

На правах рукописи



КРИВОПАЛОВ
Антон Викторович

ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ ГЕЛЬМИНТОВ МЫШЕОБРАЗНЫХ
ГРЫЗУНОВ ЧЕРНЕВОЙ ТАЙГИ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО АЛТАЯ

03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2011

Работа выполнена в лаборатории паразитологии Учреждения РАН
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,
Пельгунов Андрей Николаевич
(Центр паразитологии Института
проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва)

кандидат ветеринарных наук,
Борцова Марина Сергеевна
(Новосибирский государственный
аграрный университет, г. Новосибирск)

Ведущее учреждение: **Институт биологических проблем
Севера ДВО РАН, г. Магадан**

Защита состоится 16 декабря 2011 г. в __ часов на заседании диссер-
тационного совета Д 003.033.01 при Институте систематики и экологи-
и животных СО РАН по адресу: 630091, г. Новосибирск, ул. Фрун-
зе, 11.

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

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

Автореферат разослан __ ноября 2011 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук  Л.В. Петрожицкая

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследований. Мышеобразные грызуны являются существенным биотическим компонентом наземных экосистем. В лесном поясе Горного Алтая они образуют многовидовые сообщества, характеризующиеся высокой стабильностью, и являются промежуточными и дефинитивными хозяевами различных групп паразитических червей (Литвинов и др., 2007; Кривопапов, 2010). Гельминты, обладая разнообразными экологическими связями, образуют вместе со своими хозяевами паразито-гостальные группировки – удобные модели для изучения закономерностей, определяющих состав, структуру, и изменчивость во времени в паразито-хозяйном сообществе (Федоров, 1986, 1991; Naukiasalmi, 1991).

Гельминтологические исследования грызунов алтайской части Алтае-Саянской горной страны проводили Юнь Лянь (1963) и Гуляев, Чечулин (1996, 1997). Сведения, приведенные в этих работах, в первом случае носят фаунистический и эколого-географический характер, во втором – представляют систематические и морфологические аспекты изучения цестод полевок. Учитывая, что паразитизм является частным случаем взаимодействия организма с внешней средой, опосредованный взаимоотношением двух организмов, он отражает взаимодействия популяций паразитов и их хозяев, как со средой обитания, так и между разными видами (Беклемишев, 1970). В связи с этим, большое видовое разнообразие и обилие гельминтов и их хозяев в черневой тайге Северо-Восточного Алтая дает широкие возможности для исследований связей, возникающих между сообществом мышевидных грызунов и их паразитическими червями, с возможностью учета динамики численности популяций хозяев.

Цель данного исследования – изучить видовое разнообразие и экологию гельминтов мышеобразных грызунов черневой тайги Северо-Восточного Алтая.

Задачи исследования:

- провести инвентаризацию видового богатства гельминтов, паразитирующих у мышеобразных грызунов в биоценозах черневой тайги Северо-Восточного Алтая;
- выявить особенности формирования фауны паразитических червей мышеобразных грызунов;
- определить параметры зараженности каждым видом гельминта в популяциях отдельных видов хозяев и их сообщества в целом;

— изучить распределение гельминтов у отдельных видов мышеобразных грызунов в зависимости от пола и возраста хозяина;
— исследовать временную динамику параметров зараженности в связи с численностью хозяев.

Научная новизна. Для мышеобразных грызунов Северо-Восточного Алтая проведен анализ структуры гельминтофаунистических комплексов и впервые исследована связь зараженности паразитическими червями с половозрастной структурой популяций хозяев и динамикой численности.

Выявлен новый промежуточный хозяин гименолепидидных и аноплоцефалидных цестод – коллембола *Supraphorura furcifera* Borner, 1901 (сем. Onychiuridae), типичный обитатель тайги Северо-Восточного Алтая.

Впервые зарегистрирована для данной территории трематода *Notocotilus noyeri* Joyeux, 1922. Отмечено паразитирование цестод *Passerilepis crenata* Goeze, 1782 и *Anonchotaenia* sp., облигатных гельминтов сухопутных птиц, у мышей родов *Apodemus* и *Sylvaemus*. Выявлены цестоды следующих видов – *Hymenolepis pseudodiminuta* Tenora et al. 1994, *Paranoplocephala blanchardi* Moniez, 1891, метацестоды *Cladotaenia globifera* Batsch, 1786 и *Taenia polyacantha* Leuckart, 1856, ранее не регистрировавшиеся у грызунов Северо-Восточного Алтая.

Теоретическая и практическая значимость работы. Материалы исследования дополняют сведения о распространении и распределении паразитических червей, а также их нормах представительства в биоценозе.

В ходе проводимого на протяжении всего срока исследований (1999-2010 гг.) мониторинга потенциально опасных гельминтов у грызунов были выявлены *Hepaticola hepatica* Bancroft, 1893, *Hydatigera taeniaeformis* Batsch, 1786 и нематоды рода *Syphacia* Seurat, 1916, имеющие эпидемиологическое и эпизоотическое значение, что может быть учтено при разработке противопаразитарных мероприятий. Лярвоцисты возбудителя альвеолярного эхинококкоза человека (*Echinococcus multilocularis* Leuckart, 1863) не отмечены.

Выявленный при изучении жизненных циклов в качестве промежуточного хозяина вид коллембол *S. furcifera* является удобным лабораторным объектом для изучения онтогенеза гименолепидидных и аноплоцефалидных цестод мелких грызунов и для исследования резистентности организма при решении вопросов паразито-хозяинных отношений.

Гельминтологические материалы (спиртовые и постоянные препараты) использованы для пополнения коллекции лаборатории паразитологии ИСиЭЖ СО РАН.

Полученные результаты могут быть использованы при разработке учебных курсов по паразитологии для студентов биологических и ветеринарных специальностей в ВУЗах.

Апробация работы. Материалы диссертации представлены на международной конференции «Основные достижения и перспективы развития паразитологии» (г. Москва, 2004 г.), Сибирской Зоологической конференции (г. Новосибирск, 2004 г.), на I, II и III Межрегиональных научных конференциях паразитологов Сибири и Дальнего Востока (г. Новосибирск, 2003, 2005, 2009 гг.), на IV съезде Паразитологического общества при РАН (г. Санкт-Петербург, 2008 г.), на Международном симпозиуме «Паразиты Голарктики» (г. Петрозаводск, 2010 г.).

Публикации. По результатам исследований опубликовано 16 научных работ, том числе 6 статей в изданиях, рекомендованных ВАК для публикации основных научных результатов диссертаций на соискание учёной степени кандидата наук.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 147 страницах машинописного текста и состоит из введения, 4 глав, выводов, списка литературы и приложения. Список литературы включает 203 работы, из которых 46 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает глубокую и искреннюю благодарность за неоценимую помощь безвременно ушедшим коллегам – научному руководителю, профессору, д.б.н. В.Д. Гуляеву и к.б.н. А.И. Чечулину. Их исследовательский талант и тяга к познанию обогатили научный опыт автора. Автор благодарит к.б.н В.В. Панова и д.б.н. Ю.Н. Литвинову – за помощь на начальном этапе работы с мышеобразными грызунами, к.б.н. С.А. Абрамова – за ценные советы, постоянную поддержку и помощь.

