

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ АКАНТОЦЕФАЛ ПТИЦ СУБАРКТИЧЕСКОГО ПОЯСА

И. Г. Хохлова

Гельминтологическая лаборатория АН СССР, Москва

Проведен анализ географического распространения акантоцефал птиц Субарктического пояса. В составе фаунистического комплекса (60 видов) выявлен тип фауны акантоцефал птиц Субарктики (18 видов). Центр многообразия группы находится в районе Восточной Сибири, Чукотки, Берингии и Аляски, которые, по-видимому, были центром возникновения и первичного расселения данного типа фауны.

Исследования в области региональной гельминтогеографии ставят своей целью охарактеризовать фауну гельминтов территорий, ограниченных какими-либо физико-географическими или хозяйственно-экономическими границами. Наиболее важно и интересно изучение гельминтофауны территорий, имеющих естественные природные границы, так как при этом можно выявить закономерности географического распространения гельминтов и формирования гельминтофауны отдельных областей.

Нами была изучена фауна акантоцефал птиц Субарктического пояса. Субарктика характеризуется рядом типичных климатических особенностей и занимает территорию между 73° и 63.3° с. ш. (Григорьев, 1946). Территория Субарктики совпадает с ландшафтно-географической зоной тундры (Берг, 1947) и Арктической зоогеографической подобластью Голарктики (Гептнер, 1936; Кузнецов, 1950, и др.).

По нашим и литературным данным, у 114 видов птиц зарегистрировано в Субарктике 60 видов акантоцефал. Остановимся на некоторых вопросах методики зоогеографического анализа гельминтофауны. В современной зоогеографии все меньше места занимают вопросы территориального районирования и описания фаун отдельных областей. На первый план выдвигается анализ происхождения фауны и изучение закономерностей их формирования.

Фауна отдельных областей, как правило, состоит из элементов различного происхождения. Это подразумевал еще Северцов (1877), говоря о возможности существования «нескольких фаун» в одной области. Задача современного зоогеографического исследования — выявление в составе фауны отдельных областей фаунистических группировок общего происхождения. «Основной единицей современного зоогеографического анализа является. . . группа видов, связанная общностью своего географического происхождения, т. е. развития в одной географической зоне, к условиям которой (эти) виды. . . приспособились» (Никольский, 1953). Для наименования таких групп видов зоологами были предложены различные термины. Наиболее удачным из них мы считаем предложенный Штегманом (1938) термин «тип фауны».

Для обозначения совокупности индикаторных видов, составляющих тип фауны, и видов широкого распространения, обитающих на одной и той же территории, Рустамов (1963) предложил использовать термин

«фаунистический комплекс». Введение такого термина мы считаем целесообразным и в дальнейшем будем употреблять его вместе с термином «тип фауны». Поскольку все зоогеографические понятия, деления и т. д. в такой же степени приложимы к паразитам, как и к свободноживущим животным, мы предлагаем применить принцип выделения типа фауны в составе фаунистического комплекса для зоогеографического анализа гельминтофауны.

Каковы должны быть критерии для отнесения видов гельминтофаунистического комплекса к тому или иному типу гельминтофауны? Для свободноживущих животных используют палеонтологические данные, сведения об ареале и экологическую характеристику вида. Палеонтологических данных о гельминтах мы почти не имеем. Вопросы об ареале отдельных видов гельминтов и о их экологии тесно связаны между собой.

Очевидно, что индикаторные виды гельминтофаунистических комплексов должны совершать свои жизненные циклы на территории, для которой они характерны. Ареал же гельминта может быть шире этой территории, поскольку он складывается из пунктов обнаружения данного вида в различных районах пребывания его хозяев, в том числе в тех районах, куда данный вид механически заносится хозяевами во время их миграций и где он не имеет подходящих условий для своего развития. На это явление впервые указал Догель (1947), который разделил паразитов перелетных птиц на три группы по месту заражения хозяев: 1) убиквисты, 2) южные формы и 3) северные формы. Развивая эту мысль Догеля, Спасская (1954, 1958) предложила термин «зона заражения»: «Под зоной заражения подразумевается та часть ареала вида, где совершается заражение (дефинитивных) хозяев данным видом паразита».

