

УДК 576.895.121(265+268):591.557.81:595.351.6

**МОРСКИЕ ЖЕЛУДИ *SEMIBALANUS BALANOIDES* (L.)
И *BALANUS CRENATUS* BRUGUIÈRE (BALANIDAE) –
ПРОМЕЖУТОЧНЫЕ ХОЗЯЕВА *FIMBRIARIOIDES INTERMEDIA*
(FUHRMANN, 1913) И ДВУХ ВИДОВ РОДА *MICROSOMACANTHUS*
(CESTODA, HYMENOLEPIDIDAE), ПАЗАРИТОВ МОРСКИХ УТОК
АТЛАНТИЧЕСКОГО СЕКТОРА АРКТИКИ
И СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ**

© 2023 г. К. В. Регель*

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,
Портовая ул., 18, Магадан, 685000 Россия
*e-mail: kire@ibpn.ru

Поступила в редакцию 19.03.2023 г.
После доработки 03.05.2023 г.
Принята к печати 05.05.2023 г.

Исследована зараженность метацестодами баянусов *Semibalanus balanoides* (L., 1767) и *Balanus crenatus* Bruguière, 1789, собранных в Баренцевом и Белом морях в 2020 г., а также в заливе Шелихова Охотского моря в 2021 г. Вскрыты 313 экз. *S. balanoides* с о-ва Кильдин Баренцева моря и единичные *B. crenatus* со створок мидий *Mytilus edulis* из Печорского и Белого морей. Метацестоды *Fimbriarioides intermedia* (Fuhrmann, 1913) обнаружены на о-ве Кильдин у $1.00 \pm 0.6\%$ *S. balanoides* с интенсивностью инвазии (ИИ) 2–5 экз. и, впервые, у одного из двух *B. crenatus* из Печорского моря (ИИ 15 экз.). Там же в обоих *B. crenatus* впервые встречены метацестоды *Microsomacanthus* sp. I (ИИ 13 и 20 экз., средняя длина крючьев хоботка 39.4 ± 0.1 мкм, лезвия 10.7 ± 0.1 мкм). Другой вид *Microsomacanthus* sp. II (ИИ 19 экз., средняя длина крючьев хоботка 45.7 ± 0.1 мкм, лезвия 14.8 ± 0.1 мкм) найден в одном из четырёх *B. crenatus* Кандалакшского залива Белого моря. В заливе Шелихова Охотского моря (сборы 2021) $8.0 \pm 1.4\%$ *S. balanoides* (при $n = 362$) заражены метацестодами *F. intermedia* (ИИ 1–19 экз.). Представлены описания метацестод и рассмотрена таксономическая принадлежность цистицеркоидов *Microsomacanthus* spp.

Ключевые слова: метацестода, *Fimbriarioides intermedia*, *Microsomacanthus*, морские желуды, Balanidae, *Balanus crenatus*, *Semibalanus balanoides*, морские утки, *Somateria mollissima*, *S. spectabilis*, *Clangula hyemalis*

DOI: 10.31857/S0031184723030018, EDN: FTUAKV

Обыкновенные морские желуды *Semibalanus balanoides* (L., 1767) впервые были указаны в роли промежуточных хозяев цестод Белопольской (1953), обнаружившей

у баянусов в заповеднике «Семь Островов» (восточный Мурман) метацестод трёх видов и обозначившей их как цистицеркоиды «а», «б» и «в». В материале доминировали цистицеркоиды «а», отнесенные автором «с большой долей вероятности» к виду *Fimbriarioides intermedia* (Fuhrmann, 1913) (Hymenolepididae) — фоновому паразиту обыкновенной гаги *Somateria mollissima* L. и гаги-гребенушки *S. spectabilis* L. в районе исследования (Белопольская, 1952, 1953). Цистицеркоид «б» встречен единожды и определён автором как личиночная форма вида *Anomotaenia clavigera* (Krabbe, 1869) (Dilepididae), найденного в заповеднике у морского песочника *Calidris maritima* Brünnich и камнешарки *Arenaria interpres* L. Наконец, цистицеркоид «в», обнаруженный в пяти баянусах, не был идентифицирован с каким-либо видом цестод. Однако согласно описанию Белопольской (1953), метацестоды имели сходное с цистицеркоидом «а» строение, а также идентичные форму и длину хоботковых крючьев, но большее их число (14) и более короткий хвостовой придаток.

Успенская (1963), исследуя фауну гельминтов ракообразных восточного Мурмана (в районе Дальних Зеленцов), вновь регистрирует цистицеркоиды «а» как наиболее многочисленные в районе исследования и отмечает колебание зараженности баянусов от 2 до 90% в зависимости от местообитания (Ouspenskaia, 1960; Успенская, 1963). Не достигнув успеха в эксперименте по заражению птенцов неспецифичных хозяев и не имея возможности поставить опыт с гагами, Успенская (1963) осторожно полагает, что морфологические данные всё же позволяют согласиться с мнением Белопольской (1953) о принадлежности цистицеркоидов «а» виду *F. intermedia*.

Идентичные метацестоды обнаружены нами в *S. balanoides* северного побережья Охотского моря, в ареале охотоморской популяции обыкновенной гаги, у которой также паразитирует *F. intermedia* (Атрашкевич и др., 2008; Регель, 2008).

Помимо перечисленных находок, в обыкновенных баянусах на побережье Йоркшира обнаружены метацестоды паразита куликов – дилепидиды *Acanthocirrus retirostris* (Krabbe, 1869), отмеченной в Англии и Ирландии у камнешарки *A. interpres* и чернозобика *Calidris alpina* L. (Williams et al., 1981).

В августе 2020 г. представилась возможность проверить уровень зараженности баянусов *S. balanoides* баренцевоморского побережья Кольского полуострова на свежем материале, собранном П.П. Стрелковым на о-ве Кильдин. Одновременно с обыкновенными баянусами были переданы для просмотра единичные особи зубчатых баянусов *Balanus crenatus* Bruguière на створках мидий *Mytilus edulis* L. из Печорского и Белого морей. Наконец, в августе 2021 г. мной собраны и исследованы свежие выборки баянусов из залива Шелихова Охотского моря – основного района обитания охотоморской популяции обыкновенной гаги.

В статье представлены результаты исследования зараженности баянусов из перечисленных мест сборов 2020 и 2021 годов из Белого, Баренцева и Охотского морей. Для последнего региона уточнены полученные ранее данные 2006–2007 г. Приведены иллюстрированные описания трёх обнаруженных видов метацестод, а также инвазионных яиц *Fimbriarioides intermedia*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сборы баянусов

Баренцевоморская выборка: более 300 экз. *Semibalanus balanoides* собраны в бухте Могильной о-ва Кильдин (69.320639° N, 34.327389° E) П.П. Стрелковым в августе 2020 г. Живой материал (камни, обросшие баянусами) доставили в Санкт-Петербург, поместили в аквариум факультета географии СПбГУ и содержали при 10°C. Половина выборки исследована *in vivo* в сентябре 2020, вторая – была заморожена и вскрыта в январе 2021 г.

Печорская выборка: единичные экземпляры *B. crenatus* (2 зрелых и 5 молодых) сняты с двух створок мидий, содержавшихся в том же аквариуме (см. выше), и исследованы *in vivo* в сентябре 2020 г. Мидии добыты в августе 2020 г. в Хайпудырской губе (68.714167°N, 59.716944°E) с глубины 5 м (тралом Сигсби) в период работы экспедиции БС ЗИН РАН на судне «Профессор Владимир Кузнецов», собраны А.А. Мирлобовым.

Беломорская выборка: 4 зрелые и 5 мелких особей *B. crenatus* сняты с двух замороженных мидий, собранных В.М. Хайтовым 23.08.2020 на берегу Кандакшского залива в окрестностях пос. Лувеньга (67.096667° N, 32.713556° E). Вскрыты в январе 2021 г.

Охотоморские выборки *S. balanoides*: 166 баянусов из залива Кекурный (59.144053° N, 154.354194° E) из сбора 2006 г.; 220 – из бухты Астрономическая (59.152722° N, 153.320372° E) залива Бабушкина, из сборов 2006–2007 г.¹; и более 350 баянусов, собранных в августе 2021 г. на рифах Наяханской губы залива Шелихова, восточнее пос. Эвенск (61.864961° N, 159.402856° E).

Вскрытие баянусов

Отделив скальпелем известковый домик рачка от субстрата (и удалив у *B. crenatus* известковое основание), захватывали пинцетом основание пучка ножек и извлекали тело рачка из мантийной полости. Тело помещали между двумя предметными стёклами и исследовали компрессорно под бинокуляром МБИ-10. При обнаружении метацестод их измеряли и фотографировали, используя микроскопы (Leica DMLS, AxioImager 1D), после чего помещали на препарат в просветляющую среду (поливинил²). Часть метацестод зафиксирована 96° спиртом или глютаральдегидом для дальнейших исследований.

Просмотр коллекций цестод морских уток Белого, Печорского и Охотского морей

В дополнение к характеристике *F. intermedia* приведены описания хоботковых крючьев и инвазионных яиц по материалу от *S. mollissima*, добытой 27.07.2007 в бухте Внутренняя Ямской губы Охотского моря. Зрелые цестоды обнаружены также в материале, собранном К.В. Галактионовым от гаги-гребенушки 2.08.2010 у о-ва Долгий в Печорском море и А. Виноградовой от обыкновенной гаги с о-ва Средний Белого моря в августе 2019.