За участие и внимание к данному исследованию, автор приносит глубочайшую признательность сотрудникам лаборатории паразитологии и искренне благодарен всем коллегам, в разные годы принимавшим участие в проведении совместных полевых работ на Телецком научном стационаре ИСиЭЖ СО РАН.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА I. ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ МЫШЕОБРАЗНЫХ ГРЫЗУНОВ АЗИАТСКОЙ ЧАСТИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ И ПРИЛЕЖАЩИХ ТЕРРИТОРИЙ

Проанализированы публикации посвященные изучению фауны, экологии и систематики паразитических червей грызунов изучаемого региона. Дана характеристика степени изученности фауны гельминтов грызунов азиатской части бывшего СССР и исследуемой территории Северо-Восточного Алтая.

ГЛАВА II. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1. Краткая природно-географическая характеристика района исследований

Изложены особенности природно-территориального комплекса Северо-Восточный Алтай. Отмечено, что исследуемая территория со сложным горным рельефом, наличием склонов разной ориентации и крутизны обеспечивает широкое разнообразие животного мира, отличается теплым и влажным летом, снежными и мягкими зимами. Средняя многолетняя годовая температура не опускается ниже $-0,3^{\circ}\text{C}$. В отличие от других районов Горного Алтая, характерно увеличенное количество осадков и большая повторяемость дней с пасмурной погодой.

2.2. Материал и методы

Материалом для настоящей работы послужили собственные сборы паразитических червей от мышеобразных грызунов Северо-Восточного Алтая. Исследования выполнены в 1999-2010 гг. на базе Телецкого научного стационара ИСиЭЖ СО РАН (п. Артыбаш, Республика Алтай). В качестве сравнительного материала были использованы паразитологические коллекции лаборатории паразитологии ИСиЭЖ, собранные д.б.н. К.П. Федоровым, к.б.н. В.И. Шахматовой, к.б.н. Е.С. Ковальчук, к.б.н. А.И. Чечулиным и д.б.н. В.Д. Гуляевым.

Мышеобразные грызуны отлавливались в течение летнего сезона с помощью стандартных ловчих канавок с цилиндрами и ловушкочиний с живоловками. Проанализирована гельминтофауна 11 видов хозяев, являющихся представителями трех семейств: мышовковые

(Sminthidae Brandt, 1855), мышинные (Muridae Gray, 1821), хомяковые (Cricetidae Fisher, 1817). Таксономия и определение грызунов в настоящей работе приняты согласно системе, изложенной в сводке «Систематика современных млекопитающих» (Павлинов, 2006). Видовая идентификация паразитов выполнена в соответствии с определителями и описаниями, приведенными в работах отечественных и зарубежных исследователей (Рыжиков и др., 1978, 1979; Haukisalmi, Tenora, 1993; Key to the Cestode Parasites of Vertebrates, 1994; Гуляев, 1996; Гуляев, Чечулин, 1996, 1997, 1998 и мн. др.).

Методом полных вскрытий отдельных органов исследовано 1845 экземпляров грызунов. Собранные гельминты зафиксированы по общепринятым методикам (Ивашкин, Контримавичус, Назарова, 1971). Дальнейшая обработка паразитологического материала производилась в лабораторных условиях. Изучение морфологии и определение гельминтов проводилось на временных и постоянных препаратах с использованием микроскопов – стереоскопического ЛОМО МБС-10 и фазово-контрастного Carl Zeiss Axiolab с видеосистемой Sony Donpisha XC-003P.

При экспериментальном заражении промежуточных хозяев зрелые маточные членики цестод, извлеченные из кишечника грызунов, скармливались коллемболам. Зараженные коллемболы содержались в бьюксах на гипсово-угольной смеси при комнатной температуре в условиях высокой влажности. Коллемболы вскрывались через равные промежутки времени.

При оценке степени зараженности грызунов гельминтами использовались стандартные паразитологические показатели: экстенсивность инвазии – ЭИ (%), индекс обилия – ИО (экз.), интенсивность инвазии – ИИ (экз.).

Анализ структуры гельминтофаунистического комплекса проведен по принципу доминирования, в основе которого лежит сравнение показателей зараженности хозяина отдельными видами паразитов с определением статистической значимости их различий (Федоров, 1986).

Статистическая обработка выполнена в программах Quantitative Parasitology 3.0 и Statistica 6.1. Для показателей встречаемости рассчитан точный 95 % доверительный интервал по методу Клоппера-Пирсона; для показателей интенсивности заражения и индекса обилия 95 % доверительный интервал вычислен с помощью бутстреп-процедуры. Попарное сравнение выборок по экстенсивности инвазии осуществлено с помощью критерия хи-квадрат (χ^2) и точного критерия

рия Фишера, по интенсивности инвазии – бутстреп-Т теста, по индексу обилия – медианного теста Муда. Связь показателей зараженности с различными параметрами мышеобразных грызунов анализировалась с помощью регрессионного анализа в рамках общей регрессионной модели, достоверность оценивали по коэффициенту детерминации (R^2).

ГЛАВА III. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ МЫШЕОБРАЗНЫХ ГРЫЗУНОВ

3.1. Систематический обзор гельминтов мышеобразных грызунов

Данная глава содержит фаунистический список гельминтов. Для каждого вида паразитических червей приведен список хозяев, локализация, средние показатели зараженности (ЭИ, ИИ, ИО), краткие сведения о биологии и распространении.

Всего для мышеобразных грызунов на исследуемой территории Северо-Восточного Алтая с учетом полученных нами данных зарегистрировано 49 видов гельминтов, принадлежащим 4 классам (Юнь Лянь, 1963; Гуляев, 1996; Гуляев, Чечулин, 1997; Чечулин и др. 2002).