Определение зоны заражения, сделанное Спасской, можно понимать более широко, если под «хозяевами» подразумевать не только дефинитивных, но всех хозяев гельминтов: дефинитивных, промежуточных, дополнительных, резервуарных. При таком понимании зона заражения — это территория, где происходит завершение и возобновление жизненного цикла гельминта, территория, необходимая для поддержания данного вида в природе. В этом смысле зона заражения аналогична ареалу гнездования перелетных птиц и имеет первостепенное значение для гельминтогеографических построений. Ошмарин (1963) указывает, что до выявления зоны заражения гельминтов перелетных птиц мы не можем использовать их ареалы как материал для характеристики гельминтогеографии какого-либо района. Данные о зоне заражения должны служить критерием для выявления типа гельминтофауны. При этом фактически имеется в виду совокупность природных условий, необходимых для существования отдельных видов гельминтов, т. е. экологическая характеристика этих видов. Использование экологической характеристики вида составляет основу биологического метода определения типа фауны, на необходимость применения которого в зоогеографии указывает Никольский (1947, 1951).

При выявлении типов гельминтофауны необходимо также учитывать экологическую и историческую географию хозяев изучаемой группы гельминтов. По-видимому, первоначально типы фаун гельминтов должны были возникнуть у хозяев из состава фауны, сформировавшейся на данной территории. Паразитирование отдельных видов гельминтов у хозяев, составляющих тип фауны какой-либо территории, указывает на историческую и экологическую связь гельминтов с этой территорией. Это не исключает возможности паразитирования гельминтов определенного типа гельминтофауны у хозяев, имеющих широкое распространение, поскольку последние обладают высокой экологической валентностью.

Таким образом, основными критериями для выявления видов гельминтов, составляющих тип гельминтофауны определенной территории, должны служить ареал гельминта с учетом зоны заражения, т. е. географическая и экологическая характеристика вида и круг хозяев гельминта.

Используя зоогеографические понятия «тип фауны» (Штегман, 1938) и «фаунистический комплекс» (Рустамов, 1963) в приложении к гельмин-

там, мы предлагаем следующее определение. Фаунистический комплекс гельминтов — это все виды, составляющие гельминтофауну определенной группы хозяев какой-либо территории. Тип фауны в составе фаунистического комплекса гельминтов данной группы хозяев составляют виды гельминтов, зона заражения которых ограничена данной территорией, а круг хозяев включает виды типа фауны данной группы хозяев этой территории. Литературные данные по географическому распространению акантоцефал птиц Субарктики немногочисленны и основаны на небольшом материале. Это работы Мейера (Meyer, 1931) по акантоцефалам позвоночных Арктики; Ван Клива и Рауша (Van Cleave, Rausch, 1958) по акантоцефалам гаг; в монографии Петроченко (1958) — краткий обзор встречаемости отдельных родов акантоцефал в зоне тундры на территории СССР. Ввиду недостаточности материала (4, 6, 12 видов акантоцефал) в этих работах не установлено никаких определенных закономерностей распространения акантоцефал птиц в Арктической подобласти, кроме констатации циркумполярного распространения нескольких видов.

Наша задача — выявить арктический тип фауны акантоцефал птиц в составе арктического фаунистического комплекса этой группы.

