УДК 576.895

СПЕЦИФИКА ЦИРКУЛЯЦИИ ПАРАЗИТОВ МОРСКИХ ПТИЦ В ВЫСОКОЙ АРКТИКЕ НА ПРИМЕРЕ ПАРАЗИТАРНОЙ СИСТЕМЫ СКРЕБНЯ *POLYMORPHUS PHIPPSI* (PALAEACANTHOCEPHALA, POLYMORPHIDAE)

© К. В. Галактионов,[1, 2] Г. И. Атрашкевич[3]

[1] Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034
[1] kirill.galaktionov@zin.ru; kirill.galaktionov@gmail.com
[2] Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7/9, С.-Петербург, 199034
[3] Институт биологических проблем Севера ДВО РАН
ул. Портовая, 18, Магадан, 685000
Поступила 05.06.2015

На основе материалов по заражению морских птиц и беспозвоночных архипелага Земля Франца-Иосифа (ЗФИ), собранного в ходе экспедиций 1991—1993 гг., проведена видовая идентификация скребня *Polymorphus phippsi* и выполнен анализ формируемой им паразитарной системы в высокой Арктике. Скребень классифицируется как гидротопический паразит морской экологической группы. Центральным звеном в его паразитарной системе является основной промежуточный хозяин — бокоплав *Gammarus setosus*, который широко распространен в прибрежных акваториях шельфовой зоны всего Арктического бассейна. Поддержание популяции скребня на ЗФИ и в Европейской Арктике в целом осуществляется одним облигатным дефинитивным хозяином — обыкновенной гагой *Somateria mollissima*. Остальные виды птиц, в которых регистрируется инвазия *P. phippsi* (полярная крачка, люрик, некоторые чайки и морской песочник), играют роль факультативных и/или элиминативных хозяев. Рассчитаны потоки инвазии, проходящие через разные категории хозяев в паразитарной системе *P. phippsi*. Вовлечению филогенетически удаленных от гаг птиц в циркуляцию *P. phippsi* способствует трофическая связь арктических птиц с амфиподами прибрежного комплекса, включая *G. setosus*. Феномен неспецифического паразитирования в Арктике характерен и для ряда других видов гельминтов птиц. Помимо особенностей рациона птиц в Арктике, это может определяться понижением их резистентности при обитании в экстремальных арктических условиях по отношению к инвазии паразитами. Высказано предположение, что паразитарные системы гельминтов птиц в Арктике моделируют ситуацию, складывавшуюся в морских прибрежных рефугиумах позднего плиоцена—плейстоцена, где имели место микро- и макроэволюционные события вследствие гостальной радиации паразитов.

Ключевые слова: скребни, паразитарная система, трансмиссия паразитов, специфичность паразитов, гостальная радиация, экосистемы Арктики, жизненный цикл, морские птицы.

В последние годы интерес к Арктике возрастает, что связано с интенсификацией ее хозяйственного использования, в первую очередь нефтегазодобычи, и глобальными климатическими изменениями, которые проявляются здесь наиболее отчетливо (таяние вечной мерзлоты, уменьшение площади паковых льдов в Северном Ледовитом океане, изменения структуры течений и т. п.) (ACIA, 2005). Это делает особо актуальными исследования биоразнообразия в Арктике и выяснение особенностей функционирования арктических экосистем, непременными компонентами которых являются и паразиты (ABA, 2013). Наши знания о видовом составе и путях циркуляции паразитов в Арктике, особенно в экосистемах прибрежья арктических архипелагов (Шпицберген, Земля Франца-Иосифа, Новая Земля, Северная Земля, Новосибирские острова, о-в Врангеля, Канадский Арктический архипелаг, Гренландия), до настоящего времени фрагментарны (см. обзор Hoberg et al., 2013). Обилие в этих районах морских перелетных птиц, формирующих многотысячные колонии и определяющих для зоолога облик Арктики (Чернов, 1999), создает благоприятные условия для трансмиссии гельминтов. Однако экстремальные параметры внешней среды накладывают ограничения на реализацию здесь жизненных циклов ряда из них, например, большинства трематод (Galaktionov, 1996). Поэтому изучение гельминтов перелетных птиц и путей их циркуляции в экосистемах арктического прибрежья представляется перспективным не только для оценки их биоразнообразия и роли в арктических экосистемах, но и для познания особенностей адаптациогенеза паразитов к колонизации Арктики и Субарктики.

В этом плане особое значение приобретает исследование формируемых гельминтами перелетных птиц паразитарных систем, под каковыми мы, следуя за Беклемишевым (1956), понимаем популяцию паразита вместе со всеми популяциями хозяев, которые непосредственно поддерживают ее существование. Беклемишев (1956) предложил различать двучленные, трехчленные и многочленные паразитарные системы, которые формируют паразиты с одно-, двух- и многохозяинными жизненными циклами соответственно. Двучленная и трехчленная паразитарные системы могут быть простыми, если паразит существует соответственно за счет одной или двух популяций хозяев, или сложными, если его существование поддерживается большим числом популяций хозяев.

У паразитов с гетероксенными (многохозяинными) жизненными циклами различают метаксенных и параксенных хозяев (Мошковский, 1950; Беклемишев, 1956; Добровольский и др., 1994; Гранович, 1996, 2009). Первые представляют собой ряд хозяева, в которых развиваются последовательные фазы жизненного цикла (например, первый промежуточный хозяин — второй промежуточный хозяин — окончательный хозяин). Вторые же отражают способность паразитов использовать для развития одной и той же фазы жизненного цикла несколько видов хозяев, которые в определенной степени могут заменять один другого. Наилучшие условия для развития паразит находит в облигатных (основных, специфичных) хозяевах, через которых проходит основной поток инвазии (Шульц, Гвоздев, 1972; Контримавичус, Атрашкевич, 1982; Галактионов, Добровольский, 1998). Менее адаптирован паразит к существованию в факультативных (второстепенных, малоспецифичных) хозяевах, с которыми связан существенно

слабее и которые необязательно включаются в его жизненный цикл. Элиминативных (тупиковых) хозяев подразделяют на абортивных, в которых паразит не может достигать половую зрелость, и каптивных, в которых он вовсе не может развиваться и погибает (Шульц, Гвоздев, 1972; Контримавичус, Атрашкевич, 1982).

Мы разделяем точку зрения Добровольского и др. (1994), согласно которой элиминативных хозяев следует включать в состав паразитарной системы, поскольку они, с одной стороны, играют роль в элиминации инвазионного начала, а с другой — служат неким резервом, поскольку на основе каптивно-абортивных отношений вполне возможно развитие факультативных. Наличие нескольких параксенных хозяев, с одной стороны повышает устойчивость паразитарной системы, поскольку, например, при резком понижении численности основного хозяина ее существование в данной местности может поддерживаться за счет второстепенных хозяев. С другой стороны, это способствует повышению уровня генетической изменчивости в результате приспособления к паразитированию во второстепенных хозяевах. При определенных условиях это может привести к внутривидовой дивергенции и видообразованию (McCoy, 2003).

Скребни (Acanthocephales) развиваются с обязательным участием промежуточного хозяина (одного или нескольких видов) и формируют, как правило, сложные трехчленные паразитарные системы (Контримавичус, Атрашкевич, 1982). Они представляются удобной моделью для исследования структурно-функциональной организации и пространственно-временных особенностей паразитарных систем гельминтов перелетных птиц, опыт изучения которых имеется для тундровых экосистем Азиатской Субарктики (Контримавичус, Атрашкевич, 1982; Атрашкевич, 1999; Атрашкевич, Сонин, 2010). В настоящей статье мы использовали предложенный в работах процитированных выше авторов подход для анализа паразитарных систем скребня *Polymorphus phippsi* Kostylev, 1922. Он относится к числу обычных гельминтов гаг и других морских уток на севере Палеарктики, а, возможно, и всей Голарктики (Петроченко, 1958; Khokhlova, 1985, 1986; Storer, 2002; Waltho, Coulson, 2015; Skirnisson, 2015).

