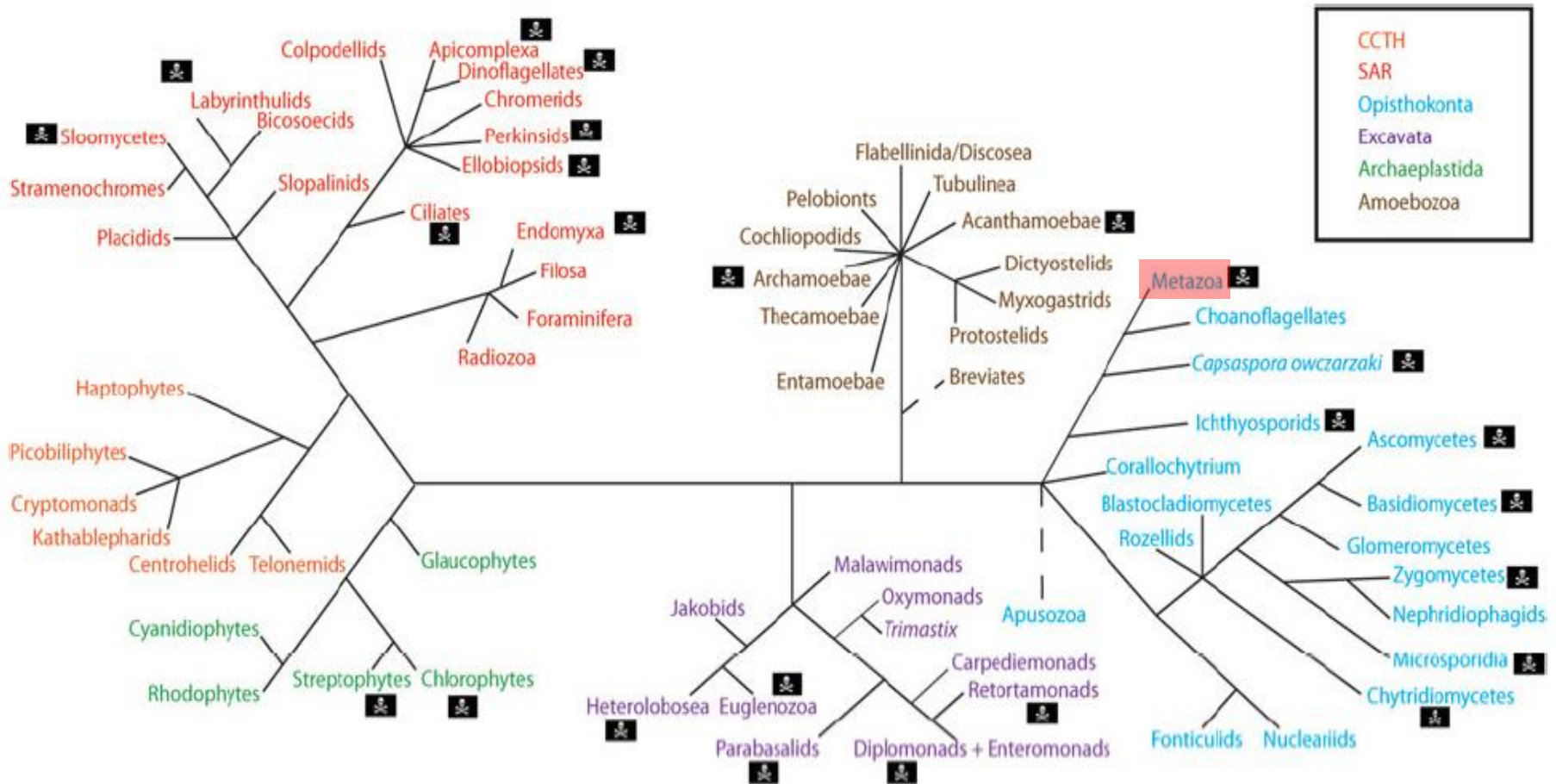


ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ПАРАЗИТОВ В ПРИБРЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ СЕВЕРНЫХ МОРЕЙ

К.В. Галактионов

**Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербургский государственный университет**

Распределение паразитов по таксонам Eukaryota (по Walker et al., 2011)



CCTH – Cryptophyta, Centrohelida, Telonemia, Haptophyta

SAR – Stramenopiles, Alveolata, Ruzaria

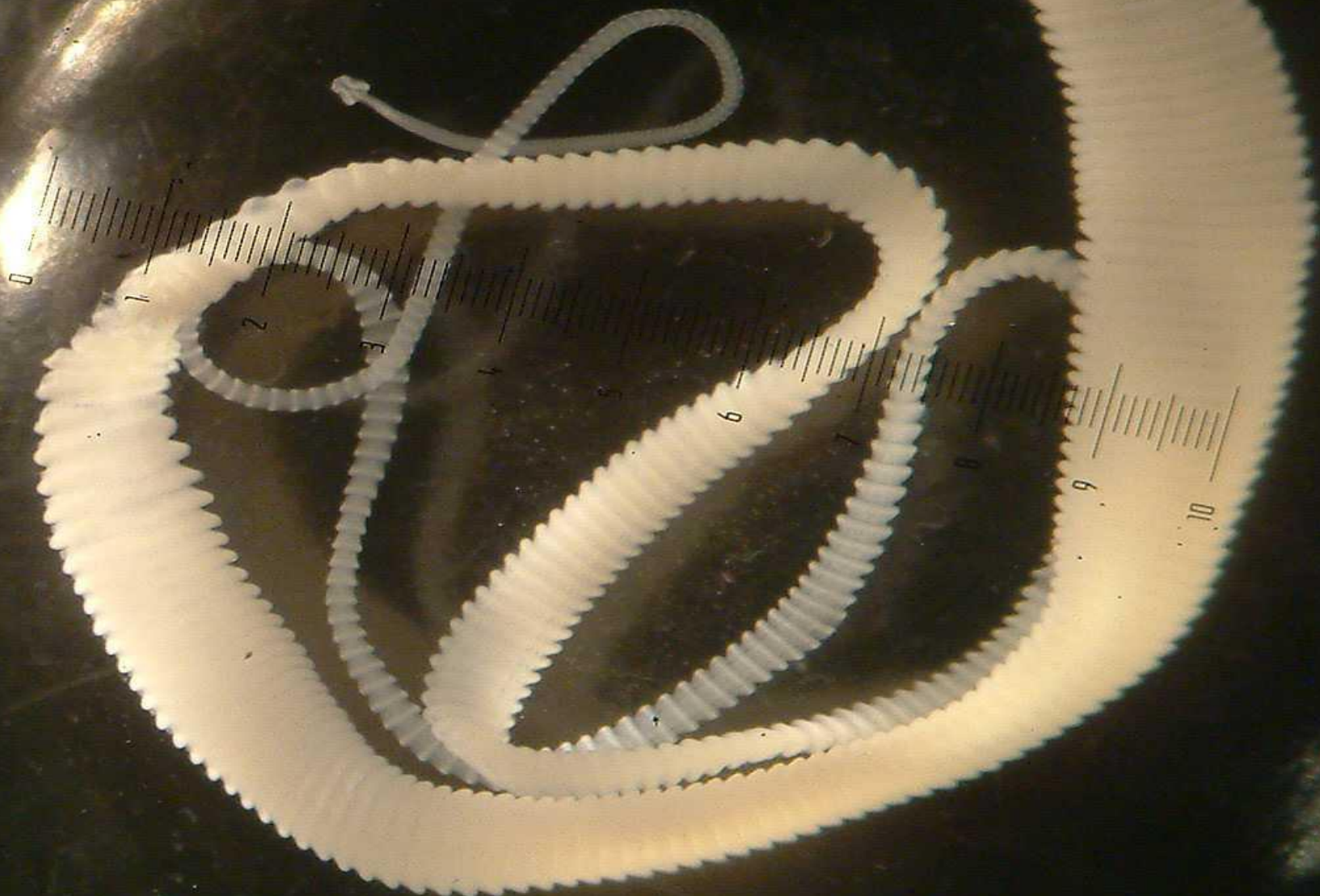
Трематода *Gymporhynchus* sp.



Трематода *Himasthla
elongata*



Цестода *Microsomacanthus* sp.

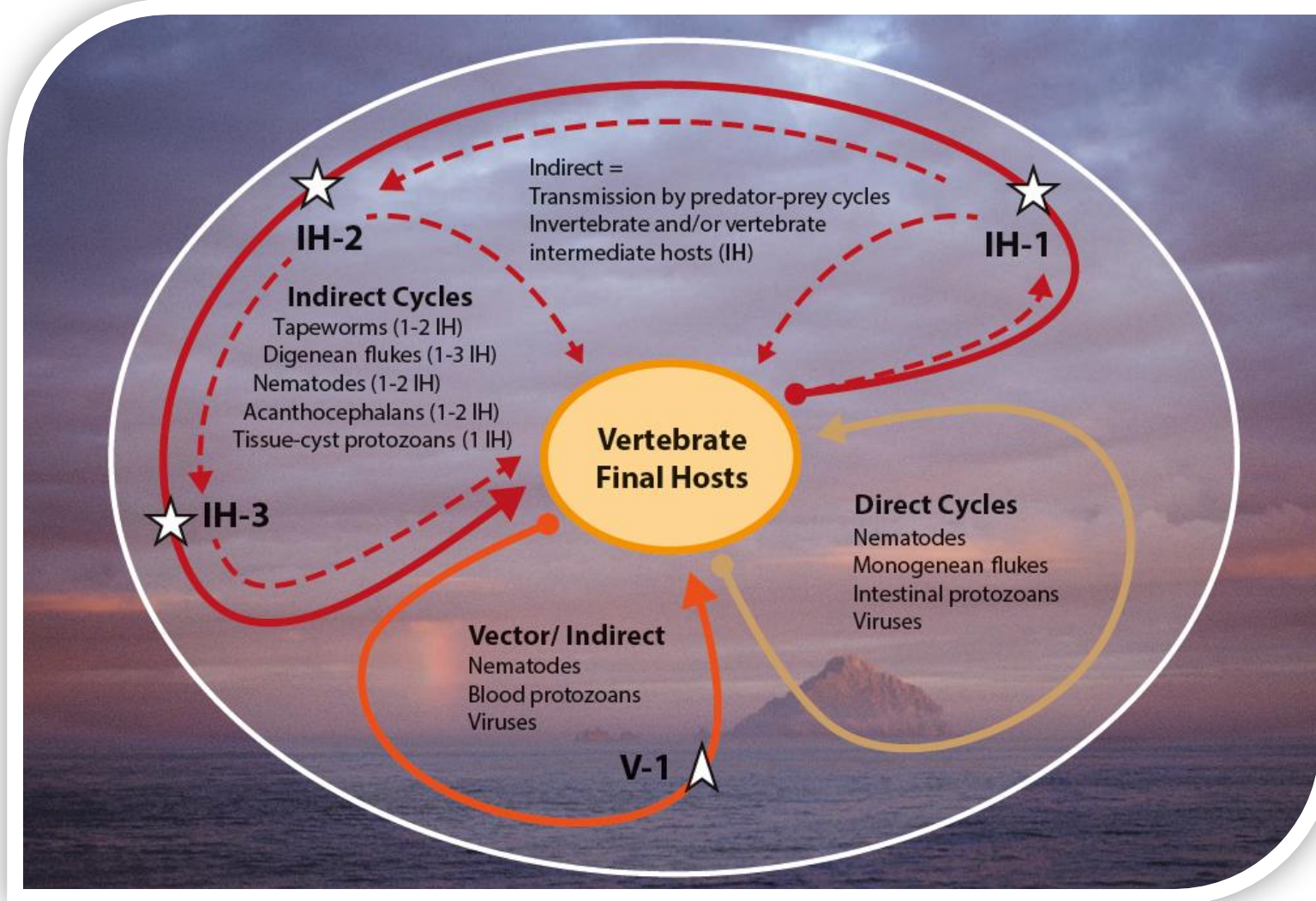


Скребень *Polymorphus rhippsi*





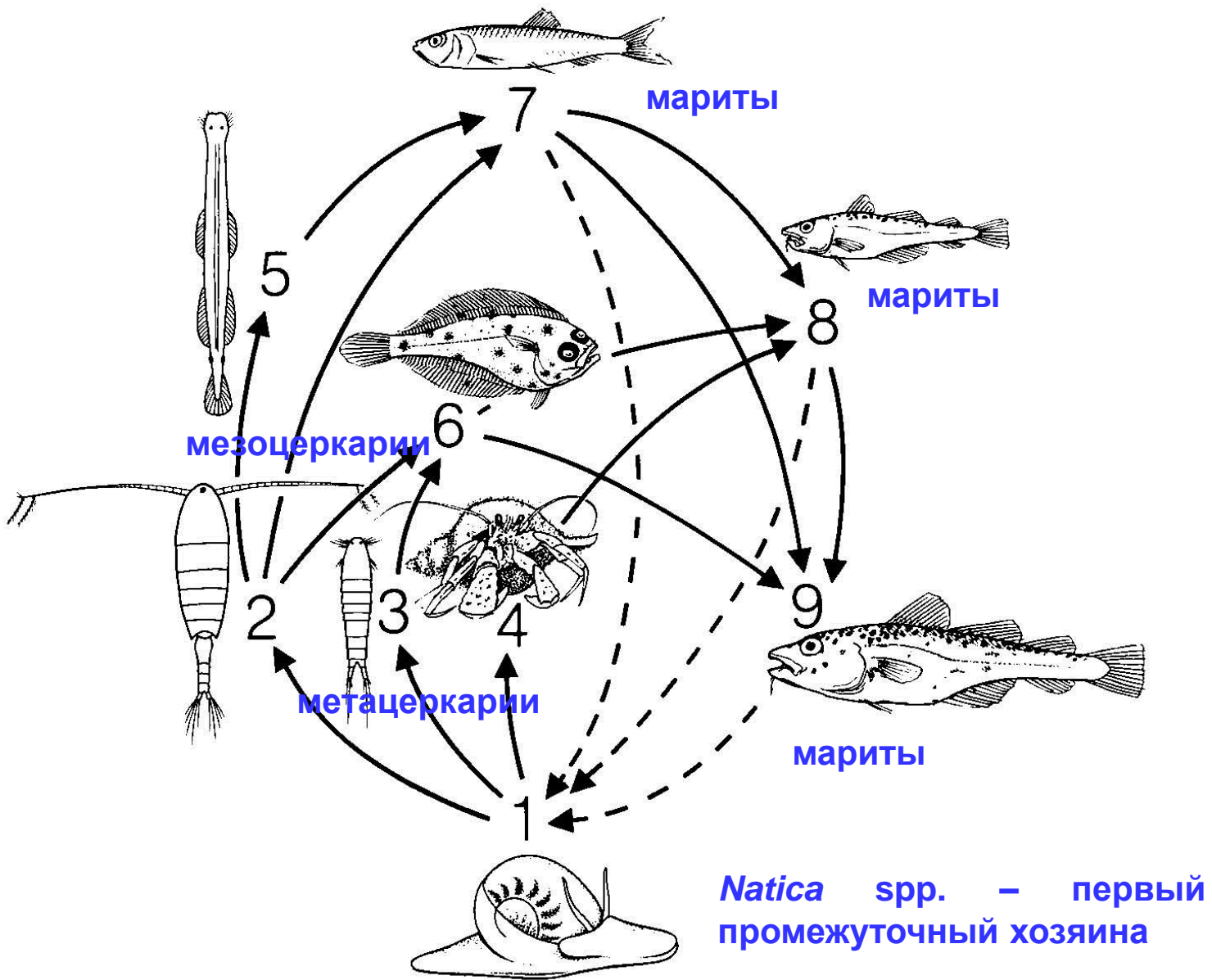
**Личинки нематоды *Contracaecum osculatum*
(Anisakidae) в печени трески**



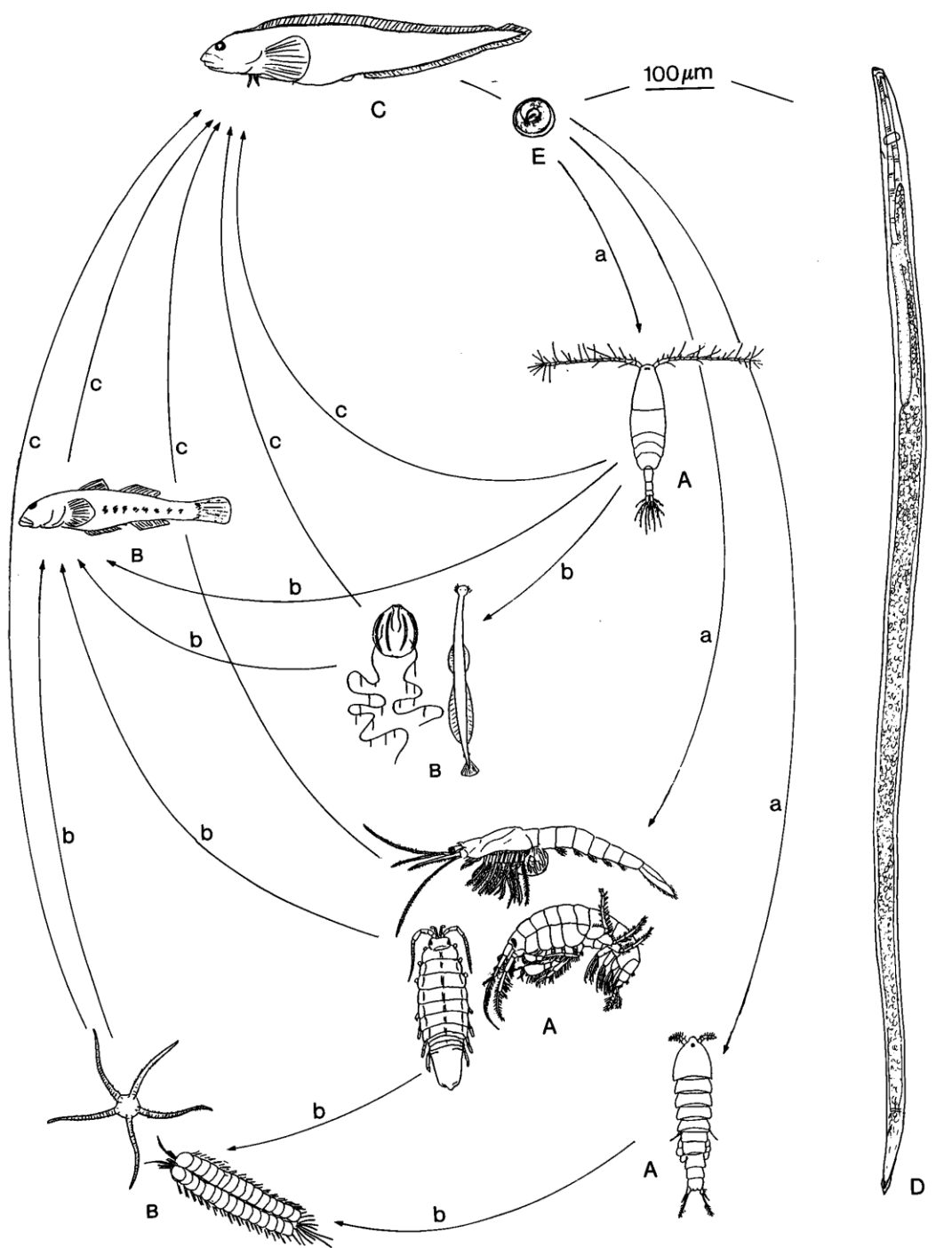
Жизненные циклы паразитов – генерализованная схема.

Прямые (direct) (гомоксенные, однохозяинные) циклы включают трансмиссию между дефинитивными (окончательными) хозяевами, часто с личиночными стадиями во внешней среде. Непрямые (гетероксенные, многохозяинные) циклы включают развитие личиночных стадий в одном или нескольких промежуточных хозяевах (IH-1 – IH-3). Непрямые циклы могут включать переносчика (вектора) (V-1), необходимого для развития и переноса паразита к окончательному хозяину (обычно у кровепаразитов).