Для уточнения видового состава цестод рода *Microsomacanthus*, паразитирующих у морских уток Белого и Печорского морей, помимо литературных источников, просмотрены коллекции цестод³ морянки *Clangula hyemalis* L. (собрана в 50–60-х годах на Белом море В.Г. Кулачковой); обыкновенной гаги и гаги-гребенушки (собраны на Белом и Печорском морях В.В. Куклиным в 2007 и К.В. Галактионовым в 2010 г.).

Все измерения приведены в микрометрах, если не указано иначе.

¹ Первые результаты исследования этих сборов были представлены ранее (Регель, 2008). Здесь они дополнены результатами вскрытия размороженных баянусов из сбора 2007 г.

² Поливиниловый спирт (ПС) – 2 г, ацетон – 7 мл, молочная кислота – 5 мл, глицерин – 5 мл, дистиллированная вода – 10–20 мл. Смесь нагревается на водяной бане до полного растворения гранул ПС.

³ Хранятся в лаборатории паразитических червей ЗИН РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Метацестоды баянусов

В обыкновенных баянусах *S. balanoides* из Баренцева и Охотского морей обнаружены метацестоды только одного вида – *Fimbriarioides intermedia* (рис. 1, 2). Показатели их заражённости представлены в табл. 1, в том числе: экстенсивность инвазии (ЭИ), интенсивность инвазии (ИИ), индекс обилия (ИО).

Таблица 1. Зараженность баянусов *Semibalanus balanoides* метацестодами *Fimbriarioides intermedia* в Баренцевом и Охотском морях

Table 1. Metacestode *Fimbriarioides intermedia* infestation of *Semibalanus balanoides*, collected in the Barents Sea and in the Sea of Okhotsk

Место, дата сбора	Вскрыто баянусов, экз.	ЭИ%	ИИ, экз.	ИО, экз.
Баренцево море:				
О-в Кильдин, август 2020	313	1.0 ± 0.6	2–5	0.03
Охотское море:				
Залив Кекурный, июль 2006	166	2.4 ± 1.2	1–2	0.04
Бухта Астрономическая, июль 2006	50	4.0 ± 2.8	2–12	0.28
Бухта Астрономическая, август 2007	170	3.5 ± 1.4	1–3	0.06
Гижигинская губа, август 2021	362	8.0 ± 1.4	1–19	0.49

Первые вскрытия единичных зубчатых баянусов *B. crenatus* из Печорского и Белого морей дали иной результат. В них (помимо метацестод *F. intermedia*) впервые обнаружены цистицеркоиды двух видов рода *Microsomacanthus*. Первый из них – *Microsomacanthus* sp. I (рис. 3) – найден в Хайпудырской губе Печорского моря у двух зрелых экземпляров *B. crenatus* с ИИ 13 и 20 экз. При этом один из этих баянусов был совместно заражён 15 экз. *F. intermedia*. Напротив, лишь в одном зубчатом баянусе из Кандалакшского залива Белого моря, вскрытом после размораживания, найдено 19 метацестод другого вида – *Microsomacanthus* sp. II (рис. 4).

Часть препаратов с метацестодами из баянусов Белого, Печорского и Охотского морей передана на хранение в лабораторию паразитических червей ЗИН РАН.

Fimbriarioides intermedia (рис. 1, 2). В исследованном материале ИИ баянусов *S. balanoides* варьирует от 2 до 5 в сборах с о-ва Кильдин и от 1 до 19 – из Охотского моря. Также относительно высока ИИ баянуса *B. crenatus*, заражённого совместно метацестодами *Microsomacanthus* sp. I (13) и *F. intermedia* (15). Интенсивное заражение баянусов обусловлено удобной упаковкой яиц *F. intermedia*, которые выходят из зрелых маточных проглотид в виде цепочек из 10–30 округлых яиц (рис. 1а). Средний размер наружной оболочки фиксированных спиртом яиц $92.3 \pm 2.0 \times 68.9 \pm$

1.3, зернистой оболочки $55.4 \pm 2.4 \times 44.2 \pm 2.0$, эмбриофора $41.2 \pm 1.2 \times 32.4 \pm 0.6$, онкосферы $33.3 \pm 1.1 \times 26.9 \pm 1.1$. Длина эмбриональных крючьев 14–15.

Характеристика метацестод *F. intermedia* в основном дана по материалу 2021 г. от *S. balanoides* из Наяханской губы Охотского моря. В виде дополнения, в конце описания, приведены некоторые параметры цистицеркоидов *F. intermedia* от обыкновенных баянусов о-ва Кильдин Баренцева моря и от нового хозяина – зубчатого баянуса из Хайпудырской губы Печорского моря.

В выборке 2021 г. обнаружены преимущественно полностью сформированные метацестоды. Лишь в двух баянусах найдены ранние стадии морфогенеза (от стадии формирования первичной полости до раннего сколексогенеза), очевидно принадлежащие обсуждаемому виду, т.к. такое строение наружных оболочек (экзоцисты и капсулы) выявлено только у метацестод *F. intermedia*. При этом другие виды метацестод в исследованных выборках *S. balanoides* из Охотского моря не обнаружены.

Диаметр метацестод на стадии первичной полости 117 и 150; размер одной на стадии дифференциации 168×150 , на стадии раннего сколексогенеза – от 185×189 до 225×235 (рис. 1б–1в). Также дважды, наряду со сформированными, найдены единичные особи на стадии позднего сколексогенеза и начала инвагинации, их размер варьирует от 209×227 до 270×308 (рис. 1г–1д). Морфогенез метацестод *F. intermedia* проходит по характерному для представителей рода *Fimbriaria* типу «циклоцерк» (Котельников, 1971), при котором линейный рост тела цистицеркоида, ограниченный наружной неклеточной оболочкой (экзоцистой), идёт циклично (рис. 1в–1д). Обычно метацестоды локализуются на стенке средней кишки рачка (рис. 2а) и очень редко встречаются в области пищеварительных желёз или на семенниках. Вокруг метацестод формируется капсула, образованная клеточными элементами хозяина (рис. 1б–1д, 2б). Толщина стенки капсулы достигает 35–68. Размер метацестод без учёта капсулы варьирует в широких пределах. У наиболее крупных особей, при низкой ИИ 1–2 экз. размер наружной цисты достигал 426×417 и 443×386 . Пределы размера экзоцисты при ИИ более 10 экз. колеблются от 273×174 до 372×350 , в среднем $312.2 \pm 7.3 \times 268.6 \pm 7.8$ при $n = 34$. Различия в объёмах метацестод обусловлены степенью развития хвостового придатка, который, оплетая эндоцисту, у крупных особей может занимать до 2/3 полости (объёма) наружной цисты. При механическом разрушении капсулы и толстостенной (3–4) экзоцисты (рис. 2з) иногда удавалось извлечь цистицеркоид с неповреждённым хвостовым придатком длиной до 2.8 мм и толщиной 17–130 (рис. 2в). Размер внутренней цисты (эндоцисты) варьирует не столь широко – от 173×169 до 247×202 , в среднем $218.3 \pm 2.8 \times 184.7 \pm 2.0$ ($n = 43$) (рис. 2в, 2г).

Общая толщина стенки эндоцисты, состоящей из пяти слоев, 7.0–15.0, толщина пристеночной части шейки 5–10, ширина сколекса 87–138 (средняя 115.1 ± 2.6 , $n = 30$), размер присосок 49–58 \times 45–53. Хоботковых крючьев 10, их длина 23.0–25.5⁴, лезвия 5.5–7.0, корневого отростка 3.5–4.0, в среднем 24.5 ± 0.07 , 6.6 ± 0.05 и 4.0 ± 0.01 ($n = 78$), соответственно (рис. 2д).

⁴ Крючья хоботка ленточной стадии *F. intermedia* изучены у двух комплектных половозрелых цестод: длина крючьев 22.0–24.5, лезвия 6.0–7.0, корневого отростка 3.5–4.0 (рис. 2е).

