Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ (НИ ТГУ)
Институт биологии, экологии, почвоведения, сельского и лесного хозяйства
Кафедра зоологии беспозвоночных

ДОПУСТИТЬ К ЗАЩИТЕ В ГЭК
Руководитель ООП
д-р биол. наук, доцент
_____ Д.С. Воробьев
«_3_» _июня_ 2022 г.

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА МАГИСТРА (МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ)

ГЕЛЬМИНТЫ ЗЕМЛЕРОЕК ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

по направлению подготовки 06.04.01 Биология основной образовательной программы магистратуры «Фундаментальная и прикладная биология»

Козлова Арина Сергеевна

Руководитель ВКР
д-р биол. наук, доцент
_____ А.В. Симакова
подпись
«_1_» _июня_ 2022 г.

Научный консультант
ст. науч. сотрудник лаб.
паразитологии ИСиЭЖ СО РАН,
г. Новосибирск
_____ С.А. Корниенко
подпись
«_1_» _июня_ 2022 г.

Автор работы
студент группы №012010
_____ А.С. Козлова
подпись
«_1_» _июня_ 2022 г.

Томск – 2022

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации.

НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ (НИ ТГУ)
Институт биологии, экологии, почвоведения, сельского и лесного хозяйства

Кафедра зоологии беспозвоночных

УТВЕРЖДАЮ
Руководитель ООП
д-р биол. наук, доцент
_____ Д.С. Воробьев
подпись
«10» января 2022 г.

ЗАДАНИЕ

по выполнению выпускной квалификационной работы магистра обучающемуся
Козловой Арине Сергеевне
Фамилия Имя Отчество обучающегося
по направлению подготовки 06.04.01 Биология основной образовательной программы магистратуры «Фундаментальная и прикладная биология»

1 Тема выпускной квалификационной работы
Гельминты землероек таежной зоны юга Западной Сибири

2 Срок сдачи обучающимся выполненной выпускной квалификационной работы:
а) в учебный офис / деканат – 02.06.2022 б) в ГЭК – 02.06.2022.

3 Исходные данные к работе:
Объект исследования – гельминты землероек.
Предмет исследования – видовое разнообразие гельминтов.
Цель исследования – изучение видового разнообразия гельминтов землероек таежной зоны юга Западной Сибири с применением морфологических и молекулярно-генетических методов.

Задачи:
1)Изучить видовое разнообразие землероек и их гельминтов таежной зоны юга Западной Сибири; 2) Проанализировать динамику заражения у разных видов бурозубок цестодами в разные годы исследований; 3) Изучить морфологическую и генетическую изменчивости цестод рода *Neoskrjabinolepis* Spassky, 1947.

Методы исследования:
Полевые (отлов зверьков), лабораторные (гельминтологическое вскрытие, окраска паразитов и изготовление препаратов, молекулярно-генетические методы) статистическая обработка.
Организация или отрасль, по тематике которой выполняется работа, – Институт систематики и экологии животных СО РАН.

4 Краткое содержание работы
ВКР должна включать введение, литературный обзор, посвященный землеройкам и их гельминтам, описание материалов и методов работы (характеристика района исследований, полевые, лабораторные (гельминтологическое вскрытие, изготовление препаратов и молекулярно-генетические методы, статистическая обработка), результаты и их обсуждение, посвященные видовому составу и численности землероек

юга Западной Сибири, видовому составу цестод, нематод, трематод и скребней юга Западной Сибири, динамики зараженности цепнями разных видов хозяев в разные годы исследований, а также морфологическому и молекулярно-генетическому разнообразию цепней р. *Neoskrjabinolepis*, выводы, список используемой литературы и приложения.