(По Hoberg et al., 2013)



Жизненный цикл трематоды *Derogenes varicus* – паразита с амфитропическим распространением

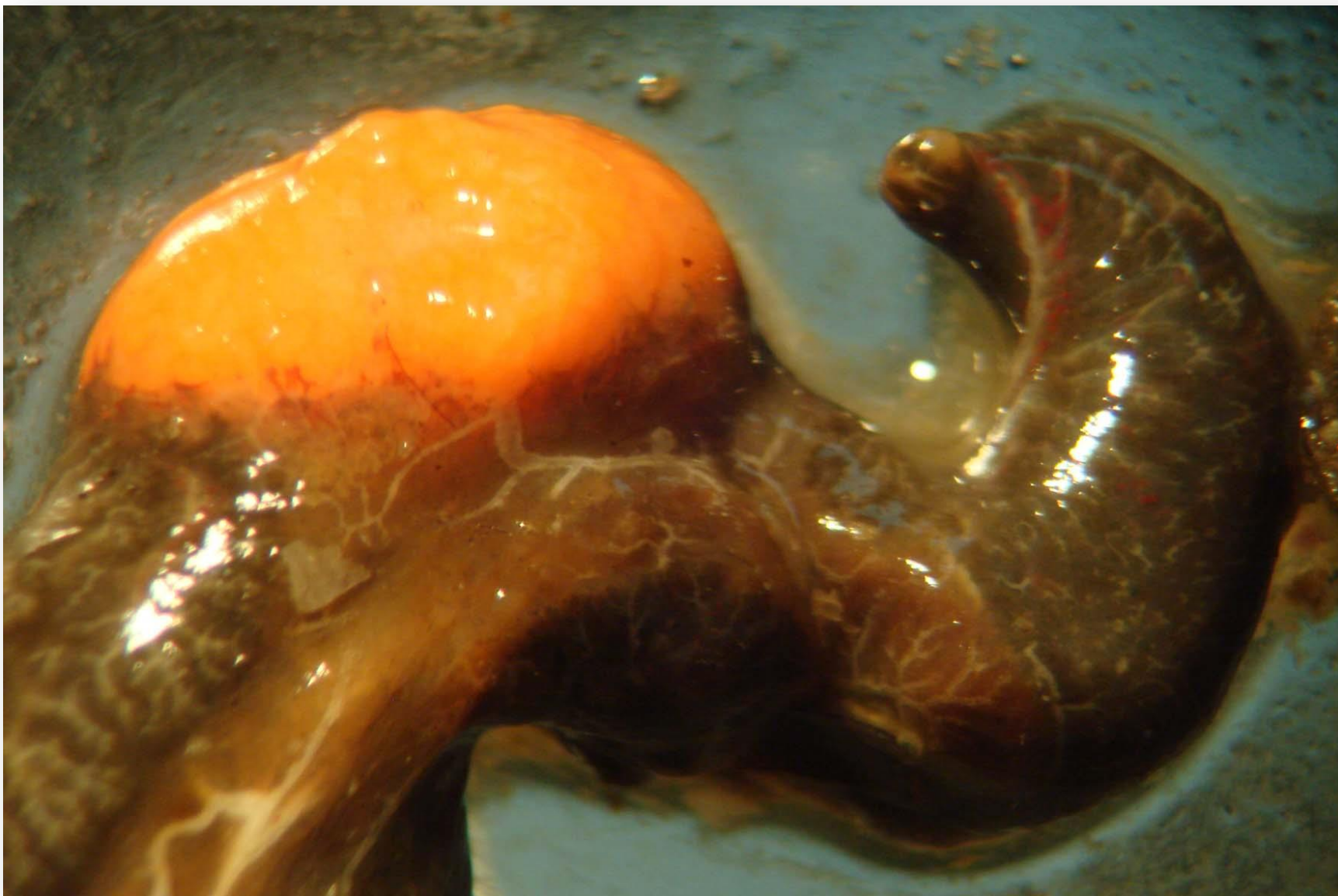


Жизненный цикл нематоды *Hysterothylacium aduncum*

A – первые промежуточные
хозяева;
B – вторые промежуточные или
транспортные хозяева;
C – дефинитивные хозяева;

a – заражение первого
промежуточного хозяина;
b – заражение второго
промежуточного или
транспортного хозяина;
c – заражение дефинитивного
хозяина.

D – личинка третьей стадии (L3),
изображенная в том же
масштабе, что и яйцо (E).



Висцеральный мешок моллюска *Littorina squalida* с гонадой, пораженной спороцистами трематод *Renicola* sp.

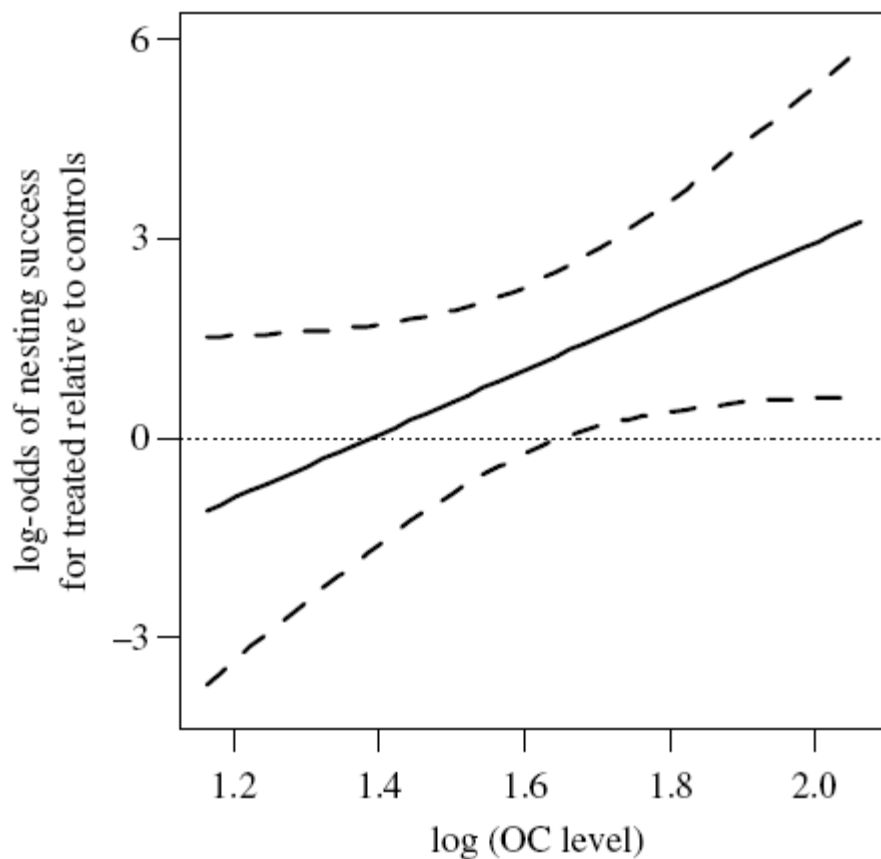


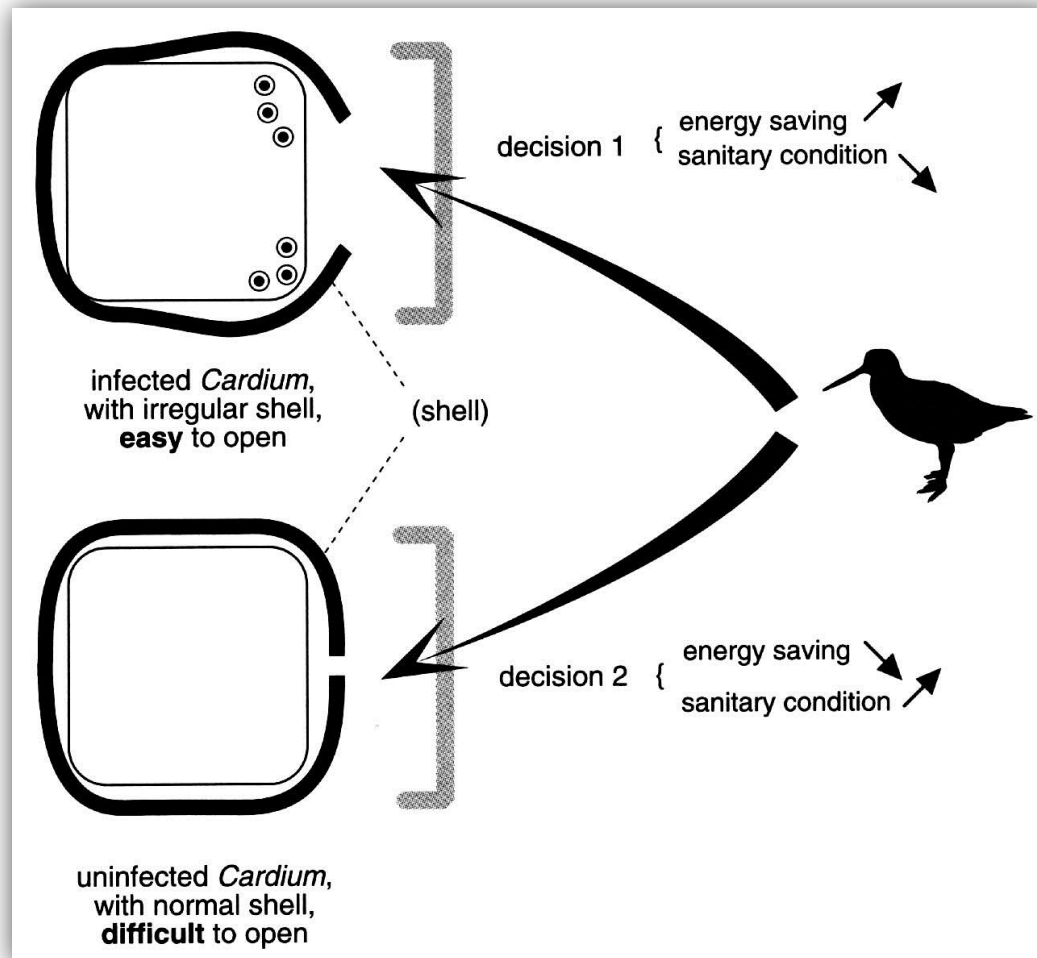
Figure 1. The estimated log-odds of nesting success among glaucous gull males receiving anti-parasite treatment relative to controls, in relation to \log_{10} OC level in their blood. Dashed lines indicate approximate confidence intervals. The figure is based on the model presented in table 2. Data from Bear Island, 2000 and 2001.

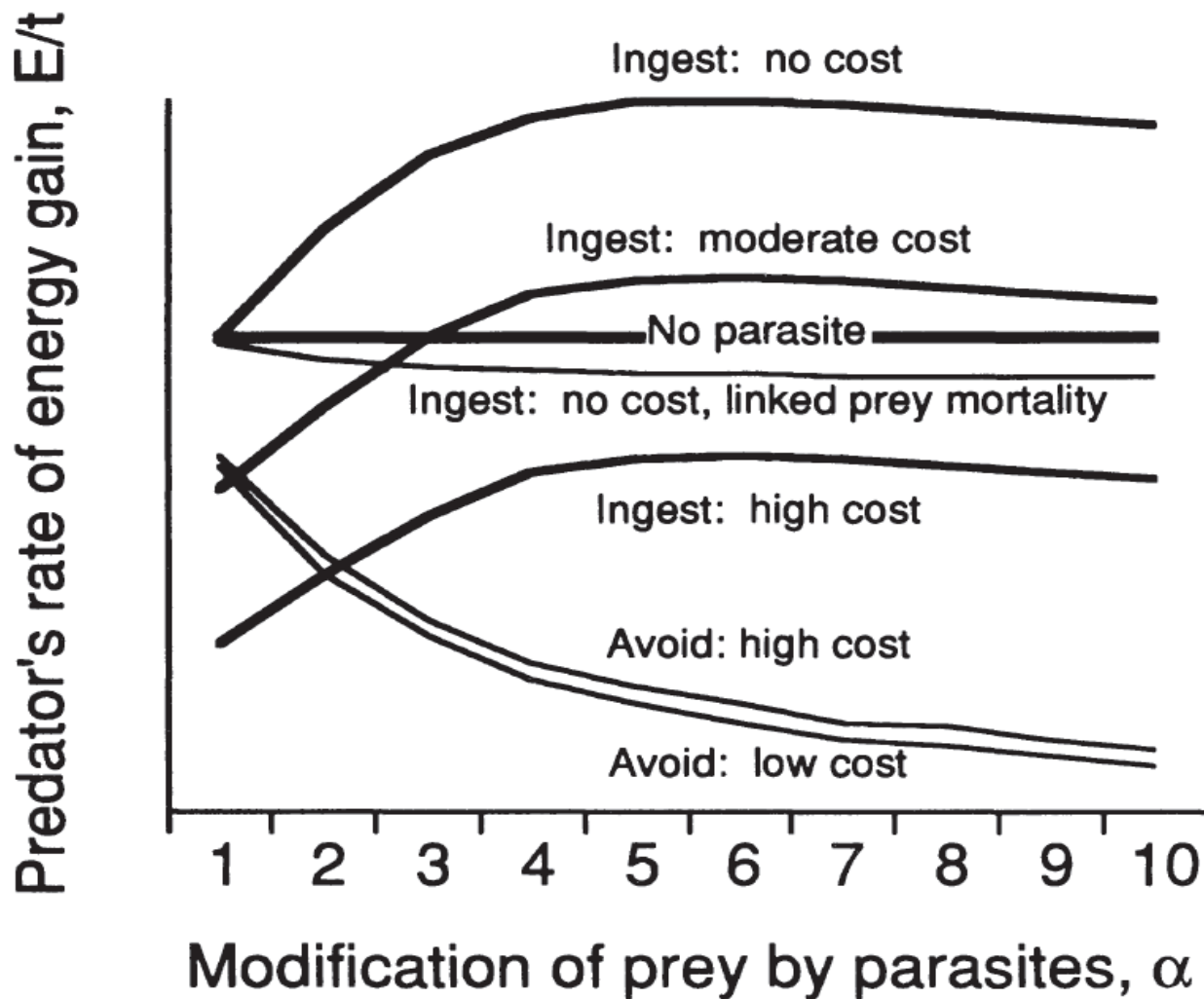
**Влияние обработки
антигельминтиком на успех
гнездования у самцов чаек-
бургомистров на о.
Медвежьем (Баренцево
море)**

ОС – органохлориды

СТРАТЕГИЯ ОПТИМАЛЬНОГО ФУРАЖИРОВАНИЯ И ПАРАЗИТИЗМ

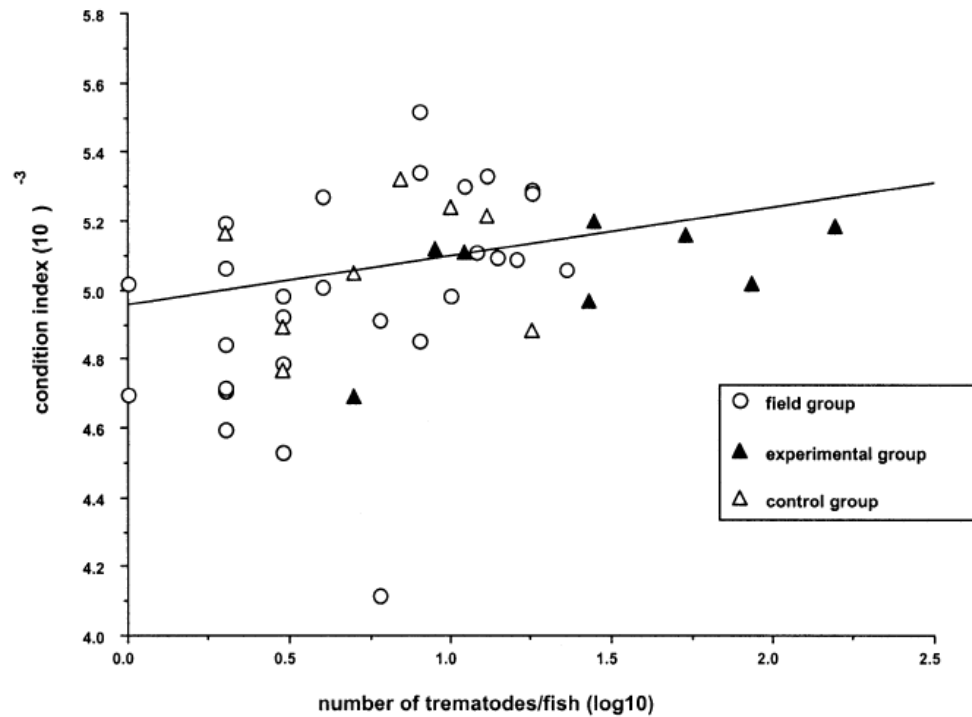
Цель фуражира – увеличить поступление чистой энергии





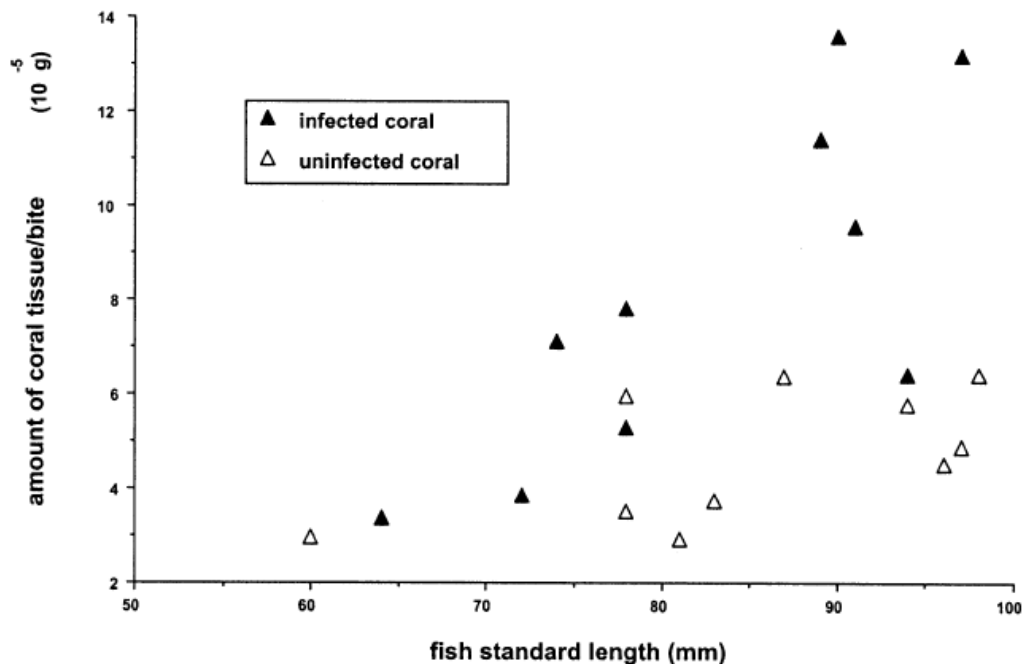
Компенсации между степенью модификации паразитом поведения животного-жертвы (α), вирулентностью паразита (цена паразитизма для хозяина-хищника) и успехом фуражирования хозяина-хищника (оценочное поступление энергии в единицу времени).

(по Lafferty, 1992)



Характер взаимоотношений рыбы-бабочки *Chaetodon multicoloratus* и трематоды *Podocotyloides stenometra*.

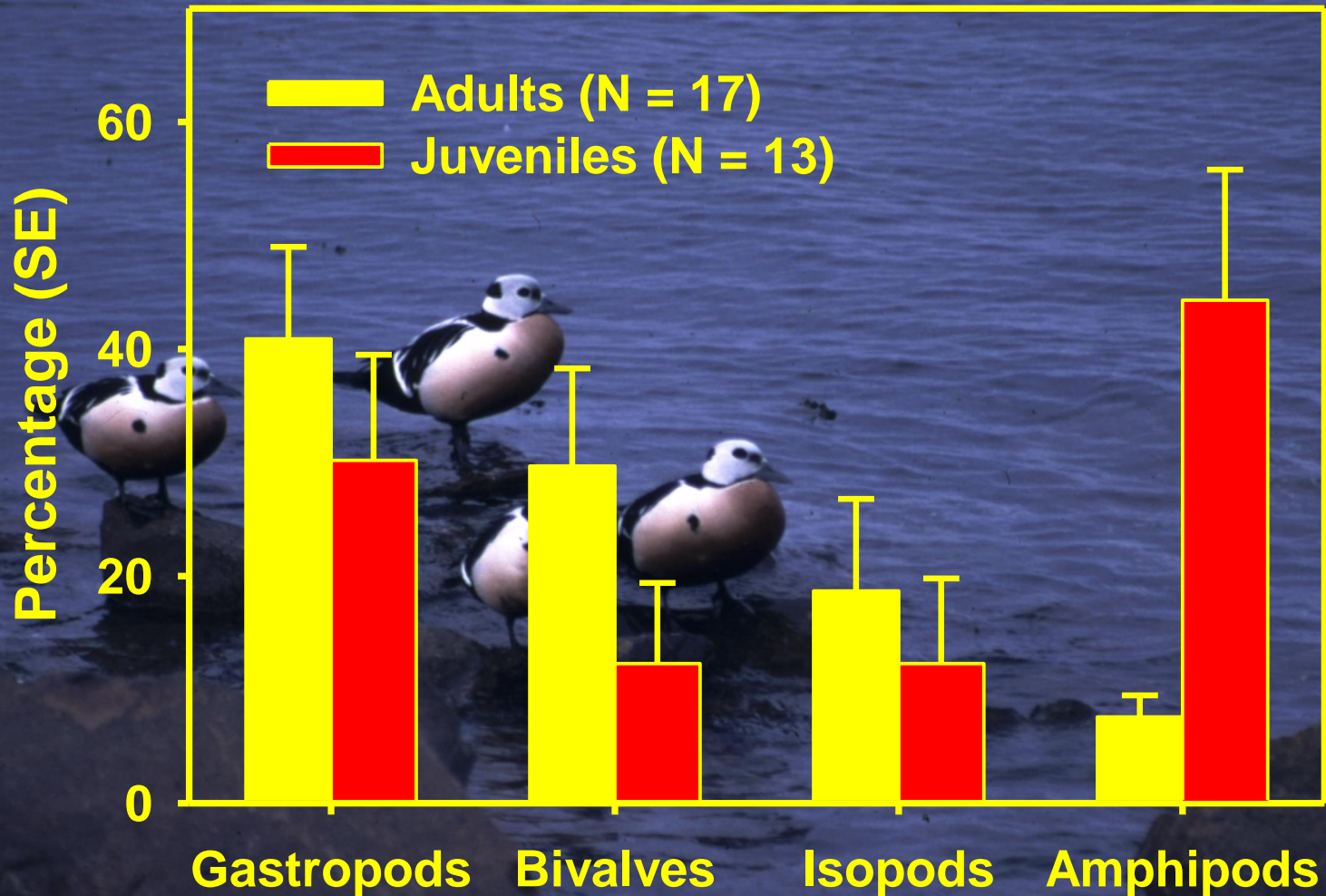
Положительная взаимосвязь состояния рыбы и интенсивности заражения трематодами.



