южное прибрежье)	+ (южное побережье, Южный остров Новой Земли, Северный остров Новой Земли)
<i>Contracaecum</i> sp. l. 3	–	+ (южное прибре- жье)	–		+ (южное прибрежье)	+ (южное побережье, Северный остров Новой Земли)
<i>Stegophorus stellaepo- laris</i>	–	–	–		+ (южное прибрежье)	+ (южное побережье, Южный остров Новой Земли, Северный остров Новой Земли, Земля Франца–Иосифа, Шпицберген)
<i>Stegophorus stercorarii</i>	–	–	–		+ (южное прибрежье)	–
<i>Streptocara crassicauda</i>	–	–	–		+ (южное прибрежье)	+ (южное побережье)
<i>Parascaris adunca</i>	–	–	–		–	–
<i>Cosmosephalus obelatus</i>	–	–	–		–	+ (южное побережье)
<i>Hysterothylacium aduncum</i>	–	–	–		–	+ (южное побережье)
<i>Seuraitia</i> sp.	–	–	–	–	–	+ (Южный остров Новой Земли)
<i>Eustrongylides mergorum</i>	–	–	–	–	–	+ (Южный остров Новой Земли)
<i>Eulimdana lari</i>	–	–	–	–	+ (южное прибрежье)	+ (южное побережье)
<i>Polymorphus minutus</i>	–	–	–	<i>Acanthocephala</i> + (южное прибрежье) + (Земля Франца- Иосифа) + (Южный остров Новой Земли) + (южное прибрежье)	–	–
<i>Polymorphus phippsi</i>	+ (Шпиц- берген)	–	–		–	–
<i>Polymorphus</i> sp.	–	–	–		–	–
<i>Corynozoma strumosum</i>	–	–	–		–	+ (Северный остров Новой Земли)

Таблица 4. Гельминты, достигающие половозрелого состояния в желудочно-кишечном тракте птиц семейства Alcidae Баренцева моря

Виды гельминтов	Виды хозяев
Trematoda	
<i>Cryptocotyle lingua</i>	Тупик, атлантический чистик, тонкоклювая и толстоклювая кайры
Cestoda	
<i>Alcataenia armillaris</i>	Тонкоклювая и толстоклювая кайры
<i>Alcataenia campylacantha</i>	Атлантический чистик
<i>Tetrabothrius jaegerskioeldi</i>	Атлантический чистик, тонкоклювая и толстоклювая кайры
Nematoda	
<i>Stegophorus stellaepolaris</i>	Атлантический чистик, тонкоклювая и толстоклювая кайры
<i>Streptocara crassicauda</i>	Атлантический чистик, тонкоклювая и толстоклювая кайры
Acanthocephala	
<i>Polymorphus phippii</i>	Люрик

2. Паразиты морских млекопитающих — *Anisakis* sp., *Contracaecum* sp., *C. strumosum*;

3. Специфичные паразиты других морских птиц (чаек, гагар, утиных, трубконосых) — *G. deliciosus*, *A. gracilis*, *Microphallus* sp., *A. larina*, *A. dominicana*, *A. m. micracantha*, *Neovalipora* sp., *Microsomacanthus* sp., *T. erostris*, *S. stercorarii*, *P. adunca*, *C. obvelatus*, *E. lari*, *E. mergorum*, *P. phippii*, *P. minutus*.

4. Формы с неясным статусом — *Alcataenia* sp., *Tetrabothrius* sp., *Seuratia* sp., *Polymorphus* sp.

5. Широкоспецифичные паразиты птиц — *C. lingua*, *S. stellaepolaris*, *S. crassicauda*.

6. Специфичные паразиты чистиковых — *A. armillaris* (на уровне рода *Uria*), *A. campylacantha* (на уровне рода *Cephus*), *T. jaegerskioeldi* (на уровне семейства Alcidae).

Наименьшее видовое разнообразие паразитов предсказуемо было характерно для специализированных планктофагов (люриков), а также для гагарок и тупиков, использующих в пищу в основном пелагических рыб. К тому же у люриков, гагарок и тупиков не найдено специфичных гельминтов, хотя некоторые из них могут достигать в этих хозяевах половозрелого состояния — например, *C. lingua* в тупиках (наши данные) и *P. phippii* в люриках (Галактионов, Атрашкевич, 2015). В этой связи остаются вопросы относительно находок Белопольской (1952) трематод *A. gracilis* у атлантических чистиков и *G. deliciosus* у тупиков — в указанной публикации степень зрелости обнаруженных гельминтов не уточняется.

У тонкоклювых кайр отмечено 11 видов гельминтов, но в своем большинстве это неспецифичные паразиты, причем находки 5 видов были единичными. Намного богаче оказалась гельминтофауна атлантических чистиков и толстоклювых кайр — птиц,

гораздо более пластичных в кормовом отношении (рис. 1, 2) и имеющих наиболее широкое распространение. У этой пары видов обнаружено большинство видов гельминтов, суммарно найденных во всех чистиковых Баренцева моря (за исключением *G. deliciosus*, *Alcataenia* sp. и *P. adunca*).

При анализе данных необходимо принять во внимание, что Баренцево море освободилось от ледникового покрова относительно недавно (Гросвальд, 1970; Иванова и др., 2016). Поэтому к настоящему времени в этом регионе не могли сформироваться эндемичные паразито-хозяинные системы, появившиеся в результате самостоятельной эволюции. В своем подавляющем большинстве они представляют собой следствие экспансии паразитов с окончательными и промежуточными хозяевами из Северной Атлантики в последний постледниковый период (Куклин, 2022). При этом происхождение чистиковых (как самостоятельной таксономической группы) связано с северной частью Тихого океана (Козлова, 1957; Olson, 1985), а переселение отдельных представителей семейства Alcidae в Северную Атлантику и видовая радиация происходили в несколько этапов и, возможно, по нескольким направлениям (Bedard, 1985; Konyukhov, 2002; Moum et al., 2002; Smith, Clarke, 2015). Соответственно, в качестве основных механизмов, повлиявших на формирование гельминтофауны птиц, следует рассматривать две взаимосвязанные группы факторов — эволюционно-исторические и экологические.

Многие исследователи признают, что в большей степени на состав и структуру паразитарных сообществ влияют не филогения окончательных хозяев, а условия обитания в конкретных регионах (особенности питания, разнообразие доступных кормовых объектов, наличие необходимых для

циркуляции гельминтов промежуточных хозяев и абиотических условий) (Bush et al., 1990; Hoberg, 1996; Hoberg, Brooks, 2008). Однако сформировавшаяся в ходе совместной эволюции специфичность многих паразитов к конкретным хозяевам в этом контексте может иметь не меньшее значение (Hoberg, 1986). Стабильная адаптированность гельминтов к физиологии представителей определенных видов или родов окончательных хозяев в случаях географической экспансии последних способствует более широкому распространению паразитов и формированию устойчивых паразито-хозяинных комплексов на новых территориях.

Экологические факторы играли первостепенное значение в тех случаях, когда гельминты, имеющие атлантическое происхождение, стали использовать переселившихся из Северной Пацифики чистиковых в качестве окончательных хозяев благодаря особенностям питания птиц и широкой специфичности паразитов. Наиболее вероятно, что основным механизмом перехода гельминтов на новых хозяев было “перекрестное заражение” — рассеивание инвазионного начала облигатными окончательными хозяевами приводило к заражению промежуточных хозяев, которые, в свою очередь, использовались в качестве кормовых объектов новыми, факультативными окончательными хозяевами. В пользу такого развития событий говорит, в частности, тот факт, что и в настоящее время инвазия чистиковых трематодами *C. lingua* на Баренцевом море всегда приурочена к районам их совместного гнездования с чайками. Поддержание очагов инвазии в таких местах происходит за счет массового рассеивания чайками яиц трематод, а заражение чистиковых — из-за частичного “перекрывания” кормовых спектров обеих групп птиц и потребления рыб, содержащих метацеркарии паразитов. Однако этот фактор перестает работать, если в районе гнездования нет всего комплекса условий, необходимых для успешной циркуляции гельминтов. Например, на архипелаге Земля Франца-Иосифа и на Северном острове Новой Земли смешанные гнездовые колонии моевок и толстоклювых кайр весьма многочисленны, однако оба вида птиц свободны от инвазии *C. lingua*. Основная причина этого — отсутствие первых промежуточных хозяев, роль которых играют литоральные моллюски рода *Littorina* (Stunkard, 1930).

