

На правах рукописи

**МАКАРИКОВА**  
Татьяна Анатольевна

**ЦЕСТОДЫ СЕМЕЙСТВА HYMENOLEPIDIDAE  
PERRIER, 1897 (CYCLOPHYLLIDEA) РУКОКРЫЛЫХ  
ВОСТОЧНОЙ АЗИИ**

03.02.04 – зоология

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2013

Работа выполнена в лаборатории паразитологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института систематики и экологии животных СО РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор  
**Гуляев Владимир Дмитриевич**  
(Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск)

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор  
**Никишин Владимир Павлович**  
(Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, главный научный сотрудник)

кандидат ветеринарных наук,  
**Борцова Марина Сергеевна**  
(Новосибирский государственный аграрный университет, доцент кафедры ветеринарно-санитарной экспертизы и паразитологии)

Ведущее учреждение: Центр паразитологии Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, г. Москва

Защита диссертации состоится .. ноября 2013 года в .... часов на заседании диссертационного совета Д 003.033.01 созданном на базе Института систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11.

Факс: (383) 217-09-73, e-mail: [dis@eco.nsc.ru](mailto:dis@eco.nsc.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института систематики и экологии животных СО РАН.

Автореферат разослан: \_\_ \_\_\_\_\_ 2013 года.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

Л.В. Петрожицкая

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Цестоды семейства Hymenolepididae являются одними из самых распространенных паразитов рукокрылых (Chiroptera). В настоящее время от рукокрылых мировой фауны известно около 120 видов этой группы Cyclophyllidea. Наибольшее видовое разнообразие цестод летучих мышей зарегистрировано в Японии (43 вида) и Юго-Восточной Азии (27 видов) и (Sawada, 1997). Однако сведения о фауне гельминтов летучих мышей Российского Дальнего Востока, а также большинства районов Китая практически отсутствуют.

Несмотря на длительную историю изучения цестод рукокрылых, их таксономическая структура остается слабо разработанной, что обусловлено крайне скудными сведениями о морфологических критериях большинства известных видов. Трудность изучения этой группы Hymenolepididae рукокрылых обусловлена значительной морфологической однородностью видов, что требует поиска новых подходов к морфологическим критериям.

До настоящего времени гименолепидидных цестод рукокрылых обычно причисляли к известным родам цестод грызунов или насекомоядных млекопитающих – *Hymenolepis* Weinland, 1858; *Insectivorolepis* Zarnowski, 1955; *Rodentolepis* Spassky, 1954, *Oligorchis* Fuhrmann, 1906. Лишь как специфические таксоны цестод рукокрылых были описаны монотипический род *Milina* van Beneden, 1873 и род *Vampirolepis* Spassky, 1954 (Vaucher, 1992; Czaplinski, Vaucher, 1994). В тоже время к *Vampirolepis* относят цестод грызунов, насекомоядных и даже птиц (Schmidt, 1986). При этом большинство описаний морфологии различных таксонов гименолепидид основывались на использовании лишь ограниченного количества диагностических признаков и без учета морфологического строения всей стробилы. Поэтому актуальной задачей является разработка комплекса диагностических признаков, позволяющих провести таксономическую ревизию данной группы цестод.

Несмотря на интенсивные паразитологические исследования млекопитающих, гельминты рукокрылых остаются слабо изученными. Между тем, летучие мыши выступают в роли сильнейшего регулятора численности, как насекомых-вредителей и переносчиков некоторых заболеваний (малярия, лейшманиоз). Кроме того, сами рукокрылые являются носителями, резервуарами и переносчиками бешенства и других инфекционных и инвазионных заболеваний.

Рукокрылые благодаря способности летать могут преодолевать значительные препятствия, недоступные для других наземных млекопитающих и таким образом, могут являться важным фактором, который определяет географическое распределение некоторых гельминтов.

**Целью** настоящей работы являлось выявление видового разнообразия гельминтов, таксономической структуры и путей формирования фауны цестод семейства Hymenolepididae, паразитирующих у рукокрылых Восточной Азии.

### **Задачи исследования:**

- провести инвентаризацию видового богатства цестод рукокрылых Восточной Азии;
- на основе анализа морфологических структур цестод рукокрылых выявить новые дифференциальные критерии таксонов;
- установить пути формирования фауны цестод семейства Hymenolepididae рукокрылых Восточной Азии;
- дать общую оценку зараженности рукокрылых Восточной Азии гельминтами;
- выявить особенности состава гельминтофауны у отдельных видов рукокрылых и проанализировать на модельном виде – восточной ночнице (*Myotis petax*) особенности их зараженности в зависимости от пола и возраста хозяина.

**Научная новизна.** Впервые проведено целенаправленное исследование цестод семейства Hymenolepididae Восточной Азии, что позволило получить новые данные о видовом разнообразии гименолепидид и оценить их вклад в общую зараженность рукокрылых гельминтами.

Обосновано выделение 3 новых родов: *Paramilina* Makarikova et all, 2010; *Sawadalepis* Makarikova et Makarikov, 2013; *Sinistralepis* gen. n. Описано 12 новых для науки видов.

В таксономию гименолепидид рукокрылых введены новые морфологические критерии. В частности, выявлена таксономическая значимость наличия или отсутствия филаментов на полюсах эмбриофора гексакантов, симметрия копулятивных органов, проявляющаяся в левосторонности или правосторонности половых атриумов.

Составлены оригинальные таблицы для определения родов и видов цестод семейства Hymenolepididae, паразитирующих у рукокрылых Восточной и Юго-восточной Азии.

Показана необоснованность выделения таксонов цестод по приуроченности к той или иной таксономической группе хозяев. Доказано, что семейство Hymenolepididae рукокрылых является филогенетически неоднородной группой, сформировавшейся в ходе колонизации хозяев представителями разных филумов семейства Hymenolepididae.

Выявлены особенности зараженности рукокрылых Восточной Азии гельминтами разных таксономических групп. Впервые получены данные по фауне гельминтов (*Myotis petax*) восточной ночницы Приморского края с учетом половой и возрастной структуры хозяев.

Впервые для рукокрылых Приморья отмечены шесть видов гельминтов: *Plagiorchis koreanus* Ogata, 1938, *Pl. elegans* (Rudolphi, 1802), *Prosthodendrium ascidia* (Beneden, 1873), *Pr. chilostomum* (Mehlis, 1831), *Pr. hurkovae* Dubois, 1960 и *Vampirolepis ozensis* Sawada, 1980. Для двух видов: *Neoheterophyes bychowskyi* Khotenovsky, 1970 и *V. ozensis* восточная ночница зарегистрирована как новый хозяин.

**Теоретическая и практическая ценность работы.** В работе впервые приводится обоснованный таксономический анализ семейства Hymenolepididae

рукокрылых фауны Восточной Азии. Описание новых видов, уточнение таксономического статуса и морфологических критериев известных видов расширяют возможности специалистов при проведении эколого-популяционных исследований.

Собранный гельминтологический материал (влажные и тотальные препараты) пополнил коллекцию лаборатории систематики беспозвоночных животных Института систематики и экологии животных СО РАН.

Полученные результаты могут быть использованы при разработке учебных курсов по паразитологии и зоологии беспозвоночных животных.

**Апробация работы и публикации.** Материалы диссертации были представлены на Международной научной конференции, посвященной 130-летию со дня рождения акад. К.И. Скрябина (Москва, 2008); Всероссийской научной конференции “Актуальные проблемы современной териологии” (Новосибирск, 2012); Всероссийской научной конференции с международным участием «Паразитология в изменяющемся мире» (Новосибирск, 2013). По теме диссертации опубликовано 9 научных работ, в том числе 5 статей в изданиях, рекомендованных ВАК для публикации основных научных результатов диссертации на соискание ученой степени кандидата наук.