Сравнительная эффективность питания рыб (масса ткани коралла, захваченной за один поклев) инфицированными и неинфицированными кораллами.

(по Aeby, 2002)

Diet of Steller's Eiders in Varangerfjord



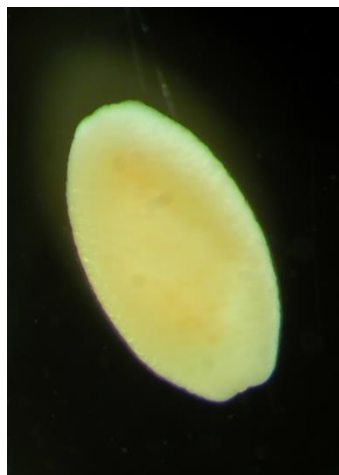
Амфиподы как пища

- +
- Обычны и многочисленны, особенно литоральные *Gammarus oceanicus*
- Нет раковины, которую следует крошить в мускульном желудке
- Высокая энергетическая ценность



- —
- Мобильны, их труднее поймать, чем sessильных беспозвоночных (по-видимому, приобретенный с возрастом опыт улучшает способность к поимке амфипод: взрослые птицы ловят более успешно, чем ювенильные)
- Промежуточные хозяева патогенных скребней *Polymorphus phippsi*

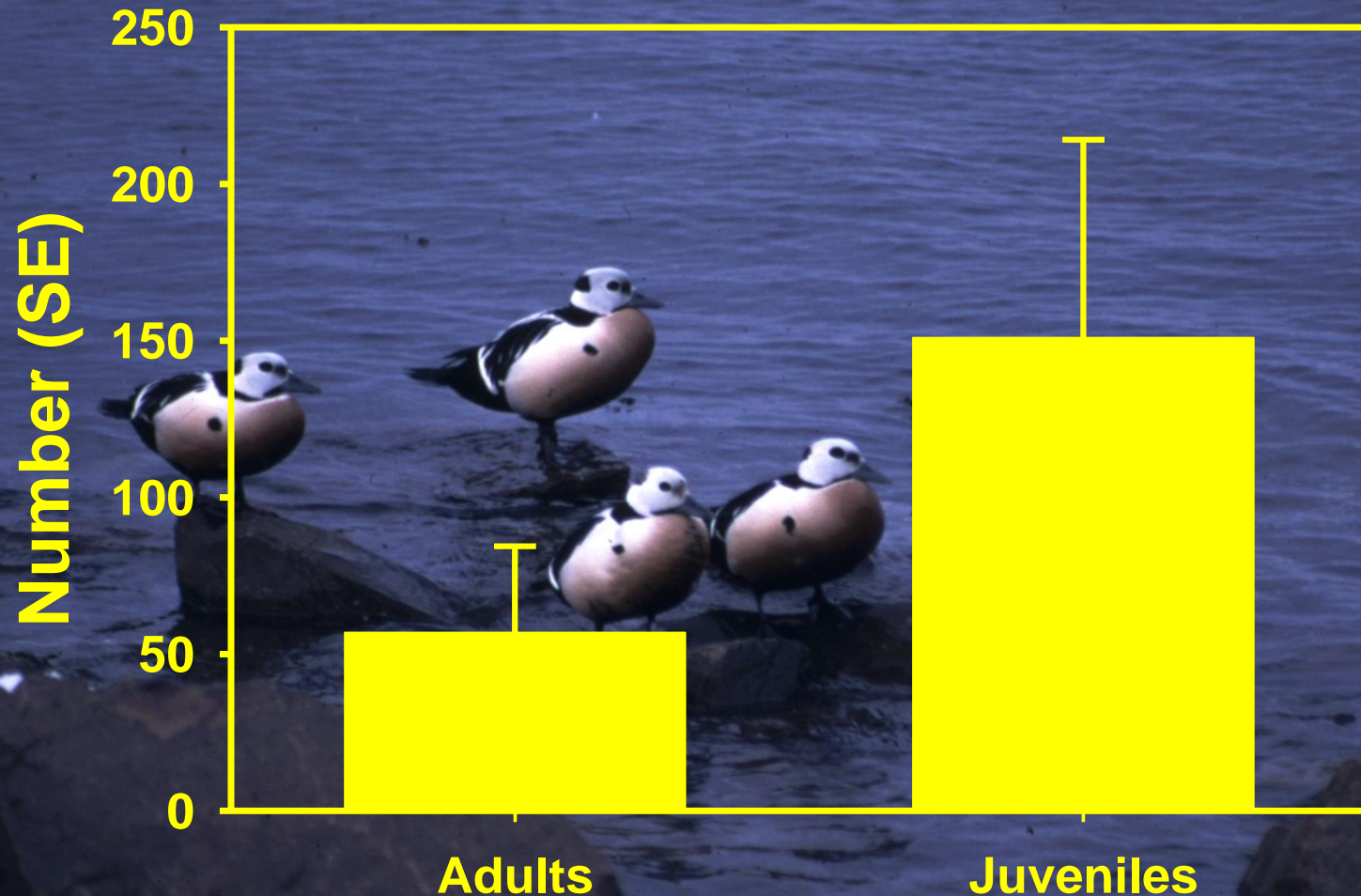
Жизненный цикл скребня *Polymorphus rhippsi*



Цистаканты в гаммаридах

Взрослые скребни в заднем отделе кишечника гаги

Acanthocephalans (*Polymorphus phippsi*) in Steller's Eider in Varangerfjord



Littorina obtusata

Littorina saxatilis

Экстенсивность инвазии, %

Спороцистами с
инвазионными
метацеркариями

Молодыми
дочерними
спороцистами

Спороцистами с
инвазионными
метацеркариями

Молодыми
дочерними
спороцистами

52.9 ± 6.05

нет

75.0 ± 5.79

5.3 ± 3.00

15.5 ± 3.49

6.2 ± 2.46

46.7 ± 6.44

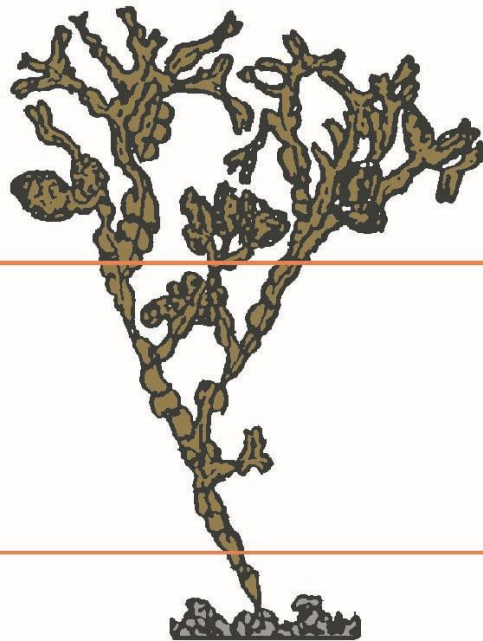
11.7 ± 4.15

8.2 ± 2.48

10.7 ± 2.80

28.4 ± 4.07

33.3 ± 4.25



Распределение зараженности разновозрастными спороцистами микрофаллид группы “*rugmaeus*” среди литоральных моллюсков рода *Littorina*, локализующихся во время прилива на кусте фукоидов (корга у Левин-наволока, губа Чупа Белого моря) (по Галактионов, 1993).

Преобразование прибрежного мелководья в результате гибели амфипод *Corophium volutator* из-за гиперинвазии личинками (метацеркариями) трематод *Maritrema subdolum*.

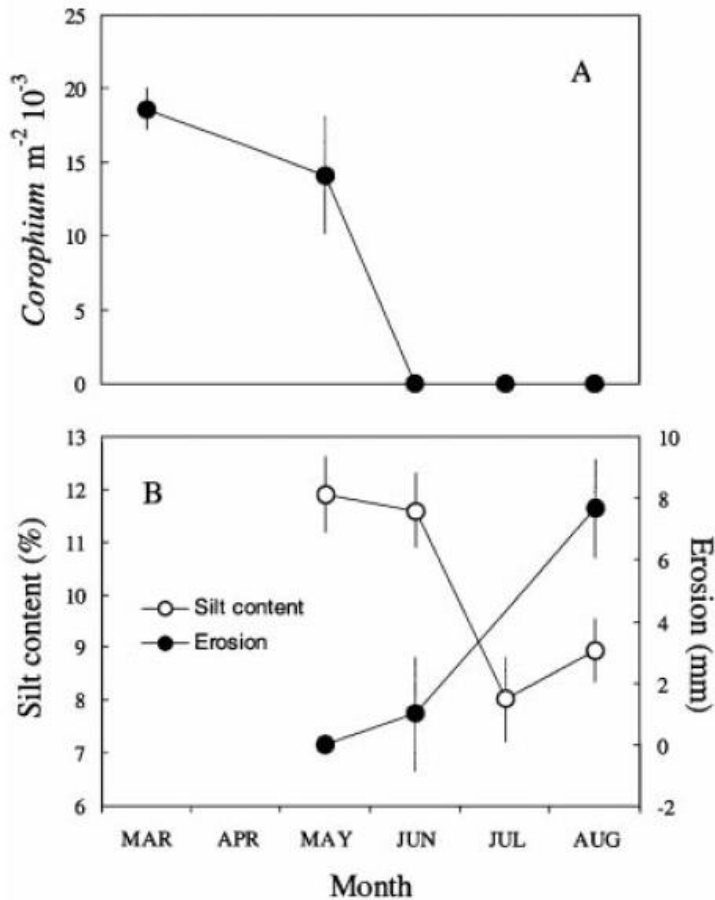
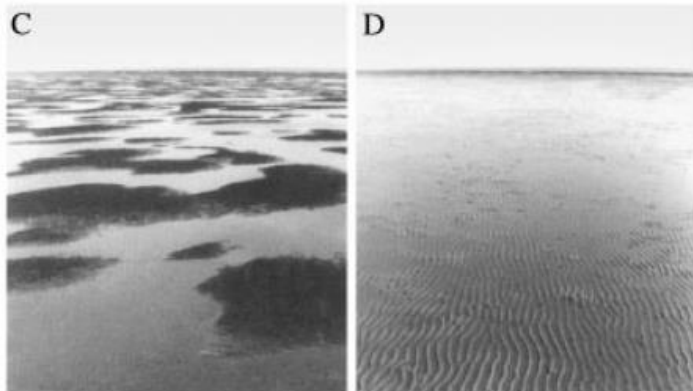
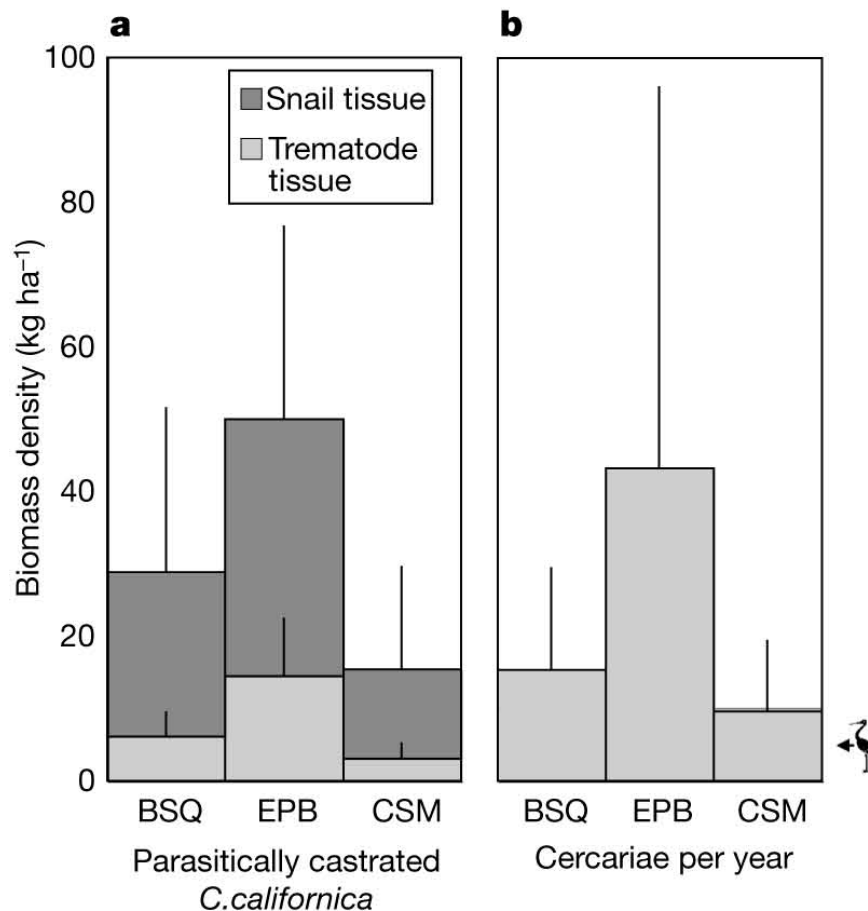


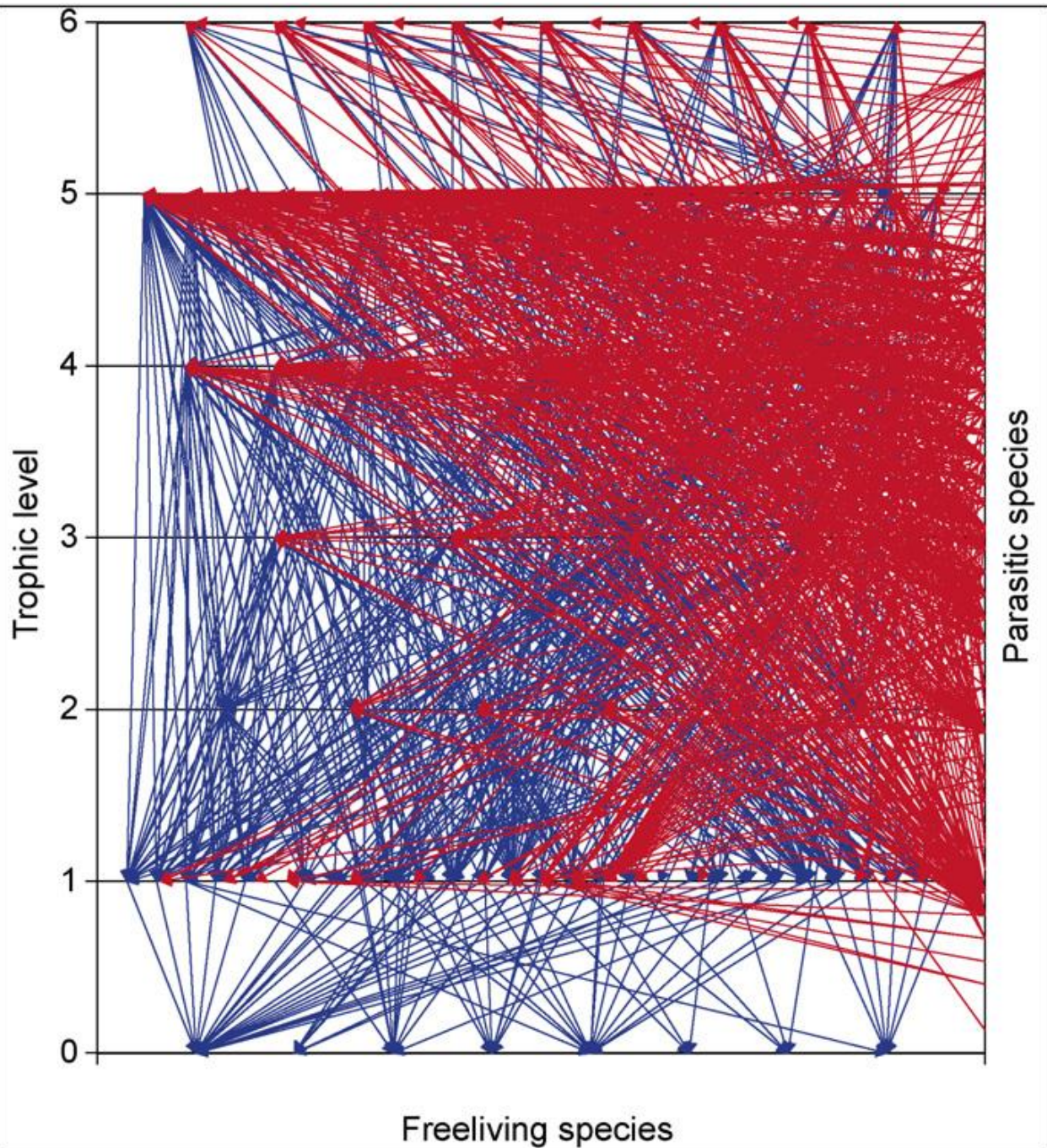
Fig. 2. Extermination of a dense intertidal amphipod population by microphallid trematodes and changes in sediment characteristics and flat topography that followed. (A) Mean density (\pm S.E.) of *Corophium volutator*. (B) Mean silt content (i.e. particle diameter $< 63 \mu\text{m}$) (○) and substrate erosion (●; the first data point represents first measurement, i.e. the reference level) (\pm S.E.). (C) The topography of the *Corophium*-bed prior to the die-off. The amphipods occurred mainly on the emerged areas. (D) The topography of the flat a few months after the disappearance of amphipods. (After Mouritsen *et al.* 1998.)





На исследованном калифорнийском марше биомасса партенит (спороцист и редий) трематод в моллюсках-хозяевах и биомасса церкарий, выделяемых зараженными моллюсками *Cerithidea californica*, превышает биомассу птиц.

Figure 4 | Standing crop biomass and cercarial productivity of trematodes in *Cerithidea californica* snails. **a**, Ecosystem-level biomass density of host and parasite tissues of parasitically castrated *C. californica*. **b**, Biomass density of the free-swimming stages (cercariae) produced annually by infected snails. Uninfected *C. californica* tissue biomass was 78.8 ± 73.4 (95% confidence limits) kg ha^{-1} at BSQ, 110.5 ± 119.4 kg ha^{-1} at EPB, and 11.8 ± 9.0 kg ha^{-1} at CSM. For clarity we do not include the snail shell mass, which is about 80% of the total mass. The reference arrow at the bird icon marks the mean winter bird-mass density across the three estuaries (4.1 kg ha^{-1}). Summer bird biomass is 0.89 kg ha^{-1} across the three estuaries. Error bars indicate upper 95% confidence limit.



Parasitic species

➤ Исследования пищевых сетей показали, что примерно 78% связей в них включает паразитические виды (Dobson et al., 2008).

На рисунке:
диаграмма пищевых сетей солевого марша Карпинтерия (Калифорния)
Синим – связи хищник-жертва;
Красным – связи паразит-хозяин (по Hudson et al., 2006).

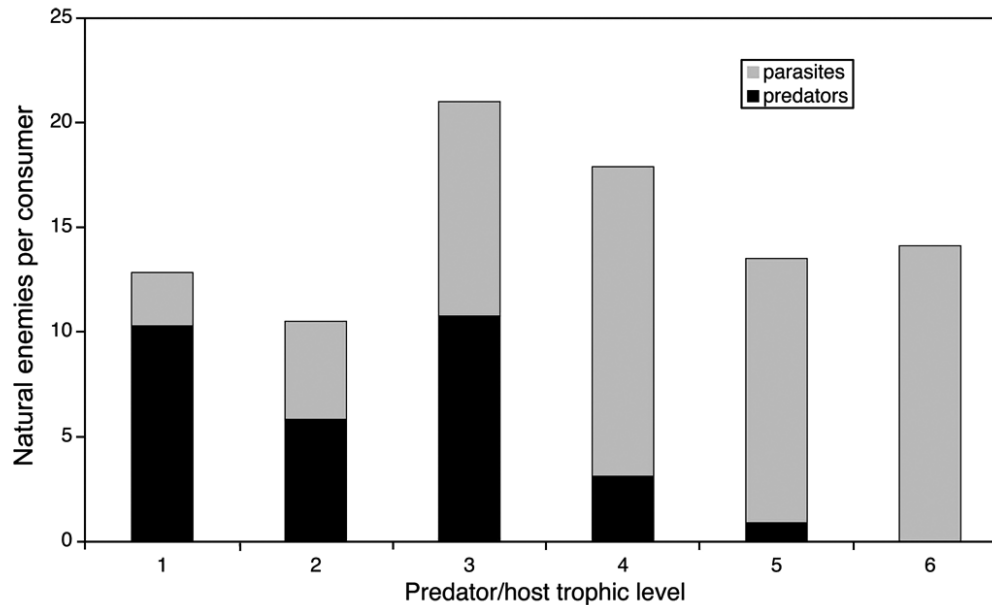


Fig. 1. Vulnerability to natural enemies peaks at intermediate trophic levels in the Carpinteria Salt Marsh. Trophic level represents the maximum chain length of a species. Bars represent the average number of natural enemy species that attack consumers in different trophic levels. Vulnerability to predators (dark shading) decreases with trophic level (top predators have no predators themselves). Vulnerability to parasites (light shading), in contrast, increases with trophic level.