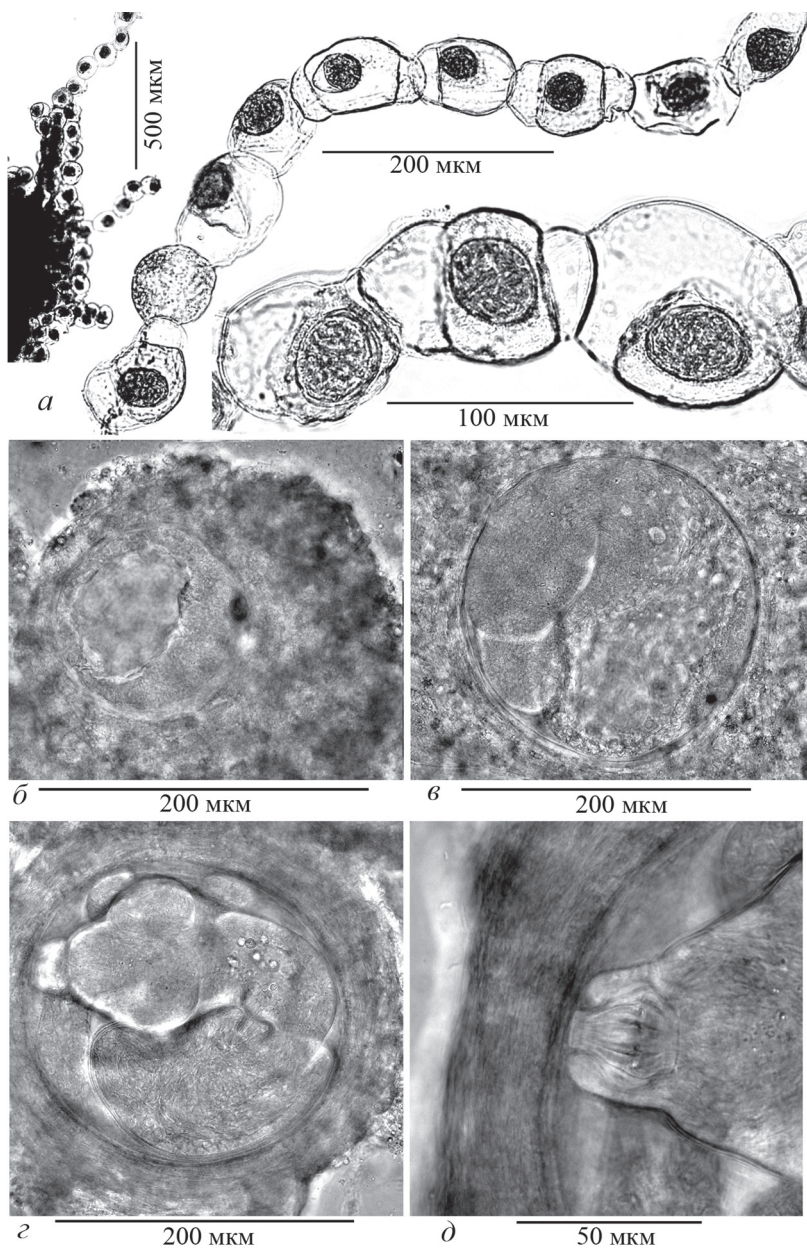


Рисунок 1. Яйца *Fimbriarioides intermedia* и некоторые стадии постэмбрионального развития вида из спонтанно заражённых баянусов *Semibalanus balanoides*: а – цепочки яиц; б – первичная полость; в – дифференциация (дефинитивного отдела и церкомера); з – поздний сколекогенез; д – хоботок не полностью втянут, крючья ещё не инвертированы.

Figure 1. The eggs of *Fimbriarioides intermedia* and several stages of postembryonal development of this species from spontaneously infected *Semibalanus balanoides*: а – chain of eggs; б – primary lacuna; в – differentiation (on the definitive part and cercomer); з – late stage of scolex development; д – proboscis not fully retracted, rostellar hooks not yet inverted.

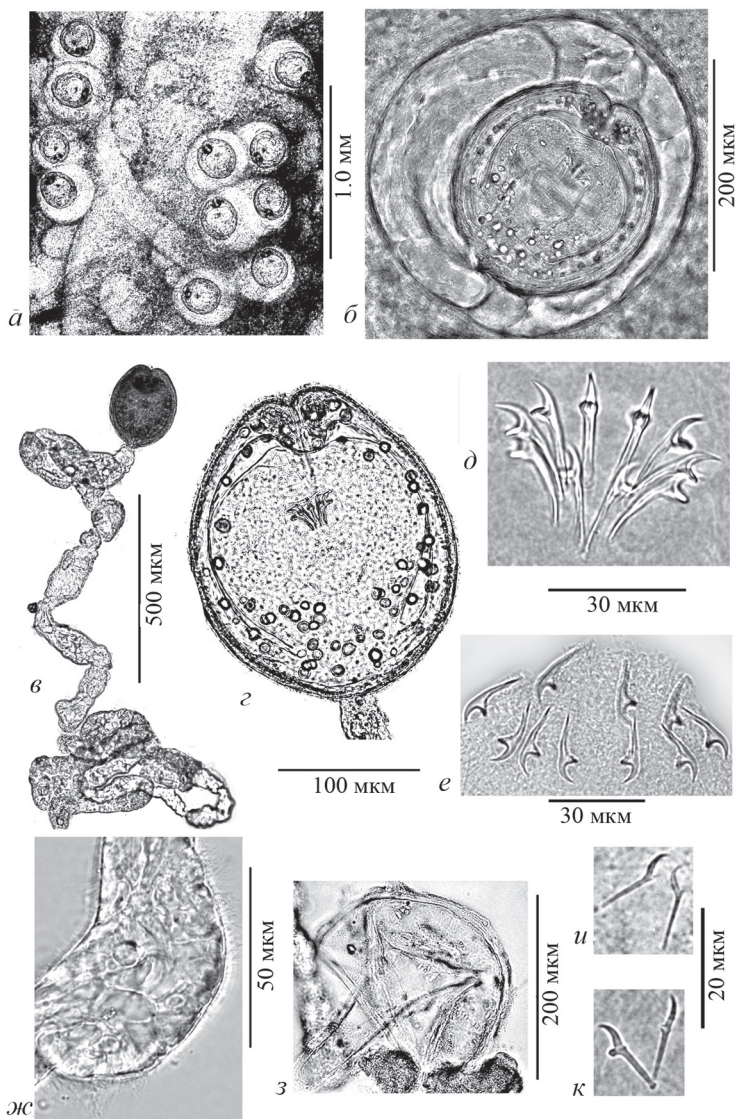


Рисунок 2. Сформированные метацестоды и хоботковые крючья комплектной зрелой цестоды *Fimbriarioides intermedia*: *a* – участок кишки баянуса с метацестодами; *б* – одна из них; *в* – цистицеркоид, извлечённый из капсулы и экзоцисты; *з* – эндоциста; *д* – венчик хоботковых крючьев метацестоды; *е* – хоботок с крючьями зрелой цестоды; *ж* – длинные микроворсинки на хвостовом придатке; *з* – толстостенная экзоциста после извлечения цистицеркоида; *и* – средняя и *к* – латеральная пары эмбриональных крючьев.

Figure 2. Fully development metacestodes and rostellar hooks of complete (whole) gravid cestode *Fimbriarioides intermedia*: *a* – part of the balanus intestine with metacestodes; *б* – one of them; *в* – cysticeroid extracted from capsule and exocyst; *з* – endocyst; *д* – coronas (corollas) of metacestode rostellar hooks; *е* – rostellum of complete gravid cestode with hooks; *ж* – long microvilli on the caudal appendage; *з* – thick-walled exocyst after cysticeroid extraction; *и* – middle and *к* – lateral pairs of embryonic hooks.

На хвостовом придатке цистицеркоидов, извлеченных из капсул и экзоцист, отмечен густой покров из микроворсинок длиной 6–7 (рис. 2ж). Эмбриональные крючья обычно расположены на хвостовом придатке, очень редко единичные крючья проникают в фиброзно-паренхиматозный слой стенки цисты. Варьируют длина (14–16) и форма эмбриональных крючьев разных пар (рис. 2и, 2к).

Ниже дано краткое дополнение к описанию цистицеркоидов *F. intermedia* по материалу от обыкновенных баянусов о-ва Кильдин и от зубчатого баянуса Хайпудырской губы.

Параметры метацестод *F. intermedia* от обыкновенного баянуса *S. balanoides* с о-ва Кильдин близки приведенным выше: средний размер экзоцисты (при ИИ 3–5 и $n = 7$) – $292.0 \pm 7.9 \times 274.6 \pm 6.2$, эндоцисты – $213.9 \pm 6.4 \times 186.4 \pm 6.9$, длина крючьев хоботка 23.0–25.0, лезвия 6.0–7.0, корневого отростка 4.0. Метацестоды из баянуса *B. crenatus* были лишены капсул (лишь у одной сохранились следы экзоцисты), и их цистицеркоиды заметно мельче, чем в типичном хозяине – *S. balanoides*. Размер эндоцисты в поливиниле колеблется от 143×120 до 208×175 , в среднем $160.8 \pm 6.7 \times 139.9 \pm 5.5$, при $n = 12$. Хвостовые придатки относительно короткие, не более чем в 3–4 раза длиннее цисты. Длина крючьев хоботка 21.0–25.0 (в среднем 22.9 ± 0.4 , при $n = 15$), лезвия 6.0–6.5 (6.0 ± 0.03), корневого отростка 3.5–4.5 (4.0 ± 0.09). Длина эмбриональных крючьев 14–16, у большинства метацестод часть крючьев смещена в стенку цисты.

Microsomacanthus sp. I (рис. 3). При вскрытии баянусов *B. crenatus* из Печорского моря большая часть цистицеркоидов выпала из тонких неклеточных оболочек (экзоцист) и только часть из них сохранила хвостовые придатки (рис. 3а–3в). Лишь 5 метацестод, прикрепленных к кишке баянуса, сохранили экзоцисты (этот материал зафиксирован в глутаре для морфологических исследований). Размер цисты живых (рис. 3а, 3б) и заключенных в поливинил (рис. 3в) цистицеркоидов варьирует от 250×235 до 300×240 (в среднем $273.6 \pm 4.6 \times 239.2 \pm 1.9$, $n = 10$). Общая толщина пяти слоёв стенки цисты 9–18, пристеночной части шейки 13–20 (рис. 3г). Ширина свободной части шейки 85–137. Диаметр сколекса 170–189, размер присосок 75–98 × 60–74. Диаметр втянутого хоботка 65–76. На хоботке 10 диорхойдных крючьев длиной 38–41 (в среднем 39.4 ± 0.11 , $n = 33$), лезвие около $\frac{1}{4}$ длины крючка 9.5–11 (10.7 ± 0.06) (рис. 3д). Длина хвостового придатка 235–430, толщина от 28 до 111. Длина эмбриональных крючьев 15–16.5 (рис. 3е), часть крючьев обычно смещена в фиброзно-паренхиматозный слой стенки цисты (рис. 3ж).