Схожими причинами (“перекрестным заражением”), вероятнее всего, объясняются и находки у баренцевоморских чистиковых неполовозрелых экземпляров специфичных паразитов других птиц (см. выше). Не будучи “ресурсными генералистами” как *C. lingua*, эти гельминты не могут полноценно развиваться и реализовывать жизненные циклы в ассоциации с новыми хозяевами. Единственным исключением можно считать скребней *P. phippisi* (специфичных паразитов гаг), половозрелые экземпляры которых

были найдены в кишечниках люриков на Шпицбергене (Галактионов, Атрашкевич, 2015). Однако в целом смена филогенетически удаленных окончательных хозяев, использующих схожие пищевые ресурсы в пределах одного региона, в рамках непродолжительного эволюционного периода практически не бывает успешной для гельминтов.

Эволюционно-исторические аспекты играли ключевую роль для паразитов, которые имеют северо-тихоокеанское происхождение, проникли в Атлантику вместе с окончательными хозяевами во время их расселения в межледниковые периоды и смогли успешно циркулировать в новых регионах благодаря наличию подходящих промежуточных хозяев. Влияние этих факторов показательно в отношении инвазии чистиковых цестодами рода *Alcataenia* (прежде всего, *A. armillaris* и *A. campylacantha*), для которых характерно Голарктическое распространение (Куклин, 2022; Muzaffar, Jones, 2004), а промежуточными хозяевами служат планктонные раки — эвфаузииды (Shimazu, 1975). На Баренцевом море специфичные представители этой группы не найдены у люриков, гагарок и тупиков, но обнаружены у чистиков и обоих видов кайр. Видимо, предковые формы трех первых видов покинули район своего происхождения до того, как в той же Северной Пацифике произошла видовая радиация цестод рода *Alcataenia* (Hoberg, 1986, 1992). Переселение же в Северную Атлантику чистиков и кайр состоялось уже после возникновения этого рода и после его первичной диверсификации. Это подтверждается, в частности, тем, что в до-Плейстоценовых отложениях в Атлантике отсутствуют ископаемые формы родов *Uria* и *Cephus* (Olson, 1985).

При этом видовое разнообразие цестод рода *Alcataenia* у чистиковых Баренцева моря ниже по сравнению с их сородичами в Северной Атлантике. Помимо всех видов, найденных на Баренцевом море, у кайр на побережье Гренландии, Лабрадора и Ньюфаундленда, начиная с 50-х годов прошлого века, регулярно отмечался вид *A. meinertzhageni* (Baer, 1956, 1962; Threlfall, 1971; Muzaffar, 2009), а с начала нынешнего — *A. longicervica* (Muzaffar et al., 2005), которого ранее считали эндемиком Северной Пацифики. У гагарок, зимующих в Северном море, в начале 90-х годов прошлого столетия описан вид *A. atlantiensis* (Hoberg, 1991). Время и пути появления каждого из этих видов в Северной Атлантике различны (Hoberg, 1986, 1991; Muzaffar, 2009), а механизмы циркуляции пока неизвестны. Возможно, в качестве промежуточных хозяев указанные цестоды используют бореальные формы зоопланктона, которые не встречаются в Баренцевом море.

В целом же сравнение видового разнообразия гельминтофауны чистиковых в Северной Атлантике и Баренцевом море не позволяет выявить однозначные закономерности в распределении паразитов

Таблица 5. Встречаемость трематод у чистиковых (семейство Alcidae) в Баренцевом море и Северной Атлантике

Виды гельминтов	Баренцево море (наличие, хозяева)	Северная Атлантика (наличие, хозяева, источники)
<i>Cryptocotyle lingua</i>	+ (тупик, чистик, тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра)	+ (гагарка, тупик, тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра) (Nicoll, 1923; Cole, 1959; Threlfall, 1971; Muzaffar, 2009)
<i>Cryptocotyle concava</i>	—	+ (гагарка) (Nicoll, 1923)
<i>Gymnophallus deliciosus</i>	+ (тупик)	—
<i>Gymnophallus</i> sp.	—	+ (тупик) (Nolsø, 2002)
<i>Diplostomum pileatum</i>	—	+ (гагарка) (Baylis, 1939)
<i>Diplostomum mahonaе</i>	—	+ (тонкоклювая кайра) (Dubois, 1953)
<i>Apatemon gracilis</i>	+ (чистик)	—
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	—	+ (гагарка, тонкоклювая кайра) (Nicoll, 1923)
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	—	+ (гагарка) (Nicoll, 1923)
<i>Ichthyocotylurus platycephalus</i>	—	+ (гагарка) (Baylis, 1939)
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i>	—	+ (гагарка, тонкоклювая кайра) (Nicoll, 1923; Dubois, 1978)
<i>Stephanoprora denticulata</i>	—	+ (гагарка) (Nicoll, 1923)
<i>Echinostoma</i> sp.	—	+ (чистик) (Nicoll, 1923)
<i>Prosthogonimus ovatus</i>	—	+ (чистик) (Nicoll, 1923)
<i>Sphaeridiotrema globulus</i>	—	+ (гагарка) (Odhner, 1913; Nicoll, 1923)
<i>Metorchis xantostomus</i>	—	+ (гагарка) (Nicoll, 1923; Baylis, 1939)
<i>Ornithobilharzia lari</i>	—	+ (тонкоклювая кайра) (Threlfall, 1971)
<i>Microphallus</i> sp.	+ (чистик)	—
<i>Renicola sloanei</i>	—	+ (тонкоклювая кайра) (Wright, 1956; Cole, 1959)
<i>Renicola</i> sp.	—	+ (тупик, тонкоклювая кайра) (Wright, 1956; Muzaffar, 2009)

из разных таксономических групп. Что касается фауны трематод чистиковых Баренцева моря, то она соответствует классическим постулатам для птиц, добывающих пищу в пелагиали, — видовое разнообразие гельминтов невелико, заражение характерно для небольшого числа особей, в которых, как правило, обнаруживается лишь несколько экземпляров паразитов (Hoberg, 1996). Однако анализ данных литературы по инвазии чистиковых в Северной Атлантике показал, что структура их трематодофауны сложнее и многообразнее (табл. 5). К числу видов, зарегистрированных в обоих регионах, относятся лишь *C. lingua* и, возможно, *G. deliciosus* (в желчных пузырях тупиков на Фарерских островах была найдена форма, определенная до уровня *Gymnophallus* sp.). Кроме того, вид *Cryptocotyle concava* не обнаружен на Баренцевом море у чистиковых, но достаточно часто встречается у чаек (Куклин, 2017). Для трематод рода *Microphallus* характерна зеркальная ситуация — в Северной Атлантике они не найдены у чистиковых, но обычны у других

морских птиц, прежде всего у гаг (Bishop, Threlfall, 1974; Galaktionov et al., 2012; Skirnisson, 2015).