Паразиты изменяют топологию пищевых сетей Восприимчивость к хищникам и паразитам на разных трофических уровнях

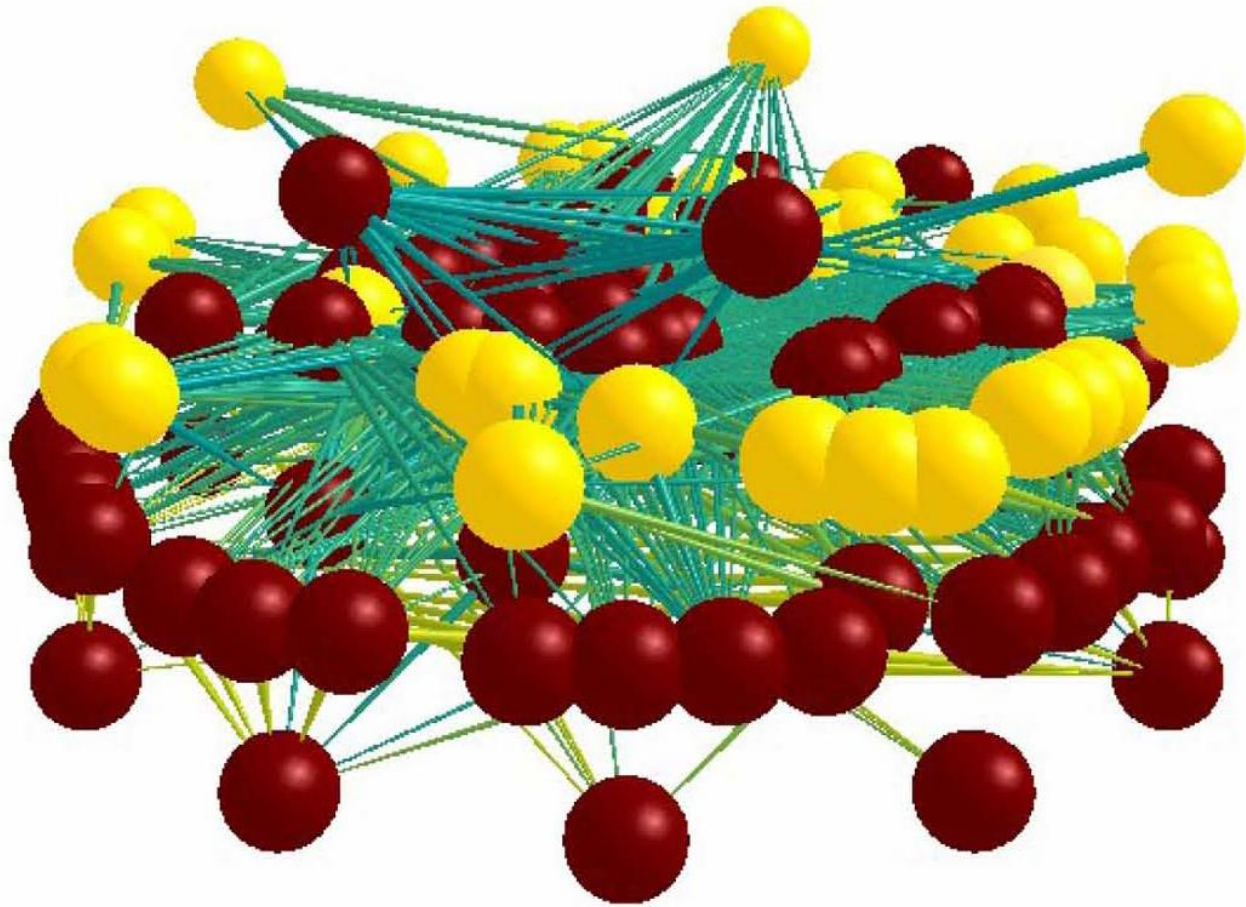
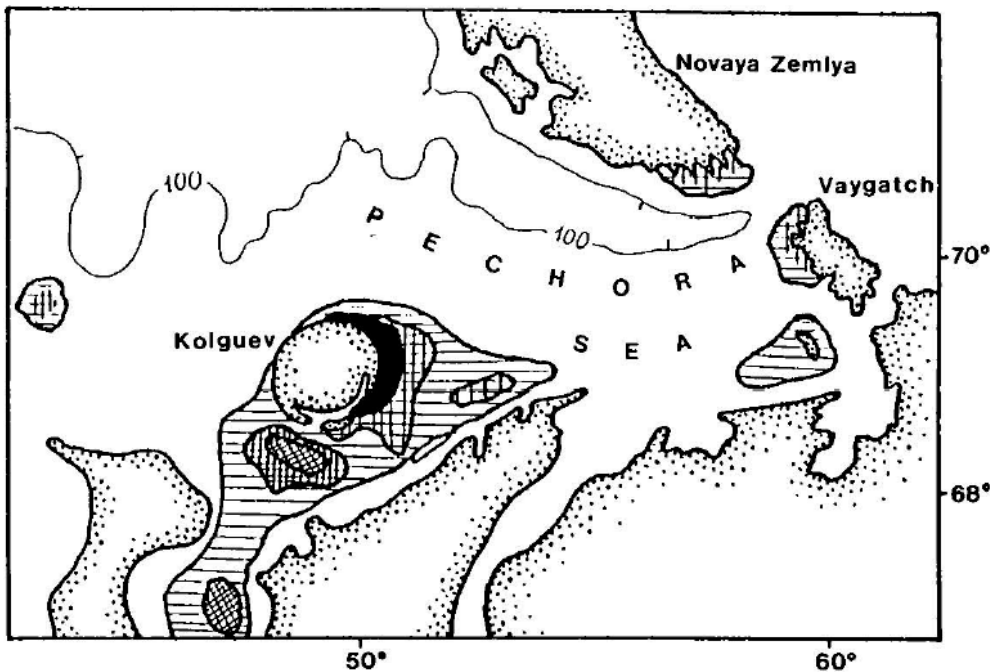
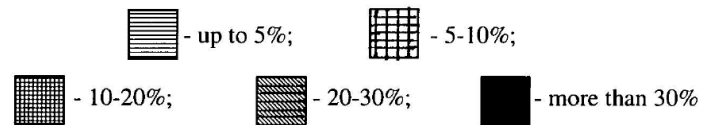


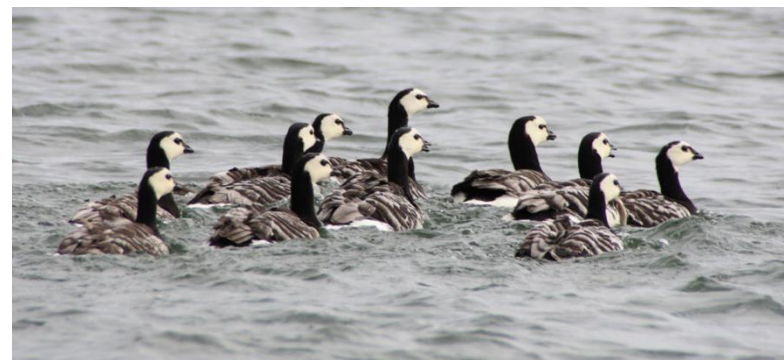
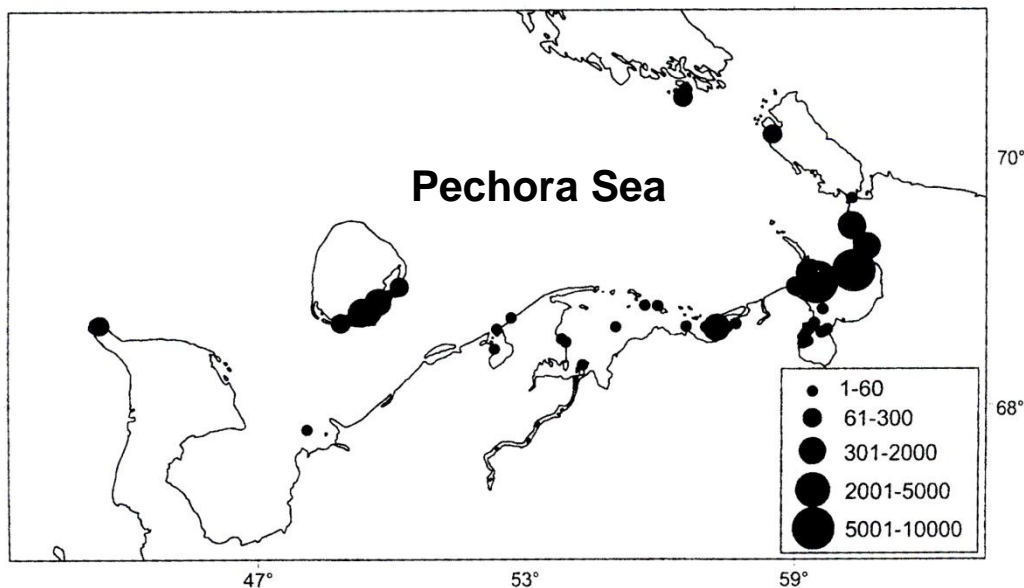
Fig. 3. Three-dimensional visualization of the complexity of a real food web with parasites from the Carpinteria Salt Marsh web using WoW software. Balls are nodes that represent species. Parasites are the light-shaded balls, and free-living species are the dark-shaded balls. Sticks are the links that connect balls through consumption. Basal trophic levels are on the bottom, and upper trophic levels are on the top. Figure from Lafferty *et al.* (65).



ЭИ бентосных моллюсков парthenитами трематод водоплавающих:



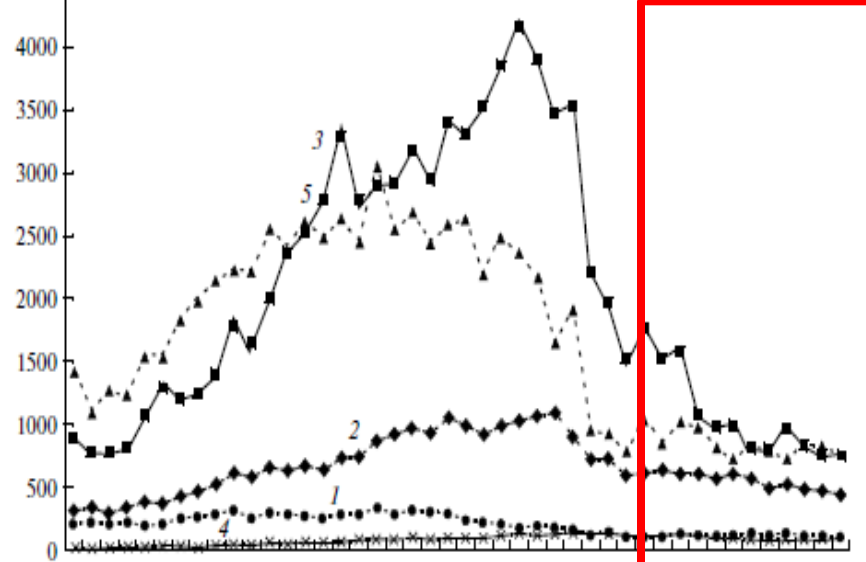
Распределение и ЭИ бентосных моллюсков (*Margarites groenlandicus*, *Solariella varicosa* и *Cryptonautica clausa*) парthenитами трематод водоплавающих птиц в юго-восточной части Баренцева моря (Печорское море) (по материалам съемок 1983-1985 гг.)



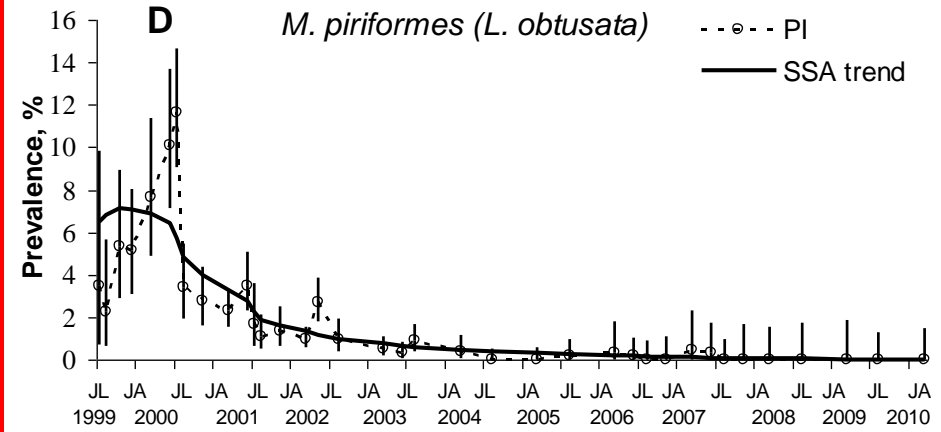
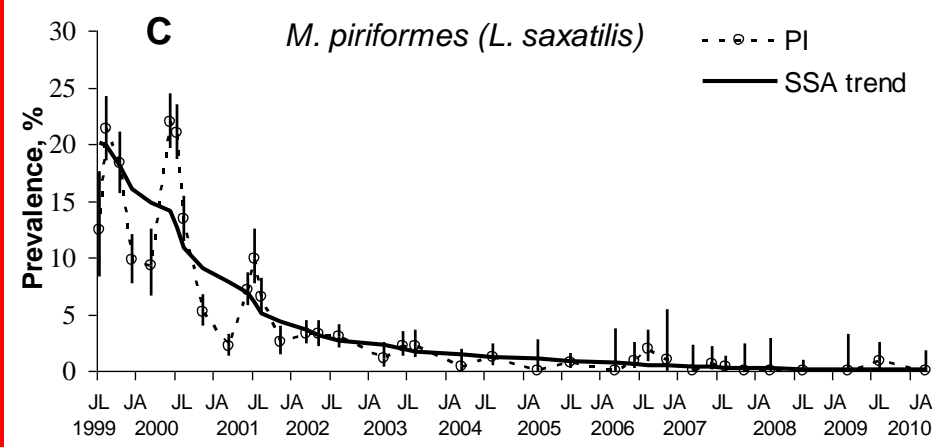
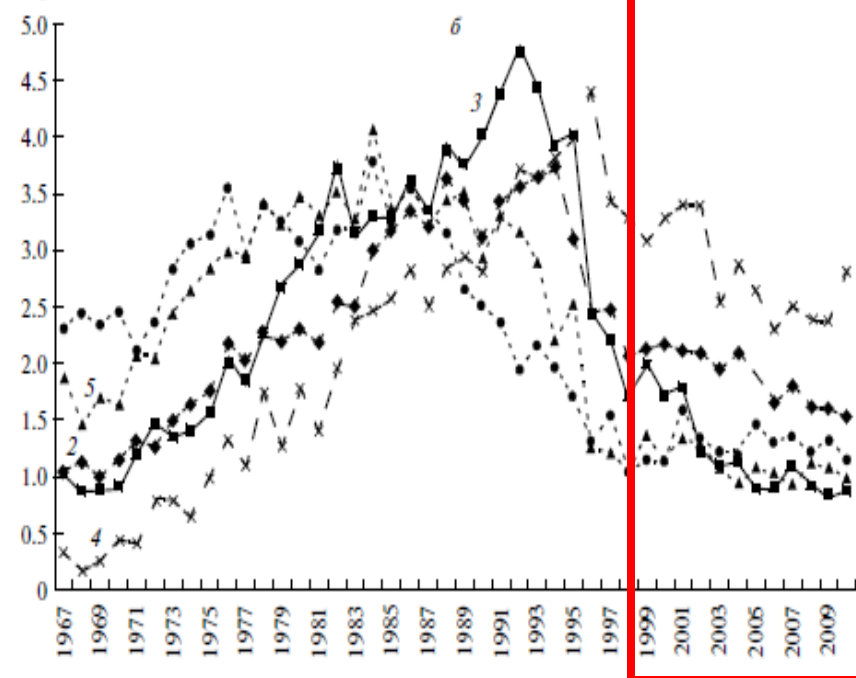
Распределение водоплавающих в Печорском море в августе 1998 г. по материалам авиаучета (По Краснов и др., 2002)

Число гнездящихся пар

Абсолютные данные



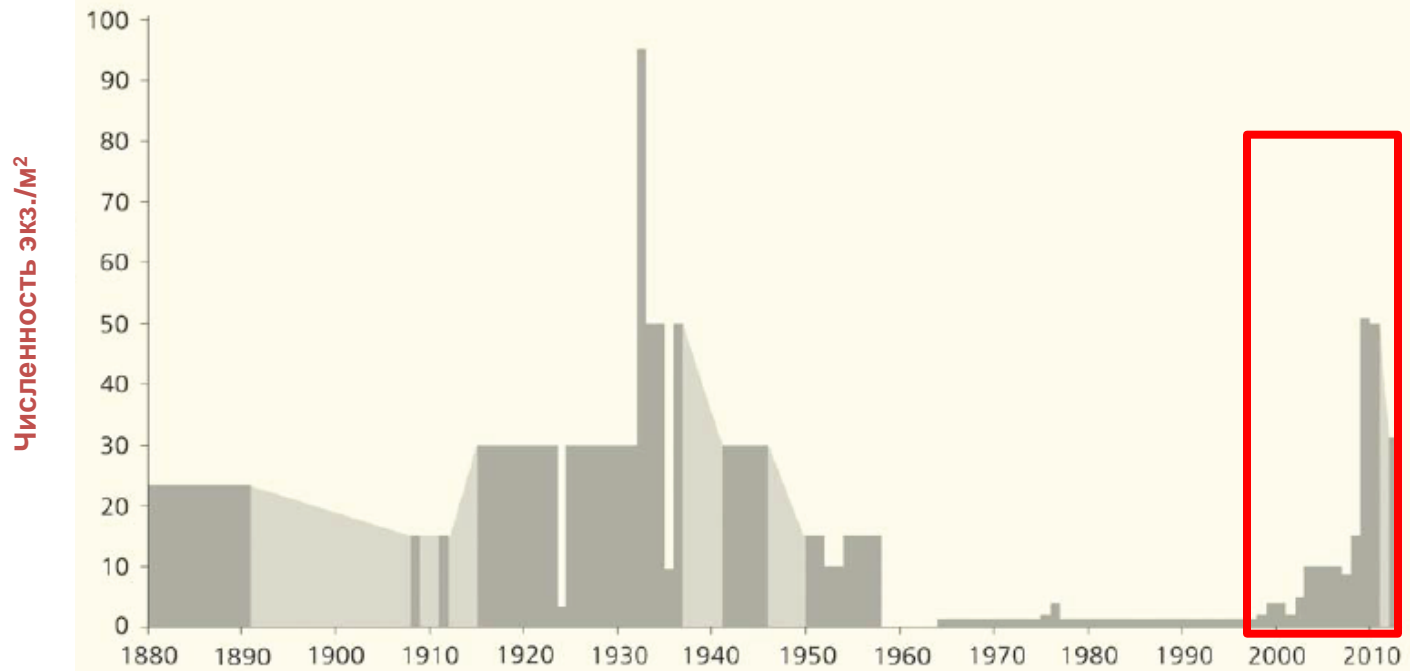
Относительные данные



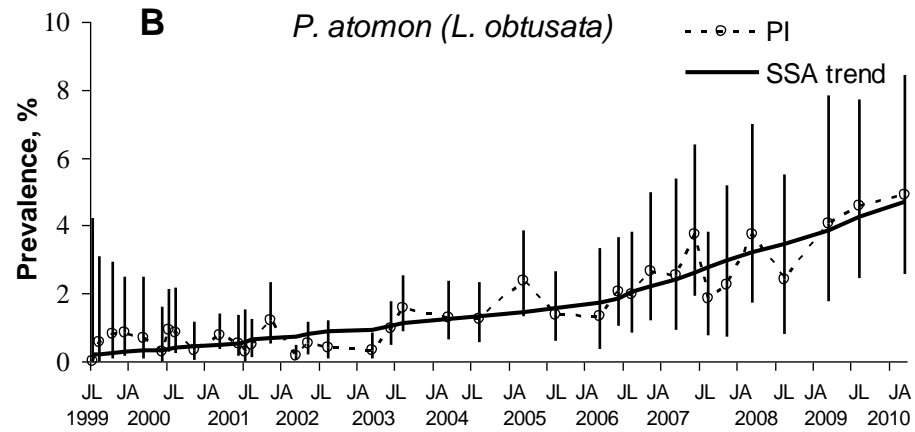
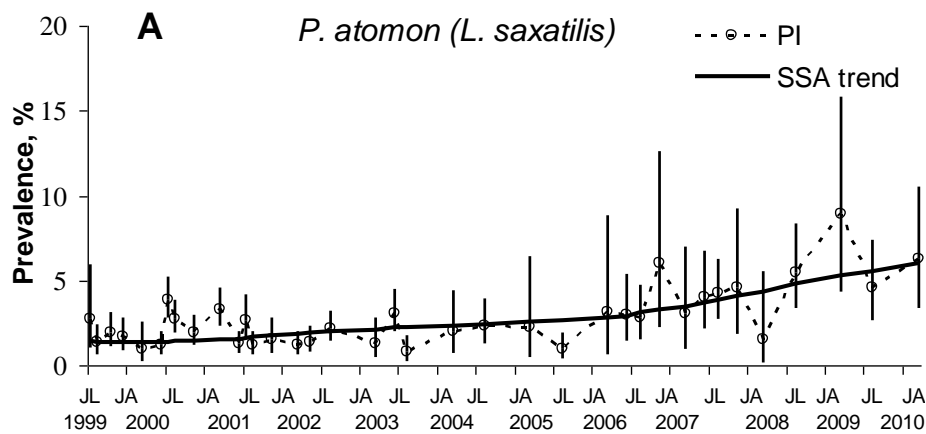
ЭИ (PI) и тренд многолетней динамики ЭИ, выделенный сингулярным спектральным анализом (SSA trend), литоральных моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* партенитами трематод чаек *Microphallus piriformes* в губе Чупа Кандалакшского залива Белого моря (По Levakin, Galaktionov, Nikolaev, 2013).