В птицах европейского сектора высокой Арктики отмечено только 2 вида скребней — фоновый, массовый *P. phippsi* и относительно редкий *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802) (Галактионов и др., 1994; Galaktionov, 1996; Куклин, 2001; Куклин, Куклина, 2005; Куклин и др., 2005). Промежуточными хозяевами *P. phippsi* служат 2 вида прибрежных бокоплавов — *Gammarus* (*Lagunogammarus*) *setosus* Dementieva от Мурмана до Чукотки включительно (Галактионов и др., 1994; Galaktionov, 1996; Атрашкевич, 2014, и др.) и *G.* (*Lagunogammarus*) *oceanicus* Segerstråle в Европейской Арктике (Успенская, 1963; Кулачкова, Битюкова, 1980; Марасаева, 1990). Тем самым скребень квалифицируется как гидротопический паразит морской экологической группы. Не исключено, что число видов прибрежных бокоплавов, которые могут играть роль промежуточных хозяев *P. phippsi*, больше, но их роль в паразитарной системе скребня может быть значимой только при условии высокой численности этих ракообразных в конкретной экосистеме.

Паразитологические исследования птиц, выполнявшиеся в сотрудничестве с орнитологами в начале 1990-х годов на архипелаге Земля Фран-

ца-Иосифа (ЗФИ), показали, что скребни, предварительно определенные как *P. phippsi*, встречаются у обыкновенной гаги, полярной крачки, моевки, атлантического чистика и морского песочника, а их цистаканты — в амфиподах *G. setosus* (Галактионов и др., 1994; Galaktionov, 1996). Встал вопрос о проверке валидности видового определения скребней и об оценке их половозрастного состава. Орнитологические данные позволили оценить абсолютную и относительную численность инвазированных этими скребнями птиц на ЗФИ, что предопределило возможность достижения основной цели настоящего исследования — оценки особенностей функционирования формируемой ими паразитарной системы в высокой Арктике.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для настоящего исследования был собран в ходе российско-норвежско-польских экспедиций, организованных Мурманским морским биологическим институтом КНЦ РАН на архипелаг Земля Франца-Иосифа в 1991—1993 гг. В основу проведенного анализа положены результаты изучения коллекции скребней от 5 видов морских птиц: 16 экз. обыкновенной гаги *Somateria mollissima* (L.) из района островов Гукера, Скотт-Келти, Мэй, Эттеридж, Кун и Аполлонов, 14 экз. моевки *Rissa tridactyla* (L.), 11 экз. атлантического чистика *Cepphus grylle* (L.), 10 экз. полярной крачки *Sterna paradisaea* Pontoppidan и 5 экз. морского песочника *Calidris maritima* (Brünnich) из тех же районов, исключая два последних. Кроме того, 7 моевок, 1 полярная крачка и 2 морских песочника добыты в районе островов Брэди и Хохштеттера. Также было исследовано 45 экз. птиц трех других видов, у которых скребни не были обнаружены: бургомистра *Larus hyperboreus* Gunnerus (12 экз.), толстоклювой кайры *Uria lomvia* (L.) (18 экз.) и люрика *Alle alle* (L.) (15 экз.) (Galaktionov, 1996).

Птиц исследовали методом полного гельминтологического вскрытия в течение 1—3 сут после отстрела. Выделенных скребней после расправления в воде фиксировали 70%-ным этанолом и в дальнейшем, после стандартной проводки, окрашивали борным кармином и заключали в канадский бальзам. Всего на постоянных препаратах детально изучено 116 экз. скребней (66 экз. из обыкновенной гаги, 40 экз. из полярной крачки, 6 экз. из моевки и по 2 экз. из атлантического чистика и морского песочника).

При статистическом анализе материала рассчитывали стандартные показатели: экстенсивность инвазии (ЭИ), интенсивность инвазии (ИИ), общий индекс обилия (ИО) и индекс обилия половозрелых и зрелых самок (ИО♀). Последний получали путем умножения общего ИО на долю самок в выборке скребней, исследованных на тотальных препаратах.

Для средних значений в скобках приведены доверительные интервалы для 95 % уровня значимости (ДИ). Для расчета потоков инвазии *P. phippsi* в паразитарной системе использована методика, предложенная Контримавичусом и Атрашкевичем (1982). При этом условная численность птиц на ЗФИ была привязана к численности обыкновенной гаги, принятой за единицу. Искомые показатели для обозначения потоков инвазии получали при умножении условной численности данного вида птиц на рассчитанные для него ИО *P. phippsi* (от промежуточного хозяина к дефинитивно-

му) и ИО♀ (от дефинитивного хозяина к промежуточному). При этом сумма потоков инвазии в обоих направлениях принята за единицу. Статистические расчеты выполнены в программном пакете QP 3.0 (Reiczigel, 2008).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Проведенная таксономическая ревизия коллекции скребней птиц ЗФИ однозначно подтвердила, что все они принадлежат одному виду — *Polymorphus phippsi* Kostylev, 1922 (рис. 1). Изученные экземпляры скребней в целом соответствовали диагностическим признакам этого вида как в первоописании Костылева (Kostylev, 1922) по материалу с Берингова пролива, Чукотки и Мурмана, так и в последующих дополнительных описаниях (Khokhlova, 1985; Хохлова, 1986). Тем не менее обнаружена значительная вариабельность ряда морфологических характеристик, имеющих диагностическое значение, прежде всего хоботкового вооружения *P. phippsi* в

Рис. 1. Разновозрастные скребни *Polymorphus phippsi* на отрезке тонкой кишки обыкновенной гаги (Восточная Чукотка, пос. Лаврентия, 12.09.2004 г.).

Фото Г. И. Атрашкевича. Масштабная линейка — 30 мм.

Fig. 1. Acanthocephalans *Polymorphus phippsi* of different age in a section of small intestine of common eider (East Chukotka, Lavrentia settlement, 12.09.2004).

Таблица 1

Заражение птиц скребнями *Polymorphus phippsi* на Земле Франца-Иосифа (1991—1993 гг.)

Table 1. Infection of birds with acanthocephalan *Polymorphus phippsi* at Franz Josef Land in 1991—1993

Вид птиц	Число исследованных птиц, экз. (Numbers of the birds studied)	Показатели заражения (Infection indices)			
		ЭИ (ДИ), % (Prevalence)	ИИ (min—max), экз. (Intensity of infection)	ИО (ДИ), экз. (Total mean abundance)	ИО♀, экз. (Females mean abundance)
Обыкновенная гага (Common eider)	16	100 (79.2—100)	30—1188	492.1 (327.7—687.2)	337.6
Полярная крачка (Arctic turn)	11	72.7 (40.5—92.1)	8—227	47.1 (21.1—108.4)	1.18
Моевка (Black-legged kittiwake)	21	9.5 (1.7—30.5)	2—3	0.2 (0.0—0.7)	Нет (no)
Атлантический чистик (Black guillemot)	11	9.1 (0.0—41.3)	1	0.1 (0.0—0.3)	То же
Морской песочник (Purple sandpiper)	7	14.3 (0.0—57.8)	2	0.3 (0.0—0.9)	» »

ареале. Особенно отчетливо это проявляется при сравнении экземпляров от птиц из краевых секторов Арктики — Берингийского и Европейского.

