

УДК 576.895.1:598.2

АСПЕКТЫ БИОГЕОГРАФИИ ГЕЛЬМИНТОВ, ПАЗАРИТИРУЮЩИХ У ПТИЦ БАРЕНЦЕВА МОРЯ: ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ГОСТАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

© 2022 г. В. В. Куклин*

Мурманский морской биологический институт РАН, Мурманск, 183010 Россия

*e-mail: VV_Kuklin@mail.ru

Поступила в редакцию 12.02.2021 г.

После доработки 03.03.2021 г.

Принята к публикации 04.03.2021 г.

На сегодняшний день в желудочно-кишечном тракте и других внутренних органах птиц Баренцева моря обнаружено 53 вида гельминтов, циркуляция которых осуществляется в пелагических и прибрежных биоценозах. В представленной работе автором по итогам собственных многолетних исследований и изучения данных научной литературы произведен анализ распространения и гостального распределения этих паразитов в других географических областях. Установлено, что единственным эндемиком Баренцева моря является цестода *Tetrabothrius morschtini*. В Северной Атлантике обнаружено 52 вида, в Северной Пацифике — 48, в Южной Атлантике и в Австрало-Новозеландской области — по 6, в Антарктике — 5, в Южной Пацифике — 4, в бассейне Индийского океана — 3. Анализ позволил определить, что для указанных паразитов характерны 2 основных типа распределения. Амфибореальное распределение, отмеченное у большинства видов, — следствие существования единого трансарктического ареала многих промежуточных и окончательных хозяев гельминтов в Плиоцене, а также вследствие дисперсии их инвазионного начала птицами в межледниковые периоды Плейстоцена. Биполярное распределение, характерное для 12 видов, вероятно, обусловлено переносом паразитов из Голарктики окончательными хозяевами в ходе видовой дивергенции или при совершении сезонных миграций. Не исключено, что некоторые виды гельминтов переселились вместе с окончательными хозяевами из приантарктических районов в Голарктику. Проведена оценка роли ключевых эволюционно-экологических факторов (мобильность окончательных хозяев, наличие промежуточных хозяев, продолжительность жизни половозрелых стадий гельминтов), определяющих закономерности биогеографии различных паразито-хозяйственных комплексов.

Ключевые слова: паразитические черви, морские птицы, биоразнообразие, фауногенез, Арктика

DOI: 10.31857/S0044513422030072

В морских экосистемах (включая арктические) круг хозяев и ареалы паразитов, как правило, ограничены генеалогическими и экологическими связями. При этом гельминтофауна каждого вида животных обычно имеет мозаичную структуру и может включать и автохтонные, и аллохтонные компоненты с разными типами распространения — от повсеместного до локально-очагового. Особенности распределения могут быть связаны с эволюционной историей паразитов и хозяев, абиотическими условиями среды в разных районах, степенью подвижности окончательных хозяев и особенностями жизненных циклов гельминтов. Исследования в области познания путей и направлений расселения гельминтов и на региональном, и на глобальном уровнях представляют большой интерес.

С учетом сложной геологической и ледниковой истории Баренцева моря вопросы географии биоты (включая паразитов) в указанном регионе

требуют тщательного и детального рассмотрения. С одной стороны, современный биологический режим Баренцева моря почти полностью определяется привносимыми водами Северной Атлантики, с другой — около 75% разнообразия северо-атлантической биоты составляют виды северо-тихоокеанского происхождения (Golikov et al., 1990). В значительной степени состав и структура фауны и в Северной Атлантике, и в Северной Пацифике формировались под влиянием долговременных и крупномасштабных геологических событий Плиоцена-Плейстоцена. Изменяющиеся во времени и в пространстве условия среды неизбежно влияли, в том числе, на встречаемость, пути циркуляции и распределение гельминтов морских птиц.

Паразитофауне морских птиц в плане изучения исторической биогеографии до определенного времени уделялось незначительное внимание. Лишь на рубеже XX–XXI столетий рост объема первич-

ного материала и использование современных методов эмпирических и филогенетических исследований позволили определить базовые временные рамки и эволюционно-экологические механизмы формирования паразитофауны птиц в Голарктике (концепция арктических рефугиумов) (Hoberg, Adams, 2000). Анализ современных данных по паразитам баренцевоморской орнитофауны может существенно расширить представление о биогеографии гельминтов, циркулирующих в морских биоценозах.

Основная цель представленной работы — зоогеографический анализ распространения гельминтов птиц, зарегистрированных в Баренцевоморском регионе и циркулирующих в морских экосистемах, определение закономерностей и наиболее вероятных причин географического распределения различных паразито-хозяинных комплексов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

При проведении зоогеографической ревизии проанализирована информация о встречаемости гельминтов птиц с морскими жизненными циклами, зарегистрированных в Баренцевоморском регионе (по результатам собственных исследований автора), в других географических областях (Северная и Южная Атлантика, Северная и Южная Пацифика, бассейн Индийского океана, Австралия и Новая Зеландия, Антарктика) (по материалам научной литературы). Учитывались сообщения о регистрации как половозрелых стадий паразитов, так и их личинок в промежуточных хозяевах.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Основные результаты исследования представлены в табл. 1. Согласно полученным данным, из 53 рассмотренных видов в качестве единственного эндемика Баренцева моря можно выделить цестоду *Tetrabothrius morshtini*. 52 вида гельминтов зарегистрировано в Северной Атлантике, 48 — в Северной Пацифике. Встречаемость изученных паразитов в других регионах была не столь массовой (в Южной Атлантике и Австрало-Новозеландской области отмечено по 6 видов, в Антарктике — 5, в Южной Пацифике — 4 вида, в бассейне Индийского океана — 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Поскольку Баренцево море освободилось от ледникового покрова лишь около 9 тыс. лет назад (Иванова и др., 2016), правомочно предположить, что в этом регионе паразито-хозяинные комплексы в своем подавляющем большинстве представляют собой следствие экспансии из Северной Атлантики в постледниковый период. В свою очередь, амфибореальное распространение многих ви-

дов гельминтов — это результат трансарктического расселения их промежуточных и окончательных хозяев в Плиоцене после открытия Берингова пролива. В условиях свободного сообщения Северной Атлантики, Полярного бассейна и Северной Пацифики в указанный период в трех океанах сформировались общие группировки разных видов морской биоты. Это, по всей видимости, способствовало широкой и активной дисперсии инвазионного начала паразитов многих морских животных (в том числе и птиц) и их распространению в пределах трансарктического ареала хозяев (Галактионов, 2016; Hoberg, Adams, 2000). В ряде случаев для гельминтов птиц, переселившихся в новые районы, в местных экосистемах уже имелись подходящие промежуточные хозяева — в частности, атлантические прибрежные и пелагические ракообразные, имеющие общее происхождение с тихоокеанскими формами, но уже прошедшие определенные этапы дивергенции (Цветкова, 1975; D'Amato et al., 2008; Spiridonov, Casanova, 2010; Hou, Sket, 2016). Похолодание в конце Плиоцена, сопровождавшееся развитием ледников, морскими регрессиями и восстановлением Берингийского моста суши, привело к фрагментации ареалов большинства видов животных. В Плейстоцене колебательный характер климата (чередование периодов оледенений и относительно теплых межледниковых эпох) был причиной того, что в развитии биоты и паразито-хозяинных комплексов этапы относительной изоляции (в ледниковых рефугиумах) сменялись эпизодическими расселениями на освобожденные территории. Соответственно, обмен фаунами между Северной Атлантикой и Северной Пацификой неоднократно возобновлялся, причем между представителями предыдущих и последующих этапов переселения возникали новые контакты. Это было характерно для многих групп, в число которых входили и промежуточные хозяева гельминтов (полихеты, ракообразные, моллюски, рыбы) (Laakonen et al., 2020), и их окончательные хозяева — морские птицы (Morris-Pocock et al., 2008; Sonsthagen et al., 2012; Tigano et al., 2015; Sauve et al., 2019).

Амфибореальному распространению многих гельминтов в результате многократной дисперсии их инвазионного начала птицами в Плиоцене и в межледниковые периоды Плейстоцена во многом способствовала и высокая продолжительность жизни половозрелых стадий многих из этих паразитов — прежде всего цестод и скребней (Denny, 1969; Thompson, 1985). Поэтому диверсификация между атлантическими и тихоокеанскими изолятами у многих форм отражает лишь их внутривидовую изменчивость и не продвинулась дальше появления подвидов или географических рас (Hoberg, 1984b; Muzaffar et al., 2007; Gonchar, Galaktionov, 2017).

Таблица 1. Встречаемость гельминтов, обнаруженных в птицах Баренцева моря, у птиц в других географических районах

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
<i>Trematoda</i> <i>Syngnathus</i> <i>lingua</i> (Lühe 1899)	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, моевка, глупыш, гагарка, атлантический чистик, тонкоклювая кайра	Серебристая чайка, морская чайка, моевка, хохотунья, клуша, озерная чайка, гагарка, красношейная поганка, полярная гагара, скопа (Nicoll, 1923; Pemberton, 1963; Threlfall, 1968, 1968a; Bakke, 1972; Eydal et al., 1994; Kinsella et al., 1996; Daoust et al., 1998; Forrester, Spalding, 2003; Sanmartin et al., 2005)	—	Восточно-сибирская чайка, тихоокеанская чайка, сизая чайка, чернохвостая чайка, бургомистр, серокрылая чайка, очковый чистик (Белогуров и др., 1968; Бондаренко, Контримавичус, 1999; Yamaguti, 1939; Ching, 1960; Lee et al., 2020)	—	—	—	—
<i>Syngnathus</i> <i>savit</i> (Streplin 1825)	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, моевка, глупыш	Сизая чайка, хохотунья, клуша, озерная чайка, полярная гагара, хохлатый баклан, обыкновенная гага (Nicoll, 1923; Pemberton, 1963; Bakke, 1972; Daoust et al., 1998; Borgsteede et al., 2005; Sanmartin et al., 2005)	—	Метацеркарии – в трехиглой коллошке <i>Gasterosteus aculeatus</i> (Wotton, 1957)	—	—	—	
<i>Himasthla</i> <i>littorinae</i> (Stunkard, 1966) Ishkulov et Kuklin 1998	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр	Серебристая чайка (эксперимент), партениты – в гастроподах рода <i>Littorina</i> , метацеркарии – в мидиях <i>Mytilus edulis</i> (Stunkard, 1966)	—	Партениты – в гастроподах <i>Littorina sitkana</i> (К.В. Галактионов, личное сообщение)	—	—	—	
<i>Himasthla</i> <i>leptoxoma</i> (Streplin, 1829) Dietz, 1909	Морской песочник	Серебристая чайка, озерная чайка, травник, большой улит, чернозобик, перевозчик, исландский песочник (Rayski, Fahmy, 1962; Loos-Frank, 1967; Threlfall, 1967; Creutz, Gottschalk, 1969)	—	Чернозобик, черная камнешарка (Schmidt, Neiland, 1968; Ching, 1990)	—	—	Малый веретенник (Allison, 2001)	