**Объем и структура диссертации.** Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы и приложения. Содержание диссертации изложено на 219 страницах машинописного текста. Работа проиллюстрирована 180 рисунками, в 8 таблицами. Список литературы включает 176 работ, в том числе 106 на иностранных языках.

**Благодарности.** Глубокую признательность автор выражает своему научному руководителю д.б.н., профессору В.Д. Гуляеву за руководство и ценные советы. Автор выражает благодарность д.б.н. М.П. Тиуну за всестороннюю помощь и поддержку. Автор благодарен д.б.н. А.В. Баркалову за ценные советы и помощь в выполнении работы.

Автор выражает признательность всем сотрудникам лаборатории паразитологии ИСиЭЖ СО РАН, особенно к.б.н. Н.И. Юрловой, к.б.н. С.А. Корниенко и к.б.н. А.А. Макарикову, за поддержку и участие в выполнении работы. Автор признателен к.б.н. Ю.А. Мельниковой, д.б.н. Н.Е. Докучаеву и к.б.н. А. В. Абрамову за предоставленный гельминтологический материал, а также благодарит сотрудников заповедников Поронайский, Курильский, Уссурийский и Кедровая Падь за помощь в сборе материала.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

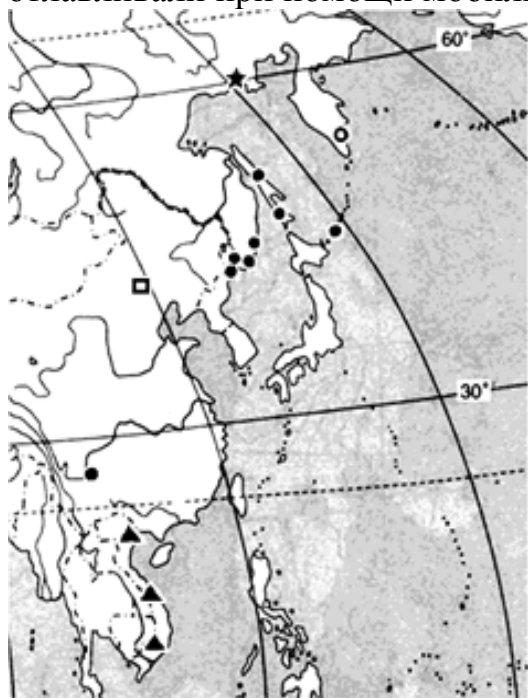
### ГЛАВА 1. ОБЗОР ИССЛЕДОВАНИЯ ФАУНЫ ЦЕСТОД СЕМЕЙСТВА NYMENOLEPIDIDAE PERRIER, 1897 РУКОКРЫЛЫХ

Проанализированы основные литературные источники, посвященные изучению фауны, систематики и морфологии Nymenolepididae рукокрылых мировой фауны. Дана характеристика степени изученности фауны гельминтов рукокрылых российского Дальнего Востока и Восточной Азии в целом.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для настоящей работы послужили собственные сборы гельминтов от рукокрылых различных районов Дальнего Востока России, Юго-Восточной части Китая (провинция Юннань), а также материал из Северного Китая (провинция Дзилинь) предоставленный д.б.н. М. П. Тиуновым (БПИ ДВО РАН), из Вьетнама – к.б.н. А.В. Абрамовым (Зоологический институт РАН), с полуострова Камчатка – д.б.н. Н.Е. Докучаевым (ИБПС ДВО РАН) (рис. 1). Кроме того, были изучены типовые материалы гименолепидид рукокрылых, хранящиеся в коллекциях ИСиЭЖ СО РАН, Музея естественной истории города Женевы (Швейцария), а так же Американской национальной паразитологической коллекции (Белсвил, Мериленд, США).

При проведении исследований использовались общепринятые зоологические методы полевых работ (Новиков, 1949; Борисенко, Крусков, 2003). Отлов летучих мышей производился в местах охоты и у входов в пещеры с помощью паутинных сетей и сеточного сачка. Дополнительно рукокрылых отлавливали при помощи мобильной ловушки



- – Собственные сборы
- – Материал предоставлен д.б.н. М. П. Тиуновым (БПИ ДВО РАН)
- – Материал предоставлен д.б.н. Н.Е. Докучаевым (ИБПС ДВО РАН)
- ▲ – Материал предоставлен д.б.н. А. В. Абрамовым (Зоологический институт РАН)
- \* – Материал из коллекции ИСиЭЖ СО РАН

Рис. 1. Карта-схема районов исследования цестод семейства Hymenolepididae рукокрылых.

(Борисенко, 1999), а так же при осмотре потенциальных мест их дневного отдыха (постройки, дупла и полости под отставшей корой деревьев и пр.).

Методом полных вскрытий отдельных органов исследовано 548 экземпляров рукокрылых 32 видов, 16 родов, 5 семейств: *Myotis badius* Tiunov, Kruskov et Feng, 2011, *M. bombinus* Thomas, 1906 – ночница амурская, *M. brandtii* Eversmann, 1845 – ночница Брандта, *M. fimbriatus* Peters, 1871, *M. formosus*, Hodgson, 1835 – ночница стройная, *M. frater* G.M. Allen, 1823 –

ночница длиннохвостая, *M. horsfieldii* Temminck, 1840 – ночница Хорсфилда, (филиппинская), *M. ikonnikovi* Ognev, 1912, – ночница Иконникова, *M. laniger* Peters, 1870 – ночница китайская водяная, *M. macrodactylus* Temminck, 1840 – ночница длиннопалая, *M. petax* Hollister, 1912, – ночница восточная, *M. ricketti* Thomas, 1894 – ночница Риккета, *Plecotus auritus* Linnaeus, 1758 – ушан бурый, *Hypsugo savii* Bonaparte, 1837 – нетопырь кожановидный, *Pipistrellus abramus* Temminck, 1840 – нетопырь восточный, *Eptesicus nilssonii* Keyserling, Blasius, 1839 – кожанок северный, *Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758, – кожан двухцветный, *V. sinensis* Peters, 1880 – кожан восточный, *Murina leucogaster* Milne-Edwards, 1872 – трубконос большой, *M. ussuriensis* Ognev, 1913 – трубконос уссурийский, *Murina* sp., *Miniopterus schreibersii* Kuhl, 1817 – длиннокрыл обыкновенный, *Barbastella darjelingensis* Hodgson, 1855 – широкоушка азиатская, *Glischropus tylopus* Dobson, 1875 – нетопырь толстопалый, *Eudiscopus denticulus* Osgood, 1932 – дисконогий гладконос, *Aselliscus stoliczkanus* Dobson, 1871 – трезубценок южноазиатский, *Hipposideros armiger* Hodgson, 1835 – листонос гималайский, *Rhinolophus affinis* Horsfield, 1823 – подковонос азиатский, *R. ferrumequinum* Schreber, 1774 – подковонос большой, *R. macrotis* Blyth, 1944–подковонос длинноухий, *R. pusillus* Temminck, 1834 – подковонос карликовый, *R. sinicus* K. Andersen, 1905 – подковонос китайский (рыжий), *Tadarida teniotis* Rafinesque, 1814 – складчатогуб широкоухий (китайский), *Macroglossus sobrinus* K. Andersen, 1911.

Таксономия и определение рукокрылых приняты согласно системе в сводке “Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference” (Wilson, Reeder, 2005) и “Млекопитающие России” (под ред. Павлинов, Лисовский, 2012). Видовая идентификация паразитов выполнена в соответствии с определителями и описаниями, приведенными в работах отечественных и зарубежных исследователей (Скрябин, 1948, 1960, 1961; Скрябин и Матевосян, 1948; Спасский, 1954, 1957, 1963; Keys to the trematoda, 2008; Keys to the Cestode Parasites of Vertebrates, 1994; Sawada, 1997; Keys to the Nematoda Parasites of Vertebrates, 2009 и мн. др.).