Вместе с тем, помимо видов, циркулирующих в морских экосистемах и не обнаруженных у баренцевоморских птиц (*Renicola* spp.), в гельминтофауне чистиковых в Северной Атлантике широко представлены формы с пресноводными жизненными циклами (*Diplostomum* spp., *Ichthyocotylurus* spp., *Prosthogonimus ovatus*, *Sphaeridiotrema globulus*, *Stephanoprora denticulata*, *Echinostoma* sp., *Metorchis xantostomus*, *Ornithobilharzia lari*). Ситуация с рениколидами, скорее всего, объясняется тем, что в Баренцевоморском регионе отсутствуют промежуточные хозяева, необходимые для успешной циркуляции ряда североатлантических видов. В частности, у *Renicola sloanei* роль первых промежуточных хозяев играют гастроподы рода *Turritella*, а метацеркарии были найдены в европейских анчоусах *Engraulis encrasicolus* (Wright, 1956; Mackenzie, 1975). Объяснить находки трематод с пресноводными

жизненными циклами значительно сложнее, поскольку чистиковые добывают пищу исключительно в море (Белопольский, 1957; Птицы СССР..., 1989). Возможно, некоторыми трематодами, использующими рыб в качестве вторых промежуточных хозяев (прежде всего, *Diplostomum* spp. и *Ichthyocotylurus* spp.), птицы заражаются при потреблении проходных рыб при их выходе в море или морских рыб, заходящих в эстуарии рек в период нереста. Но нет никакой ясности относительно способов заражения видами, в жизненном цикле которых участвуют только пресноводные беспозвоночные, — например видом *S. globulus*, у которого роль первых и вторых промежуточных хозяев играют моллюски *Bithynia tentaculata* (Szidat, 1937), или видом *P. ovatus*, циркуляция которого происходит с участием пресноводных гастропод и личинок стрекоз (Boddeke, 1961). Возможно, в периоды высокой штормовой активности в Северной Атлантике поиск пищи в море сильно затруднен, и ослабленные птицы (прежде всего, молодые) совершают вынужденные миграции на реки, озера и водохранилища (Lowe, 1934; Vickery, 1979; Underwood, Stowe, 1984; Isaksen, Bredeesen, 2007; Heubeck et al., 2011). Питание нетрадиционными объектами в этих стациях может приводить к заражению неспецифичными паразитами. В таких случаях высокая интенсивность инвазии может быть причиной гибели птиц (Lowe, 1934; Baylis, 1934). В Баренцевоморском регионе случаи питания чистиковых на пресных водоемах единичны (Anker-Nilssen, Bangjord, 2021).

В цестодофауне чистиковых Баренцева моря и Северной Атлантики зарегистрировано 8 общих видов, 3 вида найдены только у баренцевоморских птиц, 7 видов — только у североатлантических (табл. 6). Причины отсутствия у чистиковых на Баренцевом море ряда видов рода *Alcataenia* и гельминтов с пресноводными жизненными циклами (*Schistocephalus solidus* и *Ligula intestinalis*), вероятнее всего, аналогичны тем, которые были указаны при анализе фауны трематод, — отсутствие подходящих промежуточных хозяев и редкие залеты баренцевоморских птиц на пресные водоемы. В остальных случаях имели место находки неспецифичных и неполовозрелых гельминтов, которые у облигатных окончательных хозяев встречаются в обоих регионах. В качестве единственного исключения можно выделить цестод *Neovalipora* sp., которые к настоящему времени на Баренцевом море обнаружены только у толстоклювой кайры. Но необходимо отметить, что эти ленточные черви, по всей видимости, являются специфичными паразитами гагар (Baer, 1962; Kinsella, Forrester, 1999; Naukisalmi, 2015), паразитологическое обследование которых в баренцевоморском регионе проводилось лишь однажды (Белопольская, 1952).

В фауне нематод у североатлантических и баренцевоморских чистиковых специфичных видов

не выявлено и принципиальных отличий в составе не обнаружено (табл. 7). Если исключить формы с неясным (*Streptocara* sp.) или с не подтвержденным (*E. lari*) статусом, а также паразитов морских млекопитающих (*Anisakis* sp., *Contracaecum* spp.), то закономерности географического распределения будут аналогичны тем, что были выявлены для цестод. Например, отсутствующий у чистиковых на Баренцевом море вид *Streptocara californica* в этом регионе обнаружен у обыкновенных гаг и гаг-гребенушек (Белопольская, 1952), *Seurattia shipleyi* — у обыкновенных гаг (наши данные), *Capillaria contorta* — у обыкновенных гаг (Белопольская, 1952) и у моевок (Куклин, 2017). В Северной Атлантике у птиц не зарегистрирован *S. stercorarii*, однако эти нематоды были обнаружены в Исландии у песцов, поедавших мертвых глупышей (Skirnisson et al., 1993). Высокая степень сходства нематодофауны чистиковых в двух регионах, видимо, связана с тем, что для многих гельминтов характерны широкая специфичность к окончательным хозяевам и способность реализовывать жизненные циклы и в морских, и в пресноводных биоценозах (Anderson, Wong, 1982; Jackson et al., 1997).

Находки скребней у чистиковых в обоих регионах были редкими (табл. 8), а найденные гельминты, как правило, немногочисленными и неполовозрелыми. Циркуляция большинства видов скребней осуществляется в прибрежных экосистемах, а в качестве промежуточных хозяев эти гельминты используют литоральных и сублиторальных ракообразных (Успенская, 1963; Марасаева, 1990; Атрашкевич, 2009). С учетом особенностей пищевого поведения и кормового спектра чистиковых шансы их заражения скребнями незначительны. Определенная вероятность трофических контактов с промежуточными хозяевами скребней есть у атлантических чистиков, которые отличаются от других представителей семейства Alcidae более высокой степенью полифагии и обычно ловят добычу в пределах узкой прибрежной зоны и на небольших глубинах у дна (Bergman, 1971; Masden et al., 2013; Shoji et al., 2015). Во многих районах Баренцева моря значительную долю в рационе чистиков составляют ракообразные (Белопольский, 1957; Lønne, Gabrielsen, 1992; Weslawski et al., 1994; Barrett et al., 2016), причем в северных широтах удельная доля ракообразных, включая прибрежных амфипод, может заметно увеличиваться (Hartley, Fisher, 1936; Mehlum, Gabrielsen, 1993). Поэтому периодические находки скребней у чистиков на Баренцевом море вполне объяснимы. В этом плане скорее удивительно отсутствие инвазии скребнями у чистиков в Северной Атлантике, поскольку во многих регионах в составе их кормов отмечено наличие амфипод (Petersen, 1981; Cairns, 1987; Ewins, 1990), а для многих видов скребней характерно широкое распространение (Skirnisson, 2015; Leidenberger et al., 2020).

Таблица 6. Встречаемость цестод у чистиковых (семейство Alcidae) в Баренцевом море и в Северной Атлантике

Виды гельминтов	Баренцево море (наличие, хозяева)	Северная Атлантика (наличие, хозяева, источники)
<i>Alcataenia armillaris</i>	+ (гагарка, чистик, тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра)	+ (гагарка, тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра) (Joyex, Baer, 1936; Baer, 1956, 1962; Threlfall, 1971; Muzaffar, 2009)
<i>Alcataenia atlantiensis</i>	—	+ (гагарка) (Hoberg, 1991)
<i>Alcataenia campylacantha</i>	+ (тупик, чистик)	+ (тупик, тонкоклювая кайра) (Joyex, Baer, 1936; Baer, 1956, 1962; Threlfall, 1971)
<i>Alcataenia dominicana</i>	+ (толстоклювая кайра)	—
<i>Alcataenia larina</i>	+ (тупик, чистик)	+ (тупик) (Muzaffar et al., 2007)
<i>Alcataenia longicervica</i>	—	+ (тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра) (Muzaffar, 2009)
<i>Alcataenia meinertzhageni</i>	—	+ (тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра) (Baer, 1956, 1962; Threlfall, 1971; Muzaffar, 2009)
<i>Alcataenia</i> sp.	+ (люрик)	+ (люрик, тупик, тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра) (Threlfall, 1971; Nolsø, 2002; Muzaffar, 2009)
<i>Anomotaenia m. micracantha</i>	+ (чистик)	+ (чистик, тонкоклювая кайра) (Joyex, Baer, 1936; Threlfall, 1971)
<i>Neovalipora</i> sp.	+ (толстоклювая кайра)	—
<i>Microsomacanthus</i> sp.	+ (тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра)	—
Нymenolepididae (не идент.)	—	+ (тупик) (Nolsø, 2002)
<i>Schistocephalus solidus</i>	—	+ (гагарка, чистик, тонкоклювая кайра) (Joyex, Baer, 1936)
<i>Ligula intestinalis</i>	—	+ (гагарка) (Baylis, 1934)
<i>Tetrabothrius cylindraceus</i>	—	+ (тонкоклювая кайра) (Joyex, Baer, 1936; Threlfall, 1971)
<i>Tetrabothrius erostris</i>	+ (толстоклювая кайра)	+ (тонкоклювая кайра) (Threlfall, 1971)
<i>Tetrabothrius jaegerskioeldi</i>	+ (гагарка, тупик, чистик, тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра)	+ (гагарка, тупик, чистик, тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра) (Nybelin, 1916; Joyex, Baer, 1936; Baer, 1956; Threlfall, 1971; Hoberg, Soudachanh, 2020)
<i>Tetrabothrius</i> sp.	+ (толстоклювая кайра)	+ (люрик, тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра) (Threlfall, 1971; Muzaffar, 2009)