Microsomacanthus sp. II (рис. 4). При вскрытии размороженных баянусов *B. crenatus* Кандалакшского залива из тела одного рачка выпали 10 сформированных метацестод с частично утерянными хвостовыми придатками (рис. 4а) и 2 не завершивших морфогенез цистицеркоида (рис. 4б). Несколько метацестод, прикрепленных к кишке рачка (5 сформированных и 2 не завершившие развитие), были сначала зафиксированы спиртом, а затем также заключены в поливинил (их параметры приведены ниже в круглых скобках). У не завершивших развитие (инвагинацию)

метацестод, возможно, в результате замораживания, произошла деформация цист, а с выдвинутых хоботков были утеряны крючья (рис. 4б). Размер асимметричных цист 265×170 и 300×172 (265×138 и 317×193). Внутри одной из них сохранились уродливые хоботковые крючья, сходные с группой мелких крючков, обнаруженных и описанных ниже у одной из сформированных метацестод. Размер цисты последних варьировал у 10 нефиксированных особей от 294×243 до 347×294 , средняя длина цисты 313.7 ± 5.0 , ширина – 269.5 ± 5.4 (у 5 цист после фиксации – 300 ± 8.4 и 261 ± 6.5 , соответственно). Ширина хвостового придатка – от 85 до 153. Просмотр деталей внутреннего строения метацестод стал возможным только после просветления их в поливиниле (рис. 4в–4з). Средняя толщина стенки цисты, состоящей из пяти слоёв, 18.3 ± 0.8 , пристеночной части шейки – 26.1 ± 1.8 (рис. 4в, 4д). Диаметр сколекса варьировал от 151 до 201, в среднем 169.5 ± 5.2 . Хоботок вооружён 10 крючьями диорхойдного типа длиной 44.0–49.5 (в среднем 45.7 ± 0.5 , $n = 67$), длина лезвия – 14.0–16.0 (14.8 ± 0.07) (рис. 4в, 4з). Одна из полностью сформированных метацестод имела две группы уродливых крючьев хоботка, одна из которых включала более 10 крючков длиной 20–22 мкм, а вторая – 3–4 S-образных крючка длиной 33–37 (рис. 4е, 4ж). Эмбриональные крючья локализовались как в остатках хвостового придатка, так и во внутреннем слое стенки цисты, варьировали длина (15–18) и форма крючьев разных пар (рис. 4з).

***Microsomacanthus* spp. морских уток Белого и Баренцева морей**

Для предварительного определения видовой принадлежности метацестод рода *Microsomacanthus* проведено сравнение параметров хоботковых крючьев найденных цистицеркоидов и цестод, паразитирующих у гаг и других морских уток Белого, Баренцева морей и сопредельных акваторий приатлантического сектора Арктики.

Согласно литературным и собственным данным, в фауне цестод обыкновенной гаги этих морей род *Microsomacanthus* представлен 7 видами: *M. microsoma* (Creplin, 1829); *M. diorchis* (Fuhrmann, 1913); *Microsomacanthus* sp. (syn. *M. ductilis* sensu Galkin et al., 1997); *M. jaegerskioeldi* (Fuhrmann, 1913); *M. parasobolevi* Regel, 2005; *M. polystictae* Regel, 1988 и *M. somateriae* Ryzhikov, 1965 (Белопольская, 1952; Галактионов и др., 1997; Галкин, 1997; Галкин и др., 1999; Галкин, Регель, 2010; Куклина, Куклин, 2019; Кулачкова, 1958; Регель, 2019; Galkin et al., 2005, 2006, 2008). Из них у гаг Белого моря доминируют *M. diorchis* и *M. microsoma* (Кулачкова, 1958, 1979). При этом у взрослых гаг в период весеннего прилёта особо отмечена сильная заражённость видом *M. microsoma* (Кулачкова, 1958). Это подтверждают и оригинальные данные – результаты определения фиксаций цестод рода *Microsomacanthus* от 6 взрослых *S. mollissima*, добытых на Белом море в начале июня 2007. Все 6 гаг были инвазированы *M. microsoma*, а 4 из них ещё двумя видами (*M. diorchis* и *M. jaegerskioeldi*). Из этих трёх видов (а также из остальных перечисленных выше) *M. microsoma* имеет наиболее близкие параметры хоботковых крючьев (длина крючка 45–50/длина лезвия 14–15) к представленной выше характеристике метацестод *Microsomacanthus* sp. II.

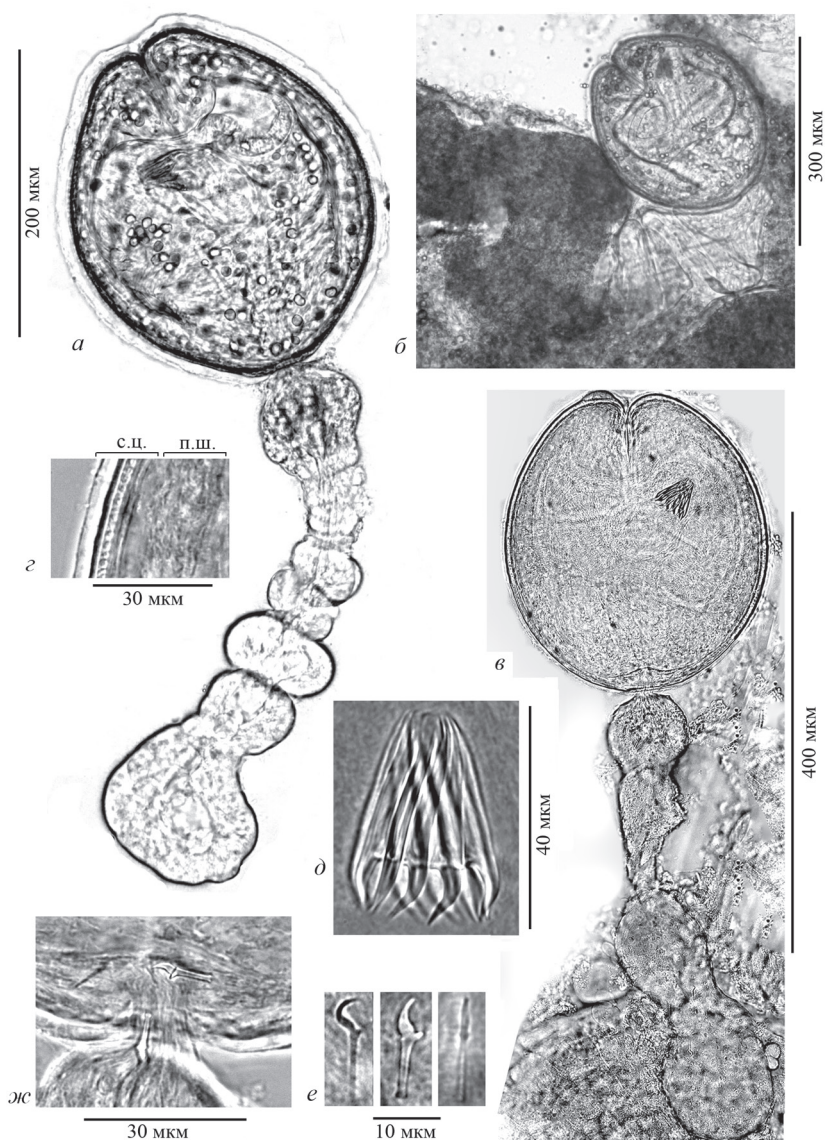


Рисунок 3. Полностью сформированные метацисты *Microsomacanthus* sp. I: *a* – цистицеркоид, извлечённый из тканей *Balanus crenatus*; *б* – цистицеркоид с плотно прилегающим хвостовым придатком в тканях баянуса; *в* – он же, после просветления в поливиниле; *г* – стенка цисты (с.ц.) и пристеночная (окружающая сколек) часть шейки (п.ш.); *д* – хоботковые крючья; *е* – эмбриональные крючья; *ж* – они часто проникают из хвоста в фиброзный слой цисты.

Figure 3. Fully-formed metacercodes *Microsomacanthus* sp. I: *a* – cysticercoid extracted from the tissues of *Balanus crenatus*; *б* – cysticercoid with a tightly adjacent tail appendix in the tissues of balanus; *в* – the same, after enlightenment in polyvinyl; *г* – the cyst wall (с.ц.) and the exfoliated (surrounding scolex) part of neck (п.ш.); *д* – rostellar hooks; *е* – embryonic hooks; *ж* – they often penetrate from the tail into the fibrous layer of cysts.