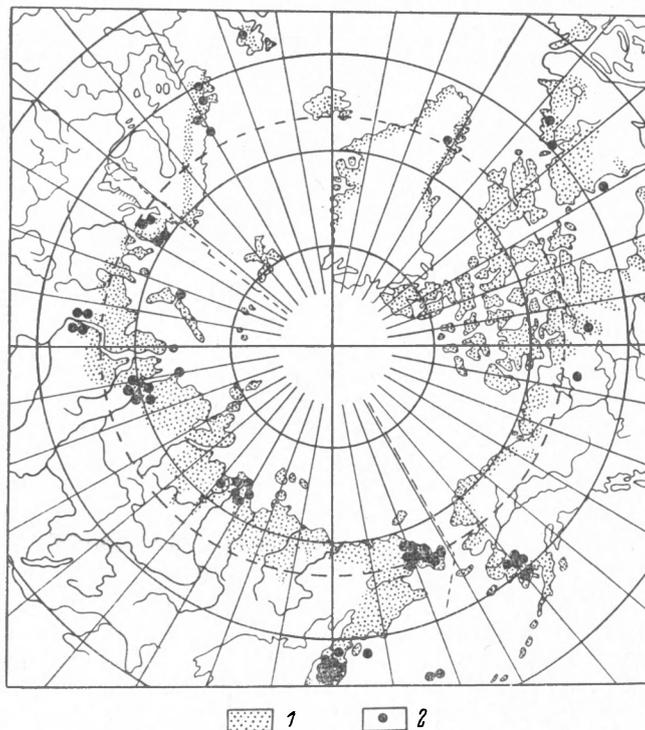
Фаунистический комплекс акантоцефал птиц Арктической подобласти состоит из 60 видов. Из них 32 вида зарегистрированы только в Арктике и в связанных с нею районах (Берингия, места зимовок арктических птиц). Для 15 видов акантоцефал этой группы Арктика является зоной заражения. Эти виды обнаружены у птиц арктического типа орнитофауны. Следовательно, эти 15 видов входят в тип фауны акантоцефал птиц Арктики. К этой группе следует добавить еще 3 вида (*Polymorphus arcticus*, *P. pupa*, *Arhythmorhynchus distinctus*), относительно зоны заражения которых у нас нет данных, но которые являются характерными паразитами птиц — эндемиков Арктики. Таким образом, 18 видов акантоцефал птиц (см. таблицу) составляют арктический тип фауны этих гельминтов (треть фаунистического комплекса). Из них 16 видов — эндемики Арктики.

При анализе распространения акантоцефал птиц арктического типа фауны на территории Субарктики необходимо выделить районы Восточной Сибири, Чукотки, Берингии и Аляски. Как показывают данные об истории

Встречаемость видов арктического типа фауны акантоцефал птиц в отдельных районах Субарктики

Виды акантоцефал	Европа	Западная Сибирь	Восточная Сибирь	Чукотка	Берингия	Аляска	Арктическая Америка	Гренландия
<i>Polymorphus actuganensis</i>	—	+	+	—	+	—	—	—
<i>P. arcticus</i>	+	—	—	—	—	+	+	—
<i>P. diploinflatus</i>	+	+	+	+	+	—	—	—
<i>P. gavii</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. phippi</i>	+	—	+	+	+	—	—	—
<i>P. pupa</i>	—	—	+	+	+	—	—	—
<i>P. strumosoides</i>	+	—	+	+	+	—	—	—
<i>P. swartzi</i>	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>P. trochus</i>	+	+	+	+	+	—	+	—
<i>Arhythmorhynchus comptus</i>	—	—	+	+	—	+	—	—
<i>A. distinctus</i>	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>A. sachalinensis</i>	—	—	—	+	+	—	—	—
<i>Hemiechinoma mergi</i>	+	—	—	—	+	+	—	—
<i>Corynosoma phalacrocoracis</i>	—	—	—	+	+	—	—	—
<i>Bolbosoma caenoforme</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Parafilicollis kenti</i>	—	—	—	—	—	+	+	—
<i>P. botulus</i>	+	—	+	—	—	—	+	—
<i>Sphaerostris lanceoides</i>	—	+	+	—	—	—	—	—
Всего	7	4	9	9	10	5	4	1

развития Субарктики (Григорьев, 1946), в течение ледниковой эпохи эти районы не подвергались сплошному оледенению и сильным морским трансгрессиям. В связи с этим органический мир здесь не был уничтожен, как в соседних районах, и формирование организмов, приспособившихся к условиям Субарктики, по мнению большинства исследователей, происходило именно в этом районе. Как видно из данных таблицы и карты, здесь сосредоточены почти все виды арктического типа фауны акантоцефал птиц (17 видов из 18) и имеется значительное количество эндемиков (7 видов). Эндемичных форм Европы, Западной Сибири и Арктической Америки нет (за исключением одного вида — эндемика Гренландии).