Скребнями *P. phippsi* с высокой интенсивностью заражены все обследованные в районе архипелага гаги (табл. 1). Из остальных птиц в наибольшей степени этим паразитом заражена полярная крачка. Однако заражение это распределено в обследованных районах ЗФИ неравномерно, и высоких значений ЭИ и ИО достигают только у птиц, которые гнездятся в тех же районах, что и гаги. Так, вблизи колонии обыкновенной гаги на о-ве Эттеридж, где численность этой птицы в период наших исследований составляла 60—70 экз. (Frantzen et al., 1993, наши данные), ЭИ крачек скребнем составила 80.0 % (34.3—99.0 %) при ИО — 88.8 экз. (35.2—168.2 экз.). Заражение моевок, атлантического чистика и морского песочника незначительно, и, что самое главное, половозрелые самки скребней у этих птиц не обнаружены (только в выборке от моевки найдена одна половозрелая особь, но самец) (табл. 1). При этом у моевок в районе островов Гукера и Скотт-Келти, где в период наших исследований держалось около 70 гаг (устное сообщение Ю. В. Краснова), моевки с птичьего базара на скале Рубини (о-в Гукера) были заражены *P. phippsi* на 14.3 % (2.6—42.6 %) при ИИ 2—3 экз. В то же время в 7 вскрытых моевках из районов островов Брэди и Хохштеттера, где колонии обыкновенной гаги отсутствуют, заражение скребнями не обнаружено.

Учитывая, что наиболее полным материалом (как паразитологическим, так и орнитологическим) мы располагали только по районам островов Гукера и Скотт-Келти и расположенных на небольшом удалении от них островов Эттеридж и Мэй, именно для этого региона нами предпринята по-

Таблица 2

Данные для расчета потоков инвазии скребня *Polymorphus phippsi* через разные виды птиц ЗФИ для района островов Гукера, Скотт-Келти, Эттериджа и Мэй

Table 2. Data used for calculating infection flows of acanthocephalan *Polymorphus phippsi* through the different birds at Franz Josef Land Archipelago (near Hooker, Scott-Keltie, Etteridge and May Islands)

Птицы (Birds)			Заражение скребнями (Infection with acanthocephalans)	
Вид (Species)	Абсолютная численность, экз. (Absolute numbers, specimens)	Относительная численность (Relative numbers)	ИО (Total mean abundance)	ИО♀ (Mean abundance of females)
Обыкновенная гага (Common eider)	150	1.0	403.0	274.9
Полярная крачка (Arctic turn)	110	0.7	56.0	1.4
Моевка (Black-legged kittiwake)	20000	133.0	0.4	Нет (no)
Атлантический чистик (Black guillemot)	30	0.2	0.1	То же

пытка рассчитать потоки инвазии *P. phippsi* от промежуточных к дефинитивным хозяевам и в обратную сторону (табл. 2).

Как и следовало ожидать, схема структурно-функциональной организации паразитарной системы скребня *P. phippsi* в прибрежье ЗФИ, построенная по предложенной Контримавичусом и Атрашкевичем (1982) методике, выявила основного дефинитивного хозяина — обыкновенную гагу (рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономические замечания

Современные специалисты признают *P. phippsi* безусловно валидным видом (Хохлова, 1986; Amin, 1985, 2013). Однако авторитет некоторых классиков-акантоцефалологов (Van Cleave, Rausch, 1951), считавших его синонимом *Polymorphus minutus* (Zeder, 1800), влиял и до настоящего времени влияет на таксономические воззрения в этом вопросе ряда паразитологов, главным образом зарубежных, специализацией которых скребни не являются. Сейчас мы не будем подробно анализировать и оценивать работы, в которых обсуждается паразитирование скребней *P. minutus* в гагах Северной Европы и Америки, как правило, не сопровождающееся описанием паразитов. В качестве классических ссылок в публикациях ряда исследователей, признающих возможность паразитирования *P. minutus* в гагах Арктики и Субарктики, традиционно приводятся работы Бейлиса (Baylis, 1919), Ляймана и Мудрецовой (1926), Везенберг-Лунда (Wesenberg-Lund, 1926) и ряда других, более поздних исследователей (Itamies

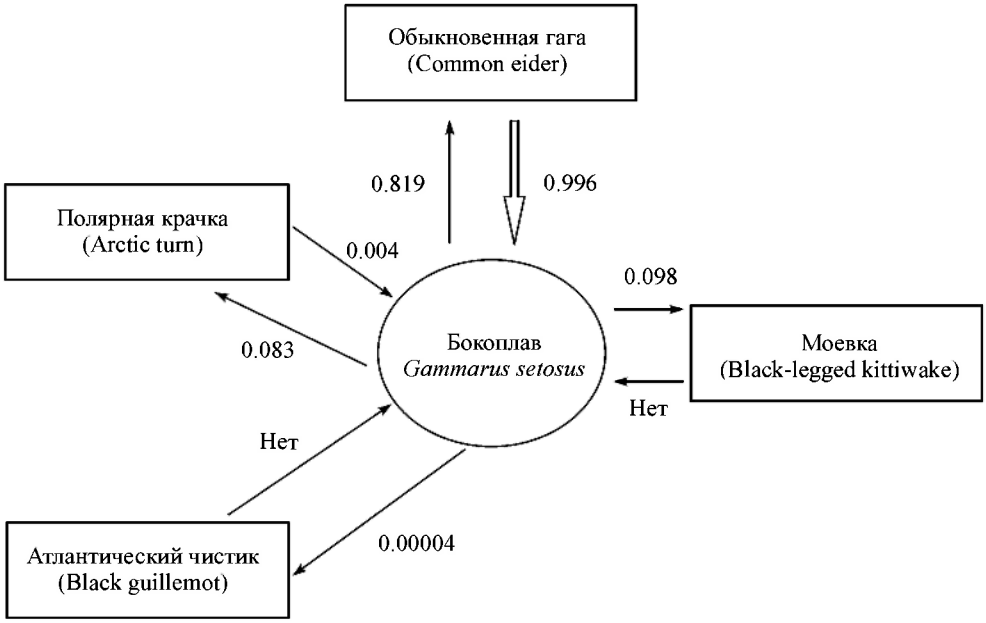

Рис. 2. Инвазионные потоки в паразитарной системе скребня *Polymorphus phippsi* на архипелаге Земля Франца-Иосифа.

Fig. 2. Infection flows of the acanthocephalans *Polymorphus phippsi* in coastal ecosystems of Franz Josef Land.

et al., 1980; McDonald, 1988; Hario et al., 1992). Вероятно, по этой причине в одной из последних монографий по обыкновенной гаге (Waltho, Coulson, 2015) именно *P. minutus* характеризуется как более значимый паразит гаг, чем *P. phippsi*. Нам представляется, что это может иметь место только в определенный период активности птиц, когда они связаны с пресноводными экосистемами. Речь идет в том числе о паразитировании *P. minutus*, *P. magnus* Skrjabin, 1913 и *P. strumosoides* Lundstrom, 1942 в гагах, гнездящихся на материковых и островных тундровых водоемах Чукотки (Контримавичус, Атрашкевич, 1982), а также держащихся на сильно распресненных морских акваториях (например, в Финском и Ботническом заливах Балтийского моря), где только и возможно личиночное развитие *P. minutus* и *P. magnus* в пресноводных амфиподах (*Gammarus lacustris* Sars). Обычно же исследователи, изучающие гельминтов птиц в морских акваториях Арктики и Субарктики, имеют дело, как нам представляется, именно с *P. phippsi*, который по ряду морфологических и экологических признаков четко отличается от всех известных видов фаунистического комплекса скребней птиц Арктической подобласти (Хохлова, 1968). Однако эта проблема, как и давно назревшая необходимость иллюстрированного переописания *P. phippsi*, составит тему нашей отдельной публикации.