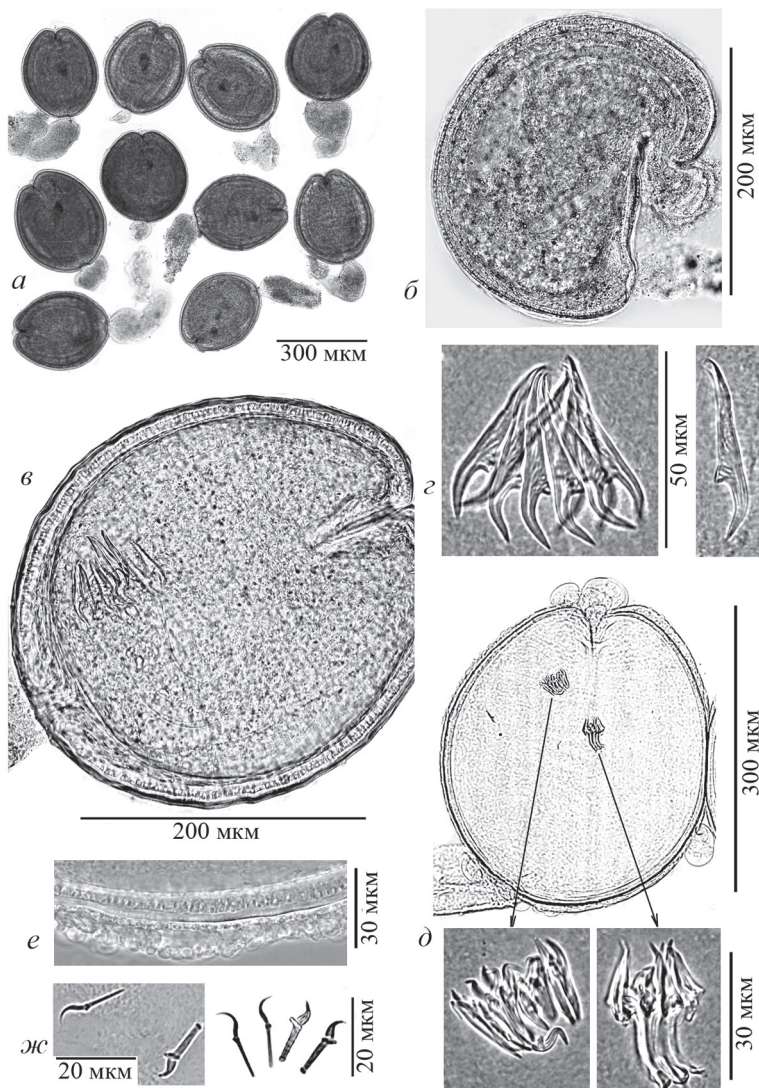


Рисунок 4. Метацисты *Microsomacanthus* sp. II из размороженных *Balanus crenatus*:
 а – полностью сформированные метацисты, частично или полностью потерявшие хвостовые придатки; б – деформированная циста не завершившей инвагинацию метацисты (утрачены крючья хоботка, выдвинутого из устья цисты); в – циста через 3 часа после просветления в поливиниле; г – хоботковые крючья; д – цистицеркоид с тератологией крючьев хоботка; е – стенка цисты с разбухшей (расслоившейся) наружной оболочкой; ж – эмбриональные крючья.

Figure 4. Metacystodes *Microsomacanthus* sp. II from defrosted *Balanus crenatus*:
 а – fully-formed cysticercoids that partially or completely lost tail appendages; б – misshapen cyst of metacystodes that did not completely invaginated (hooks of the proboscis protruding from the cyst aperture are lost); в – cysticercoid after 3 hours enlightenment in polyvinyl; г – rostellar hooks; д – cysticercoid with rostellar hooks teratology; е – cyst wall with an outer layer swollen (exfoliated, stratified); ж – embryonic hooks.

Предварительное изучение коллекции цестод морянки *Clangula hyemalis* L. Белого моря показало наличие в ней 8 видов рода *Microsomacanthus* (доминируют среди них 4 вида, помеченные звездочками*): *M. microsoma*; *M. abortiva* (Linstow, 1904); *M. jaegerskioeldi**; *M. mica* Regel, 1988; *M. polystictae* Regel, 1988*; *M. sobolevi* Spassky et Jurpalova, 1964*; *M. tuvensis* Spasskaja et Spassky, 1961 и *Microsomacanthus* sp.*. Из перечисленных видов три (доминирующих) имеют близкие параметры хоботковых крючьев к таковым метацестод *Microsomacanthus* sp. I: *M. polystictae* (38–42/11–12), *M. sobolevi* (39–42/10–12) и *Microsomacanthus* sp. (40–43/11–12).

ОБСУЖДЕНИЕ

Определение видовой принадлежности метацестод из спонтанно заражённых промежуточных хозяев возможно лишь при наличии уникальных по размеру и форме хоботковых крючьев цестод. В данной работе мы вынуждены идти более сложным путём: идентификация метацестод опирается на знание видового разнообразия цестод гаг и других морских уток исследуемой территории, а также особенностей их питания.

Как уже отмечено во введении, у баянусов *S. balanoides* неоднократно регистрировали спонтанную инвазию цистицеркоидами «а», отнесёнными «с большой долей вероятности» к виду *Fimbriarioides intermedia* (Белопольская, 1953; Ouspenskaia, 1960; Успенская, 1963). Кроме того, можно полагать, что цистицеркоиды «в», имевшие, согласно описанию Белопольской (1953), сходное с цистицеркоидом «а» строение, но большее число хоботковых крючьев (14) и более короткий хвостовой придаток, также принадлежат виду *F. intermedia*. Увеличение числа хоботковых крючьев цистицеркоидов «в» выглядит тератологией – удвоение нескольких (2–5) крючьев в венчике, в норме имеющем 10 крючьев, отмечалось как уродство у ювенильных *Fimbriaria* sp. А длина хвостового придатка метацестод сильно варьирует и обычно зависит от интенсивности инвазии промежуточного хозяина. В нашем материале у метацестод *F. intermedia* не отмечено «дубликации» крючьев хоботка.

Напомним, что ленточная стадия *F. intermedia* (Fuhrmann, 1913) была описана от обыкновенной гаги Исландии по материалу без сколексов. Белопольская (1952) впервые дополнила характеристику вида описанием сколекса от комплектных цестод, указав количество (10) и длину хоботковых крючьев (25.0), а рисунок опубликовала одновременно с описанием цистицеркоида «а» (Белопольская, 1953, рис. 1в, 1г). Идентичную длину хоботковых крючьев (24–25) цистицеркоида «а» и рисунок крючка привела Успенская (Ouspenskaia, 1960, fig.17,3; 1963, рис. 19,3). Шиллер также нашёл комплектные цестод в материале от тихоокеанского подвида обыкновенной гаги (*S. mollissima v-nigrum*) и гаги-гребенушки на Аляске и описал сколексы *F. intermedia* и хоботковые крючья сходной формы, длиной 22.0 (Schiller, 1955, Plate I, fig. 11, 12). Приведённые авторами рисунки хоботковых крючьев взрослых цестод *F. intermedia* и метацестод из баянусов дают представление о длине лезвия (около 1/4 длины

крючка) и корневого отростка (около 1/6 длины крючка). В нашем материале (от охотморской гаги) длина крючьев *F. intermedia* варьирует в пределах 22.0–24.5, лезвия 6.0–7.0, корневого отростка 3.5–4.0 (рис. 2e).

Итак, в подтверждение видовой принадлежности метацестод из баянусов к виду *F. intermedia* можно предъявить, во-первых, идентичные характеристики хоботковых и эмбриональных крючьев метацестод и взрослых цестод. Во-вторых, именно этот вид доминирует у обыкновенных гаг и гаг-гребенушек в заповеднике «Семь Островов» (Белопольская, 1952), а также у взрослых обыкновенных гаг в Кандалакшском заповеднике в период весеннего прилёта (Кулачкова, 1958). В последнем районе у погибшего летом самца гаги отмечена гиперинвазия цестодами, в т.ч. видом *F. intermedia* (ИИ = 1466); значительно слабее заражены этим паразитом нелётные птенцы – 2 из 14 с ИИ не более 2 (Кулачкова, 1979). Всё это обусловлено возрастными различиями рациона. Известно, что у взрослых гаг исключительно важную роль в питании играют бентосные моллюски, прежде всего – мидии (Бианки и др., 1979; Гаврило, Стрём, 2015; Мокиевский и др., 2012; Татаринкова и др., 1979; Шкляревич, Фомина, 2012; Skirnisson, 2016). Важно при этом, что мидии нередко служат субстратом для поселения баянусов и, таким образом, могут выполнять роль пассивных передатчиков инвазионных метацестод. Интересно, что самих баянусов очень редко отмечают в списках кормовых объектов гаг Белого и Баренцева морей (Бианки и др., 1979; Шкляревич, Фомина, 2012).

В результате, учитывая приведённые выше доводы, мы без сомнений относим обсуждаемых метацестод к виду *Fimbriarioides intermedia* и считаем морских усоногих раков *Balanus* spp. его облигатными промежуточными хозяевами.