Собранные гельминты зафиксированы по общепринятым методикам (Ивашкин, Контримавичус, Назарова, 1971). Дальнейшая обработка гельминтологического материала производилась в камеральных условиях. Изучение морфологии и определение паразитов проводили на постоянных и временных препаратах с использованием бинокулярной лупы МБС-10 и фазово–контрастного микроскопа Carl Zeiss Axiolab с видеосистемой Sony Donpisha XC–003P.

Степень зараженности рукокрылых гельминтами оценивалась с использованием стандартных паразитологических показателей: экстенсивности инвазии с ошибкой (m) – ЭИ (%), индекса обилия – ИО (экз.), интенсивности инвазии – ИИ (экз.). Статистическая обработка данных проводилась с помощью программы Microsoft Excel 2006.

## ГЛАВА 3. ЦЕСТОДЫ СЕМЕЙСТВА HYMENOLEPIDIDAE РУКОКРЫЛЫХ ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

### 3.1 Морфологическая характеристика цестод рукокрылых Восточной Азии.

В данной части главы приведены морфологические характеристики гименолепидид рукокрылых Восточной Азии. Описаны основные признаки, традиционно используемые при дифференциации видов и надвидовых таксонов. В таксономию изучаемой группы введены новые морфологические критерии. В частности, выявлена таксономическая значимость наличия или отсутствия филламентов на полюсах эмбриофора гексакантов. Показана важная роль симметрии копулятивных органов в таксономии гименолепидид, проявляющаяся в левосторонности или правосторонности половых атриумов. Установлено большое значение в систематике группы особенности строения хоботкового аппарата цестод.

### 3.2. Систематический обзор гименолепидид рукокрылых Восточной Азии

В настоящее время на территории Восточной Азии в составе семейства Hymenolepididae Perrier, 1897, включая наши данные, от рукокрылых насчитывается 82 вида цестод, относящихся к 11 родам.

#### Семейство Hymenolepididae Perrier, 1897

##### Род *Hymenolepis* Weinland, 1858

*H. iriei* Sawada, 1972

*H. magna* Makarikova, Gulyaev, Tiunov et Feng, 2010\*

*H. kagurakoumori* Sawada, Harada et Wu, 1998

*H. odaensis* Sawada, 1968

*H. rashomonensis* Sawada, 1972

*H. scotophili* Sawada et Harada, 1988

*H. subrostellata* Sawada, 1970

*H. tsuzurasensis* Sawada, 1972

##### Род *Insectivorolepis* Zarnowski, 1956

*I. araii* Sawada, 1972

*I. mukooyamai* Sawada, 1986

*I. okamotoi* Sawada, 1970

*I. yoshidai* Sawada, 1967

##### Род *Milina* van Beneden, 1873

*M. grisea* Beneden, 1873

##### Род *Paramilina* Makarikova, Gulyaev, Tiunov et Feng, 2010\*

*P. angusta* Prudhoe et Manger, 1969 comb. n.

*P. inuzensis* Sawada, 1971 Makarikova, Gulyaev, Tiunov et Feng, 2010

*P. niimiensis* (Sawada, 1970) Makarikova, Gulyaev, Tiunov et Feng, 2010

*P. nishidai* (Sawada, 1982) Makarikova, Gulyaev, Tiunov et Feng, 2010\*\*

*P. ooyabui* (Sawada, 1983) Makarikova, Gulyaev, Tiunov et Feng, 2010



*P. osensis* (Sawada, 1972) Makarikova, Gulyaev, Tiunov et Feng, 2010  
*P. parva* (Sawada, 1967) Makarikova, Gulyaev, Tiunov et Feng, 2010  
*P. takashii* (Sawada, 1968) Makarikova, Gulyaev, Tiunov et Feng, 2010

**Род *Pseudodiorchis* Skryabin et Matevosyan, 1948**

*Pseudodiorchis clavatus* Sawada, 1967

**Род *Pseudoligorchis* Johri, 1934**

*Pseudoligorchis magnireceptaculus* Johri, 1934

**Род *Rodentolepis* Spassky, 1954**

*R. hattorii* Sawada, 1978

*R. macrotesticulatus* Sawada, 1970

**Род *Vampirolepis* Spassky, 1954**

*V. acollaris* Sawada et Harada, 1985

*V. balsaci* (Joyeux et Baer, 1934) Spassky, 1954

*V. brachysoma* Sawada et Harada, 1988

*V. brevihamata* Sawada, 1988

*V. Chiangmaiensis* Sawada et Harada, 1985

*V. coelopsis* Sawada, Harada et Lin, 1996

*V. copihamata* Sawada, Harada et Kobayashi, 1984.

*V. curviamata* Sawada et Harada, 1985

*V. ezoensis* Sawada, 1990

*V. frateri* sp. n. \*

*V. fujiensis* Sawada, 1978

*V. glischropi* Sawada et Yasuma, 1994

*V. haradai* Sawada, Harada et Kobayashi, 1984

*V. hidaensis* Sawada, 1967

*V. hipposidera* (Ling, 1962) Sawada, 1988

*V. hipposideri* (Prudhoe et Manger, 1969) Sawada, Harada et Kobayashi, 1984

*V. ikezakii* Sawada, 1988

*V. insula* Makarikova, Gulyaev et Tiunov, 2010\*

*V. isensis* Sawada, 1966

*V. iriomotensis* Sawada, 1983

*V. iwatensis* Sawada, 1975

*V. kaguyae* Sawada, 1987

*V. kawasakiensis* Sawada, 1984

*V. kengtingensis* Sawada, Harada et Lin, 1996

*V. kerivoulae* (Hübscher, 1937) Yamaguti, 1952

*V. kobayashii* Sawada, Harada et Kobayashi, 1984

*V. longicollaris* Sawada et Harada, 1985

*V. macrostrobiloides* Sawada, 1984

*V. malayensis* (Prudhoe et Manger, 1969) Schmidt, 1986

*V. minatoi* Sawada, 1983

*V. multiamatus* Sawada, 1967

*V. muraiiae* Makarikova, Gulyaev, Tiunov et Feng, 2012\*

*V. ogaensis* Sawada, 1974

*V. orientalis* sp. n. \*

*V. ozensis* Sawada, 1980\*\*  
*V. rickuchuensis* Sawada, 1987  
*V. siamensis* Sawada et Harada, 1985  
*V. shirotanii* Sawada, 1985  
*V. sichuanensis* Sawada, Harada et Wu, 1998  
*V. stenocephala* Sawada, 1988  
*V. tadarida* Sawada, Harada et Kobayashi, 1984  
*V. taiwanensis* Sawada, 1984  
*V. tanegoshimensis* Sawada, 1984  
*V. tiunovi* sp. n.\*  
*V. tohokuensis* Sawada, 1988  
*V. urawaensis* Sawada, 1989  
*V. vershihamata* Sawada et Harada, 1985  
*V. wakasensis* Sawada, 1984  
*V. yakushimaensis* Sawada, 1987  
*V. yoshiyukiae* Sawada, 1980

**Род *Sinistralepis* gen. n.\***

*S. jilinensis* sp. n.\*  
*S. macroovaria* sp. n.\*  
*S. macrodactyli* sp. n.\*  
*S. fengi* sp. n.\*  
*S. yakushimaensis* (Sawada, 1987) comb. n.

**Род *Sawadalepis* Makarikova et Makarikov, 2013 \***

*S. prima* Makarikova et Makarikov, 2013 \*

**Род *Potorolepis* Spassky, 1994\*\*\***

*P. gulyaevi* Makarikova et Makarikov, 2012 \*

\*– таксон описан впервые

\*\*– зарегистрирован впервые для России

\*\*\*– зарегистрирован впервые для Восточной Азии

Приведены диагнозы надвидовых таксонов семейства Hymenolepididae, определительные таблицы родов и видов, а также переописания ранее известных видов и описания новых видов семейства. Для каждого вида приводятся: историческая справка, распространение, дефинитивные хозяева.