Обнаружение половозрелых экземпляров скребней *P. phippsi* у люриков на Шпицбергене — факт, примечательный во многих отношениях. Роль промежуточных хозяев этих гельминтов в умеренных широтах играют прибрежные амфиподы *Gammarus oceanicus* (Успенская, 1963; Марасаева, 1990), а в арктических — *G. setosus* (Куклин, 2001; Галактионов, Атрашкевич, 2015). В питании же люриков и на Баренцевом море, и в Северной Атлантике доминируют пелагические копеподы (прежде всего представители рода *Calanus*) (Lønne, Gabrielsen, 1992; Weslawski et al., 1999, 1999a; Fort et al., 2010; Rosing-Asvid et al., 2013).

Однако в районе Шпицбергена были отмечены случаи увеличения в рационе люриков относительной доли амфипод в конце лета — начале осени (Mehlum, Gabrielsen, 1993). Соответственно, в определенные периоды инвазия птиц в этом районе возможна, а ослабленная в пост-гнездовой период резистентность организма отдельных особей неспецифических хозяев позволяет паразитам достигать в них половозрелого состояния. Роль люриков в циркуляции скребней в северной части Баренцева моря может быть достаточно значима, но единичность и локальный характер находки пока не позволяют сделать далеко идущие

Таблица 7. Встречаемость нематод у чистиковых (семейство Alcidae) в Баренцевом море и в Северной Атлантике

Виды гельминтов	Баренцево море (наличие, хозяева)	Северная Атлантика (наличие, хозяева, источники)
<i>Anisakis</i> sp. 1. 3	+ (гагарка, чистик, тонкокловая кайра, толстокловая кайра)	+ (тупик, тонкокловая кайра, толстокловая кайра) (Threlfall, 1971; Olafsdottir et al., 1996)
<i>Contracaecum rudolphii</i>	+ (толстокловая кайра)	+ (гагарка, чистик, тонкокловая кайра, толстокловая кайра) (Cram, 1927; Threlfall, 1971; Muzaffar, 2009)
<i>Contracaecum variegatum</i>	—	+ (гагарка) (Olafsdottir et al., 1996)
<i>Contracaecum</i> sp. 1. 3	+ (гагарка, чистик, тонкокловая кайра, толстокловая кайра)	+ (тупик, тонкокловая кайра) (Threlfall, 1971; Nolsø, 2002)
<i>Stegophorus stellaepolaris</i>	+ (чистик, тонкокловая кайра, толстокловая кайра)	+ (люрик, гагарка, тупик, тонкокловая кайра, толстокловая кайра) (Threlfall, 1971; Olafsdottir et al., 1996; Muzaffar, 2009)
<i>Stegophorus stercorarii</i>	+ (чистик, тонкокловая кайра)	—
<i>Streptocara crassicauda</i>	+ (чистик, тонкокловая кайра, толстокловая кайра)	+ (гагарка, тонкокловая кайра) (Cram, 1927; Threlfall, 1971; Olafsdottir et al., 1996)
<i>Streptocara californica</i>	—	+ (гагарка, тупик, тонкокловая кайра, толстокловая кайра) (Olafsdottir et al., 1996)
<i>Streptocara</i> sp.	—	+ (тупик, чистик) (Cram, 1927; Nolsø, 2002)
<i>Paracuaria adunca</i>	+ (тонкокловая кайра)	+ (тонкокловая кайра, толстокловая кайра) (Olafsdottir et al., 1996)
<i>Cosmocephalus obvelatus</i>	+ (тонкокловая кайра)	+ (гагарка, чистик, тонкокловая кайра) (Cram, 1927; Threlfall, 1971)
<i>Eustrongylides mergorum</i>	+ (толстокловая кайра)	+ (гагарка, тонкокловая кайра, толстокловая кайра) (Cram, 1927; Threlfall, 1971)
<i>Seuratia shipleyi</i>	—	+ (гагарка, тупик) (Threlfall, 1971; Olafsdottir et al., 1996)
<i>Seuratia</i> sp.	+ (толстокловая кайра)	+ (тупик) (Nolsø, 2002)
<i>Capillaria contorta</i>	—	+ (люрик, чистик) (Cram, 1936)
<i>Eulimdana lari</i>	+ (тонкокловая кайра, толстокловая кайра)	—

Примечания. В таблицу не включены данные о находках у птиц нематод *Hysterothylacium aduncum*, завершающих развитие в рыбах.

выводы. Вероятно, в данном случае также имеет место вариант “перекрестного заражения”, поскольку облигатным дефинитивным хозяином *P. phippsi* в северных районах Баренцева моря, включая Шпицберген, служит обыкновенная гага (*Somateria mollissima*) (Галактионов, Атрашкевич, 2015).

Инвазия толстокловых кайр на Новой Земле молодыми скребнями *C. strumosum*, вероятнее всего, объясняется тем, что в качестве паратенических хозяев в циркуляции этих гельминтов участвуют рыбы (Leidenberger et al., 2020). На Баренцевом море личинки *C. strumosum* обнаружены у 10 видов рыб

(Карасев, 2003). В их число входит и сайка (*Boreogadus saida*) — основной кормовой объект новоземельских кайр (Горбунов, 1925; Красовский, 1937; Успенский, 1956; наши данные). Но нельзя полностью исключать и возможность заражения птиц при потреблении промежуточных хозяев (ракообразных), которые на Баренцевом море пока не установлены.

Трактовка многих материалов по составу и распространению гельминтов чистиковых Баренцева моря на сегодняшний день затруднена из-за недостатка точной информации о промежуточных хозяевах паразитов в регионе и о сроках жизни их

Таблица 8. Встречаемость скребней у чистиковых (семейство Alcidae) в Баренцевом море и в Северной Атлантике

Виды гельминтов	Баренцево море (наличие, хозяева)	Северная Атлантика (наличие, хозяева, источники)
<i>Polymorphus minutus</i>	+ (чистик)	—
<i>Polymorphus phippii</i>	+ (люрик, чистик)	—
<i>Polymorphus</i> sp.	+ (чистик)	—
<i>Corynosoma strumosum</i>	+ (чистик, толстоклювая кайра)	—
<i>Acanthocephala</i> (не идент.)	+ (чистик)	+ (тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра) (Muzaffar, 2009)

половозрелых стадий в окончательных хозяевах. Без этих данных сложно дать корректную оценку распределения гельминтов, циркулирующих в пелагических экосистемах (цестод *Alcataenia* spp. и *Tetraphothrius* spp., нематод *Stegophorus* spp.), а также возможности экспансии паразитов в новые географические районы при миграциях и кочевках птиц во внегнездовой период. Вместе с тем большое количество неспецифичных видов гельминтов у баренцевоморских чистиковых свидетельствует о том, что в нестабильных условиях “новообразованного” региона паразиты стремятся прежде всего осуществить сам процесс трансмиссии, а не сохранять связи с определенными группами хозяев. В целом по отношению к этим паразитам чистиковые выступают в роли элиминаторов, однако при определенных условиях (например, в случаях ослабления иммунного статуса при голодании) могут служить факультативными окончательными хозяевами и участвовать в их циркуляции и расселении.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ данных по гельминтофауне чистиковых Баренцева моря показал, что она имеет сложную таксономическую и экологическую структуру. При видимом высоком разнообразии эта фауна состоит преимущественно из форм, использующих в качестве окончательных хозяев либо других птиц, либо морских млекопитающих. Непосредственно в чистиковых половозрелого состояния достигают лишь 7 видов из 31 обнаруженного, а к числу специфичных представителей семейства Alcidae относятся только 3 вида цестод.