Здесь следует вспомнить, что ранее в литературе были представлены альтернативные сведения о жизненном цикле *F. intermedia*, надолго связавшие его постэмбриональное развитие с пресноводными циклопидами и остракодами (Jarecka, 1958, 1961). До настоящего времени именно пресноводные рачки упоминались в сводках как основные промежуточные хозяева *F. intermedia* (Спаская, 1966; McDonald, 1969 и др.), хотя это трудно сопоставить с экологией его облигатного дефинитивного хозяина – обыкновенной гаги, которая ведет исключительно морской образ жизни на большей части своего ареала. Ныне уже установлено (Максимова, 1989), что *F. intermedia* ошибочно регистрировали у различных видов птиц в континентальных зонах Евразии (Wiśniewski, 1958; Спаская, 1966; Максимова, 1976 и др.). Основную роль в этом сыграла работа Ярецкой (Jarecka, 1958, p. 88), в которой автор определила как “*Fimbriarioides intermedia*” цестоду от белоглазого нырка *Aythya nyroca* (Güldenstädt) (определила с некоторым сомнением – “this identification is not, however, absolutly certain”). К сожалению, Ярецкая (Jarecka, 1958, p. 89) не привела подробного описания найденной цестоды, а лишь дифференцировала её от *Fimbriaria fasciolaris* (Pallas, 1781) «на основании различий анатомической

структуры» и, главное, по наличию одиночных яиц⁵. Успешно проведя эксперименты по заражению пресноводных циклопов и остракод яйцами обоих видов, Ярецкая (Jarecka, 1958, с. 90) отметила лишь различия формы и числа(!) хоботковых крючьев их цистицеркоидов, описав у “*F. intermedia*” 10 крючьев длиной 0.02 мм, с чуть более длинным (0.011 мм) лезвием, чем у *F. fasciolaris*. При этом у метацестод *F. fasciolaris* автор указывает меньшее число крючьев (обычно 8, изредка 6!), хотя в диагнозе подсемейства Fimbriariinae Wolffhügel, 1900, типовым родом которого избран род *Fimbriaria* Froelich, 1802, приведен безальтернативный признак – одинарная корона из 10 крючьев (Czaplinski, Vaucher, 1994). Здесь следует ещё особо отметить, что описанные Ярецкой параметры крючьев “*F. intermedia*” (с индексом лезвия более 50%) отличаются от таковых не только взрослых цестод и метацестод *F. intermedia* (индекс варьирует в пределах 27–31%), но не известны пока и у других фимбриариин.

Наконец, зрелые яйца *F. intermedia*, также как *F. fasciolaris*, объединены в цепочки, но имеют форму чётков. А одиночные яйца характерны для нескольких видов рода *Fimbriaria* (*F. amurensis* Kotelnikov, 1960; *F. kubanica* Kotelnikov, 1965; *F. czaplinski* Grytner-Ziecina, 1994) и описаны у *Fimbriarioides tadornae* Maksimova, 1976. Повторяя диагноз *F. tadornae* и описывая новый вид *F. spasskajae* от красноносового нырка *Aythya ferina* L. Казахстана, Максимова (1989) свела к этим видам в синонимы “*F. intermedia*” по собственным материалам от нырковых уток Казахстана и материалам коллег из сопредельных регионов. Личиночное развитие *F. tadornae* связано с обитателями солёных (и гиперсолёных) озёр – жаброногими рачками *Artemia salina* (Максимова, 1976, 1989) и *Artemia* spp. (Vasileva et al., 2009). При этом, по мнению Максимовой (1976), у “*F. intermedia*” (синоним *F. spasskajae*) от нырков Казахстана предполагается пресноводный промежуточный хозяин, т.к. нырки предпочитают пресноводные биотопы, и эксперимент по заражению *A. salina* яйцами *F. spasskajae* не увенчался успехом. Таким образом, жизненный цикл *F. spasskajae*, вероятно, проходит с участием пресноводных ракообразных в качестве промежуточных хозяев (Максимова, 1989). Следовательно, не исключая возможность паразитирования у нырков озера Друзно в Польше какого-то неизвестного вида *Fimbriarioides* с «пресноводным жизненным циклом», вопрос о таксономической принадлежности “*F. intermedia*” sensu Jarecka, 1958 оставляем открытым.

Результаты настоящей работы показывают возможные пути циркуляции в морских экосистемах некоторых видов цестод морских уток, в питании которых большую долю составляют мидии с их эпибионтами – баянусами. В нашем материале, именно в снятых с раковин мидий зубчатых баянусах, впервые найдены метацестоды *Microsomacanthus* spp. Несомненно, эти цестоды, также как *F. intermedia*, заражают

⁵ В результате этот признак был включён в последний диагноз рода *Fimbriarioides*: “Oncospheres with spherical outer envelope, leave uterus singly” (Czaplinski, Vaucher, 1994, p. 609).

бальянусов независимо от вида субстрата, но паразитирование в рачках, поселившихся на излюбленном кормовом объекте гаг и других морских уток – на мидиях, явно облегчает путь паразита к дефинитивному хозяину.

Предварительное определение метацестод рода *Microsomacanthus*, обнаруженных у бальянусов *B. crenatus*, основано не только на морфологической характеристике, но и на данных о видовом разнообразии цестод нырковых уток Белого и Баренцева морей. К сожалению, параметры хоботковых крючьев метацестод *Microsomacanthus* sp. I близки таковым сразу трёх видов (*M. polystictae*, *M. sobolevi* и *Microsomacanthus* sp.), встреченных у морянок Белого моря. *M. polystictae* описан от сибирской гаги *Polysticta stelleri* (Pall.) западной Чукотки, обнаружен там же у морянок (наши новые данные) и зарегистрирован у обыкновенной гаги Исландии (Skirnisson, 2016). *M. sobolevi* – редкий паразит морянок арктического побережья Азии, встречен у единичных взрослых птиц на Чукотке (Спасский, Юрпалова, 1966; Регель, 2001) и в низовьях Енисея (Толкачёва, 1966). На Белом море отмечаем его впервые у $9.2 \pm 3.6\%$ морянок, как у взрослых птиц летом и осенью, так и у сеголеток поздней осенью. Третий вид будет описан как новый.

Параметры хоботковых крючьев метацестод *Microsomacanthus* sp. II идентичны таковым *M. microsoma*, обычного паразита гаг Белого и Баренцева морей (Кулачкова, 1958; Белопольская, 1952). Однако данное определение требует подтверждения. Во-первых, минимальные показатели длины крючьев метацестод *Microsomacanthus* sp. II и взрослых *M. microsoma* (44–46) перекрываются с максимальной длиной крючьев близкого вида – *M. jaegerskioeldi* (Fuhrmann, 1913) (Galkin et al., 2006), промежуточный хозяин которого пока не известен. Во-вторых, ранее на материале из Охотского моря был успешно проведён эксперимент по заражению анизогаммариды *Eogammarus tiushovi* (Derzhavin), явно неспецифичного хозяина, пакетами яиц *M. microsoma* (Атрашкевич и др., 2008). Однако естественная инвазия метацестодами *M. microsoma* так и не обнаружена ни у анизогаммарид Охотского и Берингова морей, ни у других исследованных видов бокоплавов из районов обитания обыкновенной гаги (Регель, Атрашкевич, 2008; Регель, 2008, 2019). Близкие к *M. microsoma* параметры хоботковых крючьев (48–56) имеет специфичный паразит гаг *M. somateriae* Rujikov, 1965, а его промежуточным хозяином служит амфибореальный вид, распространенный в прибрежных водах Арктики и северной Пацифики, *Gammarus setosus* (Регель, Атрашкевич, 2008; Регель, 2019). Видовая принадлежность метацестод *M. somateriae* подтверждена экспериментально путём заражения неспецифичного хозяина – тихоокеанской чайки – метацестодами из гаммарусов Чаунской губы Восточно-Сибирского моря, подготовлен материал для молекулярно-генетических исследований и публикации. Наконец, ошибочные регистрации метацестод “*M. microsoma*” (с крючьями хоботка 60–61) у амфипод Восточного Мурмана (Белопольская, 1952; Успенская, 1963) были отнесены позднее к виду *M. diorchis* (Fuhrmann, 1913) (Galkin et al., 2008).

В дальнейшем безусловными подтверждениями (видовой принадлежности) могут служить успешные эксперименты по заражению дефинитивных хозяев метацестодами из баянусов либо эксперименты по заражению промежуточных хозяев (баянусов) яйцами цестод. Применение молекулярно-генетических методов для определения видовой принадлежности метацестод (в нашем случае – из морских промежуточных хозяев) возможно лишь при наличии половозрелых цестод (от морских птиц) либо при наличии соответствующих нуклеотидных последовательностей, депонированных в базе данных ГенБанк NCBI.

Всё это требует дополнительных исследований и продолжения сбора материала из мест находок в Белом, Баренцевом (преимущественно в его юго-восточной акватории – Печорском море) и Охотском морях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования проведены в ходе выполнения государственного задания по теме «Таксономическое, морфологическое и экологическое разнообразие гельминтов позвоночных животных Северной Азии» (2017–2021 гг.), № госрегистрации АААА-А17-117012710031-6.