Здесь же только упомянем вероятную ошибку в первоописании *P. phippsi*, касающуюся максимальной длины его хоботка — до 0.7 мм (Kostylev, 1922), которая повторяется во всех последующих публикациях по виду. В то же время в обширном материале от утиных птиц севера Палеарктики длина хоботка у половозрелых *P. phippsi* никогда не превышала 0.5 мм

(Атрашкевич, оригинальные данные). Завышенная в первоописании длина хоботка может служить препятствием в правильной дифференциации *P. phippsi* от некоторых других видов скребней птиц в Субарктике, имеющих более крупные, чем у *P. phippsi* хоботки, длина которых составляет 0.6—0.8 мм (представители рода *Profilicollis* Meyer, 1931). В первую очередь этот вопрос касается цистакантов из промежуточных хозяев-бокоплавов, когда форма, величина и характер вооружения их хоботков обычно являются единственным (в отличие от взрослых форм) комплексным критерием для видовой идентификации.

Паразитарная система *P. phippsi* на ЗФИ

Очевидно, что благополучие популяции *P. phippsi* в прибрежье ЗФИ целиком и полностью зависит от численности популяции единственного специфичного дефинитивного хозяина этого паразита — обыкновенной гаги, практически полностью контролирующей потоки инвазии в экосистеме как от промежуточных хозяев-бокоплавов *G. setosus*, так и со стороны дефинитивных хозяев (рис. 2). Не приходится сомневаться, что потоки этой инвазии, проходящие через разные виды птиц, в той или иной мере варьируют в разных районах ЗФИ. Однако можно утверждать, что в случае катастрофического падения численности гаги на архипелаге ни один из других видов птиц даже при высочайшей их совокупной численности не сможет компенсировать стабилизирующее значение этой морской арктической утки в паразитарной системе *P. phippsi* и предотвратить неминуемый крах популяции скребня на ЗФИ. Тем не менее нельзя игнорировать и значение других видов птиц в регуляции численности популяции скребня на архипелаге, причем их роль как в элиминации, так и в трансмиссии паразита в разных частях ЗФИ может существенно различаться.

Полярная крачка является факультативным (малоспецифичным) дефинитивным хозяином, который играет минимальную (до 1 % потока инвазии) роль в поддержании численности популяции паразита (рис. 2). Функциональное значение моевки, атлантического чистика и морского песочника в паразитарной системе *P. phippsi* четко не установлено но, по-видимому, оно крайне мало (рис. 2) и требует дополнительного исследования.

Моевка — самая многочисленная птица на ЗФИ (Успенский, Томкович, 1986; Barrett, Tertitski, 2000). Поэтому, если в районе колоний моевки держится обыкновенная гага, то роль моевки в элиминации и трансмиссии *P. phippsi* может быть достаточно велика даже при зарегистрированной нами низкой зараженности этих птиц скребнем. Такая ситуация сложилась в районе островов Гукера, Скотт-Келти, Эттериджа и Мэй, поскольку на скале Рубини (о-в Гукера) располагается крупнейший на ЗФИ птичий базар, насчитывающий до 12 000 гнезд моевки (Ю. В. Краснов, устное сообщение). В результате, по нашим оценкам, доля моевки в потоке инвазии *P. phippsi* от промежуточного хозяина к дефинитивному достигает там 10 % (рис. 2).

К сожалению, недостаток материала не позволяет нам однозначно сказать, какие отношения связывают скребней с моевкой — только абортив-

но-каптивные, либо же она может выступать и как факультативный (малоспецифичный) дефинитивный хозяин. Имеющийся в нашем распоряжении небольшой материал позволяет предполагать, что единичные самки скребней (как один крупный, половозрелый самец в нашей коллекции от моевки) все же могут достигать в этой птице половозрелого состояния. Поэтому вполне вероятно, что моевка, наряду с ролью значимого элиминатора инвазии, одновременно может участвовать и в некотором поддержании численности паразитической популяции.

Такая ситуация со всей очевидностью выявлена нами для полярной крачки, у которой единичные самки *P. phippsi* достигают половозрелого состояния. В отличие от моевки полярная крачка на ЗФИ не слишком многочисленна. Современная ее численность неизвестна, а по оценке Успенского и Томковича (1986) в 1980—1981 гг. в районе архипелага держалось примерно 200—300 пар этих птиц. Однако при малой численности показатели заражения крачек *P. phippsi* сопоставимы с таковыми для облигатного дефинитивного хозяина — обыкновенной гаги (табл. 1). Это во многом определяется сходством спектров питания гаги и крачки. Так, на дендрограмме сходства спектров питания морских птиц ЗФИ две эти птицы формируют отдельный кластер (Weslawski et al., 1994). Связано это с тем, что полярные крачки и обыкновенная гага ЗФИ интенсивно эксплуатируют один и тот же ресурс — амфипод прибрежного комплекса (Weslawski et al., 1994). *Gammarus setosus*, зарегистрированный как промежуточный хозяин *P. phippsi* (Галактионов и др., 1994), встречен у 20 % обследованных гаг, причем особи этого вида составили 2.7 % от общего числа обнаруженных останков животных в пищевом комке и 0.8 % от его веса. По данным тех же авторов, аналогичные показатели для крачек составили 60, 23.1 и 12.9 % соответственно.

Ракообразные, в том числе амфиподы, составляют существенную долю в рационе всех морских птиц ЗФИ. Однако в желудках обследованных моевок и атлантических чистиков *G. setosus* не найден, а встречен криопелагический вид *Gammarus* (*Lagunogammarus*) *wilkitzkii* Birula (Weslawski et al., 1994). На ЗФИ этот вид обитает и в прибрежной зоне вместе с *G. setosus* (Weslawski, 1994). Цистаканты *P. phippsi* в нем не зарегистрированы (Галактионов и др., 1994). Возможно, это связано с небольшим числом обследованных экземпляров *G. wilkitzkii*. Другое объяснение обнаружения *P. phippsi* в моевке и чистике может быть связано с относительно редкими эпизодами питания этих птиц *G. setosus*. Число же обследованных для выяснения характера питания птиц на ЗФИ невелико (19 моевок и 5 чистиков), что, учитывая сложности видовой диагностики гаммарусов в пищевом комке, делает подобное объяснение весьма правдоподобным.

Следует отметить, что элиминативная роль разных видов морских птиц в паразитарной системе *P. phippsi* в прибрежье ЗФИ нами недооценена. Несомненно, в крачках приживаются далеко не все попавшие в нее цистаканты, не говоря уж о моевках и чистиках. Кроме того, *G. setosus* входит и в рацион одной из наиболее массовых птиц архипелага — толстоклювой кайры (Weslawski et al., 1994) (численность около 25 000 экз. — Bakken, Pokrovskaya, 2000), в которой скребни нами не обнаружены. Основную пищу кайр составляет полярная тресочка (сайка) *Boreogadus saida* (Lepechin), но ее подходы к берегу локальны и приурочены к концу лета

(Шлейник, Боркин, 1986). Поэтому даже такие типичные ихтиофаги как кайры в определенные периоды пребывания в архипелаге в значительном числе употребляют в пищу массовых в прибрежной зоне ракообразных. По материалам Демме (1934), собранным им в 1931—1932 гг. во время годичного пребывания на полярной станции на о-ве Гукера, Белопольский и Шунтов (1980) рассчитали, что доля ракообразных в желудках кайры весной составляла 44.4 %. Следует отметить, что роль чистиковых птиц в циркуляции *P. phippsi* в высоких широтах может быть и существенно более значимой, на что указывает недавнее обнаружение зрелых скребней (самок) *P. phippsi* у люриков *A. alle* в зимний период на Шпицбергене (см. ниже).