В составе рода *Hymenolepis* с территории Китая описан новый вид *H. magna*.

Обоснован новый род *Paramilina*, основными критериями выделения которого являются наличие на сколексе мышечного ростеллюма–рудимента хоботкового аппарата и нерегулярных комиссур между вентральными экскреторными сосудами, а так же инверсией половых атриумов в процессе формирования стробилы и постовариальное положение семенников. Типовым видом рода *Paramilina* избран *P. nishidai*, ранее известный как паразит летучих мышей с Японских островов. Аналогичную морфологию мы обнаружили у нескольких видов, ранее также входивших в состав рода *Hymenolepis* и рода

*Insecrivorolepis* (*I. takashii* Sawada, 1968, *I. niimiensis* Sawada, 1970, *I. inusensis* Sawada, 1971, *P. osensis* Sawada, 1972, *P. ooyabui* Sawada, 1983, *H. angusta* Prudhoe et Manger, 1969, *H. parva* Sawada, 1967), эти виды мы также переводим в род *Paramilina*.

К *Paramilina* морфологически близок монотипический род *Milina*. Типовой вид рода *Milina* – *M. grisea* обладает подобным *Paramilina* строением сколекса и стробилы, но четко дифференцируется от него отсутствием нерегулярных комиссур между вентральными экскреторными сосудами и пучков внутренней поперечной мускулатуры. Кроме того, типовые виды этих таксонов имеют диаметрально противоположное положение половых пор: у *M. grisea* первым формируется фрагмент с левосторонними, а затем с фрагмент с правосторонними половыми порами. Морфологическое сходство *Paramilina* и *Milina* указывают на возможную филогенетическую близость этих гименолепидид.

Исследуя представителей самого многочисленного рода *Vampirolepis*, объединяющего вооруженных цепней, мы установили, что он является сборным таксоном, включающим в себя, по меньшей мере, две морфологически однородные группы (Vaucher, 1992; Czaplinski, Vaucher, 1994; Sawada, 1997). Первая группа объединяет типичных вампиролеписов. После изучения морфологии типового вида рода *Vampirolepis* – *V. skrjabinariana* (Skarbilovitsch, 1946), а так же других представителей рода, нами был уточнен и дополнен диагноз рода *Vampirolepis*. К *Vampirolepis* (s. str.) относятся виды с многочисленными фратерноидными хоботковыми крючьями, семенниками, расположенными в один непрерывный ряд в задней части проглоттиды, зрелой маткой мешковидной формы и эмбриофором без полярных филаментов. В роде *Vampirolepis* приведено описание 5 новых для науки видов: *V. muraiae* (Китай, провинция Юннань), *V. insula* (Россия, о-ва Сахалин и Кунашир), *V. tiunovi* (Россия, Приморье), *V. orientalis* (Россия, п-ов Камчатка), *V. frateri* (Китай, провинция Дзилинь). Впервые на территории Дальнего Востока России обнаружен вид *V. ozensis*, ранее известный как паразит летучих мышей Японии.

Вторая группа видов объединяет цестод с треугольным расположением семенников, яичником в виде «листа клевера», левосторонними половыми порами и филаментами на полюсах эмбриофора. Эти цестоды были выделены нами в род *Sinistralepis* gen. n., с типовым видом *S. jilinensis* sp. n. от большого трубконоса из Китая.

В роде *Sinistralepis* описано 4 новых вида - *S. jilinensis* sp. n. и *S. fengi* sp. n. (Китай), один вид из Вьетнама (*S. macroovaria* sp. n.) и один вид из Приморья (*S. macrodactyli* sp. n.).

Аналогичную морфологию мы обнаружили у группы видов, относившихся ранее к *Vampirolepis* (s. l.), описанных от летучих мышей из Японии и Ирака (*V. yakushimaensis* Sawada, 1987, *V. iraqensis* Sawada et Molan, 1988 и *V. mesopotomiana* Sawada et Mohammad, 1989), которые мы переводим в род *Sinistralepis*, после чего они получают обозначение *S. yakushimaensis* (Sawada, 1987) comb. n., *S. iraqensis* (Sawada et Molan, 1988) comb. n., *S. mesopotomiana* (Sawada et Mohammad, 1989) comb. n. От рукокрылых из Юго–Восточной Азии

описано еще 11 видов цестод, входящих в состав рода *Vampirolepis*, с признаками, соответствующими диагнозу рода *Sinistralepis*, однако для установления точного таксономического положения этих видов необходимо изучение их типовых экземпляров.

В ходе изучения цестод летучих мышей из Китая, мы обнаружили гименолепидидную цестоду, которая по морфологическим признакам соответствует диагнозу рода *Potorolepis*. Ленточные черви рода *Potorolepis* - специфические паразиты сумчатых, большинство видов которых описано из Австралии (Спасский, 1994). Обнаруженный нами вид (*P. gulyaevi*) четко отличается от других представителей рода по ряду морфологических признаков. Наша находка цестоды рода *Potorolepis* из рукокрылых является первым фактом обнаружения представителя этого рода за пределами отряда сумчатых животных и первой - за пределами австралазийского региона.

Нами также обосновано выделение нового рода *Sawadalepis*. В этот род мы включили *Sawadalepis prima* из *Miniopterus schreibersii*, обнаруженного от обыкновенного длинокрыла на территории Китая. Основными признаками нового рода являются наличие фратерноидных хоботковых крючьев, семенники, расположенные в один непрерывный ряд, семяприемник, обособленный от проводящей части вагины, крупные железистые поля вокруг копулятивного отдела вагины, дорсальные осморегуляторные каналы, положенные латеральнее вентральных, дивертикулярная зрелая матка, заходящая в латеральные поля члеников, а так же плотная склеротизированная наружная оболочка гексакантов.

### **3.3 Определительные таблицы цестод семейства Hymenolepididae от рукокрылых Восточной и сопредельных территорий**

Приведены определительные таблицы родов и видов гименолепидид рукокрылых Восточной Азии и сопредельных территорий, составленные на основе уточненных и дополненных морфологических характеристик.

## **ГЛАВА 4. ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ ЦЕСТОД**

подавляющее большинство цестод, паразитирующих у рукокрылых мировой фауны, принадлежит к семейству Hymenolepididae. Представители других семейств цестод (Anoplocephalidae, Davaineidae) были зарегистрированы у летучих мышей единично, и в ряде случаев это, скорее всего, являются примером факультативного паразитизма (Sawada, 1997).

Среди гименолепидид доминируют виды с вооруженным сколексом из рода *Vampirolepis* (s. l.), на долю которых приходится более 60% (более 70 видов) видовой разнообразия цестод летучих мышей (Sawada, 1997). Значительно меньше (около 20 видов) у рукокрылых зарегистрировано невооруженных цестод. Согласно сводке по мировой фауне цестод рукокрылых (Sawada, 1997), основную часть видов этих цестод составляют представители двух родов *Hymenolepis* (11 видов) и *Insectivorolepis* (9 видов). Однако, как было показано выше, к типичным *Hymenolepis* летучих мышей относятся лишь

немногие из ранее описанных видов. Мы установили, что у рукокрылых паразитируют представители еще двух родов с невооруженным сколексом *Milina* и *Paramilina*. Кроме того, часть видов, ранее относимых к роду *Insectivorolepis*, была переведена в род *Paramilina* (Макарикова и др., 2010).