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
<i>Gympophallus deliciosus</i> (Olsson, 1893)	Серебристая чайка, морская чайка, морская бургомистр, гага-гребенушка	Серебристая чайка, морская чайка, полярная чайка, бургомистр, хохотунья, клуша, сизая чайка (Odhner, 1905; Nicoll, 1923; Pemberton, 1963; Threlfall, 1967, 1968, 1968a; Bakke, 1972; Fraser, 1974; Brinkmann, 1975; Sanmartin et al., 2005)	—	Серебристая чайка, западная чайка, конюга-крошка, турпан, камешушка; метцеркарии — в мидах <i>Mytilus edulis</i> (Алексеев, Сметанина, 1970; Белогуров и др., 1968; Леонов и др., 1963; Reish, 1950; Ching, 1991)	—	—	—	Доминиканская чайка, белая ржанка, южнополярный поморник (Jones, William, 1968; Hoberg, 1984c; Zdzitowiecki et al., 1989)
<i>Gympophallus chloedochus</i> (Odhner, 1900)	Обыкновенная гага, гага-гребенушка	Серебристая чайка, морская чайка, сизая чайка, обыкновенная гага, гага-гребенушка, пеганка, пестроносый турпан, синьга, кулик-сорока; спороцисты — в бивальвиях <i>Cerastoderma edule</i> , метцеркарии — в полихетах <i>Diopatra neapolitana</i> (Odhner, 1905; Loos-Frank, 1969; Bishop, Threlfall, 1974; Brinkmann, 1975; Bougeois, 1980; Rangel, Santos, 2009; Feis et al., 2015; Skitnisson, 2015)	—	—	—	—	—	
<i>Gympophallus somateriae</i> (Levinsen, 1881) Odhner, 1900	Обыкновенная гага, гага-гребенушка, морской песочник	Обыкновенная гага, гага-гребенушка, синьга, пеганка; спороцисты и метцеркарии — в бивальвиях <i>Macoma balthica</i> (Odhner, 1905; Loos-Frank, 1971; Pekkarinen, Ching, 1994; Borgsteede et al., 2005)	—	Синьга, пестроносый турпан, морянка, исландский гоголь; спороцисты и метцеркарии — в бивальвиях рода <i>Macoma</i> (Ching, 1973, 1991)	—	—	—	

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
<i>Gymnophallus bursicola</i> (Odhner, 1900)	Гага-гребенушка	Обыкновенная гага, синьга, пестроносый турпан, морянка (Odhner, 1905; Brinkmann, 1956; Bourgeois, 1980; Skirnisson, 2015)	—	Турпан, синьга (Yamaguti, 1939)	—	—	—	—
<i>Parvatrema affinis</i> (Jameson, Nicoll, 1913) James, 1964	Кулик-сорока	Серебристая чайка, полярная крачка, кулик-сорока, краквя (эксперимент), метацеркарии — в бивальвиях <i>Masoma balthica</i> (Зеликман, 1953; Swennen, Ching, 1974)	—	Бургомистр, тихоокеанская чайка, моевка, речная крачка, обыкновенная гага, морянка, метацеркарии — в бивальвиях <i>Masoma balthica</i> (Орловская, Леонов, 1975; Бондаренко, Контримавичус, 1999; Атрашкевич и др., 2005; Pekkarinen, Ching, 1994)	—	—	—	—
<i>Parvatrema borealis</i> (Stunkard, Uzmann, 1958)	Обыкновенная гага	Обыкновенная гага, спороцисты и метацеркарии — в бивальвиях <i>Gemma gemma</i> (Stunkard, Uzmann, 1958; Stunkard, 1962)	—	Перелончатопалый улит, спороцисты и метацеркарии — в бивальвиях <i>Gemma gemma</i> , <i>Nutricula tantilla</i> и в полихетах <i>Nereis (Neanthei) succinea</i> (Oglesby, 1965; Ching, 1990, 1991)	—	—	—	—
<i>Parvatrema marginense</i> (Ching, 1982) Galaktionov, Irwin, Saville, 2006	Морской песочник	Серебристая чайка, обыкновенная гага (эксперимент) (Galaktionov et al., 2006)	—	Метацеркарии — в гастроподах <i>Margarites costalis</i> , <i>M. helicinus</i> , <i>M. pupillus</i> (Ching, 1982)	—	—	—	—

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники									
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика		
<i>Omithobilharzia capaliculata</i> (Rudolphi, 1819)	Западно- сибирская чайка	Хохотунья, делавэрская чайка, черноголовая чайка, речная крачка, партениты – в гастроподах <i>Batillaria minima</i> (Леонов, 1958; Lauer, Fried, 1975; Lockyer et al., 2003; Sammag- tin et al., 2005)	Домини- канская чайка (Gonzales- Acuña et al., 2009)	Западная чайка (Brant, 2017)	–	Аденская чайка (Wit- tenberg, Lendy, 1967)	Доминикан- ская чайка (Rind, 1984)	–		
<i>Renicola somateriae</i> (Belopolskaja, 1952)	Обыкновен- ная гага, гага- гребенушка	Обыкновенная гага, гага- гребенушка (Skirnisson, Jonson, 1996; Skirnisson, 2015)	–	Обыкновенная гага, морянка (Белогуров, 1965; Цимбалюк, 1965)	–	–	–	–		
<i>Microphallus rug- maeus</i> (Levinsen, 1881) Odhner, 1905	Серебристая чайка, мор- ская чайка, бургомистр, обыкновенная гага, морской песочник	Обыкновенная гага, гага- гребенушка, синьга, сереб- ристая чайка (Леонов, 1958; Nicoll, 1923; Brinkmann, 1956; Deblock, Tran Van Ky, 1966; Bishop, Threlfall, 1974; Skirnisson, 2015)	–	–	–	–	–	–		
<i>Microphallus pseudopygmaeus</i> (Galaktionov, 1980)	Обыкновен- ная гага, гага- гребенушка, морской песочник	Обыкновенная гага, стелле- ровая гага (Галактионов, 2009)	–	Обыкновенная гага, морянка, каменушка, метацеркарии – в гастроподах <i>Falsingula athera</i> , <i>Littorina sitkana</i> , <i>Boreosungula martini</i> (Атрашкевич и др., 2008; Галактионов, 2009; Ching, 1961)	–	–	–	–		
<i>Microphallus tri- angulatus</i> (Galaktionov, 1984)	Обыкновен- ная гага	Обыкновенная гага (Galak- tionov et al., 2012)	–	Обыкновенная гага (Galaktionov et al., 2012)	–	–	–	–		

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
<i>Microphallus piri- formes</i> (Odhneg, 1905) Galaktionov, 1983	Серебристая чайка, мор- ская чайка, морской песочник	Серебристая чайка, кулик- сорока (Galaktionov et al., 2012)	–	–	–	–	–	–
<i>Microphallus similis</i> (Jaegerskioeld, 1900)	Серебристая чайка, мор- ская чайка	Серебристая чайка, мор- ская чайка, клуша, озерная чайка, пестроногая крачка, кулик-сорока, чернозобик, исландский песочник, обыкновенная гага, синьга (Леонов, 1958; Nicoll, 1923; Rayski, Fahmy, 1962; Deblock, Tran Van Ky, 1966)	–	Тихоокеанская чайка, серокрылая чайка, морской песочник, чернозобик; метатер- карии – у краба <i>Cancer magister</i> (Белогуров, 1965; Цимбалюк, 1965; Орловская, Леонов, 1975; Ching, 1965, 1991; Galaktionov et al., 2012)	–	–	–	–
<i>Maritrema arenaria</i> (= <i>gra- tiosum</i>) (Hadley, Castle, 1940)	Серебристая чайка, мор- ская чайка, бургомистр	Серебристая чайка, хохотунья, камнешарка, обыкновенная гага, метатеркарии – в усоню- гих раках <i>Semibalanus bala- noides</i> (Hadley, Castle, 1940; Irwin, Prentice, 1976; Borg- steede et al., 2005; Sanmartin et al., 2005)	–	Исландский тоголь, камнешарка; метатер- карии – в усонюгих раках <i>Balanus glandula</i> (Ching, 1978)	–	–	Новозеланд- ский кулик- сорока, малый веретенник (Allison, 2000, 2001)	–

Таблица 1. Продолжение

Географические районы, хозяева, источники								
Виды гельминтов	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
<i>Maritrema esch- schirrata</i> (= <i>ero- liae</i>) (Leonov, 1958)	Серебристая чайка	Серебристая чайка, клуша, речная крачка, пестроно- сая крачка (Леонов, 1958)	Камне- шарка, белолобый зук, домини- канская чайка (Deblock, Canaris, 1992; Canaris et al., 2003; Gonzales- Acuña et al., 2009)	Чернозобик, горный дупель (Uchida et al., 1991)	—	—	Камнешарка, красношапоч- ный зуек (Deblock, Canaris, 1996)	—
<i>Maritrema linguilla</i> (Jägerskiöld, 1909)	Морской песочник	Морской песочник, пере- возчик, хохотунья; мета- церкарии – в амфиподах <i>Amphioe rubricata</i> и в мок- рицах <i>Ligia oceanica</i> (Deblock, Tran Van Ky, 1966; Benjamin, James, 1987; Sanmartin et al., 2005)	—	Морской песочник (Белогуров, 1965)	—	—	—	—
<i>Levinseniella pro- pinqua</i> (Jägerskiöld, 1907)	Морской песочник	Хохотунья, песочник- крошка, пятнистый перевозчик, кулик- сорока, галстучник, перепончатопалый гал- стучник, зуек Вильсона, обыкновенная гага; мета- церкарии – в крабах <i>Carci- nus maenas</i> (Rankin, 1939; Cable et al., 1960; Sanmartin et al., 2005; Skirnisson, 2015)	Камне- шарка, белолобый зук (Canaris et al., 2003)	Глупыш, тихоокеан- ская чайка, морянка, каменушка, сибир- ский пельменный улит, черная камнешарка, галстучник, американ- ская ржанка (Губанов, 1952; Белогуров, 1965; Цимбалюк, 1965; Ching, 1960, 1965; Deblock, Rausch, 1972)	—	—	—	—

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
<i>Trisriata anatis</i> (Belopolskaja, Skjabin, 1953)	Обыкновен- ная гага, гага- гребенушка, стеллерова гага	Обыкновенная гага, песец (Skimisson et al., 1993; Gon- char, Galaktionov, 2017)	—	Обыкновенная гага, гага-гребенушка, морьянка, морская чер- неть, каменушка, пестроносый турпан (Белогуров, 1965; Цимбалюк, 1965; Frame, 1969; Gonchar, Galaktionov, 2017)	—	—	—	—
<i>Saetropis verri- cosa</i> (Frölich, 1789) Odhner, 1905	Обыкновен- ная гага	Обыкновенная гага, гага- гребенушка (Odhner, 1905; Borgsteede et al., 2005; Skimisson, 2015)	—	Американский бекасовидный вер- тенник (Бондаренко, Контримавичус, 1999)	—	—	—	—
<i>Pararhinoserpha- lum symmetricum</i> (Belopolskaja, 1952)	Морской песочник	Металкеррии – в гастро- подах р. <i>Litorina</i> (James, 1969; Irwin et al., 1989)	—	—	—	—	—	—
Cestoda <i>Alcataenia</i> <i>armillaris</i> (Rudolph, 1810)	Тонкокловая кайра, толсто- кловая кайра, моевка	Тонкокловая кайра, тол- стокловая кайра, гагарка (Ransom, 1909; Вагг, 1956, 1962; Threlfall, 1971; Muzaf- far, 2009)	—	Тонкокловая кайра, толстокловая кайра, очковый чистик, тихо- океанский чистик, тулик-носорог, ипатка, конюга- крошка, серокрылая чайка (Кроотов, Деля- мура, 1952; Белополь- ская, 1963; Сметанина, 1979; Noberg, 1984)	—	—	—	—
<i>Alcataenia sam- ruasantha</i> (Krabbe, 1869)	Атлантиче- ский чистик, тулик	Тонкокловая кайра, атлан- тический чистик (Вагг, 1956, 1962; Threlfall, 1971; Muzaffar, 2009; Naukisalmi, 2015)	—	Атлантический чистик, очковый чистик, тихоокеан- ский чистик (Бело- польская, 1963; Сметанина, 1979; Noberg, 1984a)	—	—	—	—