Динамика численности гнездящихся массовых ржанкообразных на заповедных участках Кандалакшского залива Белого моря (По Корякин, 2012)

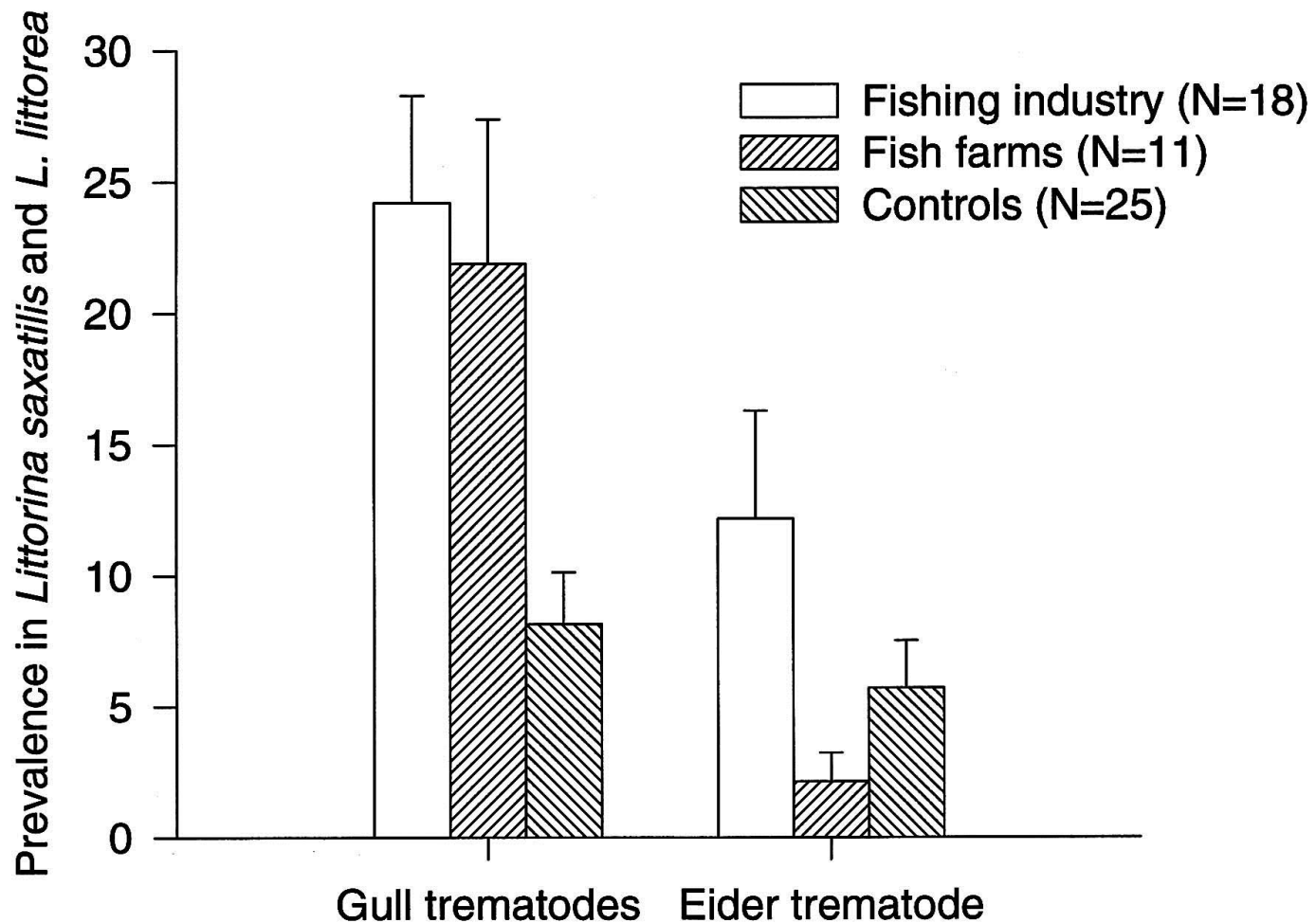
1 – камнешарка; 2 – кулик-сорока; 3 – серебристая чайка; 4 – морская чайка; 2 – сизая чайка



Многолетняя динамика численности трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) в Белом море (По Лайус и др., 2013)

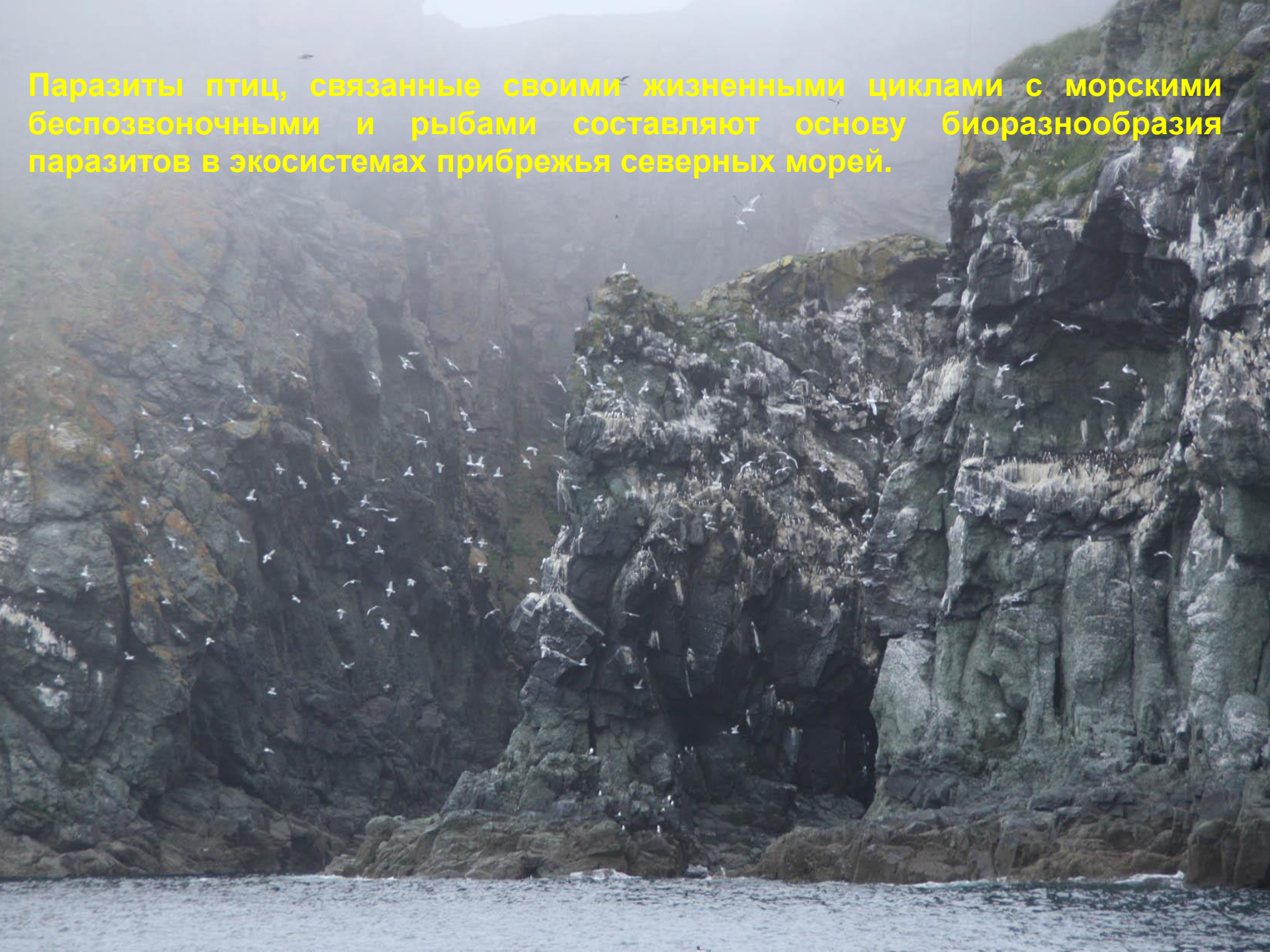


ЭИ (PI) и тренд многолетней динамики ЭИ, выделенный сингулярным спектральным анализом (SSA trend), литоральных моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* парthenитами трематод рыб *Podocotyle atomon* в губе Чупа Кандалакшского залива Белого моря (По Levakin, Galaktionov, Nikolaev, 2013).



Зараженность (%) литоральных моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* личинками паразитов (трематод) чаек и гаг в районе прибрежных рыбацких поселков, хозяйств по выращиванию лососевых и удаленных от поселений человека участках на побережье Северной Норвегии

Паразиты птиц, связанные своими жизненными циклами с морскими беспозвоночными и рыбами составляют основу биоразнообразия паразитов в экосистемах побережья северных морей.



Число видов гельминтов, зарегистрированных в морских птицах в Северной Атлантике и морях бассейна Северного Ледовитого океана

Обыкновенная гага (*Somateria mollissima*)

Побережье Швеции (Балтийское и Северное моря)*	Исландия**	Белое море***	Юго-запад Баренцева моря****	Юго-восток Баренцева моря ^{5*}	Шпицберген ^{5*}	Земля Франца-Иосифа ^{5*}
24	26	22	25	11	7	6

Моевка (*Rissa tridactyla*)

Юго-запад Баренцева моря****,6*	Шпицберген ^{6*}	Новая Земля (южный остров) ^{7*}	Земля Франца-Иосифа ^{5,6*}
14	5	7	7

Бургомистр (*Larus hyperboreus*)

нет данных	17	8	4
------------	----	---	---

* Persson et al., 1974

** Skirnisson, 2014

*** Кулачкова, 1979, наши данные

**** Белопольская, 1952

5* наши данные

6* Куклин, Галактионов, 2005

7* Марков, 1941

Число видов трематод, зарегистрированных в литоральных моллюсках (первые промежуточные хозяева) северных морей

Вид моллюска-хозяина	Великобритания и Франция (Атлантическое побережье)*	Юго-западная Исландия**	Белое море***	Юго-запад Баренцева моря****	Юго-восток Баренцева моря****
<i>Littorina</i> spp.	26	12	14	14	6
<i>Hydrobia ulvae</i> и <i>H. ventrosa</i>	28	9	12	1	-

* James 1969; Combescot-Lang 1976; Lauckner 1980; Deblock, 1980; Irwin 1983

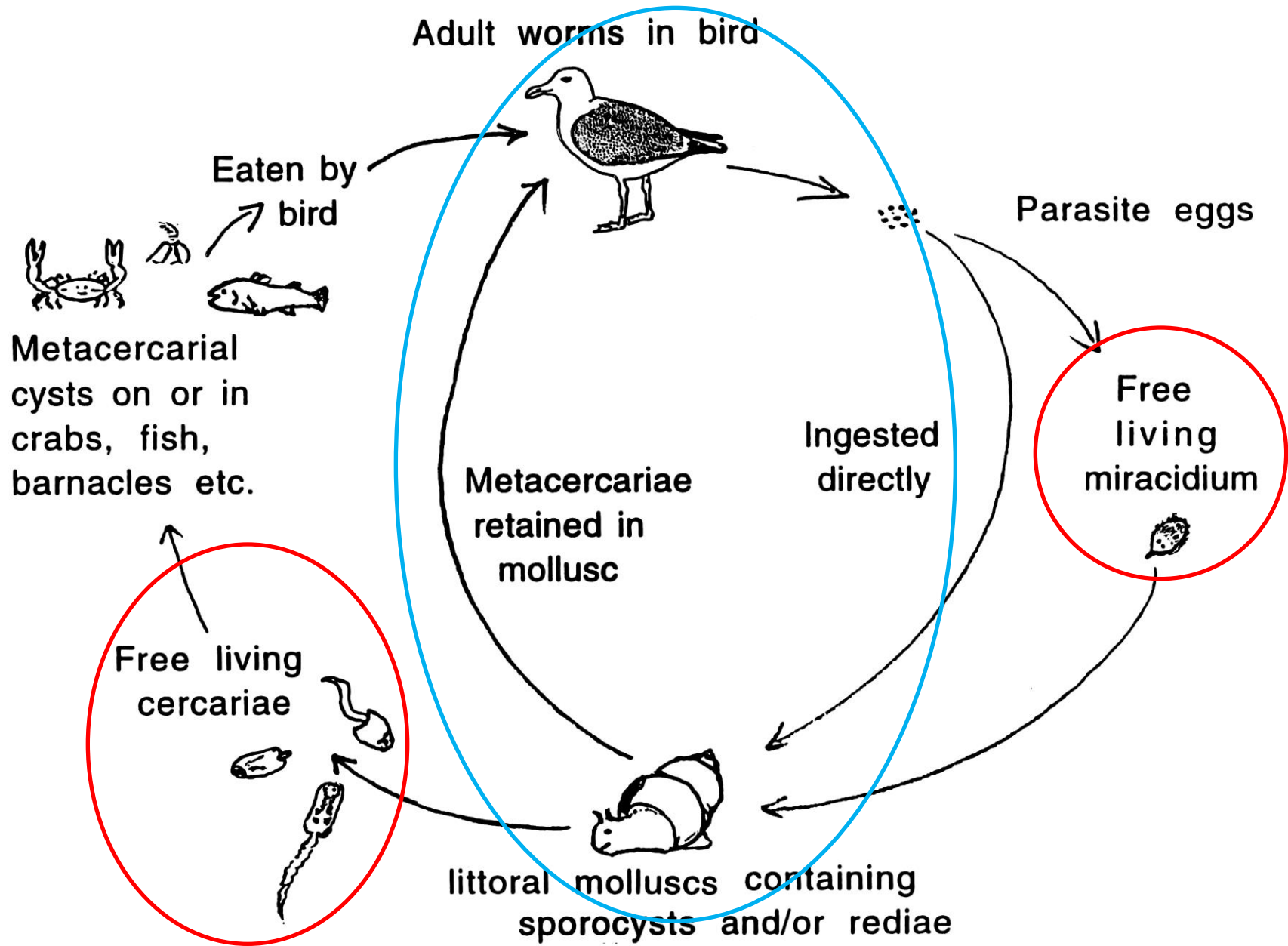
** Galaktionov & Skirnisson, 2000; Skirnisson & Galaktionov, 2002

*** наши данные

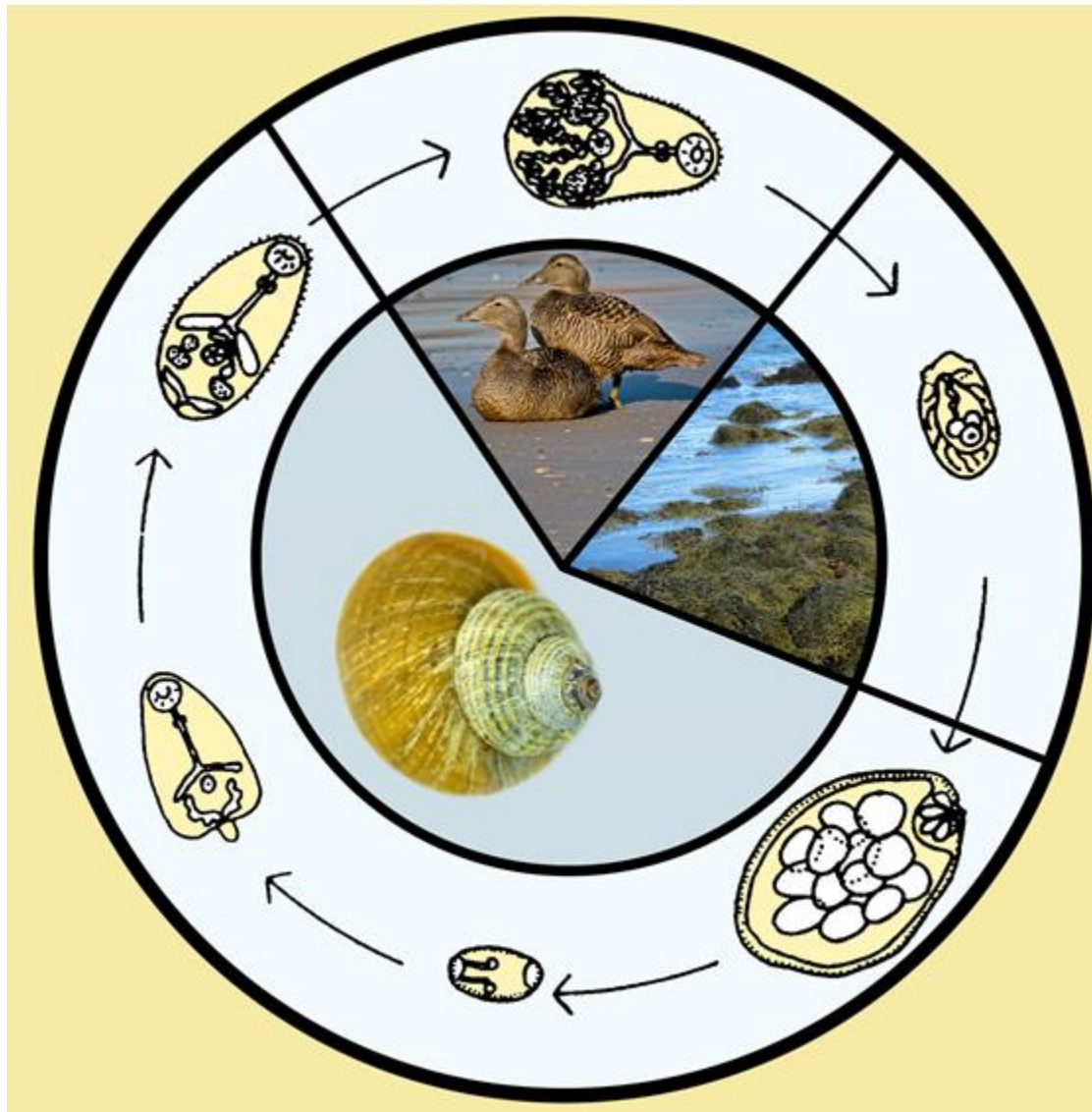
**** Galaktionov & Bustnes 1999; наши данные

Вид моллюска-хозяина	Северное побережье Охотского моря*	Берингово море*
<i>Littorina sitkana</i> и <i>L. aleutica</i>	11	2

* наши данные

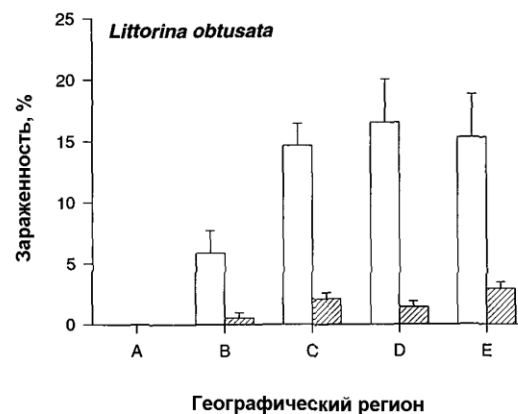
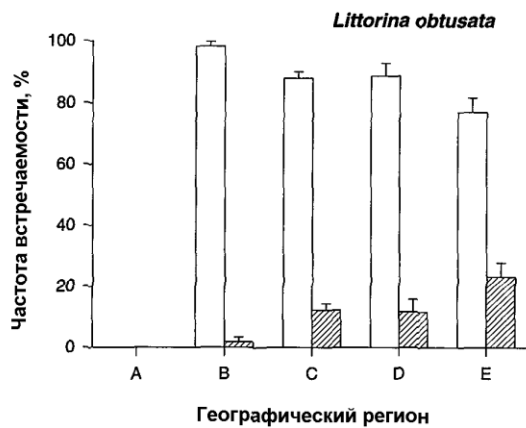
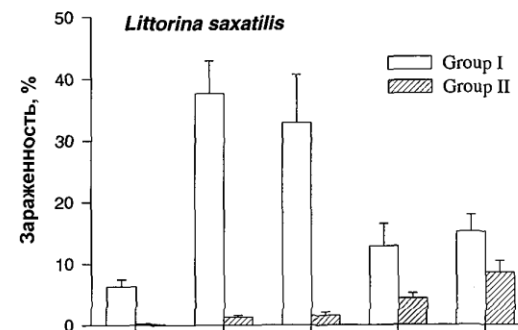
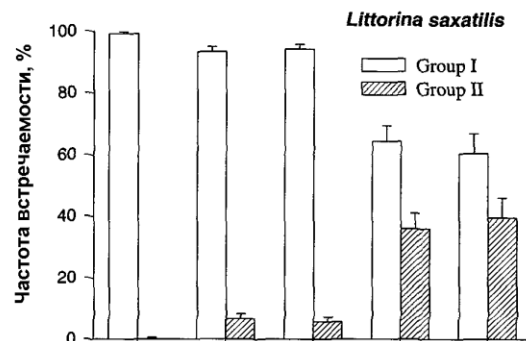
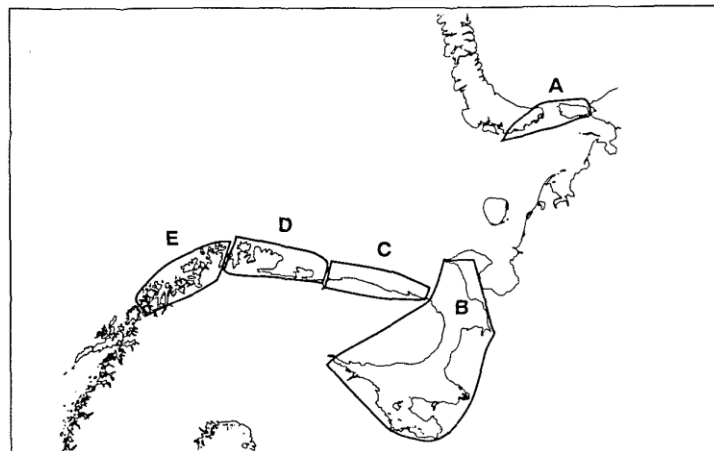


Пути трансмиссии жизненных циклов трематод в экосистемах морского побережья



«Автономный» жизненный цикл микрофаллид группы *“Ruggaeus”*, лишенный свободноживущих фаз

Частота встречаемости и экстенсивность инвазии (% зараженных особей в выборке) литоральных моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* партенитами трематод с двуххозяинными (Group 1) и треххозяинными (Group 2) жизненными циклами вдоль побережий Баренцева, Белого и Норвежского морей.