Видовой состав Trematoda: *Brachylaemus recurvus* Dujardin, 1845^{1,2}, *Notocotylus noyeri* Joyeux, 1922^{1,3}, *Plagiorchis eutamias* Schulz, 1932². Видовой состав Cestoda: *Anonchotaenia* sp.^{1,3}, *Anoplocephaloides dentata* (Galli-Valerio, 1905) Spassky 1951 (syn. *Paranoplocephala dentata*)^{1,2}, *Aprostotandrya macrocephala* Douthitt, 1915^{2,4}, *Aprostotandrya* sp.^{2,4}, *Arostrilepis horrida* (Linstow, 1901) Mascoma et Tenora, 1997 (syn. *Hymenolepis horrida*)^{1,2}, *A. microtis* Gulyaev et Chechulin, 1997^{1,2}, *Catenotaenia cricetorum* Kirschenlatt, 1949^{1,2}, *Catenotaenia* sp.¹, *Cladotaenia globifera* Batsch, 1786 (larvae)^{1,2}, *Dilepididae* gen.sp.², *Hydatigera taeniaeformis* Batsh, 1786 (larvae)^{1,2}, *Hymenolepis diminuta* Rudolphi, 1819^{2,4}, *H. pseudodiminuta* Tenora et al. 1994^{1,3}, *Mesocestoides* sp., (larvae)², *Microsomacanthus* sp.^{1,3}, *Multiterina junlanae*, Matevossian, 1969^{1,2}, *Paranoplocephala blanchardi* Moniez, 1891^{1,3}, *P. omphalodes* (Hermann, 1783)^{1,2}, *Paranoplocephaloides schachmatovae* Gulyaev, 1996², *Passerilepis crenata* (Goeze, 1782) Sultanov et Spasskaja, 1959^{1,3}, *Polycercus turdi* (Spasskaja, 1957) Spasskaja et Spassky, 1970 (syn. *Paricterotaenia turdi*)², *Rodentolepis straminea* (Goeze, 1782) Spassky, 1954², *Taenia martis* Zeder, 1803 (larvae)^{1,2}, *T. mustelae* Gmelin, 1790 (larvae)^{1,2}, *T. polyacantha* Leukart,

1856 (larvae)^{1,2}, *Taenia*. sp. (larvae)². Видовой состав Nematoda: *Armo-capillaria sadovskajae* (Morosov, 1959) Gagarin et Nasarova, 1966², *Aspiculuris kazakstanica* Nasarova et Swetschnikowa, 1930², *Capillaria* gen.², *C. muris-sylvatici* Diesing, 1851², *Eucoleus bacillatus* Eberth, 1963², *Heligmosomoides orientalis* Jun, 1963^{1,2}, *H. polygyrus* (Dujardin, 1845)(syn.: *Heligmosomum skrjabini*)^{1,2}, *Heligmosomum costellatum* (Dujardin, 1845)^{1,2}, *H. mixtum* (Shultz, 1952)¹, *Hepaticola hepatica* (Bancroft, 1893)(syn.: *Capillaria hepatica*)^{1,2}, *Longistriata minuta* (Dujardin, 1845)^{1,2}, *L. wolgensis* Schulz, 1926², *Mastophorus muris* Gmelin, 1790², *Oxyspirura* sp., larvae², *Rictularia baicalensis* Spassky, Ryjikov et Sudarikov, 1952², *Syphacia muris* Yamaguti, 1935^{1,2}, *S. obvelata* (Rudolphi, 1802) Seurat, 1916^{1,2}, *Syphacia*. sp.², *Trichocephalus muris* Schrank, 1788². Видовой состав Acanthocephala: *Moniliformis moniliformis* Bremser, 1811².

(¹ – вид зарегистрирован нами; ² – вид известен по литературным данным; ³ – вид зарегистрирован на данной территории впервые; ⁴ – вид считается автором как ошибочно определенный.)

Учитывая таксономические преобразования, синонимизацию и выявленные ошибочные определения, фаунистический список может быть ограничен 46 видами гельминтов. В процессе инвентаризации видового состава мышеобразных грызунов нами было зарегистрировано 16 видов цестод, 8 видов нематод и 2 вида трематод. Из них 7 ранее не отмечались для исследуемой территории.

3.2 Реализация жизненного цикла *Arostrilepis horrida* через коллембол *Supraphorura furcifera*

Коллемболы занимают существенное место в структуре многих типов биогеоценозов. Среди них представители некоторых родов, таких как *Isotoma* Bourlet, 1839, *Folsomia* Willem, 1902, *Onychiurus* Gervais, 1841, ведущих почвенный и полупочвенный образ жизни, питаются растительными остатками, не переваренными первичными разрушителями. Обладая исключительно высокой устойчивостью к низким температурам, многие виды коллембол перезимовывают на любой стадии развития. Особенности экологии этой группы беспозвоночных определяют возможность их участия в жизненных циклах некоторых видов цестод в качестве промежуточных хозяев (Смирнова, 1983; Козлов, 1986; Романенко, Рыжова, 1996). Первые сведения о коллемболах как промежуточных хозяевах цестод были получены Л.В. Смирновой и В.Л. Контримавичусом (1977) от грызунов Чаунской низменности (Северо-Западная Чукотка). Личинки *H. horrida*

(syn.: *A. horrida*) и *P. omphalodes* были обнаружены у спонтанно зараженных *Hypogastrura tullbergi* Hammer, 1954 (Hypogastruridae). При экспериментальном заражении *Onychiurus octopunctatus* Tullberg, 1876 и *O. flavorufulus* Martynova, 1976 (Onychiuridae) было изучено развитие цистицеркоидов этих цестод (Смирнова, 1983).

В настоящей работе в ходе экспериментального заражения изучалось участие коллембол в жизненном цикле *A. horrida*. Использованы широко распространенные в черневой тайге Северо-Восточного Алтая коллемболы *S. furcifera* Börner, 1901 (Onychiuridae), *Tomocerus sibiricus* Reuter, 1891 и *T. minutus* Tuelberg, 1876 (Tomoceridae). Выбор видов коллембол для экспериментального заражения определялся характером их питания и экологией.

S. furcifera – типично почвенный вид, субдоминант, относящийся к верхнепочвенной жизненной форме. Пищевой спектр этого вида составляет неструктурированное органическое вещество (детрит) с бактериальными обрастаниями и фекалии мелких млекопитающих (Березина, 1997). У всех представителей семейства Onychiuridae рудиментарная прыгательная вилка, что делает их легко доступным для грызунов.

При экспериментальном заражении на 36 день развития в *S. furcifera* были найдены полностью сформировавшиеся цистицеркоиды *A. horrida* (ИИ=7). У вскрытых в эксперименте 82 экз. *T. sibiricus* и 117 экз. *T. minutus* метацестоды не были зарегистрированы.

Таким образом, путем экспериментального заражения показано, что коллемболы *S. furcifera* успешно заражаются яйцами цестод грызунов в эксперименте и могут служить промежуточными хозяевами *A. horrida* в черневой тайге Северо-Восточного Алтая. Эти исследования доказывают, что представители семейства Onychiuridae, обладающие малой подвижностью и питающиеся неструктурированным детритом, фекалиями грызунов, участвуют в циркуляции цестод микромаммалий.