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
<i>Alcataenia dominicana</i> (Raillet, Henry, 1912)	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, моевка, западно-сибирская чайка, толсто-клювая кайра	Серебристая чайка, хохотунья, сизая чайка, чернотеловая чайка, озерная чайка, морской голубок (Корношин, Гребень, 2012; Ромею, Вурт, 1964)	Доминиканская чайка (Labriola, Surtano, 2001)	Серебристая чайка, чернохвостая чайка, озерная чайка, обыкновенная крачка; личинки – у супрали-торальной талитриды <i>Traskorchestia ochotensis</i> и у гаммарид <i>Locustogammarus locustoides</i> и <i>Spinilogammarus ochotensis</i> (Белогуров и др., 1968; Атрашкевич и др., 2005)	Доминиканская чайка (Gonzales-Acuña et al., 2009)	–	–	Доминиканская чайка (Zdzitowiecki, Cielecka, 1984; Georigiev et al., 1996)
<i>Alcataenia larina</i> (Krabbe, 1869)	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, моевка, глупыш, атлантичекий чистик, тупик	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, моевка, клуша, сизая чайка, тупик (Ваг, 1956; Williams, Harris, 1965; Threlfall, 1968a; Muzaffar et al., 2007; Nauki-salmi, 2015)	–	Обыкновенная крачка, длиннохвостый поморник, моевка, красноногая говорушка, серокрылая чайка, глупыш, большая и малая конюги, обыкновенный старик (Белогуров и др., 1968; Schilleg, 1951; Nohberg, 1984b)	–	–	–	

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники									
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика		
<i>Apototaenia micrasantha micrasantha</i> (Krabbe, 1869)	Серебристая чайка, бурго- мистр, миевка	Тонкокловная кайра, серебри- стая чайка, морская чайка, бургомистр, миевка, полярная чайка, хохотунья, клуша, сизая чайка, озер- ная чайка (Ваг; 1956; Рет- бертон, 1963; Williams, Harris, 1965; Threlfall, 1968, 1971; Bakke, 1985; Sanmar- tin et al., 2005; Muzaffar, 2009)	—	Миевка, красноногая говорушка (Schiller, 1951)	—	—	—	Доминикан- ская чайка (Zdzitow- iecki, Cielecka, 1984)		
<i>Neovalipora</i> sp. (<i>parvispirinae</i> ?)	Толстокловная кайра	Полярная гагара, краснозо- бая гагара, обыкновенная гага (Kinsella, Forrester, 1999; Naukissalmi, 2015; Skirnisson, 2015)	—	Чернозобая гагара, белокловая гагара (Ретель, 2008)	—	—	—			
<i>Fimbriarioides intermedia</i> (Fuhmann, 1913)	Обыкновен- ная гага, гага- гребенушка	Обыкновенная гага (Bishop, Threlfall, 1974; Skirnisson, 2015)	—	Обыкновенная гага, гага-гребенушка; цистицеркоиды – в усоногих раках <i>Semib- alanus balanoides</i> (Schil- ler, 1955; Ретель, 2008)	—	Куриный гусь (Meggritt, 1933)	—			
<i>Lateriporus</i> <i>teres</i> (Krabbe, 1869)	Обыкновен- ная гага	Обыкновенная гага (Bishop, Threlfall, 1974; Skirnisson, 2015)	—	Гага-гребенушка; морянка (Schiller, 1955)	—	—	—			
<i>Arctotaenia tetra- bothrioides</i> (Loeennberg, 1890)	Серебристая чайка, бурго- мистр, мор- ской песочник	Морской песочник, черно- зобик (Ваг, 1956, 1962)	—	Кулик-лопатень (Юрпалова, Конова- лов, 1969)	—	—	—			

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
<i>Lariscanthus lateralis</i> (Mayhew, 1925)	Серебристая чайка, бурго- мистр, западно- сибирская чайка	Серебристая чайка, клуша, сизая чайка (Williams, Nar- giss, 1965; Threlfall, 1967; Bakke, 1985)	—	Серебристая чайка, бургомистр, сизая чайка; метастолды — в амфиподах <i>Eogam- marus schmidti</i> и <i>Moloponea</i> sp. (Белогу- ров и др., 1968; Бонда- ренко, Контримавичус, 1999; Регель, 2008)	—	—	—	—
<i>Microsomasp- thus diorchis</i> (Fuhrmann, 1913)	Обыкновен- ная гага, стел- лерова гага, бургомистр, моевка, мор- ской песоч- ник, полярная крачка	Обыкновенная гага, свиззь (Baer, 1962; Bishop, Threlfall, 1974; Naukisalmi, 2015; Skirnisson, 2015)	—	Обыкновенная гага (Galkin et al., 2008)	—	—	—	—
<i>Microsomasp- thus ductilis</i> (Linton, 1927)	Серебристая чайка, мор- ская чайка, бургомистр, моевка, западно- сибирская чайка, тонко- клювая кайра, полярная крачка	Серебристая чайка, мор- ская чайка, полярная чайка, бургомистр, клуша, хохотунья, сизая чайка, обыкновенная гага (Baer, 1956; Pomeroy, Burt, 1964; Williams, Harris, 1965; Threl- fall, 1967, 1968a; Bakke, 1985; Sanmartin et al., 2005; Skirnisson, 2015)	—	Серебристая чайка, бургомистр, сизая чайка, бонапартова чайка; метастолды — в амфиподах <i>Lagimogammarus seto- sus</i> (Бондаренко, Контримавичус, 1999; Регель, Атраш- кевич, 2008; Uchida et al., 1991)	—	—	—	—
<i>Microsomasp- thus jaegerskioeldi</i> (Fuhrmann, 1913)	Обыкновен- ная гага	Обыкновенная гага (Bishop, Threlfall, 1974; Skirnisson, 2015)	—	Обыкновенная гага, гага-гребенушка, очковая гага, каме- нушка, морянка (Schil- ler, 1955a; Galkin et al., 2006)	—	—	—	—

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
<i>Microsomaspithus microsoma</i> (Creplin, 1829)	Обыкновенная гага, гага-гребенушка, стеллерова гага, бургомистр, глупыш, морской песочник	Обыкновенная гага (Naikisalini, 2015; Skitnisson, 2015)	—	Обыкновенная гага, гага-гребенушка, очковая гага (Галкин, Регель, 2010)	—	—	—	—
<i>Microsomaspithus somateriae</i> (Ruzhnikov, 1965)	Обыкновенная гага	Обыкновенная гага (Bishop, Threlfall, 1974; Skitnisson, 2015)	—	Обыкновенная гага; метастоды – в амфиподах <i>Lagodonotus setosus</i> (Регель, Атрашкевич, 2008)	—	—	—	—
<i>Wardium cirrosa</i> (Krabbe, 1869)	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, глупыш	Серебристая чайка, морская чайка, клуша, хохотунья, сизая чайка, озерная чайка (Pemberton, 1963; Romero, Burt, 1964; Williams, Harris, 1965; Threlfall, 1967, 1968a; Bakke, 1985; Sanmartin et al., 2005)	—	Дальневосточная чайка (Кротов, Делямур, 1952)	—	—	—	—
<i>Wardium fryei</i> (Mayhew, 1925)	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр	Серебристая чайка (Romero, Burt, 1964; Threlfall, 1968)	—	Дальневосточная чайка, моевка, красная говорушка, серокрылая чайка, сизая чайка; цистицеркоиды – в полихетах <i>Aliitta brandti</i> и <i>Nereis vexillosa</i> (Бондаренко, 1997; Бондаренко, Пятквичюте, 1998; Бондаренко, Контримавичус, 1999, 2006)	—	—	—	—

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
<i>Tetrahobothrius cylindraceus</i> (Rudolphi, 1819)	Серебристая чайка, морская чайка, морская чайка, бургомистр, моевка	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, моевка, полярная чайка, клуша, хохотунья, тонкоклювая кайра, краснозобая гагара, большая поганка (Baer, 1956, 1962; Pomeroy, Burt, 1964; Williams, Harris, 1965; Threlfall, 1967, 1968, 1971; Naukisalmi, 2015; Parejo et al., 2015)	Доминиканская чайка (Diaz et al., 2011)	Серебристая чайка, серокрылая чайка, моевка, западная чайка, чернохвостая чайка (Белогуров и др., 1968; Бондаренко, Контримавичус, 1999; Uchida et al., 1991; Hoberg et al., 1995)	Доминиканская чайка (Gonzales-Acuña et al., 2009)	—	—	Антарктический поморник (Odening, 1982)
<i>Tetrahobothrius erosiris</i> (Loennberg, 1889)	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, моевка, западно-сибирская чайка, толстоклювая кайра, короткохвостый поморник	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, моевка, полярная чайка, клуша, хохотунья, озерная чайка, тонкоклювая кайра (Baer, 1956, 1962; Pomeroy, 1963; Pomeroy, Burt, 1964; Williams, Harris, 1965; Threlfall, 1967, 1968a, 1971; Sanmartin et al., 2005)	—	Тихоокеанская чайка, синая чайка, чернохвостая чайка, обыкновенная крачка (Белогуров и др., 1968; Uchida et al., 1991)	—	Крачка Берга (Shipley, 1903)	—	—
<i>Tetrahobothrius immetinus</i> (Abilgaard, 1790)	Серебристая чайка, моевка	Тонкоклювая кайра, атлантический чистик, полярная гагара, краснозобая гагара (Baer, 1962; Kinsella, Forrester, 1999; Naukisalmi, 2015)	—	Краснозобая гагара, западно-американская поганка, серошековая поганка (Белогуров, 1965; Stock, Holmes, 1988)	—	—	—	—

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
<i>Tetrabothrhus jae- gerskioeldi</i> (Nybelin, 1916)	Тонкокловая кайра, толсто- кловая кайра, атлантический чистик	Атлантический чистик (Nybelin, 1916; Ваг, 1956)	—	Тонкокловая кайра, атлантический чистик, тихо- океанский чистик, длинноклювый пыжик, тулик-носорог, серокрылая чайка, берингов баклан (Хоберг, 1992; Hoberg, 1979; Hoberg, Sou- dachanh, 2020)	—	—	—	—
<i>Tetrabothrhus minor</i> (Loennberg, 1893)	Глупыш	Глупыш, большой пест- робрюхий буревестник, средиземноморский буревестник (Ваг, 1956, 1962; Riley, Owen, 1975; Fos- ter et al., 1996; Hervias et al., 2013)	—	Глупыш, серая вило- хвостая качурка (Темирова, Скрябин, 1978)	Галапагос- ский аль- батрос, антаркти- ческий буревест- ник (Теми- рова, Скрябин, 1978; Magi- aux et al., 2017)	—	—	
<i>Tetrabothrhus morschtini</i> (Mugavijova, 1968)	Бургомистр, моевка	—	—	—	—	—	—	

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
Nematoda <i>Seuratia</i> <i>shipleyi</i> (Stossich, 1900)	Обыкновенная гага	Тупик, большой поморник, большой пестробрюхий буревестник, средиземноморский буревестник (Threlfall, 1971; Alvarez et al., 1988; Foster et al., 1996; Hervias et al., 2013)	Большой поморник, большой пестробрюхий буревестник, обыкновенный буревестник (Hoberg, Ryan, 1989; de Melo et al., 2012)	Ипатка (Хоберг, 1992)	Темно-спинный альбатрос, большой фрегат, белошейный тайфунник (Vassart, Meline, 1988; Langston, Hillgarth, 1995; Diaz et al., 2007)	—	24 вида птиц (альбатросы, буревестники, антарктический глупыш, крачки) (Mawson et al., 1986)	Светлоспальный дымчатый альбатрос (Mawson, 1953)
<i>Stegophorus stelleri</i> (Ragona, 1901)	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, моевка, глупыш, атлантический чистик, тонкоклювая чайка, толстоклювая кайра, обыкновенная гага, гага-гренушка	Гагарка, тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра, тупик, глупыш, большой пестробрюхий буревестник, моевка (Baer, 1956; Threlfall, 1971; Foster et al., 1996; Olafottir et al., 1996; Muzaftar, 2009)	—	Тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра, чернохвостая чайка, белоспинный альбатрос (Алексеев, Сметанина, 1968; Хоберг, 1992; Nagasawa et al., 1998; Iwaki et al., 2006)	—	—	Тонкоклювый буревестник (Mawson et al., 1986)	—