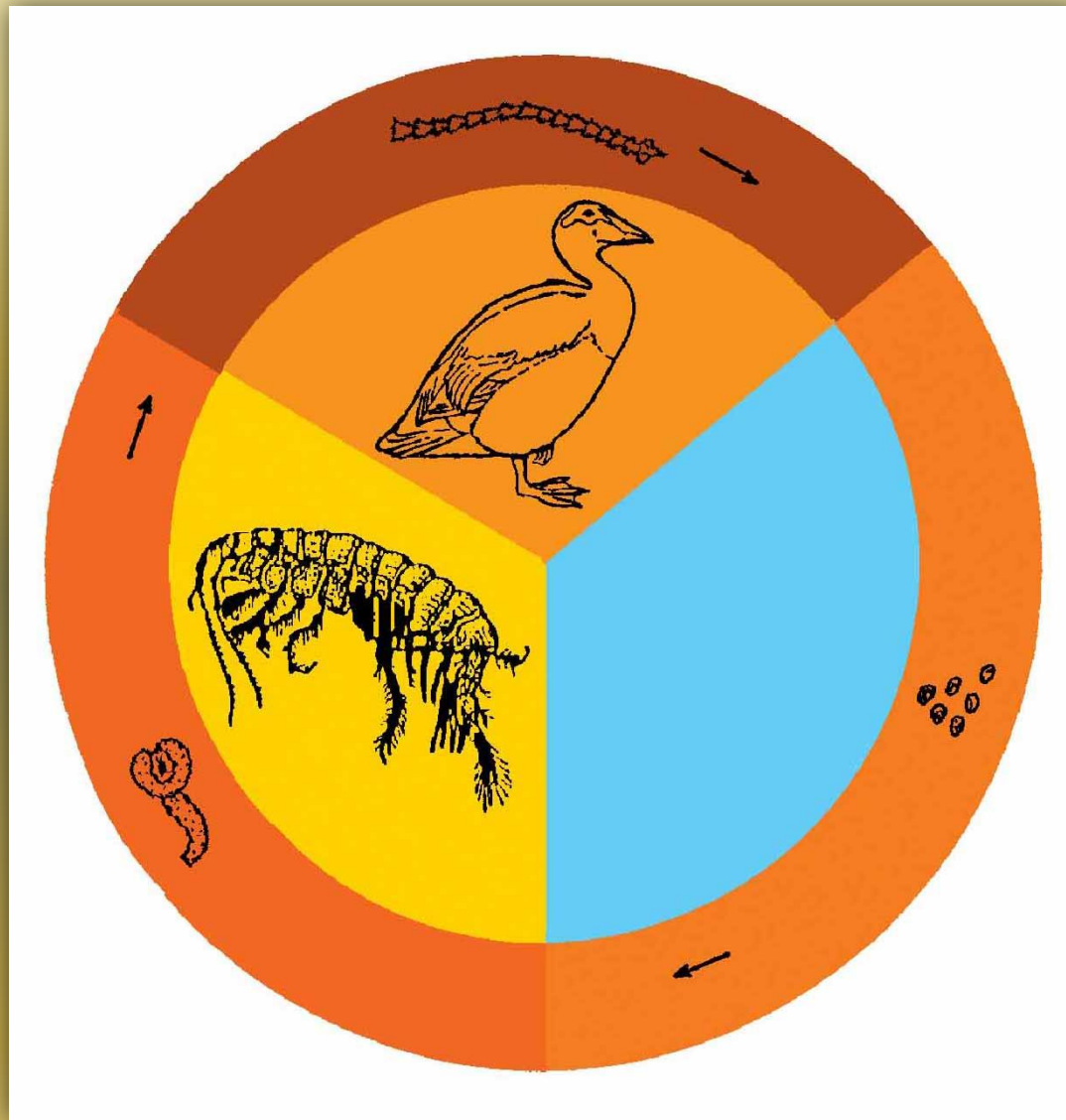


Состав гельминтофауны обыкновенной гаги в районе архипелага Земля Франца-Иосифа в 1990-1993 гг.

Район ЗФИ	Южные острова			Северные острова		
Число вскрытых птиц	12			4		
Параметры заражения	ЭИ, %	ИИ (min-max)	Средняя ИИ ± SE	ЭИ, %	ИИ (min-max)	Средняя ИИ ± SE
Вид паразита						
<i>Microphallus pseudopygmaeus</i>	75	8-34900	5858±3710	25	8460	2115±2115
<i>Microsomacanthus microsoma</i>	100	30-76000	22163±8436	0	0	0
<i>M. diorchis</i>	66.7	6-7000	694±577	0	0	0
<i>M. ductilis</i>	0	0	0	100	3000-124400	73600±26308
<i>M. jaegerskioeldi</i>	100	15-60000	12115±5110	100	55000 - 103200	79550±12043
<i>Polymorphus phippsi</i>	100	30-1007	385±90	100	284-1188	814±192

Composition of the helminth fauna of the Franz Josef Land in marine and coastal birds in 1991-1993 (after Galaktionov, 1996)

Bird species		Number of dissected birds	Cestoda		Acanthocephala	
			Prevalence %	Range in intensity	Prevalence %	Range in intensity
Kittiwake (<i>Rissa tridactyla</i>)	ad.	17	82.3	1-52	11.8	2-4
	juv.	4	100	1-8	0	0
Glaucous gull (<i>Larus hyperboreus</i>)	ad.	8	75.0	2-11	0	0
	juv.	4	100	1-10	0	0
Arctic tern (<i>Sterna paradisaea</i>)	ad.	11	9.1	1	72.7	8-227
Brunnich's guillemot (<i>Uria lomvia</i>)	ad.	13	46.1	1-10	0	0
	juv.	5	100	2-26	0	0
Black guillemot (<i>Cepphus grylle</i>)	ad.	11	27.3	1-7	18.2	1
Little auk (<i>Alle alle</i>)	ad.	15	6.7	1	0	0
Purple sandpiper (<i>Calidris maritima</i>)	ad.	7	28.6	3-142	14.3	2

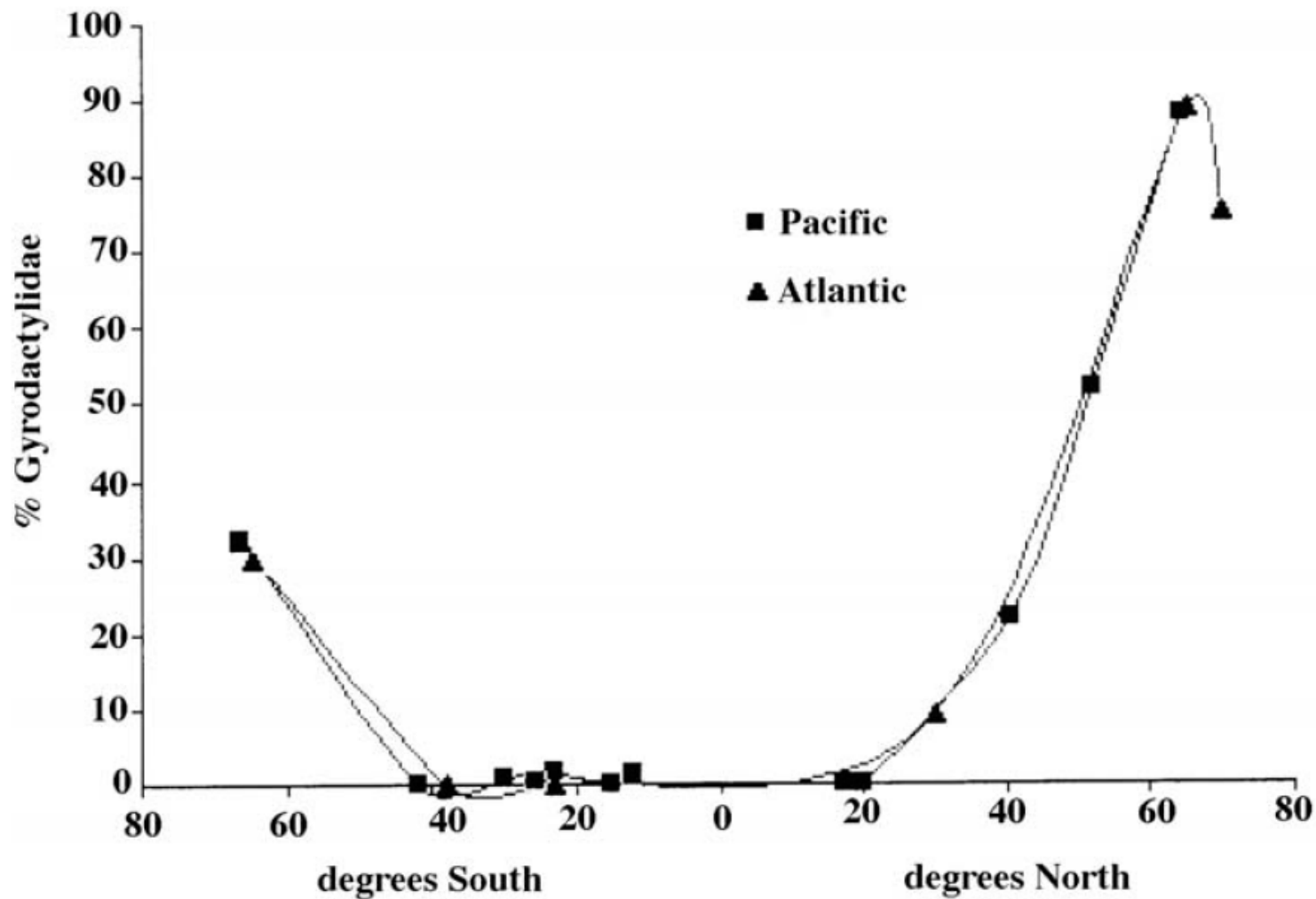


Жизненный цикл цестод *Microsomacanthus* spp. – обычных паразитов морских птиц Арктики

Содержимое желудков морских птиц архипелага Земля Франца-Иосифа

Seabird species and prey items	Mean wet weight (mg)	Frequency of occurrence F%
<i>Somateria mollissima</i> (n = 5)		
<i>Polychaeta</i> spp.	200	20
<i>Margarites</i> spp.	491	100
<i>Onisimus</i> spp.	14	20
<i>Gammarellus homari</i>	511	20
<i>Gammarus setosus</i>	207	20
<i>Weyprechtia pinguis</i>	43	20
<i>Boreogadus saida</i>	11,087	20
<i>Sterna paradisaea</i> (n = 5)		
<i>Polychaeta</i> (pelagic)	200	20
<i>Apherusa glacialis</i>	5	20
<i>Gammarus setosus</i>	207	60
<i>Gammarellus homari</i>	511	100
<i>Gammarus wilkitzkii</i>	206	40
<i>Pisces n.det.</i>	1,000	20
<i>Cephus grylle</i> (n = 5)		
<i>Atylus carinatus</i>	250	20
<i>Gammarellus homari</i>	250	20
<i>Onisimus</i> spp.	50	20
<i>Gammarus wilkitzkii</i>	150	40
<i>Parathemisto libellula</i>	25	20
<i>Lebbeus polaris</i>	800	40
<i>Boreogadus saida</i>	7,500	80
<i>Myoxocephalus scorpus</i>	1,000	20
<i>Pisces n.det.</i>	1,000	20
gravel		20

Seabird species and prey items	Mean wet weight (mg)	Frequency of occurrence F%
<i>Rissa tridactyla</i> (n = 19)		
<i>Polychaeta</i> spp. (pelagic)	60.0	16
<i>Calanus</i> spp.	7.0	16
<i>Apherusa glacialis</i>	6.4	22
<i>Gammarus wilkitzkii</i>	25.0	16
<i>Parathemisto libellula</i>	10.8	84
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	30.0	16
<i>Boreogadus saida</i>	133.1	58
<i>Myoxocephalus scorpius</i>	60.0	5
terrestrial plants	5.0	5
macrophytes	10.0	5
<i>Uria lomvia</i> (n = 11)		
<i>Polychaeta</i> spp. (pelagic)	60.0	18
<i>Onisimus</i> spp.	10.0	18
<i>Rhachotropis aculeata</i>	8.0	9
<i>Gammarus wilkitzkii</i>	25.0	54
<i>Gammarus setosus</i>	25.0	18
<i>Parathemisto libellula</i>	14.5	92
<i>Thysanoessa inermis</i>	25.0	9
<i>Boreogadus saida</i>	150.7	54
<i>Pisces n.det.</i>	50.0	18
gravel	10.0	18



Процент Gyrodactylidae среди моногеней у морских рыб на разных широтах

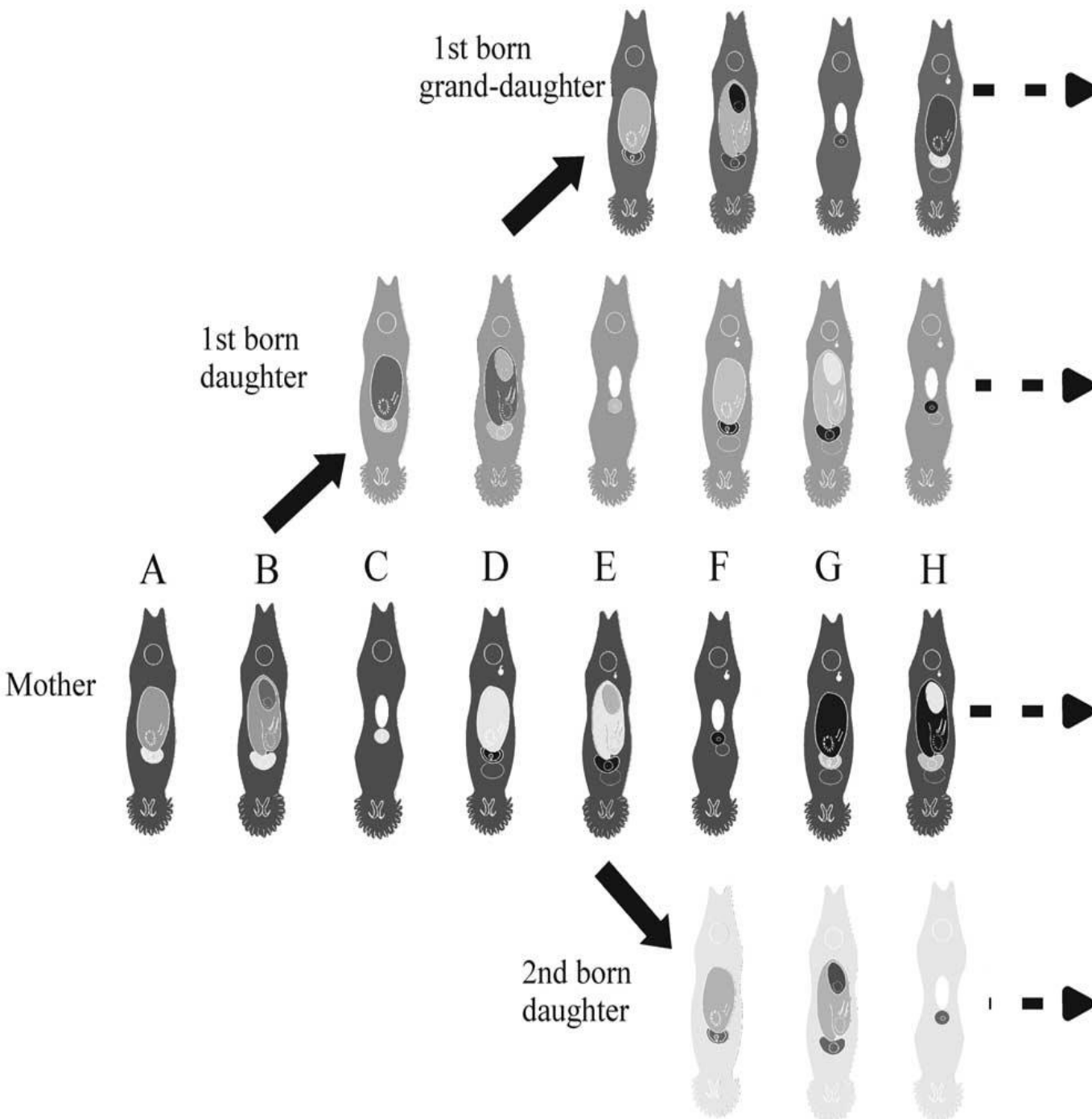
Способы репродукции *Gyrodactylus* spp.

А–Н – последовательные
стадии в жизненном
цикле новорожденного
паразита.

На стадиях В и Е
рождаются материнские
особи. Мужская половая
система функционирует
со стадии D и далее.

Рожденная первой
дочерняя особь
образуется бесполом
путем, когда
родительская особь еще
незрелая. Рожденная
второй дочерняя особь
развивается из ооцита,
когда мужская половая
система еще полностью
не развита
(партеногенез).

Для упрощения показаны
не все отрождаемые
особи.



Himasthla:

H. elongata

H. continua

H. interrupta

Cercaria littorina obtusata



Renicola:

R. roscovita

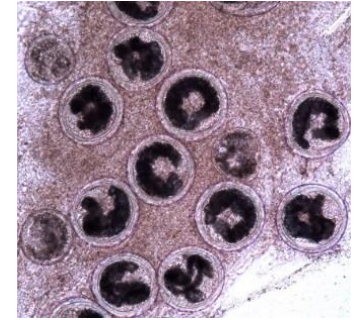
Cercaria parvicaudata

R. thaidus

Окончательный хозяин (чайки/кулики)



Метацеркарии в мидиях



Метацеркарии в мидиях

Второй промежуточный хозяин: мидии *Mytilus edulis*

Первый промежуточный хозяин:

Littorina spp.

Hydrobia spp.



Первый промежуточный хозяин:

Littorina spp.