3.3. Анализ фауны гельминтов мышеобразных грызунов

Изучение многолетней динамики численности сообщества грызунов, населяющих черневую тайгу Северо-Восточного Алтая, показало, что флуктуация показателей численности по годам у разных видов может происходить синхронно или в противофазе (Литвинов и др., 2007). Доминируют в сообществе мышеобразных грызунов полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pallas, 1775) и красная полевка

(*Myodes rutilus* Pallas, 1779). В некоторые сезоны в отдельных биотопах может увеличиваться численность восточноазиатской мыши (*Apodemus peninsulae* Temminck, 1845) и лесной мышовки (*Sicista betulina* Pallas, 1775). В единичных экземплярах были встречены лесная (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811) и полевая мыши (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771), сибирский лемминг (*Myopus shesticolor* Lilljeborg, 1844), мыш-малютка (*Micromys minutus* Pallas, 1771).

С учетом биологических особенностей хозяев формируются естественно сложившийся паразито-хозяинный комплекс, характерный для данного типа сообщества мышеобразных грызунов. Ранжируя сложившийся комплекс по показателям инвазии, получили ряд группировок, отражающих естественное соотношение видов у отдельных хозяев и в гостальном комплексе в целом.

Руководствуясь принципом доминирования в сообществе гельминтов грызунов, были выделены группы доминантов, субдоминантов, редких и очень редких видов. При рассмотрении достаточно большой выборки хозяев показано, что виды паразитов, ранее зарегистрированные в данном сообществе только у одного вида хозяина, играющего роль основного носителя инвазии, выявляются и у других видов грызунов. Последние, не являющиеся ответственными за поддержание численности паразита, вероятно, служат реализуемой нишей, заполняющейся либо при перестройке сообщества хозяев, либо в других экологических условиях.

При анализе фауны паразитических червей, проведенной без учета временной составляющей и гостальной специфичности гельминтов, выявлено, что её основу составляют 2 вида гельминтов, а доля очень редких видов, обеспечивающая разнообразие, составляет 69,2 % от числа встреченных нами видов паразитических червей (табл. 1).

Таблица 1.

Гельминтофаунистический комплекс сообщества мышеобразных грызунов.

Категория вида	Вид гельминта	ЭИ, %	95 % д.и.
доминант	<i>H. mixtum</i>	19,6	17,77-21,46
судоминант	<i>A. horrida</i>	16,4	14,70-18,14
редкий	<i>P. omphalodes</i> ,	6,6	5,47-7,79
	<i>H. polygyrus</i> ,	4,6	3,79-5,79
	<i>H. costellatum</i> ,	4,5	3,59-5,55
	<i>S. obvelata</i> ,	3,9	3,06-4,89
	<i>A. microtis</i> ,	2,8	1,98-3,80
	<i>H. hepatica</i>	2,6	1,92-3,44
очень редкий	остальные виды	< 1,2	

Вовлекая в анализ гельминтофауны такие показатели, как экологические особенности реализации жизненных циклов паразитических червей (присутствие/отсутствие в жизненном цикле промежуточных хозяев), характер питания дефинитивного хозяина и среда обитания инвазионной жизненной стадии паразита, выделяют восемь групп паразитических червей (по М.М. Токобаеву (1973)). В составе фауны гельминтов исследуемого сообщества грызунов черневой тайги присутствуют четыре из них. I группа представлена цестодами *H. taeniaeformis*, *T. martis*, *T. mustelae*, *T. polyacantha*, *C. globifera* и нематодами *S. obvelata* и *H. hepatica*. II группа включает *H. orientalis*, *H. polygyrus*, *H. costellatum*, *H. mixtum*, *Longistriata minuta* и является второй по числу зарегистрированных видов. В III группу попадает трематода *N. noyeri*. К V группе, доминирующей по представленности видов, принадлежат цестоды семейств Catenotaeniidae, Hymenolepididae, Anoplocephalidae, Paruterinidae, Dilepididae; *Mesocestoides* sp. (larvae), и трематода *B. recurvus*.

Анализируя фауну гельминтов каждого из исследуемых видов мышеобразных грызунов, ранжируя паразитических червей по показателям встречаемости, можно заключить, что, несмотря на значительный вклад в заражение хозяев доминирующих и субдоминирующих видов, разнообразие сообщества паразитических червей также, как и в случае анализа фауны гельминтов сообщества хозяев в целом, обеспечивают редкие виды (табл. 2).

Таблица 2.

Гельминтофаунистические комплексы отдельных видов мышеобразных грызунов.

Вид хозяина	Количество зарегистрированных видов	ЭИ, (%) преобладающими видами гельминтов
<i>M. rutilus</i>	13	<i>H. mixtum</i> (37,8 %), <i>A. horrida</i> (30,3 %)
<i>M. glareolus</i>	7	<i>A. horrida</i> (40 %), <i>H. mixtum</i> (32,9 %)
<i>M. rufocanus</i>	14	<i>H. mixtum</i> (31,2 %), <i>A. horrida</i> (27,3 %)
<i>M. oeconomus</i>	17	<i>P. omphalodes</i> (26,5 %), <i>H. costellatum</i> (15,1 %)
<i>M. agrestis</i>	9	<i>H. costellatum</i> (12,8 %), <i>S. obvelata</i> (8,5 %)
<i>A. peninsulae</i>	7	<i>H. polygyrus</i> (29,8 %), <i>S. obvelata</i> (6,4 %)

При изучении заражённости грызунов отмечена гостальная приуроченность отдельных видов паразитических червей. Так, нематода

H. costellatum, цестоды семейства Anoplocephalidae: *P. omphalodes*, *P. blanchardi*, *A. dentata* и гименолепидида *A. microtis*, в основном регистрируются у серых полёвок. Цестода *A. horrida* и нематода *H. mixtum* специфичны для рода серых полевок. С лесной мышовкой, представителем семейства мышовковых, связан узкоспецифичный вид цестод *M. junlanae*. Напротив, цестоды семейства Taeniidae и нематода *H. hepatica* демонстрируют широкую гостальную специфичность, в то время как мыши рода *Apodemus* часто заражаются цестодами воробьиных птиц, с которыми, по всей видимости, имеют тесные биоценотические связи. Однако эти ленточные черви не достигают у них половой зрелости.

ГЛАВА IV. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЗАРАЖЕННОСТИ МЫШЕОБРАЗНЫХ ГРЫЗУНОВ ПАРАЗИТИЧЕСКИМИ ЧЕРВЯМИ

Несмотря на постоянство видового состава гельминтов, показатели зараженности грызунов отдельными видами паразитических червей могут значительно варьировать в зависимости от сезона, экологических условий, а также в разные годы (Бугмырин и др., 2005; Чечулин и др., 2005; Кирилова, 2009; Haukisalmi et al., 1995; Behnke et al., 1999).