В прибрежных экосистемах циркулируют трематоды *C. lingua* и скребни *P. phippii*, для которых чистиковые играют роль факультативных окончательных хозяев. Заражение этими гельминтами возможно на ограниченных участках кормовых территорий птиц, прилегающих к их гнездовым колониям, а расселение инвазионного начала производится облигатными окончательными

хозяевами, гнездящимися поблизости (в случае с *C. lingua* — чайками, в случае с *P. phippii* — гагами).

Реализация жизненных циклов большинства других гельминтов, найденных в баренцевоморских чистиковых, происходит в пелагиали при участии планктонных беспозвоночных и рыб в качестве промежуточных и паратенических хозяев. Благодаря этому, некоторые виды паразитов чистиковых (в первую очередь, толстоклювых кайр) имеют широкое распространение в регионе, например цестоды *A. armillaris* и нематоды *S. stellaepolaris*. Однако точных данных о промежуточных хозяевах гельминтов с пелагическими жизненными циклами для Баренцева моря пока недостаточно.

В качестве основного фактора, повлиявшего на состав и структуру гельминтофауны чистиковых в Баренцевом море, следует выделить экспансию окончательных и промежуточных хозяев в указанный регион из Северной Атлантики в постледниковый период. В дальнейшем географическое распределение гельминтов определялось совокупностью условий, необходимых для успешной циркуляции, в том или ином районе. При этом следует отметить, что в составе гельминтофауны чистиковых Баренцева моря обнаружены виды, имеющие как атлантическое, так и тихоокеанское происхождение. Поэтому при проведении исследований необходимо учитывать не только экологические, но и эволюционно-исторические аспекты формирования паразито-хозяинных систем.

Сравнительный анализ гельминтофауны чистиковых в Баренцевом море и Северной Атлантике позволяет выделить некоторые закономерности. У баренцевоморских птиц значительно ниже разнообразие трематод и общее количество видов, циркулирующих в пресноводных биоценозах. Уменьшение богатства цестодофауны у чистиковых Баренцева моря не столь заметно, но оно касается прежде всего специфичных паразитов птиц семейства Alcidae — ленточных червей рода *Alcataenia*. Принципиальных отличий в составе фауны нематод обнаружено не было, а находки

скребней у чистиковых чаще отмечались на Баренцевом море. Очевидно, условия среды в Баренцевом море ограничивают распространение промежуточных хозяев ряда узкоспецифичных гельминтов, но вполне удовлетворительны для видов-“генералистов”. Вместе с тем экстремальная экологическая обстановка (особенно в северных районах), ограниченный круг пищевых объектов и невысокая численность облигатных дефинитивных хозяев могут способствовать вовлечению чистиковых в циркуляцию не специфичных для них гельминтов.

По отношению к большинству найденных гельминтов баренцевоморские чистиковые выступают в роли хозяев-элиминаторов — паразиты не достигают в них половой зрелости и обычно погибают. Однако и элиминативные хозяева могут играть важную роль в функционировании паразитарных систем. С одной стороны, они регулируют поток инвазионного начала и трансмиссию паразитов, с другой — могут служить для них определенным “испытательным полигоном” и, в случае перехода отношений к факультативному паразитизму, повысить шансы на выживание паразитов при изменении трофической структуры экосистем.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках программы исследований по Государственному заданию FMEE-2024-0012 “Экология, физиология и паразитология птиц Арктического бассейна в условиях климатических и антропогенных трансформаций среды обитания” (№ государственной регистрации 124013000721-1).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все процедуры, выполненные в исследованиях с участием животных, соответствовали этическим стандартам, утвержденным правовыми актами РФ, принципам Базельской декларации и рекомендациям Комиссии по биоэтике Мурманского морского биологического института Российской академии наук (Протокол № 5 от 25 марта 2024 г).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В.М., Сметанина З.Б., 1968. Нематоды рыбоядных птиц островов Римского-Корсакова // Гельминты животных Тихого океана. М.: Наука. С. 97–104.

Атрашкевич Г.И., 2009. Скребни (Acanthocephala) в бассейне Охотского моря: таксономическое и экологическое разнообразие // Труды Зоологического института РАН. Т. 313. № 3. С. 350–358.

Белогуров О.И., Леонов В.А., Зуева Л.С., 1968. Гельминтофауна рыбоядных птиц (чаек и чистиков) побережья Охотского моря // Гельминты животных Тихого океана. М.: Наука. С. 105–124.

Белопольская М.М., 1952. Паразитофауна морских водоплавающих птиц // Ученые записки ЛГУ. № 141, серия биологическая. Вып. 28. С. 127–180.

Белопольская М.М., 1963. Паразитофауна птиц Судзужинского заповедника (Приморье). IV. Ленточные черви // Труды ГЕЛАН. Т. XIII. М.: Наука. С. 144–163.

Белопольский Л.О., 1957. Экология морских колонизальных птиц Баренцева моря. М.—Л.: Изд-во АН СССР. 460 с.

Галактионов К.В., Атрашкевич Г.И., 2015. Специфика циркуляции паразитов морских птиц в высокой Арктике на примере паразитарной системы скребня *Polymorphus phippii* (Palaeacanthocephala, Polymorphidae) // Паразитология. Т. 49. № 6. С. 393–411.

Галактионов К.В., Куклин В.В., Ишкулов Д.Г., Галкин А.К., Марсаев С.Ф. и др., 1997. К гельминтофауне птиц побережья и островов Восточного Мурман (Баренцево море) // Экология птиц и тюленей в морях северо-запада России. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 67–153.

Горбунов Г.П., 1925. Птичьи базары Новой Земли // Труды Научно-исследовательского Института по изучению Севера. Т. 26. С. 1–47.

Гросвальд М.Г., 1970. Некоторые особенности оледенений материковых шельфов (на примере Европейской Арктики) // Материалы гляциологических исследований. Хроника обсуждения. № 16. С. 196–207.

Иванова Е.В., Мурдмаа И.О., Емельянов Е.М., Сейткалиева Э.А., Радионова Э.П. и др., 2016. Последникоые палеоокеанологические условия в Баренцевом и Балтийском морях // Океанология. Т. 56. № 1. С. 125–138.

Карасев А.Б., 2003. Каталог паразитов рыб Баренцева моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 150 с.

Карташев Н.Н., 1974. Систематика птиц. М.: Изд-во Высшая школа. 362 с.

Козлова Е.В., 1957. Фауна СССР. Птицы. Т. 2. Вып. 3. Ржанкообразные. Подотряд чистиковые. М. — Л.: Изд-во АН СССР. 144 с.

Красовский С.К., 1937. Биологические основы промыслового использования птичьих базаров. Этюды по биологии толстоклювой кайры // Труды Арктического Института. Т. 77. С. 33–92.

Кротов А.И., Делямуре С.А., 1952. К фауне паразитических червей млекопитающих и птиц СССР // Труды ГЕЛАН. Т. VI. М.: Наука. С. 278–292.