Цестоды рода *Hymenolepis* рассматриваются А.А. Спасским (1992а, 1992б) как специфические паразиты грызунов. Однако гименолеписы обнаруживаются также у кротов, ежей и рукокрылых (Гуляев, Мельникова, 2005; Sawada 1997; Мавкарикова и др., 2010). Представители рода *Hymenolepis* от кротов и ежей обладают примитивными признаками (бурса цирруса без наружной мускулатуры, мешковидная матка) (Гуляев, Мельникова, 2005), которые отсутствуют у цестод грызунов и рукокрылых. Поэтому, наиболее вероятно, что гименолеписы первоначально возникли у насекомоядных и впоследствии освоили грызунов. Наибольшее количество видов *Hymenolepis* (s. str.) паразитирует у мышевидных грызунов (более 14 видов). Это дает основание предположить, что гименолеписы грызунов освоили летучих мышей в процессе гостальной радиации. Общность морфологических признаков представителей рода *Hymenolepis* от рукокрылых и грызунов является еще одним доказательством нашего предположения.

До настоящего времени, большинство гименолепидид с вооруженным сколексом, паразитирующих у летучих мышей, объединялись в рамках рода *Vampirolepis* (s. l.) (Спасский, 1954; 1992; Czaplinski, Vaucher, 1994). Морфологический анализ представителей этого рода выявил гетерогенный характер этой группы цестод. Несмотря на большое разнообразие морфологических признаков, эти цестоды обладают одним типом хоботкового аппарата – защемляющим. Тип хоботкового аппарата является важным дифференциальным признаком, маркирующим таксоны высокого таксономического ранга (Спасский, 1987; Vona, 1994). Строение защемляющего хоботкового аппарата описано в главе 3, где мы даем обоснование значения этого признака в систематике гименолепидид надродового уровня.

Кроме цестод рукокрылых, защемляющий хоботковый аппарат характерен гименолепидам насекомоядных (*Staphylocystis*) и грызунов (*Rodentolepis*). Наличие общего типа хоботкового аппарата и схожей морфологии внутренних органов цестод рукокрылых, насекомоядных и грызунов позволяет предположить, что эти гименолепидиды принадлежат к одной филогенетической ветви, поэтому, мы относим эти три рода к трибе *Rodentolepidini* Spassky, 1992 (Макариков, 2008). Филогенетическая близость цестод родов *Vampirolepis*, *Staphylocystis*, *Rodentolepis* была также подтверждена молекулярно-генетическими методами (Haukisalmi et al., 2010; Greiman, Tkach, 2012).

Данная группа цестод изначально могла сформироваться в белозубках (род *Staphylocystis*), поскольку эти млекопитающие являются наиболее филогенетически древними дефинитивными хозяевами для *Rodentolepidini*. Трофические связи микромаммалий, по-видимому, способствовали гостальной радиации этих гельминтов, то есть освоению ими новых групп дефинитивных хозяев и последующей специализацией. Таким образом, могли сформироваться

*Vampirolepis* у рукокрылых и *Rodentolepis* у грызунов. Кроме белозубок род *Staphylocystis* регистрируется и у бурозубок. Мы предполагаем что, филогенетическая близость и экологическое сходство белозубок и бурозубок объясняет сходство их гельминтов. Еще одним подтверждением того, что *Rodentolepidini* изначально возникли в белозубках, является особенность строения гексакантов этих гименолепидид. Мы считаем наличие или отсутствие полярных филаментов эмбриофора еще одним важным признаком для понимания филогении этих гименолепидид. Среди цестод подсемейства *Hymenolepidinae* от насекомоядных, грызунов и рукокрылых есть виды, у которых филаменты эмбриофора имеются, и виды, у которых они отсутствуют. Цестоды белозубок из этой группы характеризуются наличием большого числа видов, и практически все имеют полярные филаменты эмбриофора (Великанов, 2008; Hunkeler, 1974). Напротив, менее одной трети цестод летучих мышей имеют эмбриофор с полярными филаментами. Вполне логичным было бы считать в качестве изначальной формы цестод, у которых на эмбриофоре филаменты имеются, в то время как редукцию филаментов у гименолепидид вторичным процессом, а не наоборот. Молекулярно-генетические исследования подтверждают данные о том, что полярные филаменты характерны для общих предков "*Rodentolepis* клады" и вторично отсутствуют у *Rodentolepis* и *Vampirolepis* (Haukisalmi et al, 2010). В связи с тем, что у большинства видов цестод летучих мышей они отсутствуют, следовательно, их фауна формировалась позднее, чем у белозубок.

В пользу нашего предположения также свидетельствует филогения окончательных хозяев этих цестод. К настоящему времени установлено, что землеройкообразные представляют наиболее древний отряд, относительно рукокрылых и грызунов. И хотя рукокрылые являются обособленной филогенетической ветвью млекопитающих, в своем происхождении они связаны с древними землеройкообразными (Кузякин, 1950; Еськов, 2004) Исходя из филогенетической близости землеройкообразных и рукокрылых, можно объяснить сходство фауны их гельминтов. Очевидно, что у землеройкообразных, как наиболее древнего отряда, фауна гельминтов начала формироваться раньше, чем у рукокрылых и грызунов, поэтому вероятнее всего, что более молодые отряды позвоночных животных заимствовали цестод этой группы у землеройкообразных. Так же не исключено, что цепни от рукокрылых могут вторично переходить к паразитированию в насекомоядных и грызунах.

Кроме *Vampirolepis*, *Rodentolepis* и *Staphylocystis* у рукокрылых паразитируют представители еще одного рода гименолепидид с вооруженным сколексом. Однако хоботковый аппарат этих цестод значительно отличается от защемляющего, поэтому их нельзя отнести к *Rodentolepidini*. У китайского подковоноса мы обнаружили у цестоду, которая формой хоботковых крючьев и морфологией половозрелых проглоттид, соответствуют представителям рода *Potorolepis* от сумчатых Австралии. У *Potorolepis* крючья относительно крупные (в 2–4 раза крупнее, чем у *Vampirolepis*), диорхоидные (копьевидные). Форма хоботковых крючьев напрямую отражает строение хоботкового

аппарата, механизм действия которого напоминает раскрывающийся зонт. Спасский (1987) рассматривал диорхоидные крючья как один из вариантов наиболее эволюционных продвинутых типов фиксации среди циклофиллид. Наличие у *P. gulyaevi* дивертикулярной матки сложного строения, выходящей в латеральные поля проглоттид, также свидетельствует о высокой степени специализации этих гименолепидид. Ограниченная распространенность рода *Potorolepis*, по-видимому, связана с изолированным формированием этой группы в течение длительного времени, в результате чего коспециализация паразита и хозяина достигла высокого уровня.

Географическое распространение видов *Potorolepis* соответствует распространению их окончательных хозяев в Австралии, Тасмании и Новой Гвинее. *Potorolepis gulyaevi* представляет первую находку цестод этого рода у рукокрылых и за пределами Австралазийского региона. Филогенетические отношения *Potorolepis* с другими гименолепидидами пока не установлены, и в настоящее время мы пока не можем однозначно судить об истории формирования группы цестод. Предположительно, что этот таксон сформировался у сумчатых до распада материка Гондваны.

Мы считаем, что обнаружение *Potorolepis* у летучих мышей (*Rhinolophus*) связано с гостальной радиацией цестод сумчатых и освоением ими новой группы дефинитивных хозяев – рукокрылых. В то же время экологическое сходство и географическая симпатрия у некоторых рукокрылых, сумчатых и других мелких млекопитающих, указывают на возможность взаимного обмена гельминтами. Например, некоторые цестоды, которые циркулируют в австралийских сумчатых, морфологически сходны с таковыми из рода *Vampirolepis* от летучих мышей, например вид *Hymenolepis cercarteti*. Таким образом, обнаружение у рукокрылых видов *Hymenolepis*, *Rodentolepis*, *Staphylocystis* и *Potorolepis* – облигатных паразитов грызунов, землероек сумчатых поддерживает предположение о роли гостальной радиации в формировании фауны гименолепидид.