Традиционный подход к изучению зараженности, основывающийся на общепопуляционных показателях экстенсивности инвазии и индекса обилия, не полно отражает как движение популяции во времени (Кирилова, 2009; Behnke et al., 1999), так и особенности паразито-хозяйинных отношений. Так, например, изменения общих показателей зараженности в значительной степени зависят от соотношения молодых и взрослых особей в популяции, поэтому целесообразно исследовать картину зараженности в различных демографических группах хозяина.

Исследованные виды паразитических червей имеют высокий потенциал размножения, гораздо больший по сравнению со своими хозяевами, и, следовательно, могут выступать в качестве регулятора популяции хозяина, снижая его выживаемость и плодовитость.

Анализ зараженности окончательных хозяев гельминтами выполнен на двух видах цестод и трех видах нематод, преобладающих у двух видов-доминантов сообщества черневой тайги – полевок *M. rutilus* и *M. oeconomus*, различающихся по своим экологическим

предпочтениям и имеющим разный ход популяционной динамики (Литвинов и др., 2007).

4.1. Влияние паразитических червей на физические параметры взрослых особей мышеобразных грызунов

Как правило, паразитические организмы, проводя свой жизненный цикл или часть его в организме хозяина, наносят ему тот или иной вред, потребляя питательные вещества, выделяя продукты жизнедеятельности или вызывая механические повреждения тканей хозяина. Паразиты оказывают отрицательное влияние на индивидуальную приспособленность хозяина, что часто сопровождается метаболическими изменениями (анемия, дистрофия, снижение веса).

Для оценки влияния гельминтов на состояние хозяев исследовали ряд физических параметров (массу тела, массу внутренних органов и плодовитость) взрослых особей в зависимости от зараженности.

Проведенный анализ показал отсутствие связи массы тела взрослых особей красной полевки с интенсивностью инвазии доминантными видами паразитических червей (рис. 1).

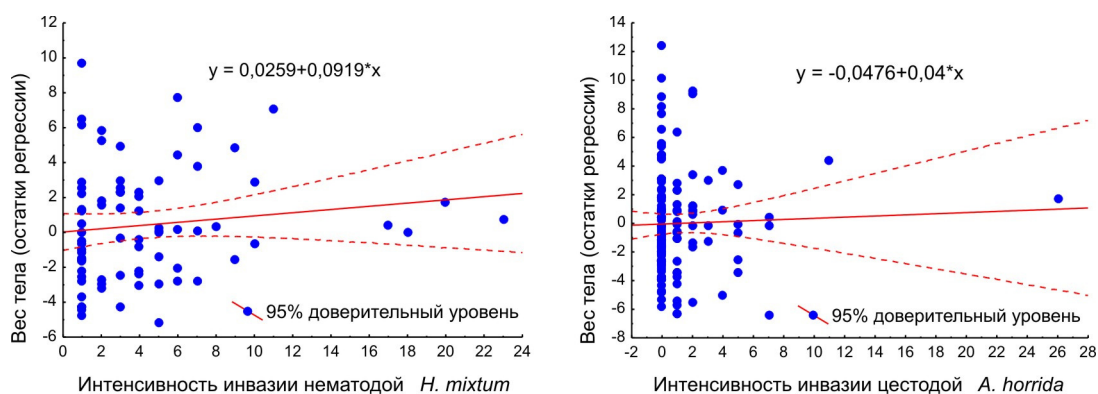


Рис. 1. Зависимость веса тела взрослых самцов красной полевки от интенсивности инвазии гельминтами.

Не выявлено зависимости между интенсивностью заражения цестодами и весом внутренних органов. Исследование связи суммарной паразитарной нагрузки и плодовитости (кол-во эмбрионов и желтых тел) полевок показало отсутствие достоверного влияния на количество желтых тел и эмбрионов у красной полевки и экономки.

Выявлена достоверная положительная связь между зараженностью нематодой-гематофагом *H. mixtum* и весом селезенки ($r=0,4$, $p<0,001$) у взрослых самцов красной полевки (рис. 2).

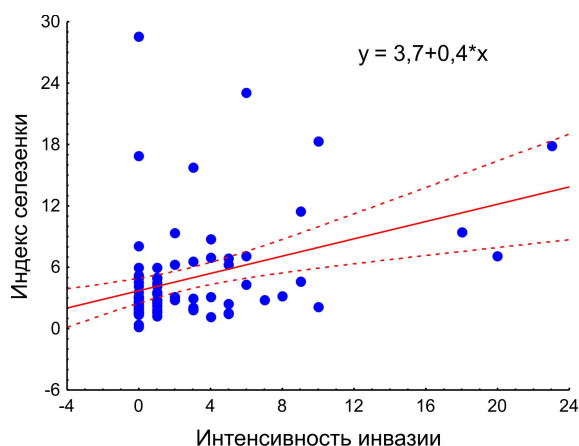


Рис. 2. Зависимость индекса селезенки от интенсивности инвазии взрослых самцов красной полевки нематодой *H. mixtum*.

Интенсивность заражения полевки-экономки доминирующими видами гельминтов также не имеет значимой связи с весом тела, весом внутренних органов и плодовитостью. Однако выявляется значимая отрицательная корреляция ($r_s = -0,69$, $p < 0,05$) между интенсивностью инвазии *S. obvelata* и весом тела взрослых экономок (рис. 3). При сравнительно невысокой встречаемости, эта нематода демонстрирует высокие показатели интенсивности поражения хозяев (ИИ 31,61; ЭИ 6,9 %). Очевидно, такое интенсивное заражение нематодами приводит к негативным последствиям для организма хозяина и сопровождается потерей веса.

Таким образом, выявленные у исследованных полевок уровни ИИ при заражении массовыми видами гельминтов, в основном, не оказывают существенного влияния на вес тела, морфофизиологические и репродуктивные показатели. Однако интенсивное заражение нематодами оказывает более выраженное влияние на жизнедеятельность полевок, чем заражение цестодами, что может проявляться в снижении общего веса тела (*S. obvelata* – *M. oeconomus*) и изменении веса внутренних органов (*H. mixtum* – *M. rutilus*).

Известно, что эритро-лейкопоэтические процессы у грызунов в селезенке сохраняются в течение всей жизни. Кроме того, показано её участие в иммунологическом процессе (John, 1994; Klei, Crowell, 1981; Maizels et al., 2004), хотя роль при нематодозах до конца не выяснена. Большая ИИ самцов ($4,9 \pm 0,65$) по сравнению с самками ($3,3 \pm 0,6$) обусловила более выраженный эффект воздействия паразита на организм хозяина.