Распространение видов арктического типа фауны акантоцефал птиц на территории Субарктики.
 1 — территория Субарктики, 2 — места обнаружения отдельных видов акантоцефал.

В количественном отношении фауна акантоцефал птиц Европейской, Западно-Сибирской и Северо-Американской Субарктики значительно беднее. 3 вида имеют циркумполярное распространение.

Таким образом, территория Восточной Сибири, Чукотки, Берингии и Аляски является центром многообразия акантоцефал птиц Субарктики. Как известно из общей зоогеографии (Бобринской, Зенкевич, Бирштейн, 1946), центр многообразия группы, как правило, является очагом ее возникновения и первичного расселения. Следовательно, мы можем предположить, что арктический тип фауны акантоцефал птиц сформировался на территории северо-восточной оконечности Азии, северо-западной оконечности Америки и в области Берингии. Такое предположение согласуется с данными об истории формирования типа физико-географической среды Субарктики.

По данным орнитогеографии, фауна птиц Арктической подобласти, так же как и фауна их акантоцефал, содержит значительное число эндемичных форм, составляющих арктический тип орнитофауны. Центр многообразия арктической орнитофауны также находится в районах Восточ-

ной Сибири, Чукотки, Берингии и Аляски, которые, по мнению ряда орнитологов (Тугаринов, 1929; Штегман, 1941), были центром образования и первичного расселения арктической орнитофауны.

Очевидно, фауна акантоцефал птиц Субарктического пояса и фауна их хозяев имеют принципиальное сходство по своему характеру (ярко выраженные в составе фаунистических комплексов типа фауны, состоящие из большого числа эндемичных видов) и распространению на территории Арктики. Это сходство, а также значительная степень вероятности возникновения и первичного расселения этих фаун от одной территории наводит на мысль о возможном параллелизме формирования и расселения типов фаун гельминтов определенных зоогеографических районов и их дефинитивных хозяев.

Известно положение общей паразитологии (Павловский, 1934) о наличии двух сред обитания у паразитов: среды первого порядка (организм хозяина) и среды второго порядка (внешняя среда). Формирование фаун определенных территорий связано с периодами различных геологических и климатических изменений на этих территориях. Естественно, что в течение этих периодов паразиты испытывают, наряду с воздействием среды первого порядка, воздействие среды второго порядка. Климатические изменения (скачки температуры, влажности, радиации) действуют на разные фазы развития гельминтов: яйцо, личинку, взрослую форму, находящиеся во внешней среде, в организме промежуточного и дефинитивного хозяев.

Сохранение отдельных форм гельминтов, так же как и их хозяев, возможно лишь на тех территориях, где сохраняются прежние условия внешней среды, т. е. климат предшествовавшей эпохи. Здесь должны находиться центры формирования новых типов фауны гельминтов, и эти же территории одновременно являются очагом возникновения новых типов фауны их хозяев.

Расселение фаун гельминтов и их хозяев от очага возникновения также должно происходить параллельно, так как климат вновь занимаемых территорий должен соответствовать климату очага возникновения. Однако здесь увеличивается роль среды первого порядка. Расселение гельминтов, т. е. преодоление ими пространства, невозможно иным путем, кроме как посредством миграций их хозяев.

Поскольку дефинитивные хозяева гельминтов (позвоночные животные) совершают миграции на значительно большие расстояния, чем промежуточные хозяева — беспозвоночные — понятно, что первостепенное значение при расселении гельминтов от очага возникновения имеют перемещения их дефинитивных хозяев.

Таким образом, нам представляется весьма вероятным, что очаги возникновения и формирования типов фауны гельминтов определенных территорий и типов фауны их хозяев должны находиться в одних и тех же районах и что пути первичного расселения этих фаун от очагов возникновения должны совпадать.