Таблица 1. Продолжение

Виды гельминтов	Географические районы, хозяева, источники							
	Баренцево море	Северная Атлантика	Южная Атлантика	Северная Пацифика	Южная Пацифика	Бассейн Индийского океана	Австралия и Новая Зеландия	Антарктика
<i>Stegophorus stercorarii</i> (Leonov, Sergeeva, Zimbaluk, 1966)	Атлантический чистик	Песцы, поедавшие мертвых глупышей (Skirnisson et al., 1993)	—	Тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра, ипатка, старик, большая коннога, конногашка, белобрюшка, глупыш, длиннохвостый поморник (Леонов и др., 1966; Алексеев, Сметанина, 1968; Белогуров и др., 1968; Хоберт, 1992; Yokohata, 2002)	—	—	—	—
<i>Acanthocephala polymorphus phippsi</i> (Kostylev, 1922)	Серебристая чайка, морская чайка, бургомистр, обыкновенная гага, гага-гребенушка, стеллерова гага, полярная крачка	Обыкновенная гага (Skirnisson, 2015)	—	Обыкновенная гага, очковая гага, гага-гребенушка, берингов баклан, толстоклювая кайра, ипатка; акантеллы — в амфиподах <i>Lagunogammarus setosus</i> (Хохлова, 1986; Атрашкевич, 2009; Атрашкевич и др., 2005)	—	—	—	—
<i>Profilicollis botulus</i> (van Cleave, 1916)	Обыкновенная гага, морской песочник	Обыкновенная гага; акантеллы — в крабах <i>Carcinus maenas</i> (Clarc et al., 1958; Bishop, Threlfall, 1974; Thompson, 1985; Borgsteede et al., 2005; Skirnisson, 2015)	—	Турпан, пестроносый турпан, синьга, обыкновенный гоголь, исландский гоголь, морская чернетя; акантеллы — у краба <i>Hemigrapsus oregonensis</i> (Bourgeois, Threlfall, 1982; Ching, 1989)	—	—	—	—

T. morschtini – единственный вид цестод, который пока отмечался исключительно в Баренцевоморском регионе. Распространение этих гельминтов, возможные пути их видообразования и формирования связей с окончательными хозяевами были проанализированы ранее (Куклин и др., 2020). Валидность *T. morschtini* требует детального подтверждения на основании молекулярно-генетических методов. Кроме того, нельзя исключить, что инвазия этими паразитами может быть характерна для чаек в центральном и восточном секторах Российской Арктики, где интенсивность паразитологических исследований до настоящего времени остается незначительной.

В то же время 4 вида трематод (*Gymnophallus choledochus*, *Microphallus pygmaeus*, *M. piriformes* и *Parapronocephalum symmetricum*), зарегистрированных в птицах Баренцева моря, отмечены в Северной Атлантике, но не найдены в северной части Тихого океана (табл. 1). Причины эндемичности атлантических микрофаллид группы “*pygmaeus*” (ускоренные темпы видообразования на фоне узкой специфичности к промежуточным хозяевам, кратких сроков жизни половозрелых стадий в окончательных хозяевах и прерывания потока генов в ледниковые периоды) детально обсуждались и анализировались в работах Галактионова и соавторов (Галактионов, 2016; Galaktionov et al., 2012). По остальным видам пока полной ясности нет. Можно лишь отметить, что в генетической структуре различных североатлантических популяций *G. choledochus* (Дания, Нидерланды, Ирландия, Франция, Марокко) не выявлено заметных различий, что может быть связано с недавней колонизацией региона, а также высокой численностью и подвижностью окончательных хозяев (обыкновенных гаг), обеспечивающих эффективный поток генов между популяциями (Feis et al., 2015). Сообщения о находках марит *P. symmetricum* в птицах Северной Атлантики на сегодняшний день отсутствуют, хотя личинки этих трематод в промежуточных хозяевах (гастроподах рода *Littorina*) регистрировались неоднократно (табл. 1).

Особое внимание следует уделить гельминтам баренцевоморских птиц, которые отмечены в Южном полушарии, а также их окончательным хозяевам. К настоящему времени известно о находках 12 видов таких паразитов (табл. 1). Для 6 из них в качестве окончательного хозяина зарегистрирована доминиканская чайка (*Larus dominicanus*), причем для трех видов она является единственным дефинитивным хозяином. По всей видимости, это связано с тем, что доминиканская чайка имеет северо-атлантическое происхождение. Согласно данным молекулярно-генетических исследований, вид *L. dominicanus* имел общего предка с атлантической клушей (*Larus fuscus*), а дивергенция этих видов произошла 241 тыс. лет назад (Liebers-Helbig et al., 2010; de Mendosa et al., 2012). Впо-

следствии доминиканская чайка переселилась в Южное полушарие и в настоящее время обитает там на всех основных континентах (Южная Америка, Австралия, Антарктида). Вероятно, для некоторых представителей гельминтофауны этих птиц, “унаследованной” от предковой северо-атлантической формы, в Южном полушарии нашлись подходящие промежуточные хозяева (двустворчатые моллюски для трематод *Gymnophallus deliciosus*, пелагические ракообразные для цестод *Alcataenia dominicana* и т.д.), что позволило паразитам успешно циркулировать в новых географических областях. При этом впоследствии некоторые гельминты смогли “освоить” и новых окончательных хозяев (ржанки, поморники – табл. 1), имеющих трофические связи с промежуточными.

У нескольких видов трематод, найденных в Южном полушарии (*Himasthla leptosoma*, *Levinseniella propinqua*, представители р. *Maritrema*), роль окончательных хозяев играют различные виды куликов. Практически все эти гельминты были найдены у птиц, прилетающих в Южное полушарие на зимовку после гнездового периода, проводимого в полярных широтах Палеарктики иNearктики (камнешарка (*Arenaria interpres*), малый веретенник (*Limosa lapponica*) (Гладков и др., 1986). Однако некоторые из них зарегистрированы и у птиц, ведущих оседлый образ жизни в Южном полушарии, – в частности, *Maritrema echinocirrata* (= *eroliae*) и *L. propinqua* у белолобого зуйка (*Charadrius marginatus*) в Намибии, а также *Maritrema arenaria* (= *gratiosum*) у новозеландского кулика-сороки (*Haematopus finschi*) в Новой Зеландии. Возможно, что ситуация с распространением этих трематод в чем-то аналогична той, что была описана выше – для некоторых заносимых перелетными куликами паразитов из Северного полушария в районах зимовки птиц оказались все необходимые условия для реализации жизненных циклов (прежде всего промежуточные и окончательные хозяева из представителей аборигенной фауны). Однако для проверки этой гипотезы необходимы экспериментальные исследования по определению сроков жизни марит указанных трематод в окончательных хозяевах, а также паразитологическое обследование потенциальных промежуточных хозяев в разных областях Южного полушария. Вполне возможно, что “экспорт” паразитофауны из бореальных районов в Южное полушарие за счет переноса перелетными птицами имеет место и в настоящее время, если принять во внимание пути миграций ряда представителей северной орнитофауны – в частности, уже упомянутых куликов, а также полярных крачек (Зубакин, 1988; Волков и др., 2017).

Анализ распределения и встречаемости у окончательных хозяев в Южном полушарии цестод *Tetraphobius minor*, а также нематод *Seuratia shipleyi* и *Stegophorus stellaepolaris* пока не позволяет сле-

ать однозначных выводов об исторических маршрутах этих гельминтов. Можно лишь отметить, что в Южном полушарии в подавляющем большинстве случаев все три вышеупомянутых вида регистрировались у представителей отряда трубконосых (Procellariiformes) (табл. 1). С учетом монофилетичности этой группы (Double, 2003) и того факта, что около 70% видов и более 80% особей трубконосых гнездятся в Южном полушарии (Hammer, 2019), вполне возможно, что происхождение *T. minor*, *S. shipleyi* и *S. stellaepolaris* связано с приантарктическими областями. В бореальные районы Северного полушария эти паразиты могли быть занесены окончательными хозяевами, прежде всего буревестниками и предковыми формами атлантического глупыша после дивергенции северного и южного видов в Плиоцене (около 2.95 млн лет назад) (Kerr, Dove, 2013). В Арктике и Субарктике впоследствии мог произойти горизонтальный переход гельминтов на новых окончательных хозяев, и в настоящее время эту роль для них могут играть птицы, не имеющие близких филогенетических связей с исходными дефинитивными хозяевами (табл. 1). Но следует подчеркнуть, что прямых доказательств этого предположения на текущий момент не имеется.

Гельминты, использующие в баренцевоморском регионе в качестве окончательных хозяев морских уток (Anseriformes, Mergini), в Южном полушарии полностью отсутствуют. Это вполне объяснимо, поскольку из представителей этой группы птиц южнее экватора обитает лишь бразильский крохаль (*Mergus octosetaceus*) — очень немногочисленный вид, к тому же перешедший к жизни на пресных водоемах (Silveira, Bartmann, 2001). В таких условиях реализация жизненных циклов паразитов, специфичных для морских уток, невозможна.

Наименьшее количество гельминтов, зарегистрированных в Баренцевоморском регионе, отмечено у птиц в бассейне Индийского океана. Этот факт достаточно предсказуем с учетом комплекса абиотических условий Индо-Восточной Пацифики, стабильности среды на протяжении разных геологических эпох и своеобразия морской фауны, включающей большое количество эндемиков. Одинаково успешная циркуляция и в бореальных, и в тропических областях возможна лишь для немногих паразитов с высокой степенью толерантности к абиотическим условиям среды и использующих в качестве промежуточных и окончательных хозяев широкий круг животных. Следует также учесть, что находки цестод *Fimbriarioides intermedia* и *Tetrabothrius erostris* в бассейне Индийского океана были единичными, а заражение трематодами-кровепаразитами *Ornithobilharzia canaliculata*, отмеченное у аденских чаек (*Ichthyophaga hemprichii*) в Красном море, могло произойти в бассейне Средиземного моря во время кочевок птиц.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ распространения гельминтов птиц, зарегистрированных в Баренцевоморском регионе и циркулирующих в морских биоценозах, позволил определить, что большинство из них имеют амфибореальное распределение. По всей видимости, это следствие существования единого трансарктического ареала многих промежуточных и окончательных хозяев гельминтов в Плиоцене после открытия Берингова пролива, а также схожести абиотических условий в Северной Атлантике и в Северной Пацифике в указанный период. В дальнейшем в связи с развитием в Арктическом бассейне ледников, восстановлением Берингского моста суши и океаническими регрессиями атлантические и тихоокеанские популяции паразитов и хозяев оказались разделены, хотя поток генов между ними мог возобновляться в межледниковые периоды Плейстоцена. Поэтому географическая изоляция не вызвала заметной диверсификации у большинства гельминтов. Ускоренное видообразование в Северной Атлантике происходило только у отдельных видов трематод (микрофаллид группы “*rugmaeus*”), для которых были характерны узкая специфичность к промежуточным хозяевам и краткие сроки жизни половозрелых стадий в окончательных хозяевах.