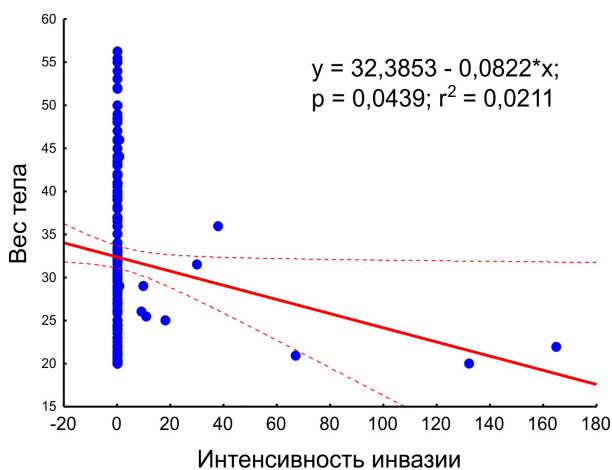


Рис. 3. Зависимость веса тела взрослых полевок-экономок от интенсивности инвазии нематодой *S. obvelata*.

4.2. Связь зараженности паразитическими червями с половозрастной структурой и динамикой численности мышеобразных грызунов

Среди факторов, определяющих распределение паразитов в популяции хозяина, основными считаются два: устойчивость, или восприимчивость хозяина к заражению, и наличие биоценотических связей (Wilson et al., 2002). На устойчивость млекопитающих к заражению паразитами имеют определенное влияние половые гормоны и гормоны стресса (Klein, 2004). Высокий уровень андрогенов снижает устойчивость к заражению гельминтами (Folstad et al., 1989; Zuk, 1990), а эстрогены, наоборот, часто увеличивают такую устойчивость (Barger, 1993; Molan, James, 1984). Эти эффекты предполагают, что половые различия

в уровне инфицированности должны быть выражены у взрослых особей, причем самцы должны иметь более высокий уровень инвазии, чем самки.

Однако проведенное исследование показало, что взрослые самки и самцы красной полевки статистически значимо не различаются по показателям зараженности цестодами *A. horrida* (табл. 3).

Следует отметить большую зараженность цестодами взрослых самок, что не согласуется с предполагаемой их большей устойчивостью к заражению

Таблица 4. Возрастные различия показателей зараженности красных полевок.

Вид грызуна	Пол животного	Интенсивность		t	p
		Взрослые	Молодые		
<i>A. horrida</i>	Самцы	2,45	1,75	2,45	0,01
	Самки	2,88	1,92	2,29	0,03
<i>H. mixtum</i>	Самцы	4,91	3,25	2,20	0,03
	Самки	3,36	2,96	0,53	0,60

ием биоценотических связей.

В свою очередь, у самцов значимо чаще встречаются нематоды, которые демонстрируют более высокие уровни интенсивности зара-

Таблица 3. Половые различия показателей зараженности взрослых красных полевок.

Вид гельминта	Интенсивность инвазии				Экстенсивность инвазии (%)			
	Самцы	Самки	t	p	Самцы	Самки	χ^2	p
<i>A. horrida</i>	2,45	2,88	0,97	0,35	41,2	52,8	3,0	0,08
<i>H. mixtum</i>	4,91	3,36	1,85	0,06	56,9	40	60,4	0,01

к заражению гельминтами. Аналогичные данные были получены и другими исследователями (Haukisalmi et al., 1988). Мы объясняем этот факт не устойчивостью хозяев, а влия-

жения, по сравнению с самками, что не противоречит предполагаемой роли резистентности организма в распределении гельминтов. Выявлено, что доля зараженных среди взрослых полевок обоих полов увеличивается по сравнению с молодыми особями. Причем это справедливо как при заражении цестодами, так и нематодами, что может быть объяснено влиянием обоих факторов (резистентности и биоценологических связей)(табл. 4).

Очевидно, что с возрастом происходит накопление гельминтов. Взрослые особи характеризуются большими значениями ИИ обоими видами паразитических червей, хотя различия не всегда статистически значимы.

Невысокие различия между молодыми и взрослыми полевками в интенсивности инвазии обоими видами гельминтов можно объяснить относительно ранним заражением. Так, у молодых полевок весом до 7 г гельминты не были обнаружены, а

у неполовозрелых полевок весом до 15 г уже встречаются уровни зараженности, близкие к максимальным.

Сходная картина наблюдается в популяции полевки-экономки. Самцы и самки одного возраста не отличаются ни по ЭИ, ни по ИИ цестодой *P. omphalodes* (табл. 5).

С возрастом хозяина происходит увеличение встречаемости цестод. Экстенсивность инвазии у взрослых грызунов значимо выше, чем у молодых ($\chi^2=17,053$, $p<0,001$). Вместе с тем, молодые и взрослые экономки не отличаются по ИИ ($t=0,84$, $p=0,4$), что свидетельствует об относительно раннем заражении экономок цестодами, и о том, что значимого накопления цестод с возрастом у них не происходит. Молодые *M. oeconomus* обоих полов, а также взрослые самки не отличаются друг от друга по показателям зараженности нематодами.

Таким образом, рассматриваемые факторы – резистентность и экологический фактор (биоценологические связи) – полностью не объясняют наблюдаемую вариабельность в инвазированности между разными демографическими группами. Эмпирические данные не совсем

Таблица 5.
Половые различия показателей зараженности взрослых полевок-экономок.

Вид гельминта	Интенсивность инвазии				Экстенсивность инвазии (%)			
	Самцы	Самки	<i>t</i>	<i>p</i>	Самцы	Самки	χ^2	<i>p</i>
<i>Pompholodes</i>	1,5	1,4	0,8	0,4	33,6	33,7	0,001	0,99
<i>H.costellatum</i>	3,09	1,9	2,0	0,5	16,4	16,8	0,007	0,93
<i>S.obvelata</i>	43,4	34	0,3	0,7	5,7	4,2	0,3	0,6

согласуются с предположением о ведущей роли резистентности организма в регулировании уровня зараженности.

По-видимому, уровень зараженности функциональной группы модифицируется совместным влиянием факторов. Так, например, бóльшая зараженность взрослых самцов нематодами может быть результатом сочетания пониженной устойчивости к заражению и высокой вероятности заражения (в результате поисковой активности и бóльшего размера индивидуального участка).

Уровень зараженности увеличивается под воздействием фактора возраста. Относительно невысокие различия между молодыми и взрослыми полевками в интенсивности инвазии можно объяснить относительно ранним заражением полевков и сохранением в дальнейшем уровня инвазированнойности.

Проведенный анализ связи параметров зараженности с годовой динамикой численности красной полевки не выявил определенной связи параметров инвазии нематодой *H. mixtum* с изменением численности грызуна. Не выявлено определенной зависимости ЭИ нематодой *H. mixtum* от изменения численности красной полевки. В то же время показатель ИИ оставался примерно на одном уровне (рис. 4). В отличие от нематод, встречаемость *A. horrida* практически повторяет ход динамики численности красной полевки. В обоих случаях коэффициент корреляции равен 0,9 и статистически значим ($p < 0,05$).