Наши выводы имеют гипотетический характер. Для проверки их необходимо изучение других групп гельминтов других групп хозяев на других территориях и сравнение этих данных.

Л и т е р а т у р а

- Б е р г Л. С. 1947. Географические зоны Советского Союза. ОГИЗ, Географиздат, М.: 1—397.
- Б о б р и н с к о й Н. Л., З е н к е в и ч Л. А., Б и р ш т е й н Я. А. 1946. География животных. Изд. «Сов. Наука», М.: 1—455.
- Г е п т н е р В. Г. 1936. Общая зоогеография. Биомедгиз, М.—Л.: 1—548.
- Г р и г о р ь е в А. А. 1946. Субарктика. Изд. АН СССР, М.: 1—171.
- Д о г е л ь В. А. 1947. Курс общей паразитологии. Л.: 1—372.
- К у з н е ц о в Б. А. 1950. Очерк зоогеографического районирования СССР. Изд. МОИП, 20 (35): 1—176.
- Н и к о л ь с к и й Г. В. 1947. О биологической специфике фаунистических комплексов. Зоол. журн., 26 (3): 221—233.

- Н и к о л ь с к и й Г. В. 1951. О методике зоогеографических исследований. В сб.: Вопросы географии, 24 : 263—275.
- Н и к о л ь с к и й Г. В. 1953. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении их анализа для зоогеографии. «Очерки по общим вопросам ихтиологии». Изд. АН СССР : 65—76.
- О ш м а р и н П. Г. 1963. Паразитические черви млекопитающих и птиц Приморского края. Изд. АН СССР, М. : 1—323.
- П а в л о в с к и й Е. Н. 1934. Организм как среда обитания. «Природа», 1 : 80—91.
- П е т р о ч е н к о В. И. 1958. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных, т. II. Изд. АН СССР, М. : 1—456.
- Р у с т а м о в А. К. 1963. Фаунистический комплекс — единица орнитогеографического анализа. Тез. докл. 5-й Прибалт. орнитол. конф., Тарту : 174—175.
- С е в е р ц о в Н. А. 1877. О зоологических (преимущественно орнитологических) областях внетропических частей нашего материка. Изв. Русск. Геогр. Общ., 13.
- С п а с с к а я Л. П. 1954. К вопросу о значении сезонной миграции птиц в распространении гельминтов. Тр. Гельм. лаб. АН СССР, 7 : 274—276.
- С п а с с к а я Л. П. 1958. О пространственных соотношениях ареала вида и зоны заражения цестод перелетных птиц. ДАН СССР, 121 (1) : 190—192.
- Т у г а р и н о в А. Я. 1929. О происхождении арктической фауны. «Природа», 7—8 : 653—680.
- Ш т е г м а н Б. К. 1938. Основы орнитологического деления Палеарктики. Фауна СССР. Птицы, Изд. АН СССР, М.—Л. I (2) : 1—156.
- М е у е р А. 1931. Die Acanthocephalen des arktischen Gebietes. Fauna Arctica, VI.
- V a n C l e a v e H. J. a. R a u s c h R. 1951. The Acanthocephala parasit of eider duck. Proc. Helminth. Soc. Wash., 18 (1) : 81—84.

GEOGRAPHY OF ACANTHOCEPHALS FROM BIRDS OF
THE SUBARCTIC ZONE

J. G. Hohlova

S U M M A R Y

It was suggested to use a generally accepted method of the separation of the faunistic type from the whole faunistic complex for zoogeographical analysis of the fauna of helminths.

This method was successfully used for the analysis of the fauna of acanthocephals found in Subarctic birds. A faunistic type of acanthocephals recorded from Subarctic birds (18 species) was distinguished from the whole faunistic complex (60 species). The group is most various in East Siberia, Chukotka, Beringia and Alaska, which, apparently were the centre of the origin and primary migration of a given faunistic type both of Subarctic birds and their acanthocephals.