Нельзя забывать и о возможности изменения поведения зараженных цистакантами *P. phippsi* бокоплавов, которое облегчает их добычу птицами. Если они, как многие инвазированные цистакантами разных видов скребней амфиподы, поднимаются к поверхности воды (Moore, 2002), то становятся легкодоступными для птиц с ударным нырянием — крачек и чаек.

Паразитарная система *P. phippsi* в других районах Арктики и Субарктики

Имеющийся в нашем распоряжении небольшой материал по обыкновенной гаге о-ва Шпицберген (район бухты Каллипсо — 77°30′ с. ш., 14°39′ в. д.) свидетельствует, что паразитарная система *P. phippsi* благополучно функционирует и на этом арктическом архипелаге. Все три экземпляра обыкновенной гаги, обследованные нами в 1991 г. в этом районе, были поражены *P. phippsi* при ПО 134 экз. (ДИ: 113—154). В районе Баренцбурга (Исфьорд) (78°04′ с. ш., 14°13′ в. д.) две вскрытые гаги были заражены скребнями при ПО 148 экз. (Куклин, Куклина, 2005). Кроме того, скребни *P. phippsi* на Шпицбергене зарегистрированы у полярной крачки и бургомистра, причем в последнем обнаружены половозрелые экземпляры (Куклин и др., 2005; Куклин, Куклина, 2005).

Особо значимым представляется обнаружение А. Г. Гончар в январе 2015 г. у двух из трех вскрытых зимующих люриков *A. alle* со Шпицбергена (прибрежье в районе Нью-Олесунда, Конгсфьорд; 78°55′ с. ш., 11°55′ в. д.) скребней *P. phippsi*. Изучение с любезного разрешения А. Г. Гончар собранного ею материала показало, что у одной птицы паразитировали два ювенильных скребня (самец и самка), а у второй — 12 разновозрастных самцов и самок, среди которых было шесть крупных самок с вполне зрелыми по величине яйцами. Тем самым люрики могут быть причислены как минимум к категории факультативных хозяев *P. phippsi*, которые при определенных условиях реально участвуют в регуляции численности популяции этого скребня в экосистемах прибрежья о-ва Шпицберген.

К сожалению, имеющиеся к настоящему времени данные по гельминтофауне птиц арктических архипелагов Новая Земля и Вайгач весьма ограничены (Марков, 1941; Куклин, 2001; Куклин и др., 2005). Скребни *P. phippsi* зарегистрированы у обыкновенной гаги в районе бухты Архан-

гельская (северный остров Новой Земли) и на западном побережье о-ва Вайгач (наши данные). ЭИ инвазии в обоих районах составила 100 %, при ИИ новоземельских гаг в 613—864 экз. (Куклин, 2001), а вайгачских — 17—396 экз. (наши данные).

Несмотря на фрагментарность гельминтологического материала по Шпицбергену, Новой Земле и Вайгачу, представляется очевидным, что в этих районах, так же как на ЗФИ и в Европейской Арктике в целом, паразитарная система *P. phippsi* поддерживается почти исключительно за счет основного дефинитивного хозяина — обыкновенной гаги. Остальные виды птиц, в которых обнаружены *P. phippsi*, в рассматриваемой паразитарной системе могут при определенных условиях служить факультативными хозяевами (например, люрики), но в основном выступают как активные элиминаторы инвазии.

Существенный интерес представляет сопоставление материалов по Европейской Арктике с аналогичными данными по азиатскому ее сектору. В литературе такого рода материал имеется по о-ву Врангеля (Леонов и др., 1967; Леонов, 1979), который хотя и расположен почти на 10° южнее ЗФИ, но также входит в область высокой Арктики, ограниченной с юга июльской изотермой 5 °С (Атлас..., 1985). Выполненный на основе приведенных в работах Леонова и др. (1967) и Леонова (1979) данных (к сожалению, авторы не приводят возраст обнаруженных в птицах скребней) анализ позволил заключить, что структурно-функциональная организация паразитарной системы скребня *P. phippsi* в прибрежье о-ва Врангеля в целом соответствует описанной выше для Европейской Арктики.

Облигатными дефинитивными хозяевами *P. phippsi* на о-ве Врангеля служат два вида утиных — обыкновенная гага и морянка *Clangula hyemalis* (Linnaeus), причем доминирующая роль и здесь принадлежит именно гаге, ЭИ которой составила 100 % при ИИ 5—1000 экз. Аналогичные показатели для морянки, намного уступающей в численности на острове обыкновенной гаге, составили 76 % и 2—48 экз. соответственно. Кроме того, скребни *P. phippsi* на о-ве Врангеля обнаружены у полярной крачки, вилохвостой чайки *Xema sabini* Leach, толстоклювой кайры, плосконосого плавунчика *Phalaropus fulicarius* (Linnaeus), тулеса *Pluvialis squatarola* (Linnaeus) и исландского песочника *Calidris canutus* (Linnaeus). Однако только в полярной крачке показатели инвазии велики — ЭИ более 84 % при ИИ 1—96 экз. По аналогии с ЗФИ можно предположить, что незначительное число особей *P. phippsi*, в том числе самок, может достигать половозрелости в полярных крачках, и, возможно, в вилохвостых чайках. По всей видимости, как крачка и моевка на ЗФИ, так крачка и вилохвостая чайка на о-ве Врангеля могут в определенной степени играть роль факультативных хозяев в паразитарной системе *P. phippsi*. Однако в основном они, как и остальные четыре отмеченных выше вида птиц — кайры и кулики, связаны с *P. phippsi* абортивно-каптивными отношениями и выступают активными элиминаторами этой инвазии в прибрежной экосистеме о-ва Врангеля.

Паразитарная система *P. phippsi* успешно функционирует и в более южных районах Баренцева моря и на Белом море (Белопольская, 1952; Кулачкова, 1958, 1979). Цистаканты *P. phippsi* зарегистрированы здесь в массовом литоральном виде *Gammarus oceanicus* Segerstråle (Успен-

ская, 1963; Кулачкова, Битюкова, 1980; Марасаева, 1990; Galaktionov, Bustnes, 1999). Следует отметить, что Успенская (1963) описала цистаканты *P. phippsi* из *Gammarus locusta* (L.). Под этим названием ошибочно определяли группу сходных видов, включая обычный на побережье Баренцева моря вид *G. oceanicus*, в то время как собственно *G. locusta* (L.) на Баренцевом море отсутствует (Stock, 1967). По-видимому, именно с этим видом и имела дело Успенская (Марасаева, 1990). Так же как и в высокой Арктике, роль основного дефинитивного хозяина *P. phippsi* в южных районах Баренцева моря и на Белом море, по-видимому, принадлежит обыкновенной гаге, но и значение других водоплавающих, многочисленных в этих районах (как на о-ве Врангеля), может быть существенно. В прибрежье Восточного Мурмана (архипелаг Семь Островов, Баренцево море) неполовозрелые экземпляры *P. phippsi* зарегистрированы также у 12 % взрослых сизых чаек *Larus canus* (Linnaeus) и 5 % полярных крачек (Белопольская, 1952). В целом же, заражение обыкновенной гаги *P. phippsi* у материкового побережья Баренцева моря и на Белом море ниже, чем в высокой Арктике. Так, на Баренцевом море *P. phippsi* отмечен у 75 % птенцов и 4 % взрослых птиц при максимальной ИИ 247 экз. (Белопольская, 1952). Для сравнения зарегистрированная нами максимальная ИИ гаг на ЗФИ составила 1188 экз. На Белом море птенцы заражены на 64 % при максимальной ИИ 57 экз. (Кулачкова, 1979).