Биполярное распространение ряда видов гельминтов может быть обусловлено и эволюционно-историческими, и экологическими причинами. Паразиты, специфичные для чаек, вероятно, были перенесены южнее экватора из Голарктики предковой формой доминиканской чайки (*Larus dominicanus*), которая имеет северо-атлантическое происхождение, но в Плейстоцене переселилась в Южное полушарие. В настоящее время аналогичные процессы могут иметь место в случаях дальних перелетов некоторых птиц (кулики, крачки) после гнездового периода в районы зимовки. Результаты исследования показали, что при наличии в новых регионах подходящих промежуточных хозяев гельминты могут впоследствии перейти к паразитированию уже у представителей аборигенной авифауны, использующих те же кормовые объекты, что и перелетные птицы.

Нельзя исключать, что некоторые виды гельминтов переселились вместе с окончательными хозяевами в обратном направлении — из приантарктических районов в Голарктику (например, нематоды родов *Seuratia* и *Stegophorus* с глупышами после дивергенции северного и южного видов в Плиоцене).

Безусловно, видовую идентичность многих паразитов с амфибореальным и в особенности паразитов с биполярным распределением еще только предстоит установить с помощью молекулярно-генетических методов. К тому же сведения о гельминтах морских птиц зачастую сложно кор-

ректно сравнивать из-за неравномерности количества и качества исследований в разных географических областях. Поэтому представленные данные следует расценивать как первую попытку систематизировать имеющиеся материалы по биогеографии и паразито-хозяйным связям гельминтов, циркулирующих в пелагических и прибрежных экосистемах и обнаруженных в птицах Баренцева моря. На современном этапе проведенный анализ позволяет сформулировать основу для понимания региональной истории гельминтофауны птиц и определить временные рамки появления и закономерности распространения паразито-хозяйных комплексов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность заведующему лабораторией паразитических червей и протистов Зоологического института РАН К.В. Галактионову за ценные консультации в области биологии и зоогеографии гельминтов и помощь в выборе научной литературы.

Работа выполнена в рамках программы исследований по Государственному заданию ММБИ РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.М., Сметанина З.Б., 1968. Нематоды рыбающих птиц островов Римского-Корсакова // Гельминты животных Тихого океана. М.: Наука. С. 97–104.
- Алексеев В.М., Сметанина З.Б., 1970. Трематоды рыбающих птиц островов Римского-Корсакова // Паразитологические и зоологические исследования на Дальнем Востоке. Ученые записки ДВГУ. Т. 16. С. 96–101.
- Атрашкевич Г.И., 2009. Скребни (Acanthocephala) в бассейне Охотского моря: таксономическое и экологическое разнообразие // Труды Зоологического института РАН. Т. 313. № 3. С. 350–358.
- Атрашкевич Г.И., Орловская О.М., Регель К.В., Михайлова Е.И., Поспехов В.В., 2005. Паразитические черви животных Тауйской губы // Биологическое разнообразие Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Изд-во Дальнаука. С. 175–251.
- Атрашкевич Г.И., Орловская О.М., Регель К.В., 2008. Первые сведения о паразитах охотоморской популяции обыкновенной гаги (*Somateria mollissima* L.) // Материалы IV Всерос. съезда Паразитологического общества при РАН “Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения”. СПб.: Изд-во “Лемма”. С. 36–39.
- Белогуров О.И., 1965. Паразитические черви наземных позвоночных материкового побережья Охотского моря (фауна, экология, география). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 20 с.
- Белогуров О.И., Леонов В.А., Зуева Л.С., 1968. Гельминтофауна рыбающих птиц (чаек и чистиков) побережья Охотского моря // Гельминты животных Тихого океана. М.: Наука. С. 105–124.
- Белопольская М.М., 1963. Паразитофауна птиц Судзухинского заповедника (Приморье). IV. Ленточные черви // Труды ГЕЛАН. Т. XIII. М.: Наука. С. 144–163.
- Бондаренко С.К., 1997. Жизненный цикл *Wardium fryei* (Cestoda: Hymenolepididae) // Паразитология. Т. 31. № 2. С. 142–156.
- Бондаренко С.К., Пятквявичюте Р., 1998. О типовом виде рода *Wardium* – *Wardium fryei* (Cestoda: Hymenolepididae: Aploparaksinae) // Паразитология. Т. 32. № 3. С. 221–235.
- Бондаренко С.К., Контримавичус В.Л., 1999. Гельминтофауна ржанкообразных Аляски: зоогеографические особенности и происхождение // Зоологический журнал. Т. 78. № 6. С. 643–653.
- Бондаренко С.К., Контримавичус В.Л., 2006. Основы цестодологии. Аплопаракиды диких и домашних птиц. Т. 14. М.: Наука. 443 с.
- Волков А.Е., Лоонен М., Волкова Е.В., Денисов Д.А., 2017. Новые данные о миграции полярных крачек Онежского полуострова Белого моря // Орнитология. Т. 41. С. 216–245.
- Галактионов К.В., 2009. Описание марит и определение статуса вида *Microphallus pseudopygmaeus* sp. nov. (Trematoda: Microphallidae) // Паразитология. Т. 43. № 4. С. 289–299.
- Галактионов К.В., 2016. Эволюция и биологическая радиация трематод: краткий очерк идей и мнений // Труды Зоологического института РАН. Т. 320. № S4. С. 74–126.
- Галкин А.К., Регель К.В., 2010. Диагностические признаки *Microsomacanthus microsoma* (Streplin, 1829) – типового вида рода *Microsomacanthus* Lopez-Neuza, 1942 – как основа для ревизии рода // Паразитология. Т. 44. № 5. С. 389–405.
- Гладков Н.А., Рустамов А.К., Флинт В.Е., 1986. Подотряд Куликовые (Charadrii) // Жизнь животных. Т. 6. Птицы. М.: Просвещение. С. 216–245.
- Губанов Н.М., 1952. Гельминтофауна промысловых животных Охотского моря и Тихого океана. Автореферат дис. ... канд. биол. наук. Москва. 19 с.
- Зеликман Э.А., 1953. О жизненном цикле птичьей трематоды *Gytnophallus affinis* (Jameson et Nicoll, 1913) // Доклады АН СССР. Т. 91. № 4. С. 982–992.
- Зубакин В.А., 1988. Полярная крачка – *Sterna paradisaea* Pontoppidan, 1763 // Птицы СССР. Чайковые. М.: Наука. С. 337–348.
- Иванова Е.В., Мурдмаа И.О., Емельянов Е.М., Сейткалиева Э.А., Радионова Э.П. и др., 2016. Послеледниковые палеоокеанологические условия в Баренцевом и Балтийском морях // Океанология. Т. 56. № 1. С. 125–138.
- Корнюшин В.В., Гребень О.Б., 2012. Цестодофауна чайковых птиц в районе Черноморского биосферного заповедника // Природный альманах. № 18. С. 25–38.
- Кротов А.И., Делямуре С.А., 1952. К фауне паразитических червей млекопитающих и птиц СССР // Труды ГЕЛАН. Т. VI. М.: Наука. С. 278–292.
- Куклин В.В., Куклина М.М., Ежов А.В., 2020. Гельминты моевок (*Rissa tridactyla* Linnaeus, 1758) и толстоклювых кайр (*Uria lomvia* Linnaeus, 1758) залива Русская Гавань (Северный остров Новой Земли) // Биология моря. Т. 46. № 6. С. 392–401.

- Леонов В.А., 1958. Гельминтофауна чайковых птиц Черноморского заповедника и сопредельной территории Херсонской области // Ученые записки Горьковского педагогического института. Т. 20. С. 289–299.
- Леонов В.А., Рыжиков К.М., Цимбалюк А.К., Белогузов О.И., 1963. Трематоды гусиных птиц Камчатки // Гельминты домашних и диких животных Дальнего Востока. М.: Изд-во АН СССР. С. 196–207.
- Леонов В.А., Сергеева Т.П., Цимбалюк А.К., 1966. Новая нематода – *Stegophorus stercorarii* nov. sp. (Nematoda: Acuaridae) // Труды ГЕЛАН. Т. XVII. М.: Наука. С. 91–94.
- Орловская О.М., Леонов С.А., 1975. Трематоды птиц Чаунской низменности // Паразитические организмы Северо-Востока Азии. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 27–42.
- Регель К.В., 2008. Цестоды гагар северной Чукотки // Материалы IV Всерос. съезда Паразитологического общества при РАН “Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения”. СПб.: Изд-во “Лема”. С. 79–82.
- Регель К.В., Атрашкевич Г.И., 2008. Роль морских амфипод беринговоморского побережья Чукотки в жизненных циклах цестод рода *Microsomacanthus*. Первые итоги исследования // Паразитология. Т. 42. № 1. С. 31–40.
- Сметанина З.Б., 1979. Цестоды рыбоядных птиц Приморского края // Материалы науч. конф. Всесоюз. об-ва гельминтологов. Вып. 31. Цестоды и цестодозы. М.: Изд-во АН СССР. С. 120–128.
- Темирова С.И., Скрабин А.С., 1978. Основы цестодологии. Тетработриаты и мезоцистоидаты. М.: Наука. 186 с.
- Хоберг Э.П., 1992. Экология гельминтов морских птиц острова Талан (предварительный обзор) // Прибрежные экосистемы северного Охотоморья. Остров Талан. Магадан: Изд-во СВКНИИ ДВО РАН. С. 116–136.
- Хохлова И.Г., 1986. Акантоцефалы наземных позвоночных фауны СССР. М.: Наука. 277 с.
- Цветкова И.Л., 1975. Прибрежные гаммариды северных и дальневосточных морей СССР и сопредельных вод. Л.: Наука. 257 с.
- Цимбалюк А.К., 1965. Гельминты позвоночных животных Берингова моря (фауна, экология, география). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 23 с.
- Юрпалова Н.М., Коновалов Ю.Н., 1969. Четыре вида дилепидид от куликов Чукотки // Паразиты позвоночных животных. Кишинев: Изд-во Картя Молдовеняскэ. С. 136–145.
- Allison F.R., 2000. Cestodes and trematodes from New Zealand pied oystercatcher *Haematopus ostralegus finschi* Martens, and the New Zealand variable oystercatcher *Haematopus unicolor* Forster // Records of the Canterbury Museum. V. 14. P. 51–54.
- Allison F.R., 2001. Records of trematodes and cestodes of bar-tailed godwit, *Limosa lapponica bayeri* Nauman from New Zealand // Records of the Canterbury Museum. V. 15. P. 9–10.
- Alvarez M.F., Santamarina F.M.T., Sanmartin D.M.L., 1988. The presence in Spain of *Seuratia shipley* (Stossich, 1900) (Nematoda, Acuariidae), a parasite of the Giant Skua, *Stercorarius skua* // Revista Iberica de Parasitologia. V. 48. I. 3. P. 295–296.
- Baer J.G., 1956. Parasitic helminths collected in West Greenland // Meddelelser om Grønland. Bd. 124. № 10. P. 5–55.
- Baer J.G., 1962. Cestoda // The Zoology of Iceland. V. 2. Pt. 12. P. 1–63.
- Bakke T.A., 1972. Studies of the Helminth Fauna of Norway XXII: The common gull, *Larus canus* L., as final host for Digenea (Platyhelminthes). I. The ecology of the common gull and their infection in relation to season and the gull's habitat, with the distribution of the parasites in the intestine // Norwegian Journal of Zoology. V. 20. I. 2. P. 165–188.
- Bakke T.A., 1985. Studies of the Helminth Fauna of Norway XL: The common gull, *Larus canus* L., as final host for Cestoda (Platyhelminthes) // Fauna Norvegica. Series A. V. 6. P. 42–54.
- Benjamin L.R., James B.L., 1987. The development of the metacercaria of *Maritrema linguilla* Jäg., 1908 (Digenea: Microphallidae) in the intermediate host, *Ligia oceanica* (L.) // Parasitology. V. 94. I. 2. P. 221–231.
- Bishop C.A., Threlfall W., 1974. Helminths parasites of common eider duck, *Somateria mollissima* (L.), in the Newfoundland and Labrador // Proceeding of the Helminthological Society of Washington. V. 41. I. 1. P. 25–35.
- Borgsteede F.H.M., Okulewicz A., Zoun P.E.F., Okulewicz J., 2005. The gastrointestinal helminth fauna of eider duck (*Somateria mollissima* L.) in the Netherland // Helminthologia. V. 42. I. 2. P. 83–87.
- Bourgeois C.E., 1980. The metazoan parasites of three species of scoters (*Melanitta perspicillata* (Linnaeus, 1758), *M. nigra* (Linnaeus, 1758) and *M. fusca* (Linnaeus, 1758)). Masters thesis. Memorial University of Newfoundland. 119 p.
- Bourgeois C.E., Threlfall W., 1982. Metazoan parasites of three species of scoters (Anatidae) // Canadian Journal of Zoology. V. 60. I. 10. P. 2253–2257.
- Brant S., 2017. MSB Parasite Collection (Arctos). Version 32.3. Museum of Southwestern Biology (MSB). Division of Parasitology. Occurrence Dataset. [Электронный ресурс]. Дата обновления: 2017-06-12. Режим доступа. <https://doi.org/10.15468/ou11f2>
- Brinkmann A.J., 1956. Trematoda // Zoology of Iceland. V. 2. I. 11. P. 1–34.
- Brinkmann A.J., 1975. Trematodes from Greenland // Meddelelser om Grønland. Bd. 205. № 2. P. 1–88.
- Cable R.M., Connor R.S., Balling J.M., 1960. Digenetic trematodes of Puerto Rican shore birds // Scientific Survey of Porto Rico and the Virgin Islands. V. 17. I. 2. P. 187–255.
- Canaris A.G., Kinsella J.M., Braby R., 2003. Helminth parasite communities in two species of shorebirds (Charadrii) from Namibia // Comparative Parasitology. V. 70. I. 2. P. 155–161.
- Ching H.L., 1960. Some digenetic trematodes of shore birds at Friday Harbour, Washington // Proceeding of the Helminthological Society of Washington. V. 27. I. 1. P. 53–62.
- Ching H.L., 1961. Three trematodes from Harlequin Ducks // Canadian Journal of Zoology. V. 39. I. 3. P. 373–376.