- Куклин В. В., 2001. К гельминтофауне морских птиц губы Архангельской (Северный остров Новой Земли) // Паразитология. Т. 35. № 2. С. 124–134.
- Куклин В. В., 2017. Комплексный и сравнительный анализ гельминтофауны массовых видов колоннальных морских птиц Мурманского побережья // Зоологический журнал. Т. 96. № 1. С. 3–20.
- Куклин В. В., 2022. Аспекты биогеографии гельминтов, паразитирующих у птиц Баренцева моря: особенности распространения и гостального распределения // Зоологический журнал. Т. 101. № 5. С. 492–517.
- Куклин В. В., Куклина М. М., 2013. Гельминтофауна птиц Баренцева и Карского морей и взаимоотношения в системе гельминты–морские птицы // Птицы северных и южных морей России: фауна, экология. Отв. ред. Макаревич П. Р. Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 159–177.
- Куклин В. В., Куклина М. М., Ежов А. В., 2020. Гельминты моевок (*Rissa tridactyla* Linneus, 1758) и толстоклювых кайр (*Uria lomvia* Linnaeus, 1758) залива Русская Гавань (Северный остров Новой Земли) // Биология моря. Т. 46. № 6. С. 392–401.
- Куклин В. В., Галкин А. К., Марасаев С. Ф., Марасаева Е. Ф., 2004. Особенности гельминтофауны морских птиц архипелага Шпицберген // Доклады Академии наук. Т. 395. № 2. С. 280–282.
- Марасаева Е. Ф., 1990. Экологический анализ паразитофауны бокоплава *Gammarus oceanicus* на литорали Восточного Мурмана // Морфология и экология паразитов морских животных. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 76–88.
- Марков Г. С., 1937. Возрастные изменения паразитофауны Новоземельской кайры // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. Т. 66. Вып. 3. С. 456–465.
- Марков Г. С., 1941. Паразитические черви птиц губы Безымянной (Новая Земля) // Доклады АН СССР. Т. 30. № 6. С. 573–576.
- Ошмарин П. Г., 1963. Паразитические черви млекопитающих и птиц Приморского края. М.: Изд-во АН СССР. 323 с.
- Птицы СССР. Чистиковые., 1989. Отв. ред. Флинт В. Е., Головкин А. Н. М.: Наука. 207 с.
- Сметанина З. Б., 1978. Гельминты рыбоядных птиц Приморского края // Свободноживущие и паразитические черви. Владивосток: Изд-во ВИНТИ. С. 71–81.
- Сметанина З. Б., Леонов В. А., 1984. Гельминты рыбоядных птиц Курильских островов // Материалы научной конференции Всесоюзного общества гельминтологов «Биология и таксономия гельминтов животных и человека». Вып. 34. М.: Изд-во АН СССР. С. 59.
- Состояние популяций морских птиц, гнездящихся в регионе Баренцева моря, 2003. Отв. ред. Анкер-Нильсен Т., Бакен В., Стрем Х., Головкин А. Н., Бианки В. В., Татаринкова И. П. Тромсе: Изд-во Норвежского полярного института. 216 с.
- Успенская А. В., 1963. Паразитофауна бентических ракообразных Баренцева моря. М. – Л.: Изд-во АН СССР. 128 с.
- Успенский С. М., 1956. Птичьи базары Новой Земли. М.–Изд-во АН СССР. 178 с.
- Хоберг Э. П., 1992. Экология гельминтов морских птиц острова Талан (предварительный обзор) // Прибрежные экосистемы северного Охотоморья. Остров Талан. Магадан: Изд-во СВКНИИ ДВО РАН. С. 116–136.
- Цимбалюк А. К., 1965. Гельминты позвоночных животных Берингова моря (фауна, экология, география). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 23 с.
- Anderson R. C., Wong P. L., 1982. The transmission and development of *Paracuaria adunca* (Creplin, 1846) (Nematoda: Acuariioidea) of gulls (Laridae) // Canadian Journal of Zoology. V. 60. P. 3092–3104.
- Anker-Nilssen T., Bangjord G., 2021. Atlantic Puffin *Fratercula arctica* fishing in freshwater lake to feeds its chicks // Seabirds. V. 33. P. 107–114.
- Baer J. G., 1956. Parasitic helminths collected in West Greenland // Meddelelser om Grønland. Bd. 124. № 10. P. 5–55.
- Baer J. G., 1962. Cestoda // The Zoology of Iceland. V. 2. Pt. 12. P. 1–63.
- Barrett R. T., 2015. The diet and survival of razorbill *Alca torda* chicks in the southern Barents Sea // Ornis Norvegica. V. 38. P. 25–31.
- Barrett R. T., Christensen-Dalsgaard S., Anker-Nilssen T., Langset M., Fangel K., 2016. Diet of adult and immature North Norwegian Black Guillemots *Cephus grylle* // Seabirds. V. 29. P. 1–14.
- Baylis H. A., 1919. A collection of Entozoa, chiefly from birds, from the Murman coast. Cestoda // Annals and Magazine of Natural History. Series 9. № 3. P. 501–513.
- Baylis H. A., 1934. Fatal parasitic enteritis among razor-bills // Veterinary Records. V. 15. P. 1472–1473.
- Baylis H. A., 1939. Further records of parasitic worms from British vertebrates // Annals and Magazine of Natural History. V. 4. I. 23. P. 473–498.
- Bergman G., 1971. Black Guillemot *Cephus grylle* in a peripheral area: food, breeding performance, diurnal rhythm and colonization // Commentationes Biologicae. V. 42. P. 1–26.
- Bedard J., 1985. Evolution and characteristics of the Atlantic Alcidae // The Atlantic Alcidae. New York: Academic. P. 1–51.