По-видимому, это связано с особенностями питания обыкновенной гаги в рассматриваемых районах. В отличие от высокой Арктики преимущественным кормом этой птицы здесь служат двустворчатые (в основном мидии) и брюхоногие моллюски, а потребление ракообразных невелико (Бианки и др., 1979; Краснов и др., 2009). В разных частях Белого моря доля моллюсков в рационе гаги оценивается в 70—80 %, а ракообразных — в 5—18 % (Краснов и др., 2009). Основным кормом чаек служат разные виды рыб (Белопольский, 1971). На Баренцевом море гаммариды в составе кормов чайковых птиц отмечены только у сизой чайки и крачки (Белопольский, 1971), у которых и было обнаружено несколько неполовозрелых экземпляров *P. phippsi* (см. выше).

Гостальная радиация гельминтов в Арктике и ее эколого-эволюционные последствия

Характерной чертой паразитарной системы *P. phippsi* в высокой Арктике служит поддержание ее функционирования некоторыми видами утиных птиц, но преимущественно одним облигатным дефинитивным хозяином — обыкновенной гагой, при одновременном вовлечении в циркуляцию инвазии в экосистеме широкого круга факультативных и/или элиминативных хозяев. Эту роль могут играть чайковые и чистиковые птицы, а также некоторые кулики побережий, филогенетически далеко отстоящие от гаг. Их участию в поддерживаемой гагой паразитарной системе *P. phippsi* способствует специфика питания морских птиц в Арктике. Значительным компонентом их рациона становятся многочисленные там прибрежные амфиподы, которые играют роль промежуточных хозяев *P. phippsi*. Особенно наглядно это положение иллюстрируют полярные

крачки, в наибольшей степени сориентированные в Арктике на питании ракообразными. Переходу от каптивно-абортивных отношений с неспецифичными хозяевами к их колонизации могут способствовать экстремальные условия существования в Арктике. Птицы вынуждены затрачивать здесь больше, чем в южных районах, энергии на обеспечение физиологических процессов, в том числе на поддержание температуры тела. Компенсацией (в смысле trade-offs) может служить уменьшение вклада в системы резистентности по отношению к паразитам. Соответственно увеличивается шанс для паразита прижиться в неспецифичном хозяине и развиться до репродуктивной стадии. Так, одной из причин обнаружения скребней у люриков в прибрежье Шпицбергена может быть связано с ослаблением птиц в зимний период.

Феномен неспецифического паразитирования в Арктике отмечен и для других видов гельминтов (Галкин и др., 1999; Куклин и др., 2005). Так, на Шпицбергене типичные паразиты пластинчатоклювых цестоды *Microsomacanthus diorchis* (Fuhrmann, 1913) и *M. microsoma* (Creplin, 1829) зарегистрированы в моевках и бургомистрах, в этих же птицах обнаружены и дилепидиды *Arctotaenia tetrabothrioides* (Loenberg 1890), которые ранее отмечались только для куликов (Куклин и др., 2005). При этом, по сведениям Куклина и др. (2005), все эти цестоды были половозрелыми, а интенсивность инвазии ими достигала значительных величин, особенно в бургомистрах (*M. diorchis* — до 254 экз., *A. tetrabothrioides* — до 154 экз.). Заслуживает внимания и вопрос о возможном пути формирования описанного из обыкновенной гаги ЗФИ и некоторых уток Чукотки вида *Microsomacanthus ductilis* (Linton, 1927) sensu Galkin et al., 1999 (syn. *M.* sp. II Regel, 2001). Этот вид чрезвычайно близок к типичному паразиту чаек *M. ductilis* (Linton, 1927), что наводит на мысль о его возможном формировании в результате гостальной радиации (host switching) в условиях, сходных с современными арктическими.

Предположительно, именно такая ситуация складывалась в приледниковых районах морей Северной Атлантики и Северной Пацифики в гляциалы позднего плиоцена—плейстоцена. В это время вдоль атлантического и тихоокеанского побережья континентов и островов формировались рефугиумы, в которых скапливались морские птицы и млекопитающие, питавшиеся одними и теми же доступными кормами. Согласно гипотезе Арктических рефугиумов (Arctic refugium hypothesis), развиваемой Хобергом и Адамс (Hoberg, 1992, 1995; Hoberg, Adams, 1992, 2000), изоляция в рефугиумах определенных ассамблей хозяев и паразитов повышала возможности для паразитов к переходу на новых хозяев (гостальная радиация или host switching) и тем самым способствовала усилению процессов видообразования. В интергяциалы хозяева широко расселялись по освободившимся ото льда акваториям и прибрежным районам, распространяя гельминтов. С известным приближением современные условия функционирования паразитарных систем гельминтов птиц в высокой Арктике можно сопоставить с описанными выше для гляциальных рефугиумов. Это позволяет рассматривать их как модель, демонстрирующую различные этапы происходящего на наших глазах процесса видообразования гельминтов в ходе гостальной радиации.

БЛАГОДАРНОСТИ

К. В. Галактионов благодарит экипаж научно-исследовательского судна «Помор» (капитан П. В. Редька) и коллег, в первую очередь С. Ф. Марасаева, В. Г. Аверницева, Я. М. Веславского (J. M. Weslawski) и Ю. В. Краснова, за помощь при сборе и первичной обработке материала на ЗФИ в 1991—1993 гг. и РНФ, при финансовой поддержке которого в рамках проекта № 14-14-00621 «Эволюция паразитов при естественной и антропогенно-обусловленной трансформации экосистем: анализ и прогноз» выполнен приведенный в статье эколого-эволюционный анализ. Авторы признательны Ю. В. Краснову за предоставление оригинальных данных по численности птиц ЗФИ, а А. Г. Гончар — за материал по скребням из люриков Шпицбергена.

Список литературы

Атлас Арктики. 1985. А. Ф. Трешников (гл. ред.). М.: Главное управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР. 204 с.

Атрашкевич Г. И. 1999. Паразитарные системы гельминтов птиц в Субарктике и их модификации в ареалах. В кн.: Симаков К. В. (отв. ред.). Наука на Северо-Востоке России: К 275-летию Российской академии наук. Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН. 129—138.

Атрашкевич Г. И. 2014. Новые данные по фауне, систематике и биологии скребней птиц Российской Арктики. В кн.: Мовсесян С. О. (отв. ред.). Систематика и экология паразитов. Труды Центра паразитологии ИПЭЭ РАН. Т. XLVIII. М.: Наука. 19—21.

Атрашкевич Г. И., Сонин М. Д. 2010. Скребни (Acanthocephala) птиц Нижней Оби. В кн.: Беэр С. А. (отв. ред.). Биоразнообразие и экология паразитов. Труды Центра паразитологии ИПЭЭ РАН. Т. XLVI. М.: Наука. 18—32.

Беклемишева В. Н. 1956. Возбудители болезней как члены биоценозов. Зоол. журн. 35 (12): 1765—1779.

Белопольская М. М. 1952. Паразитофауна морских водоплавающих птиц. Уч. зап. ЛГУ. 141, сер. биол. 28: 127—180.

Белопольский Л. О. 1971. Состав кормов морских птиц Баренцева моря. Уч. зап. Калининград. гос. ун-та. 6: 41—67.

Белопольский Л. О., Шунтов В. П. 1980. Птицы морей и океанов. М.: Наука. 186 с.

Бианки В. В., Бойко Н. С., Нинбург Е. А., Шкляревич Г. А. 1979. Питание обыкновенной гаги Белого моря. В кн.: Кищинский А. А. (отв. ред.). Экология и морфология гаг в СССР. М.: Наука. 126—170.