- Ching H.L., 1965. Systematic notes on some North American microphallid trematodes // Proceeding of the Helminthological Society of Washington. V. 32. I. 2. P. 140–148.
- Ching H.L., 1973. Description of *Gymnophallus somateriae* (Levensen, 1881) from *Macoma inconspicua* and diving ducks from Vancouver, Canada // Canadian Journal of Zoology. V. 51. I. 8. P. 801–806.
- Ching H.L., 1978. New marine hosts for *Parorchis acanthus*, *Cryptocotyle lingua*, *Maritrema megametrios* and *Maritrema gratiosum*, trematodes of birds from British Columbia, Canada // Canadian Journal of Zoology. V. 56. I. 8. P. 1877–1879.
- Ching H.L., 1982. Description of germinal sacs of a gymno-phallid trematode, *Cercaria margaritensis* sp. n., in extrapallial fluid of subtidal snails (*Margarites* spp.) in British Columbia // Canadian Journal of Zoology. V. 60. I. 4. P. 516–520.
- Ching H.L., 1989. *Profilicollis botulus* (Van Cleave, 1916) from diving ducks and shore crabs of British Columbia // The Journal of Parasitology. V. 75. I. 1. P. 33–37.
- Ching H.L., 1990. Some helminth parasites of Dunlin (*Calidris alpina*) and Western Willet (*Catoptrophorus semipalmatus inornatus*) from California // Journal of the Helminthological Society of Washington. V. 57. I. 1. P. 44–50.
- Ching H.L., 1991. List of larval worms from marine invertebrates of the Pacific coast of North America // Journal of the Helminthological Society of Washington. V. 58. I. 1. P. 57–68.
- Clark G.M., O'Meara D., VanWellden J.W., 1958. An epizootic among eider ducks involving an acantocephalid worm // Journal of Wildlife Management. V. 22. I. 2. P. 204–205.
- Creutz G., Gottschalk C., 1969. Endoparasitenbefall bei Lachmöven in Abhängigkeit vom Alter // Angewandte Parasitologie. V. 10. I. 2. P. 80–91.
- D'Amato M.E., Harkins G.W., de Oliveira T., Teske P.R., Gibbons M.J., 2008. Molecular dating and biogeography of neritic krill *Nyctiphanes* // Marine Biology. V. 155. I. 2. P. 243–247.
- Daost P.-Y., Conboy G., McBurney S., Burgess N., 1998. Interactive mortality factors in common loons from Maritime Canada // Journal of Wildlife Diseases. V. 34. I. 3. P. 524–531.
- Deblock S., Tran Van Ky P., 1966. Contribution a l'etude des Microphallidae Travassos, 1920 (Trematoda) XII. Espèces d'Europe occidentale. Creation de *Sphairotrema* nov. gen.; Cosiderations diverses du systematique (a propos des collections de *Microphallidae* du British Museum de Londres et du Musee d'Histoire Naturelle de Göteborg – Suede) // Annales de Parasitologie Humaine et Comparee. V. 41. I. 1. P. 23–60.
- Deblock S., Canaris A.G., 1992. Contribution a l'etude des Microphallidae Travassos, 1920 (Trematoda) XLIII. De six especes d'Afrique du Sud dont une d'une genre nouveau // Annales de Parasitologie Humaine et Comparee. V. 66. I. 5. P. 204–218.
- Deblock S., Canaris A.G., 1996. Microphallidae, Trematoda XLIII. Quatre *Maritrema* de groupe eroliae parasites d'oiseaux Australiens // Parasite. V. 3. I. 4. P. 357–361.
- Deblock S., Rausch R.L., 1972. Contribution a l'etude des Microphallidae Travassos, 1920 (Trematoda) XXVI. De quelques especes d'Alaska // Annales de Parasitologie Humaine et Comparee. V. 47. I. 5. P. 701–715.
- de Melo F.C.M., de Oliveira B.J., Athayde A.C.R., Dantas A.F.M., Feitosa T.F. et al., 2012. Identification of parasites in *Puffinus puffinus* (Birds, Procellariiformes) from Northeastern Brazil // Veterinary Research Communications. V. 36. I. 4. P. 235–238.
- de Mendosa D.G.P., Meyer D., Ferrand N., Morgante J.S., 2012. Genetic variability in mitochondrial and nuclear genes of *Larus dominicanus* (Charadriiformes, Laridae) from the Brazilian coast // Genetics and Molecular Biology. V. 35. I. 4. P. 874–885.
- Denny M., 1969. Life-cycle of parasites using *Gammarus lacustris* as an intermediate host in a Canadian lake // Parasitology. V. 59. I. 4. P. 795–827.
- Diaz J.I., Clemonete F., Navone G.T., 2011. Helminths of the kelp gull, *Larus dominicanus*, from the northern Patagonian coast // Parasitology Research. V. 109. I. 6. P. 1555–1562.
- Diaz J.I., Sepulveda M.S., Kinsella J.M., 2007. A new genus and species of acuarioid nematode (Acuariidae: Seuratiinae) in petrels *Pterodroma externa* and *P. neglecta* from the Juan Fernandez Islands, Chile // Journal of Parasitology. V. 93. I. 3. P. 650–654.
- Double D.C., 2003. Procellariiformes // Grzimek's Animal Life Encyclopedia. 8 Birds Tinamous and Ratites to Hoatzins. Farmington Hills, MI: Gale Group. P. 107–110.
- Eyda M., Gunnlaugsdottir B., Skirnisson K., 1994. The occurrence of the digenean *Cryptocotyle lingua* in the coastal environment of Iceland // Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology. V. 4. I. 2. P. 15–16.
- Feis M.E., Thielges D.W., Olsen J.L., de Montaudoin X., Jensen K.T. et al., 2015. The most vagile host as the main determinant of population connectivity in marine macroparasites // Marine Ecology Progress Series. V. 520. P. 85–99.
- Forrester D.J., Spalding M.G., 2003. Parasites and diseases of wild birds in Florida. University of Florida Press. 1132 p.
- Foster G.W., Kinsella J.M., Price R.D., Mertins J.W., Forrester D.J., 1996. Parasitic helminthes and arthropods of Greater Sheawaters (*Puffinus gravis*) from Florida // The Journal of Helminthological Society of Washington. V. 63. I. 1. P. 83–88.
- Frame G.W., 1969. New definitive host, range extension, and notes on the morphology of *Tristriata anatis* Belopolskaya, 1953 (Trematoda, Notocotyliidae) from south-east Alaska // Canadian Journal of Zoology. V. 47. I. 2. P. 256–266.
- Fraser P.G., 1974. The helminths parasites of aquatic birds from Loch Leven, Kinross: the trematodes of Laridae // Proceeding of the Royal Society of Edinburg. Section B: Biological Sciences. V. 74. I. 26. P. 391–406.
- Galaktionov K.V., Irwin S.W.B., Saville D.H., 2006. One of the complex life-cycle among trematodes: a description of *Parvatrema margaritense* (Ching, 1982) n. comb. (*Gymnophallidae*) possessing parthenogenetic metacercariae // Parasitology. V. 132. I. 5. P. 733–746.
- Galaktionov K.V., Blasco-Costa I., Olson P.D., 2012. Life cycles, molecular phylogeny and historical biogeography