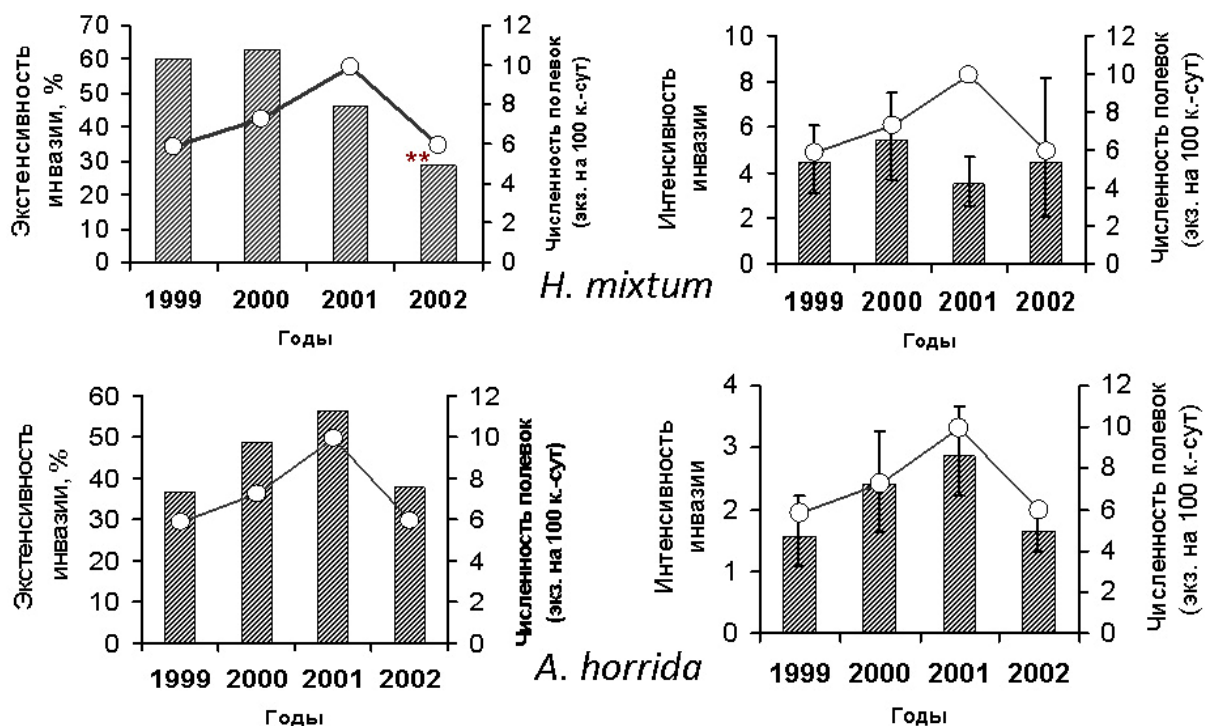


Рис. 4. Показатели зараженности красной полевки гельминтами в разные годы.

Анализ изменения показателей зараженности полевки-экономки цестодой *P. omphalodes* не выявил межгодовых различий в интенсивности инвазии. В то же время доля зараженных полевков оказалась связанной с плотностью популяции хозяина. Ранговый коэффициент корреляции встречаемости с численностью полевки-экономки равен 0,8, хотя и не является высоко значимым ($p=0,08$).

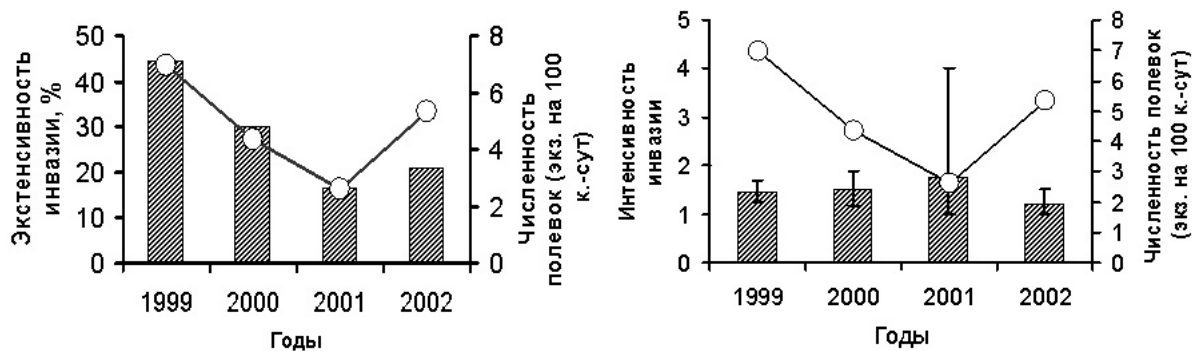


Рис. 5. Показатели зараженности полевки-экономки цестодой *P. omphalodes* в разные годы.

Таким образом, нематоды способны оказывать большее влияние на организм хозяина, но, тем не менее, не обнаруживают значимой связи с динамикой численности полевки-экономки. При этом интенсивность заражения сохраняется в разные годы примерно на одном уровне вне зависимости от плотности популяции хозяина. Это указывает на существование определенного механизма, препятствующего увеличению интенсивности заражения нематодами. Цестоды, напротив, демонстрируют тесную зависимость от плотности популяции хозяина. При этом изменение уровня зараженности, по-видимому, является следствием изменения плотности популяции хозяина, а не ее причиной.

Можно заключить, что в условиях прителецкой черневой тайги Северо-Восточного Алтая зараженность доминирующих видов мышеобразных грызунов преобладающими видами кишечных гельминтов устойчива во времени. Наблюдаемый уровень инвазии паразитическими червями не оказывает существенного влияния на организм хозяина и его популяционную динамику, свидетельствуя об устойчивом, динамически равновесном состоянии исследованных паразитарных систем.

ВЫВОДЫ

1. Гельминтофауна мышеобразных грызунов Северо-Восточного Алтая включает 46 видов, относящихся к 4 классам: цес-

тод – 23 вида, нематод – 19 видов, трематод – 3 видов и 1 вид акантоцефал. Богатство паразитических червей поддерживается высоким видовым разнообразием мышеобразных грызунов, определяемым разнообразием биотопов черневой тайги Северо-Восточного Алтая.

2. Преобладающими видами гельминтов на исследуемой территории являются *A. horrida*, *H. mixtum* и *P. omphalodes*, *H. costellatum*, которые паразитируют у доминирующих видов грызунов: красной полевки и полевки-экономки, соответственно.

3. Путем экспериментального заражения показано, что цестода *A. horrida* реализует свой жизненный цикл через коллембол *S. furcifera* как промежуточного хозяина данного вида.

4. Неразмножавшиеся самцы и самки красной полевки и полевки-экономки, доминирующие в сообществе грызунов, не различаются по показателям зараженности преобладающими видами гельминтов. Их зараженность паразитическими червями не зависит от динамики численности хозяина.