Nucella lapillus

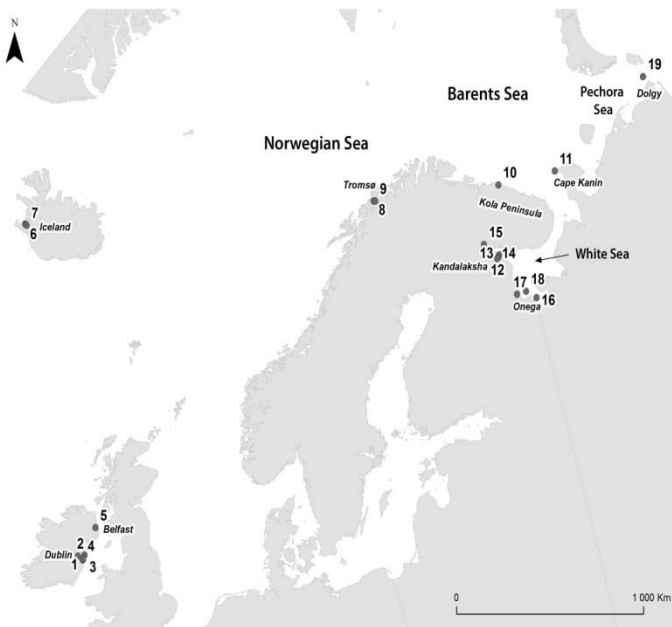
Свободноживущая церкария

Свободноживущий мирацидий – активно внедряется в моллюска

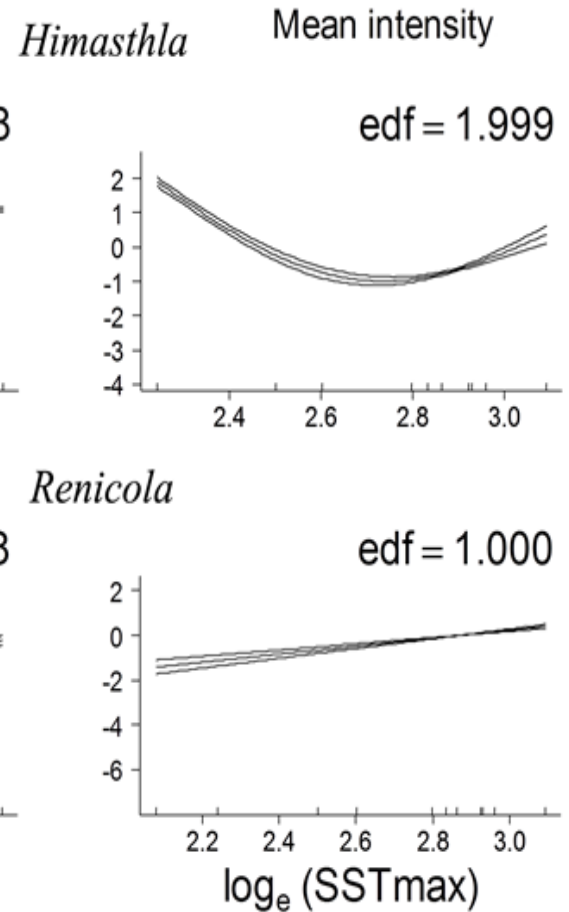
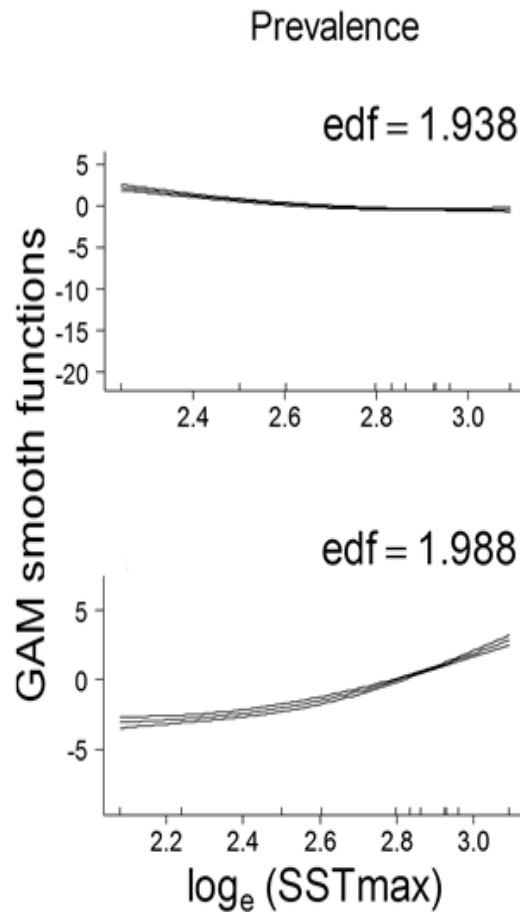
Заражение моллюска при поедании яиц

Яйца во внешней среде

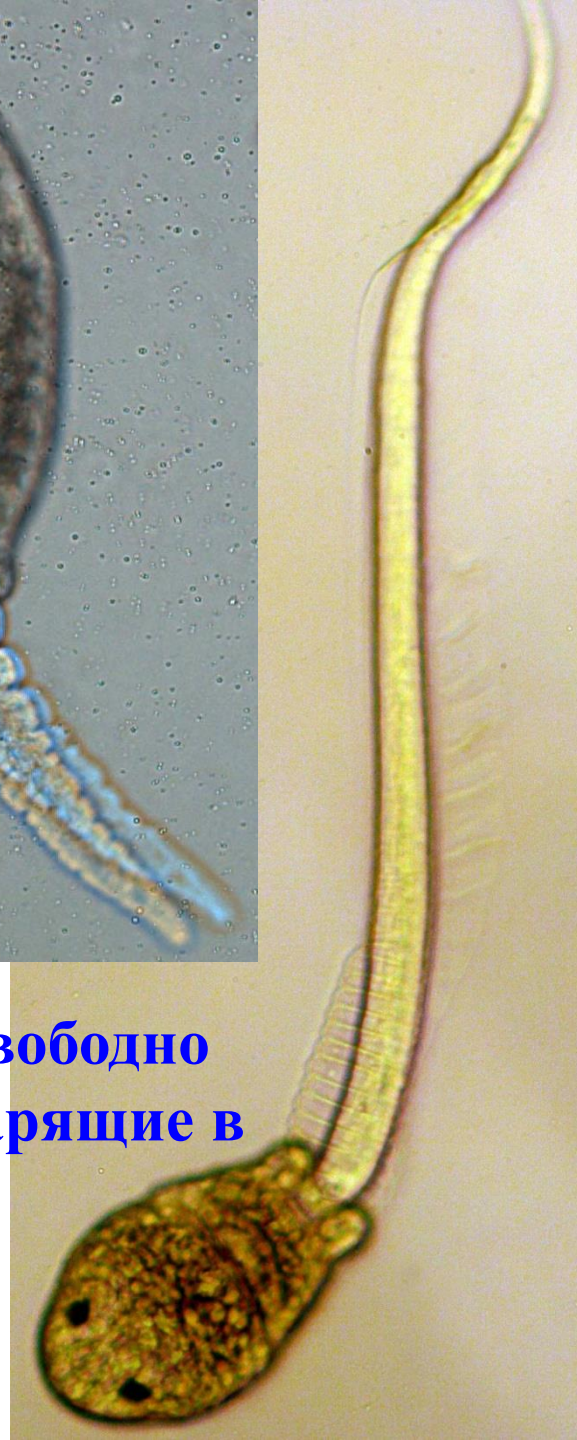
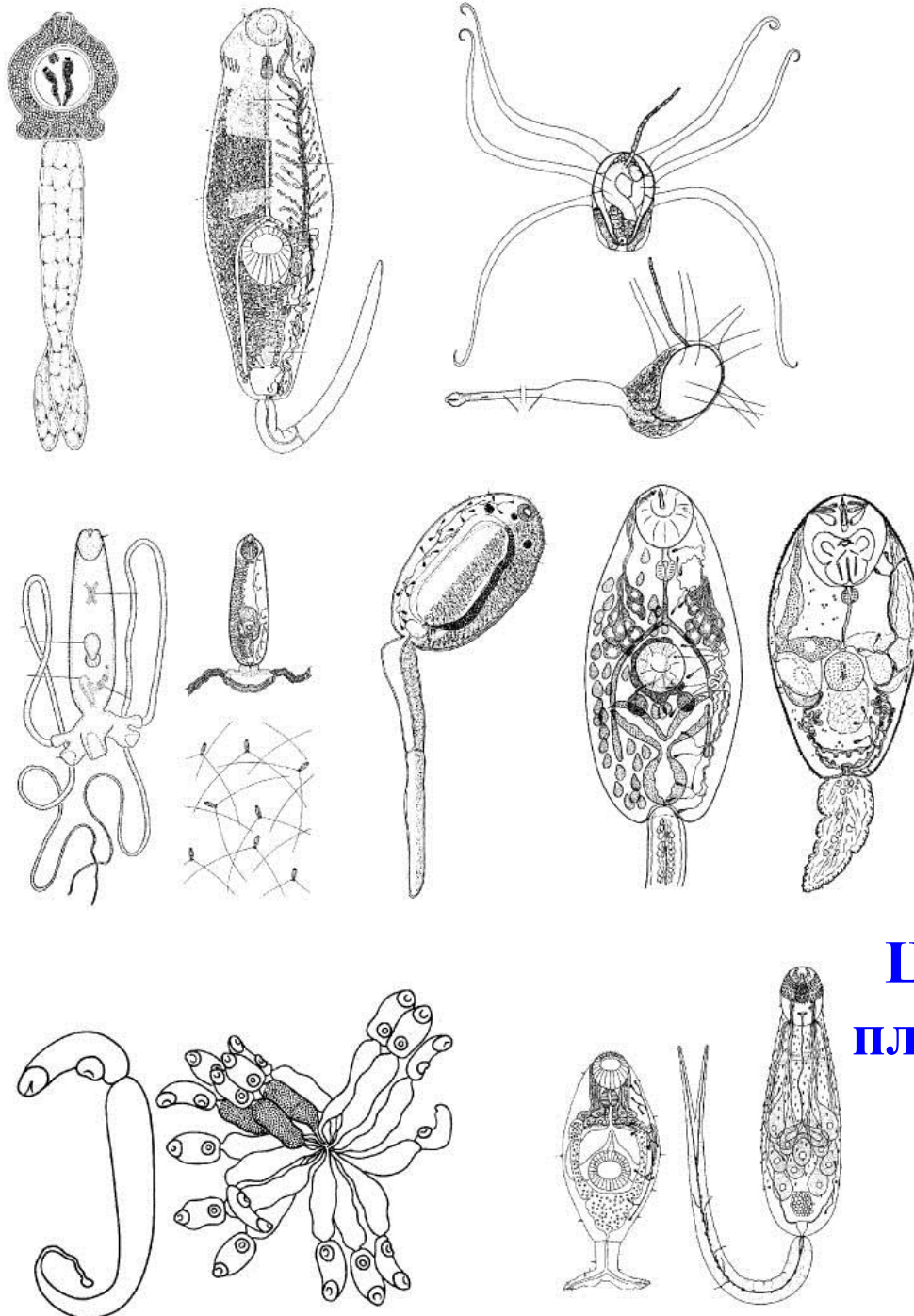
Яйца во внешней среде



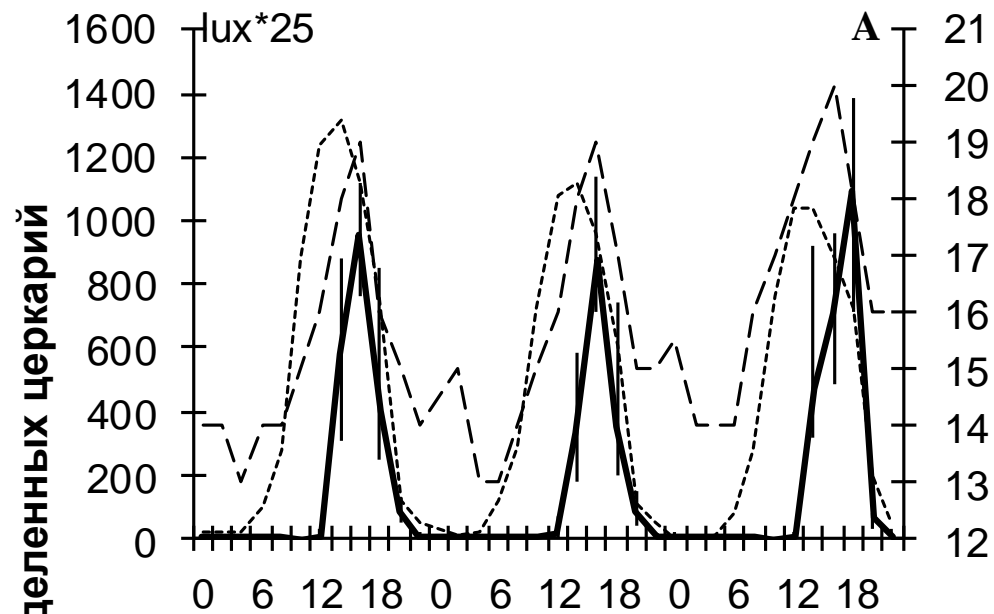
Максимальная температура поверхностного слоя воды – SSTmax



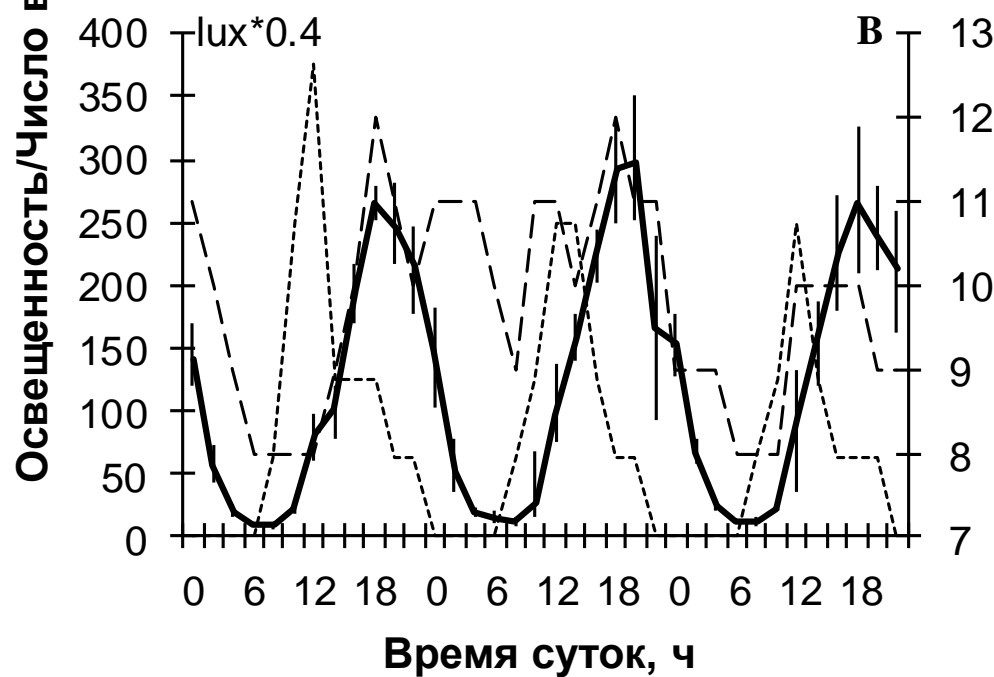
Зависимости (сглаживания) для максимальной температуры поверхностного слоя воды (SSTmax) в генерализованных аддитивных моделях (GAMs), предсказывающие ЭИ (Prevalence) и среднюю ИИ (Mean Intensity). [В модели для ЭИ использован бинарный ответ, logit link и Биномиальное распределение, а для ИИ – loge-logit link-function и гамма распределение].



Церкарии, свободно плавающие/парящие в воде

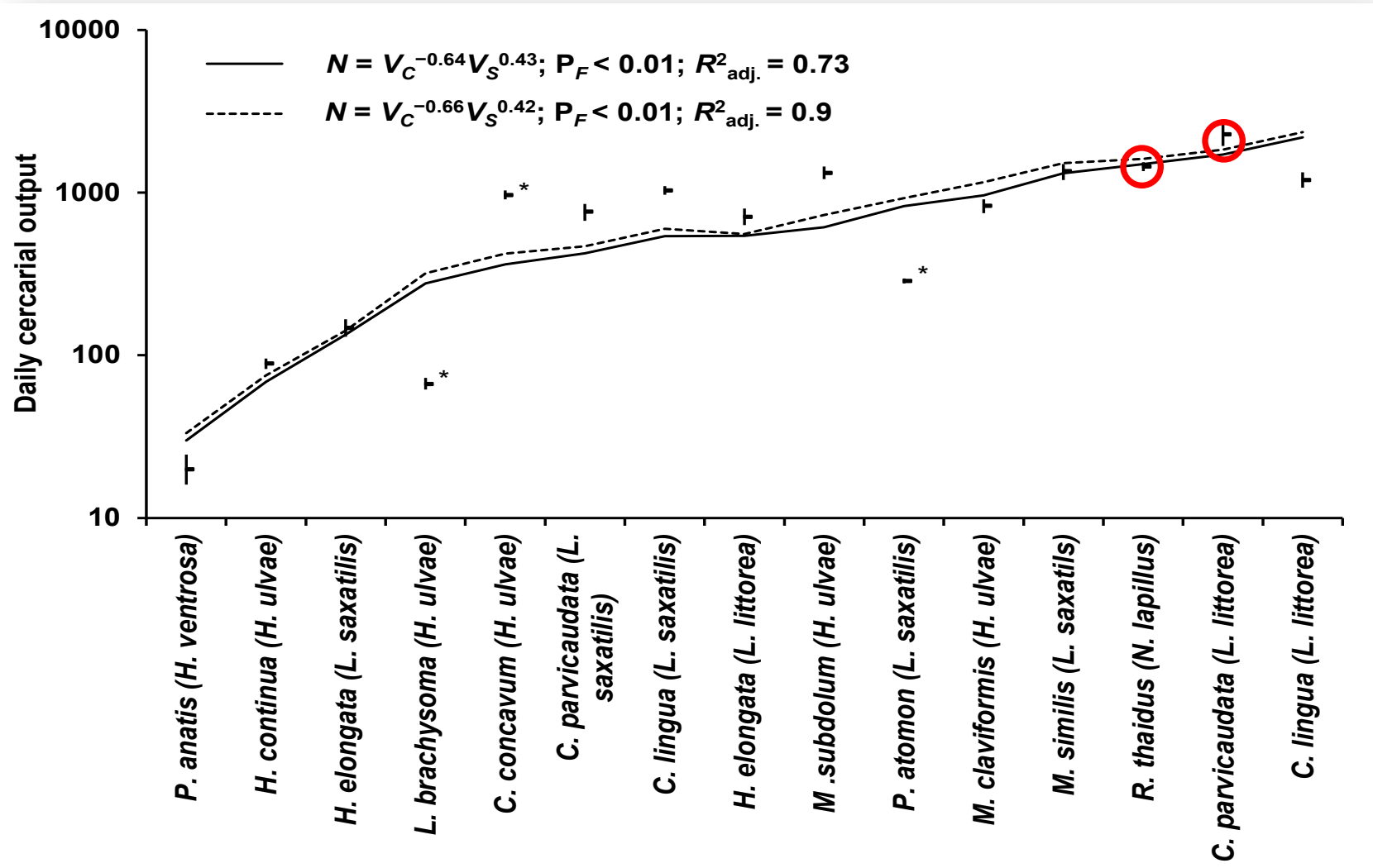


Суточная ритмика эмиссии церкарий (3 суток наблюдений) *Renicola roscovita* из беломорских моллюсков *Littorina littorea* (A) [температура воды за время наблюдений 15.5 ± 0.5 (13 — 20) °C] и *Renicola thaidus* из баренцевоморских *Nucella lapillus* (B) [температура воды за время наблюдений 9.7 ± 0.40 (8 — 12) °C]



Температура воды, °C

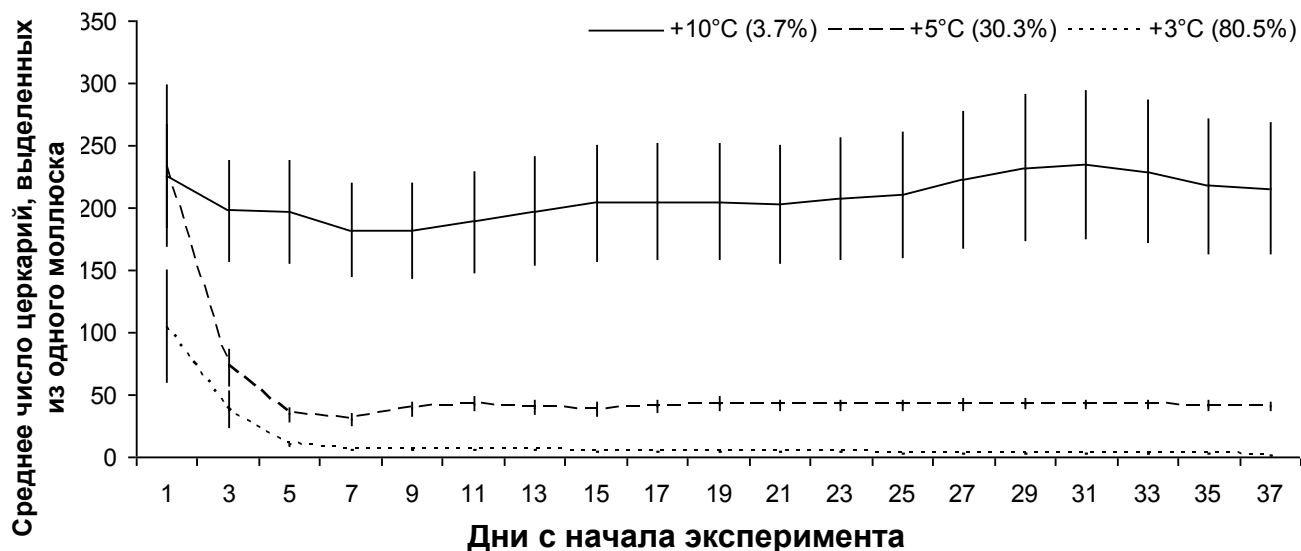
- освещенность
- - - температура
- среднее число церкарий, выделявшихся каждые 2 ч



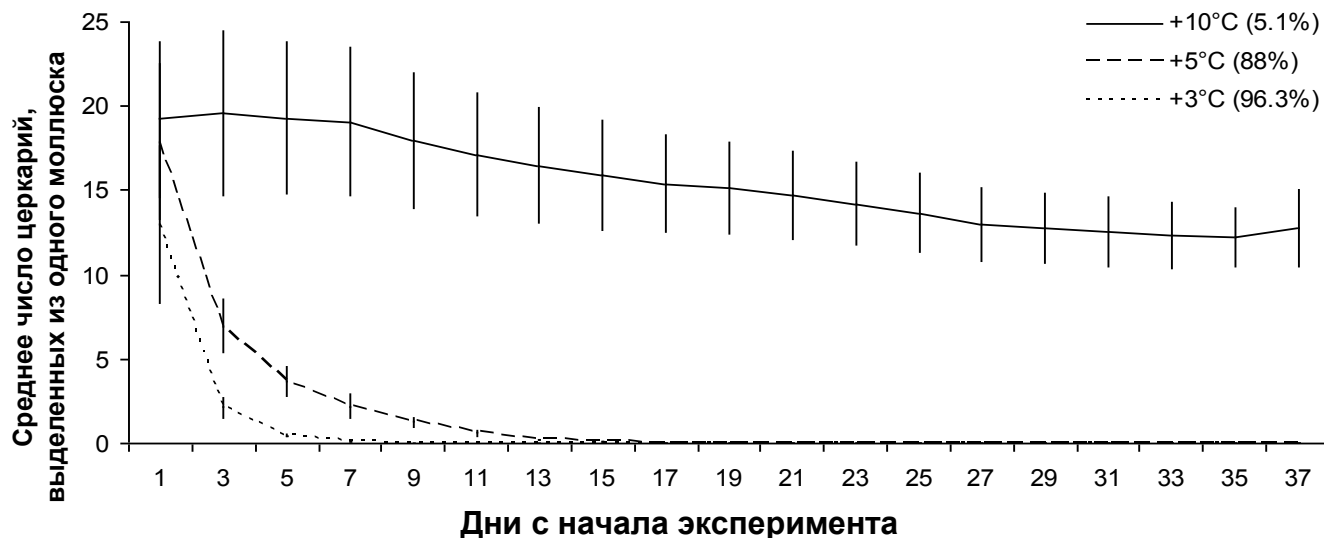
Плоскостное отображение множественной линейной регрессии среднесуточной эмиссии церкарий 12 видов трематод (N) из моллюсков Белого и Баренцева морей от условного объема церкарии (V_C) и условного объема моллюска (V_S)