- Bishop C.A., Threlfall W., 1974. Helminths parasites of common eider duck, *Somateria mollissima* (L.), in the Newfoundland and Labrador // Proceeding of the Helminthological Society of Washington. V. 41. I. 1. P. 25–35.
- Boddeke R., 1961. The life history of *Prosthogonimus ova-tus*. Amsterdam: Elsevier Publishing Company. 59 p.
- Bush A.O., Aho J.M., Kennedy C.R., 1990. Ecological versus phylogenetic determinants of helminth parasite community richness // Evolutionary Ecology. V. 4. P. 1–20.
- Cairns D.K., 1987. Diet and foraging ecology of Black Guillemots in northeastern Hudson Bay // Canadian Journal of Zoology. V. 65. I. 5. P. 1257–1263.
- Cole B., 1959. A report on the endoparasites found on Lundy // Annual Reports of the Lundy Field Station. № 12. P. 31–34.
- Cram E.B., 1927. Bird parasites of the Nematode suborders Strongylata, Ascaridata, and Spirurata // Bulletin of the United States National Museum. V. 140. P. 1–465.
- Cram E.B., 1936. Species of *Capillaria* parasitic in the upper digestive tract of birds // Technical Bulletin of US Department of Agriculture. V. 516. P. 1–28.
- Dawes B., 1946. The trematoda: with special reference to British and other European forms. Cambridge: Cambridge University Press. 644 p.
- Ditlevsen H., 1917. Cestoder // Meddelelser om Grønland. V. 23. P. 1119–1140.
- Dubois G., 1953. Un parasite du guillemot, *Diplostomum mahona* n. sp. // Bulletin de la Societe Neuchateloise des Sciences Naturelles. V. 3. I. 76. P. 59–61.
- Dubois G., 1978. A propos des materiels originaux de *Cotylurus platycephalus* et de *Cotylurus variegatus* (Creplin, 1825) (Trematoda: Strigeidae) // Annales de Parasitologie Humaine et Comparee. V. 53. I. 1. P. 53–62.
- Ewins P.J., 1990. The diet of Black Guillemots *Cephus grylle* in Shetland // Holarctic Ecology. V. 13. I. 2. P. 90–97.
- Fort J., Cherel Y., Harding A.M.A., Egevang C., Steen H., Kuntz G., Porter W.P., Gremillet D., 2010. The feeding ecology of little auk raises questions about winter zooplankton stocks in North Atlantic surface waters // Biology Letters. V. 6. I. 5. P. 682–684.
- Galaktionov K.V., 1996. Life cycles and distribution of seabird helminths in arctic and sub-arctic regions // Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology. V. 6. № 2. P. 31–49.
- Galaktionov K.V., Blasco-Costa I., Olson P.D., 2012. Life cycles, molecular phylogeny and historical biogeography of the “pygmaeus” microphallids (Digenea: Microphallidae) // Parasitology. V. 139. I. 10. P. 1346–1360.
- Gaston A.J., Woo K., 2008. Razorbill (*Alca torda*) follow subarctic prey into the Canadian Arctic: colonization results from climate change? // The Auk. V. 125. I. 4. P. 939–942.
- Hartley C.H., Fisher J., 1936. The marine foods of birds in an inland fjord region in west Spitsbergen // Journal of Animal Ecology. V. 5. I. 2. P. 370–389.
- Haukisalmi V., 2015. Checklist of tapeworms (Plathelminthes, Cestoda) of vertebrates in Finland // Zoo Keys. V. 533. P. 1–61.
- Heubeck M., Aarvak T., Isaksen K., Johnsen A., Petersen K., 2011. Mass mortality of adult Razorbills *Alca torda* in the Skagerrak and North Sea area, autumn 2007 // Seabirds. V. 24. P. 11–32.
- Hoberg E.P., 1979. Helminth parasites of marine birds (Charadriiformes: Alcidae and Laridae) occurring in the North Pacific Ocean and Gulf of Alaska. MSc Thesis. University of Saskatchewan, Saskatoon, Canada. 121 p.
- Hoberg E.P., 1981. *Pseudogymnophallus alcae* gen. n. et sp. n. (Trematoda: Gymnophallidae) from alcids (Charadriiformes) in subarctic seas // Proceedings of Helminthological Society of Washington. V. 48. I. 2. P. 190–194.
- Hoberg E.P., 1982. *Diorchis pelagicus* sp. nov. (Cestoda: Hymenolepididae) from the Whiskered Auklet, *Aethia pygmaea*, and the Crested Auklet, *Aethia cristatella*, in the Western Aleutian Islands, Alaska // Canadian Journal of Zoology. V. 60. I. 9. P. 2198–2201.
- Hoberg E.P., 1984. *Alcataenia longicervica* sp. n. from murre *Uria lomvia* (Linnaeus) and *Uria aalge* (Pontopidan) in the North Pacific basin, with redescription of *Alcataenia armillaris* (Rudolphi, 1810) and *Alcataenia meinertzhageni* (Baer, 1956) (Cestoda: Dilepididae) // Canadian Journal of Zoology. V. 62. I. 10. P. 2044–2052.
- Hoberg E.P., 1984a. *Alcataenia campylacantha* (Krabbe, 1869) from pigeon guillemots, *Cephus columba* Pallas, and black guillemots, *Cephus grylle* (Linnaeus), and *Alcataenia* sp. indet. (Cestoda: Dilepididae) from Kittlitz's murrelets, *Brachyramphus brevirostris* (Vigors) in Alaska // Canadian Journal of Zoology. V. 62. I. 11. P. 2297–2301.
- Hoberg E.P., 1984b. *Alcataenia fraterculae* sp. n. from the Horned Puffin *Fratercula corniculata* (Naumann), *Alcataenia cerorhincae* sp. n. from the Rhinoceros Auklet, *Cerorhinca monocerata* (Pallas), and *Alcataenia larina pacifica* ssp. n. (Cestoda: Dilepididae) in the North Pacific basin // Annales de Parasitologie Humaine et Comparee. V. 59. P. 335–351.
- Hoberg E.P., 1984c. Systematics, zoogeography and ecology platyhelminth parasites of the seabird family Alcidae (Charadriiformes: suborder Alcae). PhD thesis, University of Washington, Seattle, Washington. 324 p.
- Hoberg E.P., 1986. Evolution and historical biogeography of a parasite-host assemblage: *Alcataenia* spp. (Cyclophyllidae: Dilepididae) in Alcidae (Charadriiformes) // Canadian Journal of Zoology. V. 64. I. 11. P. 2576–2589.

- Hoberg E.P., 1991. *Alcataenia atlantiensis* sp. n. (Cestoda: Dilepididae) from the razorbill (*Alca torda* Linnaeus) in the eastern North Atlantic basin // Systematic Parasitology. V. 20. I. 2. P. 83–88.
- Hoberg E.P., 1992. Congruent and synchronic patterns in biogeography and speciation among seabirds, pinnipeds, and cestodes // Journal of Parasitology. V. 78. I. 4. P. 601–615.
- Hoberg E.P., 1996. Faunal diversity among avian parasite assemblages: the interaction of history, ecology and biogeography in marine systems // Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology. V. 6. № 2. P. 65–89.
- Hoberg E.P., Brooks D.R., 2008. A Macroevolutionary Mosaic: Episodic Host-Switching, Geographical Colonization and Diversification in Complex Host–Parasite Systems // Journal of Biogeography. V. 35. I. 9. P. 1533–1550.
- Hoberg E.P., Soudachanh K.M., 2020. Insights about Diversity of Tetrabothriidae (Eucestoda) among Holarctic Alcidae (Charadriiformes): What Is *Tetrabothrius jagerskioeldi*? // MANTER: Journal of Parasite Biodiversity. I. 1. P. 1–43.
- Isaksen K., Bredesen B., 2007. Invasjon og massedød av alke høsten // Toppydykker n. V. 30. P. 11–17.
- Jackson C.J., Marcogliese D.J., Burt M.D., 1997. Role of hyperbenthic crustaceans in the transmission of marine helminth parasites // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 54. I. 4. P. 815–820.
- Joyex C., Baer J.G., 1936. Cestodes. Faune de France. V. 30. Paris: Paul Lechevalier et Fils. 613 p.
- Kinsella J.M., Forrester D.J., 1999. Parasitic helminthes of the Common Loon, *Gavia immer*, on its wintering grounds in Florida // Journal of the Helminthological Society of Washington. V. 66. I. 1. P. 1–6.
- Konyukhov N.B., 2002. Possible ways of spreading and evolution of Alcids // Biology Bulletin. V. 29. № 5. P. 447–454.
- Leidenberger S., Boström S., Wayland M.T., 2020. Host records and geographical distribution of *Corynosoma magdalenii*, *C. semerme* and *C. strumosum* (Acanthocephala: Polymorphidae) // Biodiversity Data Journal. V. 8. I. 5. e 50500.
- Lønne O.J., Gabrielsen G.W., 1992. Summer diet of seabirds feeding in sea-ice-covered waters near Svalbard // Polar Biology. V. 12. I. 8. P. 685–692.
- Lowe P.R., 1934. On a flock of Razorbills in Middlesex found to be infested with intestinal flukes // British Birds. V. 28. P. 188–190.
- Mackenzie K., 1975. *Renicola metacercariae* (Digenea: Renicolidae) in clupeoid fish: new host records // Journal of Fish Biology. V. 7. I. 3. P. 359–360.
- Masden E.A., Foster S., Jackson A.C., 2013. Diving behavior of Black Guillemots *Cephus grylle* in Pentland Firth, UK: potential for interactions with tidal stream energy development // Bird Study. V. 60. I. 4. P. 547–549.
- Mehlum F., Gabrielsen G.W., 1993. The diet of high-arctic seabirds in coastal and ice-covered pelagic areas near Svalbard archipelago // Polar Research. V. 12. I. 1. P. 1–20.
- Moum T., Arnason U., Arnason E., 2002. Mitochondrial DANN sequence evolution and phylogeny of the Atlantic Alcidae, including the extinct Great Auk (*Pin-guinus impennis*) // Molecular Biology and Evolution. V. 19. I. 9. P. 1434–1439.
- Muzaffar S.B., 2009. Helminths of murre (Alcida: *Uria* spp.): markers of ecological change in the marine environment // Journal of Wildlife Diseases. V. 45. I. 3. P. 672–683.
- Muzaffar S.B., Jones I.L., 2004. Parasites and diseases of the auks (Alcidae) of the world and their ecology – a review // Marine Ornithology. V. 32. I. 2. P. 121–146.
- Muzaffar S.B., Hoberg E.P., Jones I.L., 2005. Possible recent range expansion of *Alcataenia longicervica* (Eucestoda: Dilepididae) parasitic in murre *Uria* spp. (Alcidae) into the North Atlantic // Marine Ornithology. V. 33. I. 2. P. 189–191.
- Muzaffar S.B., Hoberg E.P., Jones I.L., 2007. First record of *Alcataenia larina larina* (Cestoda: Dilepididae) in Atlantic Puffins (Aves, Alcidae, *Fratercula arctica*) from Newfoundland, Canada // Comparative Parasitology. V. 74. I. 2. P. 380–382.
- Nicoll W., 1923. A reference list of the trematoda parasites of British birds // Parasitology. V. 15. I. 2. P. 151–202.
- Nolsø A., 2002. Ecology and endoparasites of the Atlantic Puffin (*Fratercula arctica grabae*) (Alcidae: Charadriiformes) // FRODSKAPARRIT. V. 50. P. 131–142.
- Nybelin O., 1916. Neue Tetrabothriiden aus Vogel // Zoologischen Anzeiger. V. 47. P. 297–301.
- Odhner T., 1913. Zum natürlichen System der digenean Trematoden. VI // Zoologischen Anzeiger. V. 42. I. 7. P. 289–317.
- Olafsdottir D., Lilliendahl K., Solmundsson J., 1996. Nematode infection in Icelandic seabirds // Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology. V. 6. № 2. P. 124–125.
- Olson S.L., 1985. The fossil records of birds // Avian Biology. V. 8. P. 80–238.
- Petersen A., 1981. Breeding biology and feeding ecology of Black Guillemot. PhD Thesis. Oxford University. 378 p.
- Rosing-Asvid A., Hedeholm R., Arendt K.E., Fort J., Robertson G.J., 2013. Winter diet of little auk (*Alle alle*) in the Northwest Atlantic // Polar Biology. V. 36. I. 11. P. 1601–1608.
- Rozsa L., Reiczigel J., Majoros G., 2000. Quantifying parasites in samples of hosts // Journal of Parasitology. V. 86. I. 2. P. 228–232.
- SEATRACK Seabirds Tracking. [Электронный ресурс]. Режим доступа — <http://seatrack.searop.no/map/>. Дата обновления — 22.03.2024.