Галактионов К. В., Добровольский А. А. 1998. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. СПб.: Наука. 404 с.

Галактионов К. В., Марасаев С. Ф., Марасаева Е. Ф. 1994. Паразиты в прибрежных экосистемах. В кн.: Матишов Г. Г. (гл. ред.). Среда обитания и экосистемы Земли Франца-Иосифа (архипелаг и шельф). Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН. 204—211.

Галкин А. К., Галактионов К. В., Марасаев С. Ф. 1999. Находка *Microsomacanthus ductilis* (Cestoda: Hymenolepididae) у гаги Земли Франца-Иосифа. Паразитология. 33 (2): 113—117.

Гранович А. И. 1996. Паразитарные системы и структура популяций паразитических организмов. Паразитология. 30 (4): 343—356.

Гранович А. И. 2009. Паразитарная система как отражение структуры популяции паразитов: концепция и термины. Тр. Зоол. ин-та РАН. 313 (3): 329—337.

Демме Н. П. 1934. Птичий базар на скале Рубини (остров Гукера, Земля Франца-Иосифа). Тр. Арктич. НИИ. 11: 55—86.

Добровольский А. А., Евланов И. А., Шульман С. С. 1994. Паразитарные системы: анализ структуры и стратегии, определяющих их устойчивость. В кн.: Шульман С. С. (ред.). Экологическая паразитология. Петрозаводск: Изд-во Карельского научного центра РАН. 5—45

Контримавичус В. Л., Атрашкевич Г. И. 1982. Паразитарные системы и их значение в популяционной биологии гельминтов. Паразитология. 16 (3): 177—187.

Краснов Ю. В., Шкляревич Г. А., Горяев Ю. И. 2009. Характер и особенности питания обыкновенной гаги *Somateria mollissima* в Белом море. Докл. Академии наук. 427 (2): 1—4.

Куклин В. В. 2001. К гельминтофауне морских птиц губы Архангельской (северный остров Новой Земли). Паразитология. 35: 124—134.

Куклин В. В., Куклина М. М. 2005. Гельминты птиц Баренцева моря: фауна, экология, влияние на хозяев. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН. 289 с.

Куклин В. В., Галактионов К. В., Галкин А. К., Марасаев С. Ф. 2005. Сравнительный анализ гельминтофауны моевок (*Rissa tridactyla* (Linnaeus, 1758)) и бургомистров (*Larus hyperboreus* Gunnerus, 1767) из различных районов Баренцева моря. Паразитология. 39 (6): 544—558.

Кулачкова В. Г. 1958. Эколого-фаунистический обзор паразитофауны обыкновенной гаги Кандалакшского залива. Тр. Кандалакшск. гос. заповеди. 1: 103—160.

Кулачкова В. Г. 1979. Гельминты как причина смертности обыкновенной гаги в вершине Кандалакшского залива. В кн.: Кищинский А. А. (отв. ред.). Экология и морфология гаг в СССР. М.: Наука. 119—125.

Кулачкова В. Г., Битюкова С. В. 1980. Литоральные гаммарусы как источник заражения гельминтами рыб и птиц Белого моря. В кн.: Вирбицкас И. Б. (гл. ред.). Вопросы паразитологии водных беспозвоночных животных. Вильнюс: Изд-во Ин-та зоологии и паразитологии АН Литовской ССР. 57—59.

Леонов В. А., Белогуров О. И., Казаченко И. П. 1967. К изучению скребней птиц острова Врангеля. В сб.: Тез. докл. XII науч. конф., посвящ. 50-летию Советского государства. Ч. 2. Владивосток. 234—236.

Леонов В. А. 1979. Скребни птиц острова Врангеля. В сб.: Свободноживущие и паразитические черви. Деп. в ВИНИТИ № 1800-79. 83—86.

Ляйман Э. М., Мудрецова К. А. 1926. К фауне паразитических червей мурманских птиц по материалам 15-й Союзной Гельминтологической экспедиции в 1924 г. В кн.: Работы паразитологической лаборатории 1-го МГУ. 1: 38—46.

Марасаева Е. Ф. 1990. Экологический анализ паразитофауны бокоплава *Gammarus oceanicus* на литорали Восточного Мурмана. В кн.: Добровольский А. А. (отв. ред.). Экология и морфология паразитов морских животных. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН. 76—84.

Марков Г. С. 1941. Паразитические черви птиц губы Безымянной (Новая Земля). Докл. Академии наук СССР. 30 (6): 573—576.

Мошковский Ш. Д. 1950. Основные закономерности эпидемиологии малярии. М.: Изд-во Академии медицинских наук СССР. 323 с.

Петроченко В. И. 1958. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. Т. II. М.: Изд-во АН СССР. 458 с.

Успенская А. В. 1963. Паразитофауна бентических ракообразных Баренцева моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 128 с.

Успенский С. М., Томкович П. С. 1986. Птицы Земли Франца-Иосифа и их охрана. В кн.: Короткевич Е. С., Успенский С. М. (ред.). Природные комплексы Арктики и вопросы их охраны. Л.: Гидрометеоиздат. 63—76.

Хохлова И. Г. 1968. Географическое распространение акантоцефал птиц Субарктического пояса. Паразитология. 2 (1): 50—55.

Хохлова И. Г. 1986. Акантоцефалы наземных позвоночных фауны СССР. М.: Наука. 277 с.

Чернов Ю. И. 1999. Класс птиц (Aves) в арктической фауне. Зоол. журн. 78 (3): 276—292.