Выражаю искреннюю благодарность П.П. Стрелкову, к.б.н., доценту кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ, за предоставление материала из Баренцева и Белого морей для настоящей работы. В заключение, благодарю уважаемых рецензентов и редакторов за конструктивные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атрашкевич Г.И., Орловская О.М., Регель К.В. 2008. Первые сведения о паразитах охотоморской популяции обыкновенной гаги (*Somateria mollissima* L.). Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения. Материалы IV Всероссийского съезда Паразитологического общества Российской Академии Наук, 25-28 октября 2008, Санкт-Петербург, 1: 35–38. [Atrashkevich G.I., Orlovskaja O.M., Regel K.V. 2008. The first data about the parasites of common eider' (*Somateria mollissima* L.) population of the sea of Okhotsk. Proceedings of the IV Congress of the Russian Society of Parasitologists – Russian Academy of Sciences, held 20-25 October 2008 at the Zoological Institute RAS, St. Petersburg "Parasitology in XXI century – problems, methods, solutions", 1: 35–37. (In Russian)].
- Белопольская М.М. 1952. Паразитофауна морских водоплавающих птиц. Ученые записки Ленинградского государственного университета. Серия биологических наук 28 (141): 127–180. [Belopolskaja M.M. 1952. Parasite fauna of marine waterfowl. Scientific notes of Leningrad State University. A series of biol. Sciences, 28 (141): 127–180. (In Russian)].
- Белопольская М.М. 1953. *Balanus balanoides* L. как промежуточный хозяин некоторых паразитических червей. Доклады Академии Наук СССР, новая серия 91 (2): 437–440. [Belopolskaja M.M. 1953. *Balanus balanoides* as intermediate hosts of some parasitic worms. Doklady Akademii Nauk SSSR novaya seriya, 91 (2): 437–440. (In Russian)].
- Бианки В.В., Бойко Н.С., Нинбург Е.А., Шкляревич Г.А. 1979. Питание обыкновенной гаги Белого моря. В кн.: Экология и морфология гаг. М., Наука, 126–170. [Bianki V.V., Boyko Y.C., Ninburg E.A., Schklyarevich G.A. 1979. Nutrition of the common eider of the White Sea. In: Ecology and morphology of eiders. М., Nauka, 126–170. (In Russian)].

- Гаврило М. В., Стрём Х. 2015. Рацион гаг-гребенушек *Somateria spectabilis*, линяющих в Печорском море. Русский орнитологический журнал, 24, экспресс-выпуск 1114: 795–796. Второе издание. Первая публикация 2005. [Gavrilov M.V., Ström H. 2015. Diet of king eiders *Somateria spectabilis* molting in the Pechora Sea. Russian Ornithological Journal, 24, express issue 1114: 795–796. Second edition. First publication 2005. (In Russian)].
- Галактионов К.В., Куклин В.В., Ишкулов Д.Г., Галкин А.К., Марасаев С.Ф., Марасаева Е.Ф., Прокофьев В.В. 1997. К гельминтофауне птиц побережья и островов Восточного Мурмана (Баренцево море). В кн.: Экология птиц и тюленей в морях Северо-Запада России. Апатиты, 67–153. [Galaktionov K.V., Kuklin V.V., Ishkulov D.G., Galkin A.K., Marasaev S.F., Marasaeva E.F., Prokofiev V.V. 1997. On the helminth fauna of birds on the coast and islands of Eastern Murman (Barents Sea). In: Ecology of Birds and Seals in the Seas of the North-West of Russia. Apatity, 67–153. (In Russian)].
- Галкин А.К. 1997. Переопределение “*Hymenolepis setigera*” от гаг мурманского побережья. Паразитология 31 (3): 223–230. [Galkin A.K. 1997. Reidentification of “*Hymenolepis setigera*” from eider ducks of the Murman coast. Parazitologiya 31 (3): 223–230. (In Russian)].
- 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. [Galkin A.K., Galaktionov K.V., Marasaev S.F. 1999. The occurrence of *Microsomacanthus ductilis* (Cestoda: Hymenolepididae) in eider ducks of Franz Joseph Land. Parazitologiya 33 (2): 113–117. (In Russian)].
- Галкин А.К., Регель К.В. 2010. Диагностические признаки *Microsomacanthus microsoma* (Creplin, 1829) – типового вида рода *Microsomacanthus* Lopez-Neyra, 1942 – как основа для ревизии рода. Паразитология 44 (5): 389–405. [Galkin A.K., Regel K.V. 2010. Diagnostic features of *Microsomacanthus microsoma* (Creplin, 1829), type species of the genus *Microsomacanthus* Lopez-Neyra, 1942, as the base for the revision of the genus. Parazitologiya 44 (5): 389–405. (In Russian)].
- Котельников Г.А. 1971. Типология личиночных форм у цестод семейства гименолепидид. Материалы научных конференций Всесоюзного Общества Гельминтологов, 22: 116–126. [Kotel'nikov G.A. 1971. Typology of larval forms in cestodes of the hymenolepidid family. Materialy k Nauchnoi Konferencii Vsesoyuznogo Obshchestva Gel'mintologov 22: 116–126. (In Russian)].
- Куклина М.М., Куклин В.В. 2019. Гельминты обыкновенной гаги (*Somateria mollissima*) Восточного Мурмана, их влияние на пищеварительную активность и физиологическое состояние хозяина. Доклады Академии Наук 487 (1): 107–110. [Kuklina M.M., Kuklin V.V. 2019. Helminthes of the common eider (*Somateria mollissima*) on the eastern Murman, its impact on the digestive activity and physiological state. Doklady Akademii Nauk 487 (1): 107–110. (In Russian)]. <https://doi.org/10.31857/S0869-56524871107-110>
- Кулачкова В.Г. 1958. Эколого-фаунистический обзор паразитофауны обыкновенной гаги Кандалакшского залива. Труды Кандалакшского гос. заповедника, вып. 1: 103–160. [Kulachkova V.G. 1958. Ecological and faunistic review of the parasite fauna of the common eider of the Kandalaksha Bay. Trudy Kandalakshskogo gosudarstvennogo zapovednika 1: 103–160. (In Russian)].
- Кулачкова В.Г. 1979. Гельминты как причина смертности обыкновенной гаги в вершине Кандалакшского залива. В кн.: Экология и морфология гаг. М., Наука, 119–125. [Kulachkova V.G. 1979. Helminths as a cause of mortality in the common eider at the top of the Kandalaksha Bay. In: Ecology and morphology of eiders. Moscow, Nauka, 119–125. (In Russian)].
- Максимова А.П. 1976. Новая цестода – *Fimbriarioides tadornae* sp. n. от пеганки *Tadorna tadorna* и ее развитие в промежуточном хозяине. Паразитология 10 (1): 17–24. [Maksimova A.P. 1976. A new cestode, *Fimbriarioides tadornae* sp. n., from *Tadorna tadorna* and its development in the intermediate host. Parazitologiya 10: 17–24. (In Russian)].

- Максимова А.П. 1989. Цестоды – гименолепидиды водных птиц Казахстана. Алма-Ата, Наука, 224 с. [Maksimova A.P. 1989. Cestodes – Hymenolepidids of water birds of Kazakhstan. Alma-Ata, Nauka, 224 pp. (In Russian)].
- Мокиевский В.О., Поповкина А.Б., Поярков Н.Д., Цетлин А.Б., Жадан А.Э., Исаченко А.Ю. 2012. Питание обыкновенной гаги (*Somateria mollissima*), зимующей в проливе Великая Салма (Кандалакшский залив Белого моря). Зоологический журнал 91 (7): 887–896. [Mokievsky V.O., Popovkina A.B., Poyarkov N.D., Tsetlin A.B., Zhadan A.E., Isachenko A.Yu. 2012. Feeding of the Common Eider (*Somateria mollissima*) wintering in the Velikaya Salma Strait (Kandalaksha Bay, White Sea). Zoological journal 91 (7): 887–896. (In Russian)].
- Регель К.В. 2001. Гименолепидиды утиных птиц северо-западной Чукотки (фауна, жизненные циклы, экология). Автореферат дис. ... канд. биол. наук. М., 24 с. [Regel K.V. 2001. Hymenolepidids of the anatid birds of North Eastern Chukotka (fauna, life cycles, ecology). Thesis of Candidate Dissertation. Institute of Parasitology, Russian Academy of Sciences. Moscow, 24 pp. (In Russian)].
- Регель К.В. 2008. К биологии цестод (Hymenolepidata) морских уток и чаек северной части Охотского моря. Биоразнообразие и экология паразитов наземных и водных ценозов. Материалы международной конференции, посвящённой 130-летию со дня рождения акад. К.И. Скрябина, 9–11 декабря, Москва, 309–312. [Regel K.V. 2008. On the biology of cestodes (Hymenolepidata) of marine ducks and gulls of the northern part of the Sea of Okhotsk. Biodiversity and ecology of parasites of terrestrial and water cenoses. The Proceedings of International Symposium dedicated to the 130-th Anniversary of acad. K.I. Skrjabin (December 9–11, 2008, Moscow), 309–312. (In Russian)].
- Регель К.В. 2019. К биологии «морских» видов цестод (Cestoda: Cyclophyllidea) - паразитов гаг и других нырковых уток в арктическом бассейне и северной Пацифике. Школа по теоретической и морской паразитологии. VII Всероссийская конференция с международным участием. 9–14 сентября, Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ, тезисы докладов, 54. [Regel K.V. To the biology of “marine” species of cestodes (Cestoda: Cyclophyllidea) – parasites of eiders and other diving ducks in the Arctic Basin and the North Pacific. School of Theoretical and Marine Parasitology. VII All-Russian conference with international participation. September 9–14, Sevastopol: FSC InBSM, abstracts, 54. (In Russian)].
- Регель К.В., Атрашкевич Г.И. 2008. Роль морских амфипод берингоморского побережья Чукотки в жизненных циклах цестод рода *Microsomacanthus*. Первые итоги исследования. Паразитология 42 (1): 31–40. [Regel K.V., Atrashkevich G.I. 2008. The role of marine amphipods in the life cycles of the cestode genus *Microsomacanthus* at Bering sea coast of Chukchi peninsula. First results of the investigation. Parazitologiya 42 (1): 31–40. (In Russian)].
- Спасская Л.П. 1966. Цестоды птиц СССР. Гименолепидиды. М.: Наука, 698 с. [Spasskaya L.P. 1966. Cestodes of birds of the USSR, Hymenolepidids. Moscow, Nauka, 697 pp. (In Russian)].
- Спасский А.А., Юрпалова Н.М. 1966. Цестоды рода *Microsomacanthus* (Hymenolepididae) от гусиных птиц Чукотки // Паразиты животных и растений. Вып. 2. Кишинев: Карта Молдовеняскэ, 15–49. [Spassky A.A., Jurpalova N.M. 1966. Cestodes of the genus *Microsomacanthus* (Hymenolepididae) from anserine birds of Chukotka. Parazyty Zhivotn. i Rast., Kishinev, Kartya Moldovenyaské, (2): 15–49 (In Russian)].
- Толкачева Л.М. 1966. К цестодофауне гусиных птиц низовья Енисея и Норильских озер. Тр. ГЕЛАН, 17: 211–239. [Tolkacheva L.M. 1966. The cestode fauna of anserine birds of the lower Yenisei and Noril Lake. Trudy Gel'mint. Lab. AN SSSR, 17: 211–239 (In Russian)].
- Татаринкова И.П., Горлас М.В., Письменная Т.И. 1979. О весеннем питании гаги на Айновых островах. В кн.: Экология и морфология гаг. М., Наука, 171–178. [Tatarinkova I.P., Gorlas M.V., Pismennaya T.I. 1979. About the spring feeding of the eider on the Ainov Islands. In: Ecology and morphology of eiders. М., Nauka, 171–178. (In Russian)].