5. Основная паразитарная нагрузка приходится на репродуктивную часть популяции хозяина. Интенсивность заражения взрослых особей доминирующих видов мышеобразных грызунов преобладающими видами гельминтов не зависит от динамики численности хозяина. Доля взрослых грызунов, зараженных доминирующими кишечными цестодами, в значительной степени определяется динамикой численности хозяина.

6. У красной полевки выявлены различия в зараженности нематодой *H. mixtum*, связанные с полом хозяина. Самцы характеризуются большими показателями экстенсивности и интенсивности инвазии.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Гуляев, В.Д. Новый вид цестоды *Paranoplocephala gubanovi* sp. n. (Cyclophyllidea: Anoplocephalidae) от лесного лемминга *Myopus schisticolor* Восточной Сибири / В.Д. Гуляев, А.В. Кривопалов // Паразитология. – 2003. – Т. 37, – Вып. 6. – С. 488-495.

2. Новиков, Е.А. Зараженность гельминтами, интенсивность метаболизма и устойчивость к холоду у красной полевки из природной популяции / Е.А. Новиков, А.В. Кривопалов, М.П. Мошкин // Паразитология. – 2005. – Т. 39. – Вып. 2. – С. 155-166.

3. Чечулин, А.И. Влияние фазы численности и демографической структуры популяции водяной полевки на её зараженность гельмин-

тами / А.И. Чечулин, В.В. Панов, А.В. Кривоपालов // Паразитология. – 2005. – Т. 39. – Вып. 5. – С. 397-405.

4. Литвинов, Ю.Н. Структурно-временная организация сообщества грызунов прителецкой тайги (Горный Алтай) / Ю.Н. Литвинов, С.А. Абрамов, В.Ю. Ковалева, А.В. Кривоपालов, Е.А. Новиков, А.И. Чечулин // Экология. – 2007. – № 6. – С. 403-480.

5. Чечулин, А.И. Гельминты водяной полевки *Arvicola terrestris* лесоболотных биоценозов северной части Барабинской низменности / А.И. Чечулин, Е.Л. Завьялов, Л.А. Герлинская, А.В. Кривоपालов, А.А. Макариков, В.Ю. Музыка // Сибирский экологический журнал. – 2010. – № 1. – С. 7-14.

6. Макариков, А.А. *Nomadolepis* (Cyclophyllidea, Hymenolepididae) – новый род цестод грызунов / А.А. Макариков, В.Д. Гуляев, А.В. Кривоपालов // Зоологический журнал. – 2010. – Т. 89. – № 8. – С. 948-955.

Публикации в материалах конференций:

7. Чечулин, А.И. Зараженность грызунов нематодой *Hepaticola hepatica* (Capillariidae) в биоценозах Западной Сибири и Северо-Восточного Алтая / А.И. Чечулин, А.В. Кривоपालов // Материалы I межрегиональной научной конференции посвященной памяти профессора А.А. Мозгового «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке». Новосибирск, 8-10 октября 2002 г. – Новосибирск. – 2002. – С. 211-214.

8. Чечулин, А.И. Гельминты грызунов Северо-Восточного Алтая / А.И. Чечулин, А.В. Кривоपालов, В.Д. Гуляев, В.И. Шахматова // Материалы научной конференции, посвященной 70-летию организации Алтайского государственного природного заповедника «Изучение и охрана природы Алтае-Саянской горной страны». Республика Алтай, 3-6 сентября 2002 г. – Горно-Алтайск. – 2002. – С. 145-146.

9. Кривоपालов, А.В. Анализ зараженности красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) цестодой *Arostrilepis horrida* в зависимости от способов отлова / А.В. Кривоपालов, А.И. Чечулин, В.В. Панов, А.В. Кривоपालов // Материалы международной конференции и III съезда Паразитологического общества «Проблемы современной паразитологии». Петрозаводск, 6-12 октября 2003 г. – СПб. – 2003. – Т. 1. – С. 220-222.

10. Чечулин, А.И. Коллемболы *Supraphorura furcifera* (Borner, 1901) (Collembola: Onychiuridae) – новые промежуточные хозяева цестоды *Arostrilepis horrida* (Linstow, 1901) Mas-Coma et Tenora, 1997 (Cestoda: Hymenolepididae) / А.И. Чечулин, А.В. Кривоपालов, В.Д. Гуляев,

О.Г. Березина // Материалы международной конференции, посвященной 125-летию К.И. Скрябина и 60-летию основания Лаборатории гельминтологии АН СССР «Основные достижения и перспективы развития паразитологии». Москва, 14-16 апреля 2004 г. – М. – 2004. – С. 344-345.

11. Кривоपालов, А.В. Индивидуальная внутри- и межвидовая конкуренция в сообществе цестод грызунов / А.В. Кривоपालов, В.Д. Гуляев // Материалы II межрегиональной научной конференции посвященной памяти профессора А.А. Мозгового «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке». Новосибирск, 10-15 сентября 2005 г. – Новосибирск. – 2005. – С. 102-103.

12. Абрамов, С.А. Устойчивость паразито-хозяйинных отношений в популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) Прителецкой тайги / С.А. Абрамов, А.В. Кривоपालов, А.И. Чечулин // IV Міжнародна наукова конференція «ZOOCENOSIS-2007: Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах», Дніпропетровськ, 9–12 жовтня 2007 р. – Дніпропетровськ. – 2007. – С. 320-321.

13. Кривоपालов, А.В. Гельминты мышеобразных грызунов юга Западной и Средней Сибири / А.В. Кривоपालов // Сборник научных статей Международного симпозиума «Паразиты Голарктики». Петрозаводск, 4-8 октября 2010 г. – Петрозаводск. – 2010. – Т.1. – С. 140-143.

14. Кривоपालов, А.В. Видовое разнообразие гельминтов мышеобразных грызунов Западной Сибири / А.В. Кривоपालов // Материалы VII Всероссийской научно-практической конференции «Проблемы биологической науки и образования в педагогических вузах». Новосибирск, 31 марта – 2 апреля 2011 г. – Новосибирск. – 2011. – Вып. 7 – С. 9-10.

15. Krivopalov, A. Host specificity in cestodes of voles in north-eastern Altai / A. Krivopalov, A. Chechulin // Sixth National Conference of Parasitology. Sofia, 5-7 October 2001. – Sofia: Pensoft. – 2001. – P. 30.

16. Krivopalov, A. Dynamics of *Arosterilepis horrida* in the voles of *Clethrionomys* in South of West Siberia / A. Krivopalov, A. Chechulin, S. Abramov // Сибирская Зоологическая конференция посвященная 60-летию ИСиЭЖ СО РАН. Новосибирск, 15-22 сентября 2004 г. – Новосибирск. – 2004. – С. 386.