Шлейник В. Н., Боркин И. В. 1986. Пелагические рыбы. Сайка. В кн.: Матишов Г. Г. (гл. ред.). Ихтиофауна и условия ее существования в Баренцевом море. Апатиты: Изд-во Кольского филиала АН СССР. 12—16.
Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. 1972. Основы общей гельминтологии. Т. II. М.: Наука. 514 с.
(ABA) Arctic Biodiversity Assessment: Status and Trends in Arctic Biodiversity. The conservation of arctic flora and fauna (CAFF), Arctic Council: Akureyri. 674 p. http://www.arcticbiodiversity.is/index.php/the-report/chapters/parasites
(ACIA) Arctic Climate Impact Assessment. 2005. Cambridge University Press: New York. 1042 p.
Amin O. M. 1985. Classification. In: Crompton D. W. T., Nickol B. B. (eds). Biology of the Acanthocephala. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 27—72.
Amin O. M. 2013. Classification of the Acanthocephala. Folia Parasitologica. 60 (4): 273—305.
Bakken V., Pokrovskaya I. V. 2000. Brünnich's guillemot *Uria lomvia*. In: Anker-Nilssen T., Bakken V., Strøm H., Golovkin A. N., Bianki V. V., Tatarinkova I. P. (eds). The status of marine birds breeding in the Barents Sea region. Rapportserie Nr. 113, Norsk Polarinstitutt: Tromsø. 119—124.
Barrett R. T., Tertitski G. M. 2000. Black-legged kittiwake *Rissa tridactyla*. In: Anker-Nilssen T., Bakken V., Strøm H., Golovkin A. N., Bianki V. V., Tatarinkova I. P. (eds). The status of marine birds breeding in the Barents Sea region. Rapportserie Nr. 113, Norsk Polarinstitutt: Tromsø. 100—103.
Baylis H. A. 1919. A collection of Entozoa chiefly from birds, from the Murman coast. The Annals and magazine of natural history. 9 (3): 501—515.
Frantzen B., Strøm H., Opheim J. 1993. Ornithological notes from Franz Josef Land, Russia, summers 1991 and 1992. In: Gjertz J., Mørved B. (eds). Results from scientific cruises to Franz Josef Land. Meddelelser Nr. 126, Norsk Polarinstitutt: Oslo. 13—20.
Galaktionov K. V. 1996. Life cycles and distribution of seabird helminths in Arctic and sub-Arctic region. Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology. 6: 31—49.
Galaktionov K. V., Bustnes J. O. 1999. Distribution patterns of marine birds digenean larvae in periwinkles along the southern coast of the Barents Sea. Diseases of Aquatic Organisms. 37: 221—230.
Hario M., Selin K., Soveri T. 1992. Loisten osuudesta haahkan lis ntyvyyden heikkenemisess. Suomen Riista. 38: 23—33.
Hoberg E. P. 1992. Congruent and synchronic patterns in biogeography and speciation among seabirds, pinnipeds and cestodes. Journal of Parasitology. 78: 601—615.
Hoberg E. P. 1995. Historical biogeography and modes of speciation across high-latitude seas of the Holarctic: concepts for host—parasite coevolution among the Phocini (Phocidae) and Tetrabothriidae. Canadian Journal of Zoology. 73: 45—57.
Hoberg E. P., Adams A. 1992. Phylogeny, historical biogeography, and ecology of *Anophryocephalus* spp. (Eucestoda: Tetrabothriidae) among pinnipeds of the Holarctic during the late Tertiary and Pleistocene. Canadian Journal of Zoology. 70: 703—719.
Hoberg E. P., Adams A. 2000. Phylogeny, history and biodiversity: understanding faunal structure and biogeography in the marine realm. Bulletin of the Scandinavian Society of Parasitology. 10: 19—37.
Hoberg E. P., Kutz S. J., Cook J., Galaktionov K. V., Haukisalmi V., Henttonen H., Laaksonen S., Makarikov A., Marcogliese D. J. 2013. Chapter 15. Parasites. In: Meltofte H., Josefson A. B., Payer D. (eds). Arctic Biodiversity Assessment: Status and Trends in Arctic Biodiversity. The conservation of arctic flora and fauna (CAFF), Arctic Council: Akureyri. 420—449. http://www.arcticbiodiversity.is/index.php/the-report/chapters/parasites
Itmies J., Valtonen E. T., Fagerholm H.-P. 1980. *Polymorphus minutus* (Acanthocephala) infestation in eiders and its role as a possible cause of death. Annales Zoologici Fennici. 17: 285—289.
Khokhlova I. G. 1985. Phyllum Acanthocephales (Rudolphi, 1808). In: Helminths of fish-eating birds of the Palearctic region II. Moscow—Prague: Academia. 290—371.

Kostylev N. N. 1922. Sur les Acathocephales de L'Eider (*Somateria mollissima* L.). Parasitology. 14 (3—4): 372—377.
McCoy K. D. 2003. Sympatric speciation in parasites — what is sympatry? TRENDS in Parasitology. 19 (9): 400—404.
McDonald M. E. 1988. Key to Acanthocephala reported in waterfowl. Washington, D. S.: U. S. Fish and Wildlife Service. Resource Publication 173. 45 p.
Moore J. 2002. Parasites and the behavior of animals. Oxford University Press: Oxford, USA. 338 p.
Reiczigel J., Abonyi-Tóth Z., Singer J. 2008. An exact confidence set for two binomial proportions and exact unconditional confidence intervals for the difference and ratio of proportions. Computational Statistics and Data Analysis. 52: 5046—5053.
Skirnisson K. 2015. Association of helminth infections and food consumption in common eiders *Somateria mollissima* in Iceland, Journal of Sea Research. 104: 41—50.
Stock J. H. 1967. A revision of the European species of the *Gammarus locusta*-group (Crustacea, Amphipoda). Zoologische verhandelingen. 90: 1—56.
Storer R. W. 2002. The metazoan parasite fauna of loons (Aves: Gaviiformes), its relationship to the bird's evolutionary history and biology, and a comparison with the parasite fauna of grebes. Miscellaneous Publications. Museum of Zoology, University of Michigan. Ann Arbor. 191: 1—44 .
van Cleave H. J., Rausch R. L. 1951. The acanthocephalan parasites of eider ducks. Proceedings of Helminthological Society of Washington. 18 (1): 81—84.
Waltho C., Coulson J. 2015. The Common Eider. London: T. & A. D. Poyser. 352 p.
Wesenberg-Lund E. 1926. Acanthocephala (Consp. Faun. Groenland). Meddelelser om Grønland. 23 (Suppl): 143—155.
Weslawski J. M. 1994. *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda) from Svalbard and Franz Josef Land. Distribution and density. Sarsia. 79: 145—150.
Weslawski J. M., Stempiewicz L., Galaktionov K. V. 1994. Summer diet of seabirds from Franz Josef Land archipelago. Polar Research. 13: 173—181.

PATTERNS IN CIRCULATION AND TRANSMISSION OF MARINE BIRD PARASITES IN HIGH ARCTIC: A CASE OF ACANTHOCEPHALAN *POLYMORPHUS PHIPPSI* (PALAEACANTHOCEPHALA, POLYMORPHIDAE)

K. V. Galaktionov, G. I. Atrashkevich

Key words: acanthocephalans, parasite transmission, infection flows, parasite specificity, host-switching, Arctic ecosystems, life cycle, marine birds.

SUMMARY

This study, based on the materials on parasitic infection of marine birds and invertebrates in Frantz Josef Land (FJL) collected in 1991—1993, focussed on the acanthocephalan *Polymorphus phippsi*. We identified this parasite, confirmed its species status and analysed its circulation and transmission patterns in high Arctic. The causes of its erroneous identification as *P. minutus* in several studies were also examined. In contrast to *P. minutus*, the transmission of *P. phippsi* is realized in marine coastal ecosystems. Its main intermediate host in the Arctic is the amphipod *Gammarus* (*Lagunogammarus*) *setosus*, common in coastal areas of the shelf zone throughout the Arctic basin. *P. phippsi* population in FJL and the entire European Arctic is on the whole maintained by a single obligate final host, the common eider *Somateria mollissima*. Prevalence (P) of *P. phippsi* in this bird reached 100 %, with the maximal infection intensity (IImax) of 1188 and the mean abundance (MA) of 492.1. Other species of birds found to be infected with *P. phippsi* (Arctic turn, black guillemot, purple sandpiper and several gulls) are facultative and/or eliminative hosts. The most heavily infected birds were Arctic terns (P = 72.7 %, IImax = 227, MA =

= 47.1), which contained single mature acanthocephalans. For one of the FJL regions, infections flows of *P. phippsi* through various host categories were calculated. Involvement of birds unrelated to the common eider into the circulation of *P. phippsi* is facilitated by their feeding character in the Arctic. While coastal crustaceans are abundant, fish food is relatively scarce (polar cod, snailfishes), and so amphipods make up a considerable part of the diet of marine birds in FJL, if not most of it, as for instance in case of Arctic tern. This promotes an easy entry of the larvae of crustaceans-parasitizing helminthes (cestodes and acanthocephalans, including cystacanths *P. phippsi*) into non-specific hosts and opens broad colonization possibilities. Besides acanthocephalans, the phenomenon of non-specific parasitism has been shown for some cestodes circulating in the Arctic coastal ecosystems. Similar conditions for helminths transmission might have formed in marine coastal refugia during the glacial periods of late Pliocene—Pleistocene. According to the Arctic refugium hypothesis of Hoberg and Adams, this promoted parasitic colonization of phylogenetically distant hosts using similar foraging resources. Thus, present-day transmission patterns of helminthes in high Arctic can be, in a way, considered as a model allowing us to witness various stages of helminthes' speciation by host-switching.