Филогенетические связи гименолепидид из разных таксономических групп млекопитающих подтверждены молекулярно-генетическими данными (Greiman, Tkach, 2012). Полученные результаты с одной стороны указывают на филогенетическую близость цестод рукокрылых, грызунов и насекомоядных и на происходившие гельминтофаунистические обмены между ними. А с другой, на необходимость ревизии этих таксонов цестод.

Поскольку предложенная ранее система деления паразитов по приуроченности к той или иной группе дефинитивного хозяина (Спасский 1992а, 1992б) не соответствует действительности.

Таким образом, проведенный нами сравнительный морфо-анатомический анализ гименолепидид рукокрылых и представителей данного семейства от других систематических групп животных позволил выявить филогенетические связи между этими цестодами и выстроить гипотетическую схему колонизации отряда Chiroptera гименолепидидами (рис. 2).

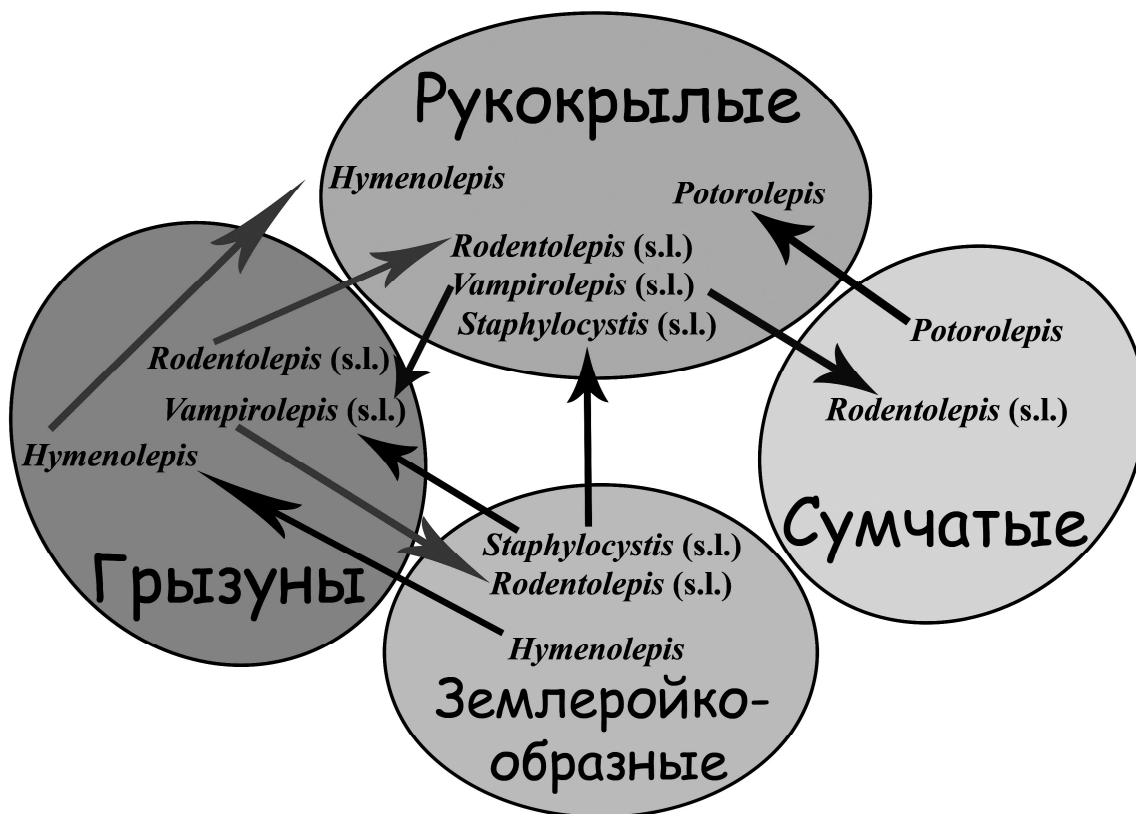


Рис. 2. Гипотетическая схема колонизации рукокрылых гименолепидидами в ходе гостальной радиации таксона.

Формирование фауны гельминтов летучих мышей могло происходить следующим образом:

1. Род *Hymenolepis* берет свое начало от цестод насекомоядных семейства кротовых, поскольку эти гименолепидиды имеют наиболее примитивные черты (бурса цирруса без наружной мускулатуры, мешковидная матка). По морфологическим особенностям представители рода *Hymenolepis* от рукокрылых наиболее близки к гименолеписам грызунов. Поскольку наибольшим видовым разнообразием этой группы цестод обладают грызуны, можно предположить, что гименолеписы грызунов освоили летучих мышей в процессе гостальной радиации.

2. Вооруженные цестоды землероек (*Staphylocystis*), рукокрылых (*Vampirolepis* (s. l.)) и грызунов (*Rodentolepis*) с заземляющим хоботковым аппаратом представляют одну филогенетическую ветвь гименолепидид. По нашему мнению цестоды из этой группы гименолепидид изначально сформировались в белозубках и впоследствии в ходе гостальной радиации освоили землероек, рукокрылых и грызунов. По всей вероятности, наличие полярных филаментов эмбриофора у цестод белозубок является примитивным признаком, который был утрачен у большинства гименолепидид летучих мышей. Так же не исключено, что цепни от рукокрылых могут вторично переходить к паразитированию в насекомоядных и грызунах.



3. Цестоды рода *Potorolepis* от сумчатых перешли к паразитированию на рукокрылых. Причем, последние сыграли важную роль в распространении этих гельминтов из Австралии в Индомалайский регион.

4. Особый интерес представляют два рода с невооруженным сколексом *Milina* и *Paramilina*, обладающие уникальными морфологическими признаками, как, например, меняющимся в ходе онтогенеза положением половых атриумов. Эти два рода представляют самостоятельную филогенетическую ветвь семейства Hymenolepididae и на данный момент их филогенетические связи с другими таксонами семейства не выявлены.

5. Еще один род цестод *Sawadalepis* обнаружен впервые у рукокрылых. Он имеет комплекс признаков, не встречающихся ни у одного из представителей вооруженных гименолепидид летучих мышей. Филогенетические связи рода *Sawadalepis* также пока не выявлены и требуют дальнейших исследований.

## ГЛАВА 5. ХАРАКТЕРИСТИКА ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ РУКОКРЫЛЫХ ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

### 4.1. Общая оценка зараженности рукокрылых Восточной Азии гельминтами

Проведен анализ зараженности рукокрылых Восточной Азии гельминтами различных классов.

Общая экстенсивность инвазии (ЭИ) рукокрылых высока и составляет 53,6%. Средняя интенсивность инвазии (ИИ) всеми гельминтами равна 42,3 экз. Гельминты, зарегистрированные у рукокрылых Восточной Азии, относятся к 4 классам: Trematoda (ЭИ=37,8%), Nematoda (ЭИ=18,1%), Cestoda (ЭИ=7,8%) и Acantosephala (0,3%). Трематоде выявлены у 20 видов рукокрылых из 32 исследованных, нематоды – у 13 видов, цестоды – у 16 видов. Скребни – самая малочисленная группа паразитических червей обнаружены лишь у одного вида хозяев.

Приведены результаты анализа зараженности десяти видов летучих мышей, размеры выборок которых составляли от 14 экземпляров до 128 (табл. 2). Максимальная экстенсивность инвазии отмечена у большого подковоноса (92,8%). Значительно ниже (50–73,7%) доля зараженных среди исследованных видов выявлена у *Vespertilio sinensis*, *Murina leucogaster*, *Myotis macrodactylus*, *Myotis badius*, *Hypsugo savii* и *Myotis fimbriatus*. В группу видов, у которых ЭИ оказалась менее 50% вошли: восточная ночница, китайский подковонос и бурый ушан.