(По Prokofiev, Galaktionov, Levakin, 2015)

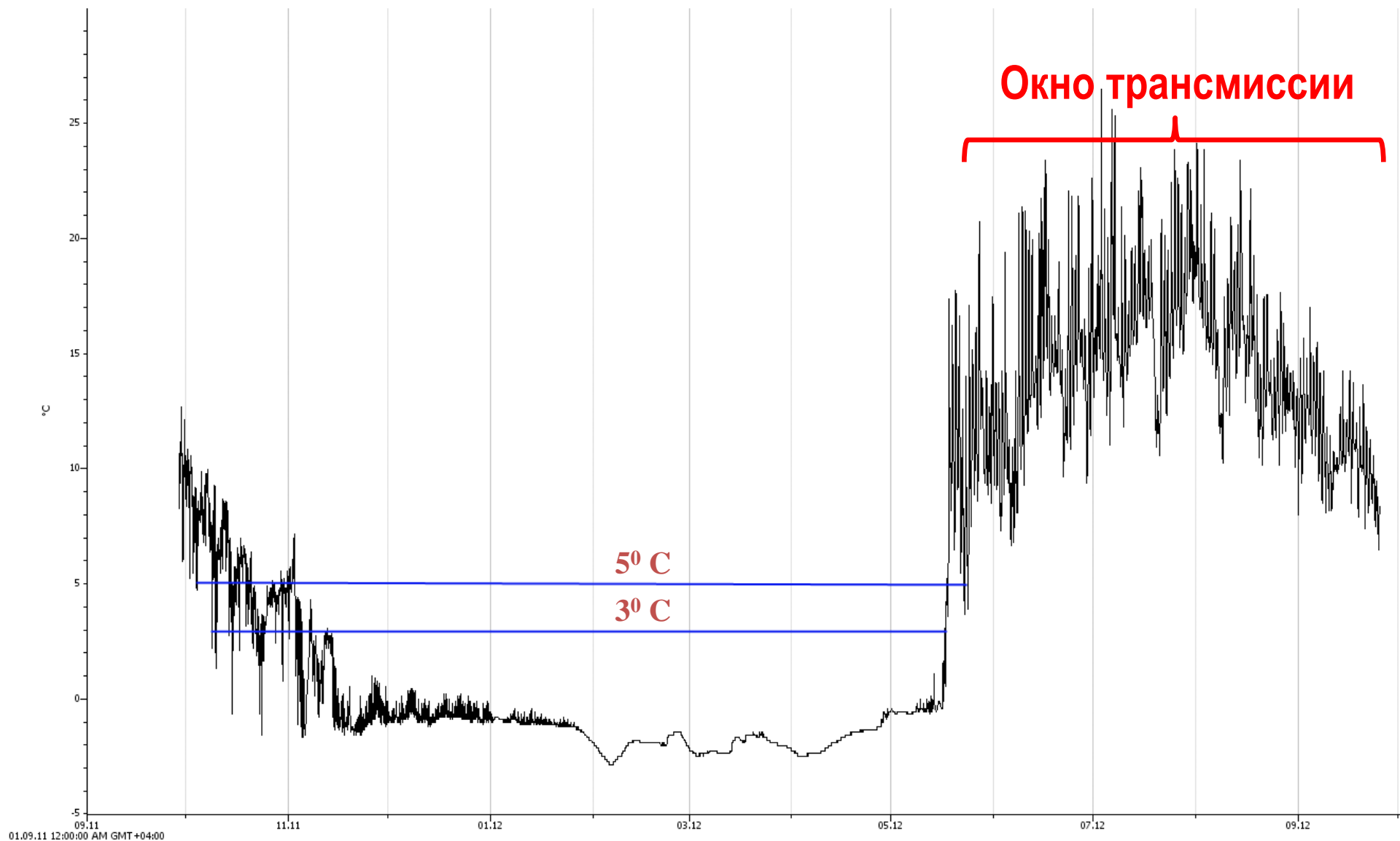
Тренды длительной эмиссии церкарий, выделенные, из беломорских моллюсков при разной константной температуре содержания (тренды выделены методом сингулярного спектрального анализа)



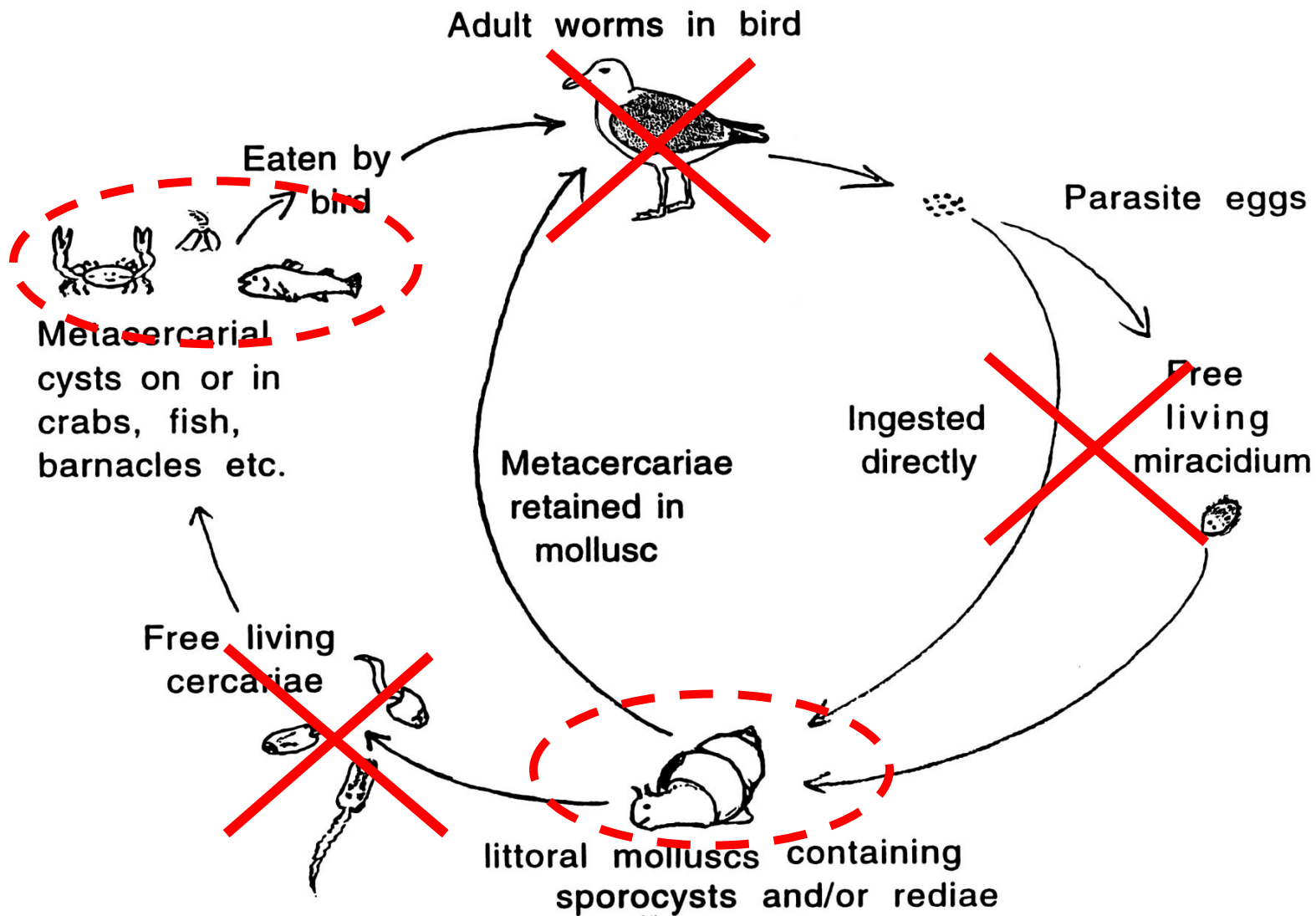
Церкарии *Cryptocotyle concavum* из *Hydrobia ulvae*



Церкарии *Himasthla continua* из *Hydrobia ulvae*

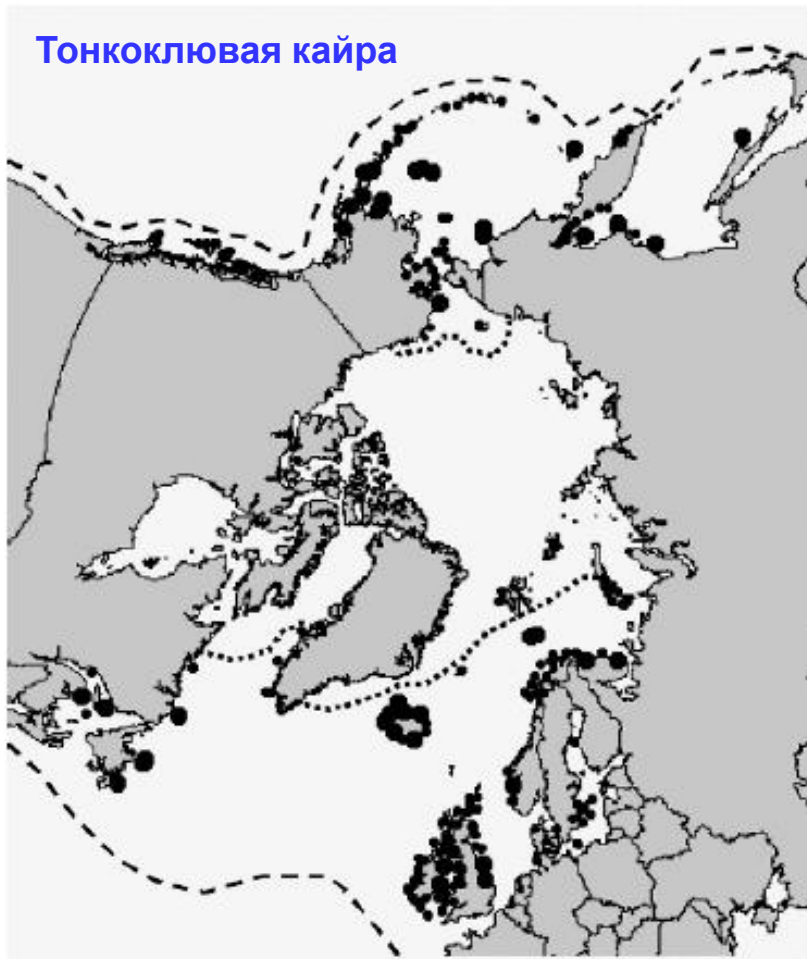


Изменения температуры (регистрация каждые 2 ч) на литорали губы Чупа (Белое море, 66°20'09" N, 33°38'02" E) с 28 сентября 2011 по 25 сентября 2012



За пределами окна трансмиссии заражение трематодами «консервируется» в прибрежных экосистемах полярных морей в виде группировки партенит (на стадии «ареста развития» – гипобиоза) в первом промежуточном хозяине и/или метацеркарий во втором промежуточном хозяине.

Тонкоклювая кайра



Толстоклювая кайра

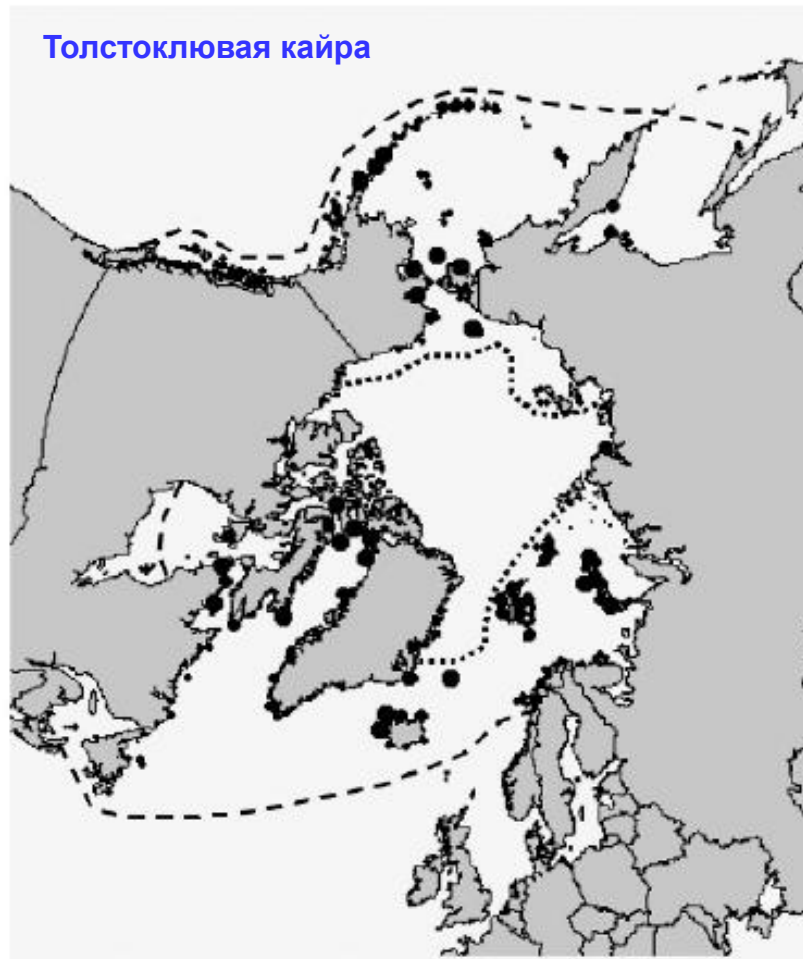


FIGURE 1. Wintering and breeding distributions of Common Murres (*Uria aalge*, left) and Thick-billed Murres (*Uria lomvia*, right). Dark circles indicate breeding colonies; dotted lines indicate extent of northern distribution at sea; dashed lines indicate extent of southern distribution.

TABLE 2. Comparison of parasite community structure in Common and Thick-billed Murres from 1966–69 and 2005–06 (prev. = prevalence, Int. = mean intensity).

	Тонкоклювая кайра						Толстоклювая кайра					
	Common Murre						Thick-billed Murre					
	1966–69 ^a			2005–06 ^b			1966–69 ^c			2005–06 ^d		
	Prev.	Int.	Range	Prev.	Int.	Range	Prev.	Int.	Range	Prev.	Int.	Range
Digenea												
<i>Ornithobilharzia lari</i>	<1	1	1				2	1	1			
<i>Cryptocotyle lingua</i>	<1	1	1									
<i>Renicola</i> sp.				2	5	5						
Eucestoda												
<i>Tetrabothrius cylindraceus</i>	1	5	1–25									
<i>Tetrabothrius erostris</i>	<1	2	2									
<i>Tetrabothrius jagerskioldi</i>	7	2	1–19				8	2	1–4			
<i>Tetrabothrius</i> sp.	1	1	1–3							2	1	1
<i>Alcataenia armillaris</i>	15	3	1–27				26	5	1–12	18	6.3	1–21
<i>Alcataenia camplyacantha</i>	1	2	1–5									
<i>Alcataenia longicervica</i>				5	4.5	1–8				26	14.6	1–71
<i>Alcataenia meinertzhageni</i>	2	2	1–3							4	2.5	1–3
<i>Alcataenia micracantha</i>	<1	2	1–4									
<i>Alcataenia</i> sp.	1	1	1–2	12	7.4	1–14	8	1	1	23	2.5	1–30
Unidentified tapeworms				<1	5	5						
Nematoda												
<i>Eustrongylides mergorum</i>	<1	1	1				2	1	1			
<i>Contraecaecum spiculerum</i>	3	1	1–2	2	1	1	10	2	1–4	2	1	1
<i>Contraecaecum</i> sp.	<1	1	1									
<i>Cosmocephalus obvelatus</i>	<1	1	1									
<i>Stegophorus stellae-polaris</i>				9	1	1	5	3	1–5	28	2.8	1–7
<i>Anisakis</i> sp.	<1	1	1									
Unidentified Nematoda				12	4.2	1–7				9	3.2	1–8
Unidentified Acanthocephala				2	1	1				2	1	1

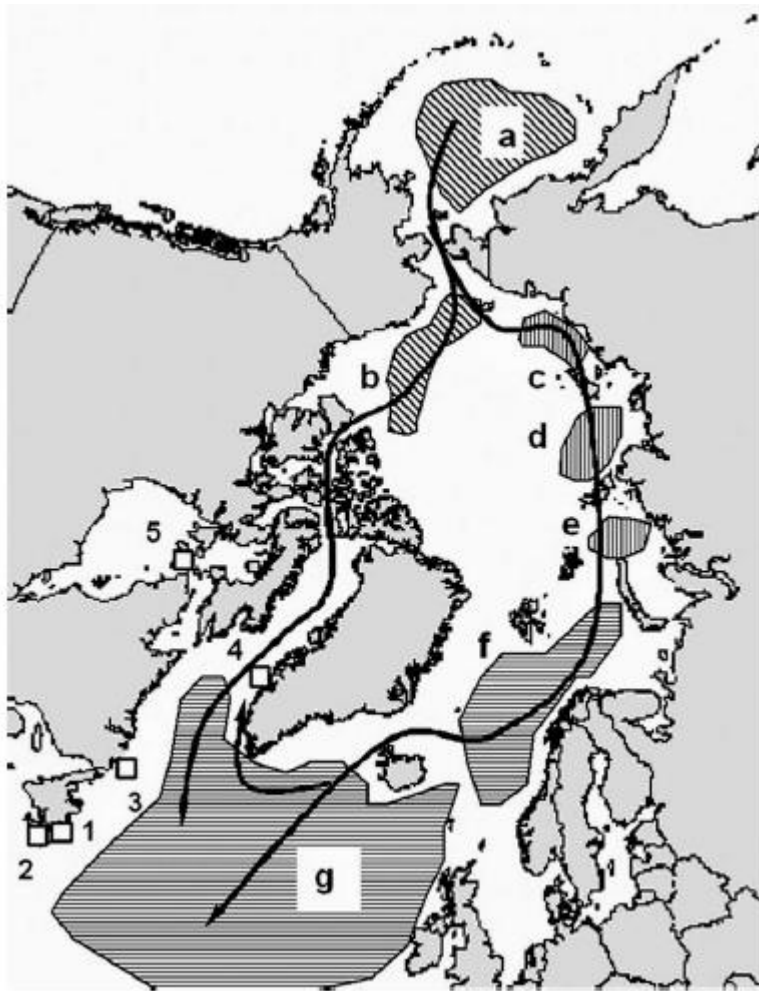


FIGURE 2. Distribution of *Thysanoessa inermis* and *T. raschii* in relation to possible routes of entry into the North Atlantic. Murre collection sites are as follows: 1) Witless Bay Ecological Reserve (Newfoundland), 2) wintering murre from various locations off Newfoundland, 3) Gannet Islands, Labrador, 4) Nuuk, Greenland, 5) Coats Island, Nunavut. Areas a and b (diagonal hashed lines) show Bering Sea, Chukchi Sea, and Beaufort Sea populations of *Thysanoessa*. Areas c, d, and e (vertical hashed lines) show sporadically occurring population of *Thysanoessa* in the East Siberian, Laptev, and Kara Seas, respectively. Areas f and g (horizontal hashed lines) show populations of *Thysanoessa* in Barents Sea and the northwest Atlantic, respectively. Infected *Thysanoessa* may have arrived from a and/or b to g or from a, c, d, e, and/or f to g.

Arctic Biodiversity Assessment

Status and trends in Arctic biodiversity



Contents

Preface by CAFF and Steering Committee Chairmen	v
Foreword by the chief scientist	vii
Introduction	8
Indigenous peoples and biodiversity in the Arctic	18
1. Synthesis: Implications for conservation	20
2. Species Diversity in the Arctic	66
3. Mammals	78
4. Birds	142
5. Amphibians and Reptiles	182
6. Fishes	192
7. Terrestrial and Freshwater Invertebrates	194
8. Marine Invertebrates	224
9. Plants	258
10. Fungi	302
11. Microorganisms	320
12. Terrestrial Ecosystems	332
13. Freshwater Ecosystems	334
14. Marine Ecosystems	378
15. Parasites	420
16. Invasive Species: Human-Induced	450
17. Genetics	458
18. Provisioning and Cultural Services	484
19. Disturbance, Feedbacks and Conservations	520
20. Linguistic Diversity	544
Lead author affiliations and biographies	556
Contributing author affiliations	557

A large flock of white seagulls is captured in flight over a body of dark water. The birds are scattered across the frame, with some in the foreground and others further back. The background shows a dark, rocky shoreline with some white foam from waves. The overall scene is dynamic and natural.

БЛАГОДАРЮ ЗА ВНИМАНИЕ