- of the “pygmaeus” microphallids (Digenea: Microphallidae) // *Parasitology*. V. 139. I. 10. P. 1346–1360.
- Galkin A.K., Regel K.V., Mariaux J., 2006. Redescription and new data of *Microsomacanthus jaegerskioeldi* (Fuhrmann, 1913) (Cestoda: Hymenolepididae) // *Systematic Parasitology*. V. 64. I. 1. P. 1–11.
- Galkin A.K., Mariaux J., Regel K.V., Skirnisson K., 2008. Redescription and new data of *Microsomacanthus diorchis* (Fuhrmann, 1913) (Cestoda: Hymenolepididae) // *Systematic Parasitology*. V. 70. I. 2. P. 119–130.
- Georgiev B.B., Vasileva G.P., Chipev N.H., Dimitrova Z.M., 1996. Cestodes of seabirds at Livingston Island, South Shetlands // *Bulgarian Antarctic Research. Life Sciences*. V. 1. P. 111–127.
- Golikov A.N., Dolgolenko M.A., Maximovich N.V., Scarlato O.A., 1990. Theoretical approaches to marine biogeography // *Marine Ecology Progress Series*. V. 63. I. 2–3. P. 289–301.
- Gonchar A., Galaktionov K.V., 2017. Life cycle and biology of *Tristriata anatis* (Digenea: Notocotylidae): morphological and molecular approaches // *Parasitology Research*. V. 116. I. 1. P. 45–59.
- Gonzales-Acuña D., Cerda F., Lopez J., Ortega R., Mathieu C., Kinsella M., 2009. Checklist of the helminthes of the Kelp Gull, *Larus dominicanus* (Aves, Laridae), with new records from Chile // *Zootaxa*. V. 2297. P. 27–43.
- Hadley C.E., Castle R.M., 1940. Description of a new species of *Maritrema* Nicoll, 1907, *Maritrema arenaria*, with studies of the life history // *Biological Bulletin*. V. 78. I. 2. P. 338–348.
- Hamer K.C., 2019. Procellariiformes // *Encyclopedia of Ocean Sciences (Third Edition)*. V. 2. Academic Press. P. 39–48.
- Haukisalmi V., 2015. Checklist of tapeworms (Plathelminthes, Cestoda) of vertebrates in Finland // *Zoo Keys*. V. 533. P. 1–61.
- Hervias S., Ramos J.A., Nogales M., de Ybañez R.R., 2013. Effect of exotic mammalian predators of Cory’s Shearwater: ecological effect on population health and breeding success // *Parasitology Research*. V. 112. I. 7. P. 2721–2730.
- Hoberg E.P., 1979. Helminth parasites of marine birds (Charadriiformes: Alcidae and Laridae) occurring in the North Pacific Ocean and Gulf of Alaska. MSc Thesis. University of Saskatchewan, Saskatoon, Canada. 121 p.
- Hoberg E.P., 1984. *Alcataenia longicervica* sp. n. from murre *Uria lomvia* (Linnaeus) and *Uria aalge* (Pontopidan) in the North Pacific basin, with redescription of *Alcataenia armillaris* (Rudolphi, 1810) and *Alcataenia meinertzhageni* (Baer, 1956) (Cestoda: Dilepididae) // *Canadian Journal of Zoology*. V. 62. I. 10. P. 2044–2052.
- Hoberg E.P., 1984a. *Alcataenia campylacantha* (Krabbe, 1869) from pigeon guillemots, *Cephus columba* Pallas, and black guillemots, *Cephus grylle* (Linnaeus), and *Alcataenia* sp. indet. (Cestoda: Dilepididae) from Kittlitz’s murrelets, *Brachyramphus brevirostris* (Vigors) in Alaska // *Canadian Journal of Zoology*. V. 62. I. 11. P. 2297–2301.
- Hoberg E.P., 1984b. *Alcataenia fraterculae* sp. n. from the Horned Puffin *Fratercula corniculata* (Naumann), *Alcataenia cerorhiniae* sp. n. from the Rhinoceros Auklet, *Cerorhinca monocerata* (Pallas), and *Alcataenia larina pacifica* ssp. n. (Cestoda: Dilepididae) in the North Pacific basin // *Annales de Parasitologie Humaine et Comparee*. V. 59. P. 335–351.
- Hoberg E.P., 1984c. Trematode parasites of marine birds in Antarctica: the distribution of *Gymnophallus deliciosus* (Olsson, 1893) // *Antarctic Journal US*. V. 19. P. 159–160.
- Hoberg E.P., Adams A., 2000. Phylogeny, history and biodiversity: understanding faunal structure and biogeography in the marine realm // *Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology*. V. 10. I. 2. P. 19–37.
- Hoberg E.P., Ryan P.G., 1989. Ecology and helminth parasitism in *Puffinus gravis* (Procellariiformes) on the breeding grounds at Gough Island // *Canadian Journal of Zoology*. V. 67. I. 1. P. 220–225.
- Hoberg E.P., Soudachanh K.M., 2020. Insights about Diversity of Tetrabothriidae (Eucestoda) among Holarctic Alcidae (Charadriiformes): What Is *Tetrabothrius jaegerskioeldi*? // *MANTER: Journal of Parasite Biodiversity*. I. 1. P. 1–43.
- Hoberg E.P., Sims D.E., Odense P.H., 1995. Comparative morphology of the scolices and microtriches among five species of *Tetrabothrius* (Eucestoda: Tetrabothriidae) // *The Journal of Parasitology*. V. 81. I. 3. P. 475–481.
- Hou Z., Sket B., 2016. A review of Gammaridae (Crustacea: Amphipoda): the family extent, its evolutionary history and taxonomic redefinition of genera // *Zoological Journal of the Linnean Society*. V. 176. I. 2. P. 323–348.
- Irwin S.W.B., Prentice H.J., 1976. The parasitic fauna in the digestive tracts of three herring-gulls, *Larus argentatus*, taken from Strangford Lough // *The Irish Naturalists Journal*. V. 18. I. 9. P. 281–282.
- Irwin S.W.B., McShane G., Saville D.H., 1989. A study of metacercarial excystment in *Parapronocephalum symmetricum* (Trematoda: Notocotylidae) // *Parasitology Research*. V. 76. I. 1. P. 45–49.
- Iwaki T., Yokohata Y., Kajigaya H., Sato F., Hiraorff T., 2006. *Tetrabothrius* sp. (Cestoda: Tetrabothriidae) and *Stegophorus stellaepolaris* (Nematoda: Acuariidae) collected from a short-tailed albatross (*Diomedea albatrus*) // *Japanese Journal of Zoo and Wildlife Medicine*. V. 11. I. 2. P. 83–86.
- James B.L., 1969. The Digenea of the intertidal prosobranch, *Littorina saxatilis* (Olivier) // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. V. 7. I. 1. P. 273–316.
- Jones N.V., William I.C., 1968. The trematode parasites of the sheatbill, *Chionis alba* (Gmelin), from Signy Island, South Orkney Islands // *Journal of Helminthology*. V. 42. I. 1–2. P. 65–80.
- Kerr K.C.R., Dove C.J., 2013. Delimiting shades of gray: phylogeography of the Northern Fulmar, *Fulmarus glacialis* // *Ecology and Evolution*. V. 3. I. 7. P. 1915–1930.
- Kinsella J.M., Forrester D.J., 1999. Parasitic helminthes of the Common Loon, *Gavia immer*, on its wintering grounds in Florida // *Journal of the Helminthological Society of Washington*. V. 66. I. 1. P. 1–6.
- Kinsella J.M., Cole R.A., Forrester D.J., Roderick C.L., 1996. Helminth parasites of osprey, *Pandion haliaetus*, in North America // *Journal of the Helminthological Society of Washington*. V. 63. I. 2. P. 262–265.
- Laakkonen H., Hardman M., Strelkov P., Väinölä R., 2020. Cycles of trans-Arctic dispersal and vicariance, and di-

- versification of amphi-boreal marine fauna // Journal of Evolutionary Biology. [Электронный ресурс].
- Режим доступа:
<https://doi.org/10.1111/jeb.13674>
- Labriola J.B., Suriano D.M., 2001. Community structure of parasitic helminths of birds of the genus *Larus* from Mar del Plata, Argentina // Vie et Milieu. V. 51. I. 1. P. 67–76.
- Langston N., Hillgarth N., 1995. Moults varies with parasites in Laysan albatrosses // Proceedings: Biological Sciences. V. 261. I. 1361. P. 239–243.
- Lauer D.M., Fried B., 1975. Effect of dessication on the survival of the marine snail *Batillaria minima* Gmelin // The Veliger. V. 18. I. 1. P. 85–86.
- Lee Y.-I., Seo M., Chai J.-Y., 2020. Intestinal flukes recovered from a Herring gull, *Larus argentatus*, in the Republic of Korea // The Korean Journal of Parasitology. V. 58. I. 1. P. 81–86.
- Liebers-Helbig D., Sternkopf V., Helbig A.J., Knijff P., 2010. The Herring Gull complex (*Larus argentatus-fuscus-cachinans*) as a model group for recent Holarctic vertebrate radiation // Evolution in action. Berlin–Heidelberg: Springer-Verlag. P. 351–372.
- Lockyer A.E., Olson P.D., Østergaard P., Rollinson D., Johnston D.A. et al., 2003. The phylogeny of the Schistosomatidae based on three genes with emphasis on the interrelationships of *Schistosoma* Weinland // Parasitology. V. 126. I. 3. P. 203–224.
- Loos-Frank B., 1967. Experimentelle Untersuchungen über Bau, Entwicklung und Systematik der *Himasthinae* (Trematoda, Echinostomatidae) des Nordseeraums // Zeitschrift für Parasitenkunde. V. 28. P. 299–351.
- Loos-Frank B., 1969. Zur Kenntnis der gymnophalliden Trematoden des Nordseeraumes I. Die Alternativ-Zyklen von *Gymnophallus choledochus* Odhner, 1900 // Zeitschrift für Parasitenkunde. V. 32. I. 2. P. 135–156.
- Loos-Frank B., 1971. Zur Kenntnis der gymnophalliden Trematoden des Nordseeraumes III: *Gymnophallus gibberosus* n. sp. und seine Metacercarie // Zeitschrift für Parasitenkunde. V. 35. I. 4. P. 270–271.
- Mariaux J., Kuchta R., Hoberg E.P., 2017. Tetrabothriidae Baer, 1954 // Planetary Biodiversity Inventory (2008–2017): Tapeworms from Vertebrate Bowels of the Earth. The University of Kansas, Natural History Museum. Special Publication. № 25. P. 357–370.
- Mawson P.M., 1953. Parasitic nematode collected by Australian National Antarctic Expedition: Heard Island and Macquarie Island, 1948–1951 // Parasitology. V. 43. I. 3–4. P. 291–297.
- Mawson P.M., Angel L.M., Edmond S.I., 1986. A checklist of helminths from Australian birds // Records of the South Australian Museum. V. 19. I. 15. P. 219–325.
- Meggritt F.J., 1933. Cestodes obtained from animals dying in the Calcutta zoological gardens during 1931 // Records of Indian Museum. V. 35. I. 2. P. 145–165.
- Morris-Pocock J.A., Taylor S.A., Birt T.P., Damus D., Piatt J.F. et al., 2008. Population genetic structure in Atlantic and Pacific Ocean common murre (*Uria aalge*): natural replicate test of post-Pleistocene evolution // Molecular Ecology. V. 17. I. 22. P. 4859–4873.
- Muzaffar S.B., 2009. Helminths of murre (Alcida: *Uria* spp.): markers of ecological change in the marine environment // Journal of Wildlife Diseases. V. 45. I. 3. P. 672–683.
- Muzaffar S.B., Hoberg E.P., Jones I.L., 2007. First record of *Alcaetania larina larina* (Cestoda: Dilepididae) in Atlantic Puffins (Aves, Alcidae, *Fratercula arctica*) from Newfoundland, Canada // Comparative Parasitology. V. 74. I. 2. P. 380–382.
- Nagasawa K., Barus V., Ogi H., 1998. *Stegophorus stellaepolaris* (Parona, 1901) (Nematoda: Acuariidae) collected from Thick-billed Murres (*Uria lomvia*) of the Bering Sea // Journal of the Yamashina Institute for Ornithology. V. 30. I. 1. P. 31–35.
- Nicoll W., 1923. A reference list of the trematoda parasites of British birds // Parasitology. V. 15. I. 2. P. 151–202.
- Nybelin O., 1916. Neue Tetrabothriiden aus Vogel // Zoologischer Anzeiger. V. 47. P. 297–301.
- Odening K., 1982. Cestoden aus Flugvögeln der Sudshetlands (Antarktis) und der Falklandinseln (Malwinen) // Angewandte Parasitologie. V. 23. I. 4. P. 202–223.
- Odhner T., 1905. Die trematoden des Arktischen Gebeites // Fauna Arctica. V. 4. P. 291–372.
- Oglesby L.C., 1965. *Parvatrema borealis* (Trematoda) in San Francisco Bay // Journal of Parasitology. V. 51. I. 4. P. 582.
- Olafsdottir D., Lilliendahl K., Solmundsson J., 1996. Nematode infection in Icelandic seabirds // Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology. V. 6. I. 2. P. 124–125.
- Parejo S.H., Pleite C.M.-C., Diaz J.L., Lidia C.-D., Ortiz J. et al., 2015. Parasitic fauna of a yellow-legged gull colony in the island Escombreras (South-eastern Mediterranean) in close proximity to a landfill site: Potential effects on cohabiting species // Acta Parasitologica. V. 60. I. 2. P. 290–297.
- Pekkarinen M., Ching H.L., 1994. Comparison of gymnophallid digeneans from North Pacific and Baltic clams, *Macoma balthica* (Bivalvia) // Journal of Parasitology. V. 80. I. 4. P. 630–636.
- Pemberton R.T., 1963. Helminth parasites of three species of British gulls, *Larus argentatus* Pont., *L. fuscus* L. and *L. ridibundus* L. // Journal of Helminthology. V. 37. I. 1–2. P. 57–88.
- Pomeroy M.R., Burt M.D.B., 1964. Cestodes of the herring gull, *Larus argentatus* Pontoppidan, 1763, from the Brunswick, Canada // Canadian Journal of Zoology. V. 42. I. 6. P. 959–973.
- Rangel L.F., Santos M.J., 2009. *Diopatra neapolitana* (Polychaeta: Onuphidae) as a second intermediate host of *Gymnophallus choledochus* (Digenea: Gymnophallidae) in the Aviero Estuary (Portugal): distribution within the host and histopathology // Journal of Parasitology. V. 95. I. 5. P. 1233–1236.
- Rankin J.S., 1939. Studies on the trematode family *Microphallidae* Travassos, 1921. I. The genus *Levinseniella* Stiles and Hassal, 1901, and description of a new genus, *Cornucopula* // Transactions of the American Microscopical Society. V. 58. I. 4. P. 431–447.
- Ransom B.H., 1909. The taenioid cestodes of North American birds // Bulletin of the United States National Museum. V. 69. P. 1–141.
- Rayski C., Fahmy M.A.M., 1962. Investigation on some trematodes of birds from the East Scotland // Zeitschrift für Parasitenkunde. V. 22. P. 186–195.