- Shimazu T.*, 1975. Some cestodes and acanthocephalan larvae from euphasiid crustaceans collected in northern North Pacific Ocean // *Bulletin of the Japanese Society of Science and Fisheries*. V. 41. P. 813–821.
- Shoji A., Elliot K.H., Greenwood J.G., McClean L., Leonard K., Perrins C.M., Fayet A., Guilford T.*, 2015. Diving behavior of benthic feeding Black Guillemots // *Bird Study*. V. 62. I. 2. P. 1–5.
- Skirnisson K.*, 2015. Association of helminth infection and food consumption in common eider *Somateria mollissima* in Iceland // *Journal of Sea Research*. V. 104. P. 41–50.
- Skirnisson K., Eydal M., Gunnarson E., Hersteinsson P.*, 1993. Parasites of the Arctic Fox (*Alopex lagopus*) in Iceland // *Journal of Wildlife Diseases*. V. 29. I. 3. P. 440–446.
- Smith N.A., Clarke J.A.*, 2015. Systematics and evolution of the Pan-Alcidae (Aves, Charadriiformes) // *Journal of Avian Biology*. V. 46. I. 2. P. 125–140.
- Stunkard H.W.*, 1930. Life history of *Cryptocotyle lingua* (Creplin) with notes on the physiology of the metacercariae // *Journal of Morphology*. V. 50. P. 143–190.
- Szidat L.*, 1937. Ueber die Entwicklungsgeschichte von *Sphaeridiotrema globulus* Rud, 1814 und die Stellung der Psilostomidae Oehner im natürlichen system // *Zeitschrift für Parasitenkunde*. V. 9. P. 529–542.
- Threlfall W.*, 1971. Helminths parasites of alcids in the north-western North Atlantic // *Canadian Journal of Zoology*. V. 49. I. 4. P. 461–466.
- Underwood L.A., Stowe T.J.*, 1984. Massive wreck of auks in eastern Britain, 1983 // *Bird Study*. V. 31. I. 2. P. 79–88.
- Vickery P.D.*, 1979. The winter season December 1, 1978 – February 28, 1979. Northeastern maritime region. Alcids // *American Birds*. V. 33. P. 263–265.
- Weslawski J.M., Stempniewicz L., Galaktionov K.V.*, 1994. Summer diet of seabirds from Franz Josef Land archipelago, Russian Arctic // *Polar Research*. V. 13. I. 2. P. 173–181.
- Weslawski J.M., Koszteyn J., Kwasniewski S., Stempniewicz L., Malinga M.*, 1999. Summer food resources of the Little Auk, *Alle alle* (L.), in the European Arctic seas // *Polish Polar Research*. V. 20. I. 4. P. 387–403.
- Weslawski J.M., Stempniewicz L., Mehlum F., Kwasniewski S.*, 1999a. Summer feeding strategy of the Little Auk (*Alle alle*) from Bjørnøya, Barents Sea // *Polar Biology*. V. 21. I. 3. P. 129–134.
- Wright C.A.*, 1956. Studies on the life-history and ecology of the trematode genus *Renicola* Cohn, 1904 // *Proceeding of the Zoological Society of London*. V. 126. I. 1. P. 1–50.
- Yamaguti S.*, 1939. Studies on the helminth fauna of Japan. Part 25. Trematodes of birds, IV // *Japanese Journal of Zoology*. V. 8. I. 2. P. 129–210.

HELMINTH FAUNA OF AUKS (CHARADRIIFORMES, ALCIDAE) IN THE BARENTS SEA: COMPOSITION, STRUCTURE, WAYS OF FORMATION

V. V. Kuklin*, M. M. Kuklina, A. V. Ezhov

Murmansk Marine Biological Institute, Russian Academy of Sciences,

Murmansk, 183010 Russia

*e-mail: VV_Kuklin@mail.ru

Based both on original and literary data, the results of long-term studies on the helminth fauna of alcids (the Little Auk, *Alle alle*, the Razorbill, *Alca torda*, the Atlantic Puffin, *Fratercula arctica*, the Black Guillemot, *Cephus grylle*, the Common Guillemot, *Uria aalge*, and Brünnich's Guillemot, *U. lomvia*, in the Barents Sea region are summarized. 31 species of helminthes (4 trematodes, 11 cestodes, 12 nematodes and 4 acanthocephalans) have been revealed. Some of them circulate in coastal ecosystems, but the realization of life cycles in most species occurs in the pelagial zone with the participation of planktonic invertebrates and fish as intermediate and transport hosts. 24 helminth species of 31 do not reach sexual maturity in alcids and use either other birds or marine mammals as obligate definitive hosts. The structure of the parasitic fauna and the peculiarities of geographic and interspecific distribution of helminthes are related to the evolutionary age of parasite-host systems, host ecology and parasite specificity. A comparative analysis of the helminth faunal composition of alcids in the North Atlantic and Barents Sea shows that Barents Sea birds have a lower diversity of trematodes and cestodes. Differences in the nematode faunal composition are insignificant, whereas records of acanthocephalans are more frequent in the Barents Sea. This seems to be accounted for by different species of parasites having different requirements for environmental conditions and varying degrees of specificity to both intermediate and definitive hosts.

Keywords: parasitic worms, fauna, seabirds, northern Atlantic