По средней интенсивности заражения паразитическими червями анализируемые виды рукокрылых можно объединить в несколько групп:

1) Сильноинвазированные - средняя интенсивность заражения составляет более 100 экз.: восточный кожан (260,9 экз.).

2) Среднеинвазированные – от 20 до 60 экз.: кожановидный нетопырь, восточная ночница, длиннопалаая ночница.

3) Слабоинвазированные – 10 экз. и менее: *M. badius*, *M. leucogaster*, *R. sinicus*, *R. sinicus*, *M. fimbriatus* и *P. auritus*.

Анализ зараженности гельминтами отдельных классов показал, что наиболее высокие показатели зараженности трематодами зарегистрированы у *M. macrodactylus*, *M. petax*, *M. badius*, *M. fimbriatus*, *H. savii* (табл. 2), т.е. у видов, охотничьи интересы которых связаны с водной поверхностью, или заболоченными открытыми участками.

Таблица 2.

Зараженность рукокрылых гельминтами отдельных классов

Вид хозяина	исследовано, особей.	Классы гельминтов							
		Трематоды		Цестоды		Нематоды		Скребни	
		ЭИ,%	ИО, экз	ЭИ,%	ИО, экз	ЭИ,%	ИО, экз	ЭИ,%	ИО, экз
<i>Hypsugo savii</i>	21	52	29,3	4,7	0,2	47,6	1,6	0	0
<i>Myotis badius</i>	29	51,7	5,4	3,4	0,1	20,7	0,7	6,9	0,1
<i>Myotis fimbriatus</i>	14	50	3,3	0	0	0	0	0	0
<i>Myotis macrodactylus</i>	54	57,4	12,7	7,4	0,1	0,8	0,1	0	0
<i>Myotis petax</i>	182	45,6	11	0,5	0,02	4,4	0,2	0	0
<i>Murina leucogaster</i>	30	36,8	4,8	38,4	1,6	38,4	1,3	0	0
<i>Plecotus auritus</i>	14	28,6	0,8	7,1	0,7	7,1	0,1	0	0
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	14	21,4	1,6	7,1	0,3	85,7	5,5	0	0
<i>Rhinolophus sinicus</i>	52	25	0,8	7,7	0,1	40,4	2,3	0	0
<i>Vespertilio sinensis</i>	38	63,1	189,5	5,3	0,1	36,8	2,6	0	0

Встречаемость нематод выше у большого трубконоса, кожановидного нетопыря, большого и китайского подковоноса, а так же у восточного кожана; все эти виды хозяев охотятся на открытых пространствах или в лесу. Максимальная экстенсивность инвазии цестодами зарегистрированы у большого трубконоса (табл.2), у которого в отличие от остальных, охотящихся в полете, хорошо развита способность добывать пищу с субстрата. Соответственно, источниками заражения большого трубконоса гельминтами, служат представители многих групп беспозвоночных, а не только летающие насекомые, что и обуславливает разнообразие гельминтов.

Таким образом, видовое разнообразие гельминтов у разных видов рукокрылых зависит от особенностей их экологических особенностей и характера питания.

Рассмотрено влияние зимнего периода на гельминтов на примере большого трубконоса (*Murina leucogaster*). Установлено, что во время спячки хозяина трематоды находятся в состоянии диапаузы, цестоды представлены дестробилирующими формами, состоящими из сколекса и нескольких члеников. В то же время, нематоды в период спячки хозяев видимых изменений не претерпевают.

#### 4.2. Анализ фауны гельминтов восточной ночницы (*Myotis petax*) Приморского края

Поскольку в исследованной группе летучих мышей наибольший материал был получен по восточной ночнице (*Myotis petax*) из Приморского края, это позволило провести более подробное изучение ее гельминтофауны. Исследовано 97 зверей, добытых в различных районах Приморского края.

Среди 97 исследованных восточных ночниц гельминтами были заражены 54,6%. Экстенсивность инвазии восточной ночницы трематодами была достоверно выше (52,6%), чем нематодами (6,2%;  $p < 0,001$ ) и цестодами (1%;  $p < 0,001$ ). Индекс обилия (ИО) трематод (18,6 экз.) так же выше, чем нематод (0,2 экз.;  $p < 0,001$ ) и цестод (0,04 экз.;  $p < 0,001$ ). Гельминтофауна восточной ночницы представлена 11 видами, в том числе: Trematoda – 9 видов трех семейств: Plagiorchiidae (*Plagiorchis koreanus*, *Pl. elegans*, *Plagiorchis* sp.), Lecithodendriidae (*Prosthodendrium ascidia*, *Pr. chilostomum*, *Pr. hurkovaе*, *Prosthodendrium* sp. и *Русноporus* sp.), Heterophyidae (*Neoheterophyes bychowskyi*), Cestoda и Nematoda – по 1 виду (таб. 2).

Таблица 2

Показатели зараженности восточной ночницы (*Myotis petax*) гельминтами отдельных видов.

Вид паразита	ЭИ % $\pm m$ ,	ИО, экз.	ИИ, экз.	
			min. – max.	средняя
Cestoda				
Семейство Hymenolepididae				
<i>Vampirolepis ozensis</i>	1,3 $\pm$ 1,3	0,05	4	0,08
Trematoda				
Семейство Plagiorchiidae	26,8 $\pm$ 4,4	12,1	1-30	2,04
<i>Plagiorchis koreanus</i>	6,2 $\pm$ 2,4	0,7	1-30	11,6
<i>Plagiorchis elegans</i>	3,1 $\pm$ 1,7	0,4	4-26	12,6
<i>Plagiorchis</i> sp.	15,6 $\pm$ 3,6	11	1-15	13,3
Семейство Lecithodendriidae	41,2 $\pm$ 4,9	7,4	1-100	17,87
<i>Prosthodendrium chilostomum</i>	8,2 $\pm$ 2,7	1,3	1-70	15,5
<i>Prosthodendrium ascidia</i>	6,2 $\pm$ 2,7	1,1	1-20	17,5
<i>Prosthodendrium hurkovaе</i>	3,1 $\pm$ 1,7	0,6	1-20	18,6
<i>Prosthodendrium</i> sp.	6,2 $\pm$ 2,4	0,06	1-4	2
<i>Русноporus</i> sp.	4,1 $\pm$ 2	0,3	1-15	8,25
Семейство Heterophyidae				
<i>Neoheterophyes bychowskyi</i>	2 $\pm$ 1,4	0,02	1-2	1
Nematoda				
Capillariidae gen. sp.	6,2 $\pm$ 2,4	0,2	1-6	3

Шесть видов гельминтов отмечены впервые для рукокрылых региона *Plagiorchis koreanus*, *Pl. elegans*, *Prosthodendrium ascidia*, *Pr. chilostomum*,

*Pr. hurkovaе* и *Vampirolepis ozensis*. Для двух видов: *Neoheterophyes bychowskyi*, *V. ozensis* восточная ночница зарегистрирована в качестве нового хозяина.

Рассмотрены изменения гельминтофауны *Myotis petax* в зависимости от возраста и пола.

Анализ общей зараженности гельминтами молодых и взрослых животных показал, что доля зараженных среди молодых зверей значительно ниже (28,6%) чем взрослых (61,8%). Встречаемость трематод у взрослых животных (58,9%) выше чем у молодых (28,5%). Однако зараженность нематодами показала обратную тенденцию (9,5% у молодых и 5,1% у взрослых). Полученные данные могут свидетельствовать об относительно раннем заражении нематодами, что, вероятно, связано с возрастными особенностями экологии. Цестоды выявлены только у взрослых животных.