- Reish D.J., 1950. New host and distribution records for two trematodes from the Western Gull // The Journal of Parasitology. V. 36. I. 1. P. 84.
- Riley J., Owen W.R., 1975. Competition between two closely related *Tetrabothrius* cestodes of the fulmar (*Fulmarus glacialis* L.) // Zeitschrift für Parasitenkunde. V. 46. I. 3. P. 221–228.
- Rind S., 1984. The blood fluke *Ornithobilharzia canaliculata* (Rudolphi, 1819) (Trematoda: Schistosomatidae) from the gull *Larus dominicanus* at Lyttelton, New Zealand // Mauri Ora. V. 11. P. 71–75.
- Sanmartin M.L., Cordeiro J.A., Alvarez M.F., Leiro J., 2005. Helminth fauna of the yellow-legged gull *Larus cachinans* in Galicia, north-west Spain // Journal of Helminthology. V. 79. I. 4. P. 361–371.
- Sauve D., Patirana A., Chadrine J.W., Friesen V.L., 2019. Mitochondrial DNA reveals population genetic structure within Atlantic but not Pacific populations of a Holarctic seabirds // Marine Ornithology. V. 47. I. 2. P. 199–208.
- Schiller E.L., 1951. Studies on the Helminth Fauna of Alaska. VIII. Some cestode parasites of the Pacific Kittiwake (*Rissa tridactyla* Ridway) with the description of *Haploparaksis rissae* n. sp. // Proceeding of the Helminthological Society of Washington. V. 18. I. 2. P. 122–125.
- Schiller E.L., 1955. Studies on the Helminth Fauna of Alaska. XXIII. Some cestode parasites of eider ducks // The Journal of Parasitology. V. 41. I. 1. P. 79–88.
- Schiller E.L., 1955a. Some cestode parasites of the oldsquaw, *Clangula hyemalis* // Proceeding of the Helminthological Society of Washington. V. 22. I. 1. P. 41.
- Schmidt G.D., Neiland K. A., 1968. *Hymenolepis* (Hym.) *deblocki* sp. n. and records of other helminthes from charadriiform birds // Canadian Journal of Zoology. V. 48. I. 5. P. 1037–1040.
- Shiely A.E., 1903. Some parasites from Ceylon // Spolia Zeylanica. V. 1. I. 3. P. 1–11.
- Silveira L.F., Bartmann W.D., 2001. Natural history and conservation of Brazilian Merganser *Mergus octosetaceus* at Serra da Canastra National Park, Minas Gerais, Brazil // Bird Conservation International. V. 11. I. 4. P. 287–300.
- Skirnisson K., 2015. Association of helminth infection and food consumption in common eider *Somateria mollissima* in Iceland // Journal of Sea Research. V. 104. P. 41–50.
- Skirnisson K., Jonson A.A., 1996. Parasites and ecology of the common eider in Iceland // Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology. V. 6. I. 2. P. 126–127.
- Skirnisson K., Eydal M., Gunnarson E., Hersteinsson P., 1993. Parasites of the Arctic Fox (*Alopex lagopus*) in Iceland // Journal of Wildlife Diseases. V. 29. I. 3. P. 440–446.
- Sonsthagen S.A., Chesser R.T., Bell D.A., Dove C.J., 2012. Hybridization among Arctic white-headed gulls (*Larus* spp.) obscured the genetic legacy of the Pleistocene // Ecology and Evolution. V. 2. I. 6. P. 1278–1295.
- Spiridonov V., Casanova B., 2010. Order Euphausiacea Dana, 1852. Chapter 61 // Treatise on Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea. V. 9. Part A: Euphausiacea, Amphionidacea and Decapoda (Partim). Leiden: Brill. P. 5–82.
- Stock T.M., Holmes J.C., 1988. Functional relationships and microhabitat distribution of enteric helminthes of grebes (Podicipedidae): The evidence for interactive communities // The Journal of Parasitology. V. 74. I. 2. P. 214–227.
- Stunkard H.W., 1962. New intermediate host for *Parvatrema borealis* Stunkard, Uzman, 1958 (Trematoda) // The Journal of Parasitology. V. 48. I. 1. P. 157.
- Stunkard H.W., 1966. The morphology and life history of digenetic trematode, *Himasthla littorinae* sp. n. (Echinostomatidae) // The Journal of Parasitology. V. 52. I. 2. P. 367–372.
- Stunkard H.W., Uzman J.R., 1958. Studies of digenetic trematodes of the genera *Gymnophallus* and *Parvatrema* // Biological Bulletin. V. 115. I. 2. P. 276–302.
- Swennen C., Ching H.L., 1974. Observation on the trematode *Parvatrema affinis*, causative agent of crawling-tracks of *Macoma baltica* // Netherlands Journal of Sea Research. V. 8. I. 1. P. 108–115.
- Thompson A.B., 1985. Transmission dynamics of *Proflicolus botulus* (Acanthocephala) from crabs (*Carcinus maenas*) to eider ducks (*Somateria mollissima*) on the Ythan Estuary, N.E. Scotland // Journal of Animal Ecology. V. 54. I. 2. P. 605–616.
- Threlfall W., 1967. Studies on helminths parasites of the herring gull, *Larus argentatus* Pontopp., in northern Carnarvonshire and Anglesey // Parasitology. V. 57. I. 3. P. 431–453.
- Threlfall W., 1968. The helminths parasites of three species of gulls in Newfoundland // Canadian Journal of Zoology. V. 46. I. 5. P. 827–831.
- Threlfall W., 1968a. Studies on helminths parasites of the American herring gull (*Larus argentatus* Pont.) in Newfoundland // Canadian Journal of Zoology. V. 46. I. 6. P. 1119–1126.
- Threlfall W., 1971. Helminths parasites of alcids in the northwestern North Atlantic // Canadian Journal of Zoology. V. 49. I. 4. P. 461–466.
- Tigano A., Damus M., Birt T.P., Morris-Pocock J.A., Artukhin Y.B., Friesen V.L., 2015. The Arctic: glacial refugium or area of secondary contact? Inference from the population genetic structure of the Thick-Billed Murre (*Uria lomvia*), with implications for management // Journal of Heredity. V. 106. I. 3. P. 238–246.
- Uchida A., Uchida K., Itagaki H., Kamegai S., 1991. Check list of helminth parasites of Japanese birds // Japanese Journal of Parasitology. V. 40. I. 1. P. 7–85.
- Vassart M., Meline G., 1988. Note sur des parasites nouvellement identifiés sur le Territoire // Revue d'Élevage et de Médecine Vétérinaire de Nouvelle Calédonie. V. 11. P. 37–38.
- Williams I.C., Harris M.P., 1965. The infection of the gulls *Larus argentatus* Pont., *L. fuscus* L. and *L. marinus* L. with Cestoda on the coast of Wales // Parasitology. V. 55. I. 2. P. 237–256.
- Wittenberg G., Lendy J., 1967. Redescription of *Ornithobilharzia canaliculata* (Rud.) Odhner, with notes of classification of the genus *Ornithobilharzia* and subfamily Schistosomatidae (Trematoda) // Israel Journal of Zoology. V. 16. I. 4. P. 193–204.
- Wotton D.M., 1957. The life history of *Cryptocotyle concavum* (Creplin, 1825) Fischöder, 1903 (Trematoda: Heterophyidae) // The Journal of Parasitology. V. 43. I. 3. P. 271–279.
- Yamaguti S., 1939. Studies on the helminth fauna of Japan. Part 25. Trematodes of birds. IV // Japanese Journal of Zoology. V. 8. I. 2. P. 129–210.

- Yokohata Y., 2002. Preliminary report of the parasitic helminth fauna of seabirds killed in the "Nadhotka" oil spill // Japanese Journal of Benthology. V. 57. P. 90–94.
- Zdzitowiecki K., Cielecka D., 1984. *Anomotaenia dominicana* (Raillet and Henry, 1912) (Cestoda, Dilepididae) from the Dominican Gull *Larus dominicanus* Licht. of the Antarctic // Acta Parasitologica Polonica. V. 29. I. 1–8. P. 49–58.
- Zdzitowiecki K., Niewiadomska K., Drozdz J., 1989. Trematodes of birds and mammals in the environs of H. Arc-towski Station (South Shetlands, Antarctic) // Acta Parasitologica Polonica. V. 34. I. 3. P. 247–258.

BIOGEOGRAPHIC ASPECTS OF THE HELMINTHES RECORDED FROM BARENTS SEA BIRDS: SPATIAL DISTRIBUTION AND HOST-RANGE

V. V. Kuklin*

Murmansk Marine Biological Institute, Russian Academy of Sciences, Murmansk, 183010 Russia

*e-mail: VV_Kuklin@mail.ru

Biogeographic patterns and host-ranges of helminth parasites which circulate in marine ecosystems and have been recorded in birds from the Barents Sea are analyzed. Of all 53 parasitic species revealed, only the tapeworm, *Tetrabothrius morschtini* is endemic to the Barents Sea, whereas 52 helminth species have been found in the North Atlantic, 48 species in the North Pacific, 6 species each in the South Atlantic and the Australian–New Zealand region, 5 species in the Antarctic, 4 species in the South Pacific, and 3 species in the Indian Ocean basin. These parasites are shown to be characterized by two main types of spatial distribution. Amphiboreal distributions of most parasites seem to have originated in consequence of trans-Arctic dispersals of many intermediate and definitive hosts in the Pliocene after the opening of the Bering Strait and the dispersion of their eggs by seabirds during the warm interglacial periods in the Pleistocene. Bipolar distributions of some parasites might have been caused by transfers by the final hosts after species divergence in the Holarctic and the relocation of new species to the Southern Hemisphere (for example the Kelp Gull, *Larus dominicanus*) or during seasonal migrations (for example, sandpipers and terns). Some helminth species could have possibly migrated with definitive hosts from the Antarctic region to the Holarctic. The roles played by different factors in the distributions of parasite-host assemblages (such as the mobility of the final hosts, the presence of intermediate hosts, the lifespan of the adult stages of helminthes and host switching) are discussed.

Keywords: parasitic worms, seabirds, biodiversity, faunogenesis, Arctic