- Успенская А.В. 1963. Паразитофауна бентических ракообразных Баренцева моря. Москва – Ленинград, 128 с. [Uspenskaya A.V. 1963. Parasite fauna of benthic crustaceans in the Barents Sea. Moscow-Leningrad, 128 pp. (In Russian)].
- Шкляревич Г.А., Фомина О.В. 2012. Особенности формирования паразитофауны гаги обыкновенной (*Somateria mollissima* L.) Белого моря. Труды Карельского научного центра РАН 1: 86–93. [Schklyarevich G.A., Fomina O.V. 2012. Formation patterns of the parasite fauna of common eider (*Somateria mollissima* L.) in the White sea area Proceedings of the Karelian Scientific Center RAS 1: 86–93. (In Russian)].
- Czaplinski B., Vaucher C. 1994. Family Hymenolepididae Ariola, 1899. In: Khalil L.F., Jones A., Bray R.A. (Eds) Keys to the cestode parasites of vertebrates. Wallingford, U.K: CAB International, 595–663.
- Fuhrmann O. 1913. Nordische Vogelcestoden aus dem Museum von Göteborg. Meddelanden fran Göteborgs Musei Zoologiska 1: 1–41.
- Galkin A.K., Regel K.V., Skirnisson K. 2005. Study of *Somateria mollissima* parasite fauna: species of the genus *Microsomacanthus* (Cestoda: Hymenolepididae). Proc. of the 1st Symposium of the Scandinavian-Baltic Society for Parasitology, Vilnius, Lithuania 26-29 May. Bulletin of the Scandinavian-Baltic Society for Parasitology 12–13: 37–38.
- Galkin A.K., Regel K.V., Mariaux J. 2006. Redescription of *Hymenolepis jaegerskioeldi* Fuhrmann, 1913 (Cestoda, Hymenolepididae). Systematic Parasitology 64 (1): 1–11. DOI:10.1007/s11230-005-9020-8
- Galkin A.K., Mariaux J., Regel K.V., Skirnisson K. 2008. Redescription and new data on *Microsomacanthus diorchis* Fuhrmann, 1913 (Cestoda, Hymenolepididae). Systematic Parasitology 70 (2): 119–130. DOI:10.1007/s11230-008-9134-x
- Jarecka L. 1958. Plankton crustaceans in the life cycle of tapeworms occurring at Druzno Lake. Acta Parasitologica Polonica 6: 65–109.
- Jarecka L. 1961. Morphological adaptations of tapeworm eggs and their importance in the life cycles. Acta Parasitologica Polonica 9 (26): 409–426.
- McDonald M.E. 1969. Catalogue of helminth of waterfowl (Anatidae). (Bureau of Sport Fisheries and Wildlife). Special Scientific Report – Wildlife, № 126. Washington, 692 pp.
- Ouspenskaia (Uspenskaja) A.V. 1960. Parasitofaune des crustacés benthiques de la mer de Barents. Annales de Parasitologie Humaine et Comparee 35 (3): 221–242.
- Schiller E.L. 1955. Studies on the Helminth Fauna of Alaska. XXIII. Some Cestode Parasites of eider ducks. Journal Parasitology 41 (1): 79–87.
- Skirnisson K. 2016. Association of helminth infections and food consumption in common eiders *Somateria mollissima* in Iceland. Journal of Sea Research 113: 132–141. DOI:10.1016/j.seares.2015.05.005
- Vasileva G.P., Redón S., Amat F., Nikolov P.N., Sánchez M.I., Lenormand T., Georgiev B.B. 2009. Records of cysticercoids of *Fimbriarioides tadornae* Maksimova, 1976 and *Branchiopodataenia gvozdevi* (Maksimova, 1988) (Cyclophyllidea, Hymenolepididae) from brine shrimps at the Mediterranean coasts of Spain and France, with a key to cestodes from *Artemia* spp. from the Western Mediterranean. Acta Parasitologica 54 (2): 143–150. DOI:10.2478/s11686-009-0025-3
- Williams I.C., Ellis C., Cross A.S. 1981. The Occurrence of the Cysticercoids of *Acanthocirrus retrostris* (Krabbe, 1869) Baer, 1956 (Cyclophyllidea, Dilepididae) and the Metacercariae of *Maritrema gratiosum* Nicoll, 1907 (Digenea, Microphallidae) in the Barnacle, *Balanus balanoides* (L.), on the Coast of Yorkshire, England. Zeitschrift für Parasitenkunde 66: 155–162.
- Wiśniewski W.L. 1958. Characterization of the parasitofauna of an eutrophic lake [Parasitofauna of the biocenosis of Druzno lake – part. I]. Acta Parasitologica Polonica 6: 1–64.

SEMIBALANUS BALANOIDES (L.) AND *BALANUS CRENATUS* BRUGUIÈRE
(BALANIDAE) ARE INTERMEDIATE HOSTS OF *FIMBRIARIOIDES INTERMEDIA*
(FUHRMANN, 1913) AND TWO SPECIES OF THE GENUS *MICROSOMACANTHUS*
(CESTODA, HYMENOLEPIDAE), PARASITES OF SEA DUCKS
FROM THE ATLANTIC SECTOR OF THE ARCTIC AND NORTHERN PACIFIC

K. V. Regel

Keywords: metacestode, *Fimbriarioides intermedia*, *Microsomacanthus*, barnacles, Balanidae, *Balanus crenatus*, *Semibalanus balanoides*, sea ducks, *Somateria mollissima*, *S. spectabilis*, *Clangula hyemalis*

SUMMARY

Metacestode infestation of *Semibalanus balanoides* and *Balanus crenatus*, collected in the Barents and White Seas and in the northern part of the Sea of Okhotsk in 2020 and 2021, correspondingly, has been studied. 313 *S. balanoides* from Mogilnaya Bay of Kildin Island (Barents Sea) and isolated mature wrinkled barnacles *B. crenatus*, 2 and 4 specimens from the Pechora Sea and Kandalaksha Bay of the White Sea, respectively, were examined in 2020. Metacestodes *Fimbriarioides intermedia* (Fuhrmann, 1913) (Cyclophyllidea, Hymenolepididae) were found in $1.0 \pm 0.6\%$ of *S. balanoides* in the Barents Sea with an invasion intensity (I I) of 2–5 specimens, and in one of two *B. crenatus* from the Pechora Sea (I I = 15). For the first time in both *B. crenatus* from the Pechora Sea, taken from the valves of the mussel *Mytilus edulis*, metacestodes *Microsomacanthus* sp. I (I I = 13 and 20) with proboscis hooks 38–41 (39.4 ± 0.1) μm long, blades of 9.5–11 (10.7 ± 0.1) μm were obtained. One of four *B. crenatus* from the Kandalaksha Bay was infected with another *Microsomacanthus* sp. II (I I = 19) with proboscis hooks 44.0–49.5 (45.7 ± 0.5) μm long and blades – 14.0–16.0 (14.8 ± 0.07) μm . 362 *S. balanoides* were collected and dissected in Gizhiginskaya Bay of the northern part of the Sea of Okhotsk in 2021, of which $8.0 \pm 1.4\%$ were infected with *F. intermedia* metacestodes (I I = 1–19). Study results of the infestation of *S. balanoides* on the Koni-Pyagin coast of the Sea of Okhotsk (according to the collections of 2006–2007) were supplemented and clarified. Description of metacestodes and the taxonomic affiliation of cysticercoids *Microsomacanthus* spp. are given.