Проведенный анализ зараженности самцов и самок показал, что общая экстенсивность инвазии гельминтами существенно не отличается (52% и 57%, соответственно) у самцов и самок. Однако в показателях заражения представителями отдельных классов гельминтов наблюдаются различия. Так, при отсутствии существенных различий в ЭИ трематодами (23,7% и 27,8%, соответственно у самцов и самок), среднее обилие трематод у самок было выше более, чем в 2 раза. Среднее обилие нематод у самок также было выше, чем у самцов (4,1 экз. и 2,1 экз., соответственно). Возможно, выявленные различия обусловлены неодинаковой интенсивностью потребления пищевых объектов животными разного пола, поскольку в период лактации, количество пищи, потребленное самками, увеличивается в 1,5–2 раза.

Таким образом, проведенное исследование показало наиболее высокие показатели общей зараженности гельминтами взрослых особей по сравнению с молодыми. При более высокой частоте встречаемости трематод у взрослых, доля зараженных нематодами среди них была ниже, чем у молодых.

При отсутствии различий в общей частоте встречаемости гельминтов у животных разного пола, самки наиболее часто подвергались заражению нематодами и имели более высокое обилие трематод по сравнению с самцами.

## ВЫВОДЫ

1. Получены новые данные о видовом разнообразии и морфологии цестод семейства Hymenolepididae Perrier, 1897 от рукокрылых Восточной Азии. У них зарегистрировано 64 вида, относящихся к 8 родам, три из которых являются новыми (*Paramilina* Makarikova et al., 2010; *Sawadalepis* Makarikova et Makarikov, 2013; *Sinistralepis* gen. n.). Описано 12 новых для науки видов: *H. magna* Makarikova et al., 2010; *V. muraiiae* Makarikova et al., 2012; *V. insula* Makarikova, Gulyaev et Tiunov, 2010; *V. tiunovi* sp. n.; *V. orientalis* sp. n.; *V. frateri* sp. n.; *S. jilinensis* sp. n.; *S. macroovaria* sp. n.; *S. macrodactyli* sp. n.; *S. fengi* sp. n.; *S. prima* Makarikova et Makarikov, 2013; *P. gulyaevi* Makarikova et Makarikov, 2012.

2. Пересмотрены и уточнены морфологические критерии группы гименолепидидных цестод рукокрылых, выявлены комплексы признаков,

имеющие наиболее значимые в ее систематике. Обоснована важная роль в таксономии гименолепидид рукокрылых строения хоботкового аппарата, симметрии копулятивных органов, особенностей морфогенеза и формы матки, строения гексакантов.

3. Проведена ревизия сборного рода *Vampirolepis* Spassky, 1954 (s. l.). В составе рода сохранены виды с фратерноидными хоботковыми крючьями, лонгивагиноидным расположением семенников, маткой, не выходящей за экскреторные сосуды и гексакантами без полярных филаментов. Из состава рода выведены виды *S. yakushimaensis* (Sawada, 1987) comb. n.; *S. iraqensis* (Sawada et Molan, 1988) comb. n.; *S. mesopotomiana* (Sawada et Mohammad, 1989) comb. n.; для них создан род *Sinistralepis* gen. n. с типовым видом *S. jilinensis* sp. n.

4. Впервые на территории России впервые обнаружен вид *Vampirolepis ozensis* Sawada, 1980, в Китае – *H. nishidai* Sawada, 1982, который переведен в род *Paramilina*. Впервые на территории Восточной Азии у летучих мышей обнаружена цестода из рода *Potorolepis* Spassky, 1994.

5. Анализ зараженности гельминтами рукокрылых Восточной Азии показал, что наиболее часто у них встречаются трематоды (37,8%), реже - нематоды (18,1%), и цестоды (7,8%). Случаи заражения скребнями единичны (0,3%) и носит, вероятно, казуистический характер. Выявлена связь заражения гельминтами разных классов с особенностями экологии и характера питания отдельных видов хозяев.

6. Гельминтофауна восточной ночницы (*Myotis petax*) Приморского края включает 11 видов гельминтов, относящихся к 3 классам: Trematoda – 9 видов, Cestoda – 1 вид, Nematoda – 1 вид. Шесть видов гельминтов отмечены впервые для региона *Plagiorchis koreanus*, *P. elegans*, *Prosthodendrium ascidia*, *Pr. chilostomum*, *Pr. hurkovaе* (Trematoda) и *Vampirolepis ozensis* (Cestoda). Для двух видов: *Neoheterophyes bychowskyi* (Trematoda) и *Vampirolepis ozensis* (Cestoda) восточная ночница зарегистрирована как новый хозяин.

7. Выявлено, что самки *Myotis petax* характеризуются более высокими показателями обилия нематод и трематод. Выявлены наиболее высокие показатели общей зараженности гельминтами взрослых особей по сравнению с молодыми. Частота встречаемости трематод у взрослых выше, чем у молодых, а доля зараженных нематодами ниже, чем у молодых.

## Список работ, опубликованных по теме диссертации

### В изданиях, рекомендованных ВАК:

1. **Макарикова Т.А.**, Гуляев В.Д., Тиунов М.П., Feng Jiang. *Paramilina* gen. n. и *Hymenolepis magna* sp. n. – новые таксоны цестод (Cyclophyllidea: Hymenolepididae) от рукокрылых Китая // Зоологический журнал. 2010. Т. 89. № 2. С. 131–139.
2. **Макарикова Т.А.**, Гуляев В.Д., Тиунов М.П. *Vampirolepis insula* sp. n. – новый вид цестод (Cyclophyllidea: Hymenolepididae) от рукокрылых островов Сахалин и Кунашир // Паразитология. 2010. Т. 44. Вып. 2. С. 160–166.
3. **Makarikova T.A.**, Gulyaev V.D., Tiunov M.P., Feng Jiang A new species of cestode, *Vampirolepis muraiae* n. sp. (Cyclophyllidea: Hymenolepididae), from a Chinese bat // Systematic Parasitology. 2012. Vol. 82. № 1. P. 29–37.
4. **Makarikova T.A.**, Makarikov A.A. First report of *Potorolepis* Spassky, 1994 (Eucestoda: Hymenolepididae) from China, with a description of a new species in bats (Chiroptera: Rhinolophidae) // Folia Parasitologica. 2012. Vol. 59. Issue 4. P. 272–278.
5. **Makarikova T.A.**, Makarikov A.A. *Sawadalepis prima* n. g., n. sp. (Cestoda: Cyclophyllidea) from the Schreiber's bent-winged bat *Miniopterus schreibersii* Kuhl (Chiroptera: Vespertilionidae) from China // Systematic Parasitology. 2013. Vol. 86. № 1. P. 59–68.

### В прочих изданиях:

6. Гуляев В.Д., **Макарикова Т.А.**, Макариков А.А. О симметрии стробил Cyclophyllidea с унилатеральным положением половых атриумов // Материалы Международной конференции, посвященной 130-летию со дня рождения акад. К.И. Скрябина. (Москва, 9–11 декабря 2008 г.). Москва. 2008. С. 93–95.
7. **Макарикова Т.А.**, Макариков А.А. О находке цестоды рода *Potorolepis* (Cestoda: Hymenolepididae) у рукокрылых Китая // Материалы Всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы современной териологии». (Новосибирск, 18–22 сентября 2012 г.). Новосибирск: ООО «Сибрегион Инфо». 2012. С. 199.
8. **Макарикова Т.А.** Гельминты восточной ночницы *Myotis petax* (Chiroptera, Vespertilionidae) Приморья // Материалы V Съезда Паразитологического общества при РАН: Всероссийской конференции с международным участием (Новосибирск, 23–26 сентября 2013 г.). Новосибирск: Гарамонт. 2013. С. 114.
9. **Макарикова Т.А.** Зараженность рукокрылых Приморского Края трематодами семейства Plagiorchiidae (Trematode) // Материалы V Съезда Паразитологического общества при РАН: Всероссийской конференции с международным участием (Новосибирск, 23–26 сентября 2013 г.). Новосибирск: Гарамонт. 2013. С. 115.