Руководитель выпускной квалификационной работы

зав. каф. зоологии б/п БИ		Симонова В.
должность, место работы	*подпись*	*И.О. Фамилия*

Задание принял к исполнению

Студент 2 курса БИ ТГУ		Кодова А.С.
должность, место работы	*подпись*	*И.О. Фамилия*

АННОТАЦИЯ

Гельминты землероек таежной зоны юга Западной Сибири

Козлова Арина Сергеевна. *Институт биологии, экологии, почвоведения, сельского и лесного хозяйства ТГУ. Выпускная квалификационная работа. Магистр.*

Симакова Анастасия Викторовна. *Институт биологии, экологии, почвоведения, сельского и лесного хозяйства ТГУ. Научный руководитель.*

Корниенко Светлана Александровна. *Институт систематики и экологии животных СО РАН. Научный консультант.*

Работа включает введение, три главы, выводы, список использованной литературы. Объем работы – 89 страниц, 27 рисунков, 5 таблиц, 5 приложений, 91 литературный источник.

Землеройки (сем. Soricidae) являются удобным модельным объектом для исследования особенностей формирования паразитарных систем, а также служат окончательными, промежуточными и резервуарными хозяевами для большого числа гельминтов (около 130 видов).

Сложности, возникающие при определении паразитов, сказываются как на изучении видового богатства этих червей, так и на качестве их экологических исследований. В связи с изменениями таксономии гельминтов, применением новых морфологических критериев и молекулярно-генетических методов исследований все данные о паразитах на сегодняшний день требуют уточнения.

Целью данной работы является изучение видового разнообразия гельминтов землероек таежной зоны юга Западной Сибири с применением морфологических и молекулярно-генетических методов.

Изучение гельминтофауны землероек проводились в окрестностях Телецкого научно-производственного филиала Института систематики и экологии животных СО РАН, в окрестностях г. Новосибирска, г. Березовского и в окрестностях с. Киреевск.

В работе применены полевые (отлов зверьков), лабораторные (гельминтологическое вскрытие, окраска паразитов, изготовление препаратов) и молекулярно-генетические методы исследования.

В таежной зоне юга Западной Сибири зарегистрировано 7 видов землероек. Фоновым видом в изучаемом сообществе является *S. araneus,*

Обнаружено 29 видов цепеней, 8 видов нематод, 3 вида трематод и 1 вид скребней. Выявлены существенные различия видового состава гельминтов у разных видов землероек. Землеройки черневой тайги Северо-Восточного Алтая характеризуются высокими показателям экстенсивности инвазии цестодами, от 90 % и выше.

Установлена характерная особенность таксоценозов, проявляющаяся в их высокой пластичности: в виде взаимных переходов видов-доминантов в группу субдоминантов, редких – в субдоминанты и наоборот.

Использование морфологических признаков и молекулярно-генетических данных цестод рода *Neoskrjabinolepis* подтвердили валидность отдельных видов (*N. schaldybini, N. singularis, N. longicirrosa, N. corticirrosa, N. merkushevae*). Выявленная внутривидовая генетическая разнородность *Neoskrjabinolepis* по генам 28S рРНК и NAD1 мтДНК позволила выдвинуть гипотезу о комплексности отдельных видов рода.

СОДЕРЖАНИЕ

Перечень условных сокращений 3
Введение 4
1 Землеройки и их гельминты 6
1.1 Землеройки юга Западной Сибири 6
1.2 Гельминты землероек 10
1.2.1 Класс Cestoda (Ленточные черви) 10
1.2.2 Класс Nematoda (Круглые черви) 12
1.2.3 Класс Trematoda (Сосальщики) и Acanthocephala (Скребни) 15
2 Материалы и методы исследований 19
2.1 Характеристика района исследований 19
2.2 Материалы 22
2.3 Методы исследования 26
3 Гельминты землероек таежной зоны юга Западной Сибири 33
3.1 Видовой состав и численность землероек юга Западной Сибири 33
3.2 Видовой список гельминтов землероек юга Западной Сибири 34
3.2.1 Цестодофауна землероек юга Западной Сибири 34
3.2.1.1 Динамика зараженности цестодами разных видов хозяев 40
3.2.2 Видовой состав нематод, трематод и скребней на юге Западной Сибири 63
3.3 Морфологическое и молекулярно-генетическое разнообразие цестод рода *Neoskrjabinolepis* Spassky, 1947 66
Выводы 72
Список использованной литературы 74
Приложение А 85
Приложение Б 86
Приложение В 87
Приложение Г 88
Приложение Д 89

ПЕРЕЧЕНЬ УСЛОВНЫХ СОКРАЩЕНИЙ

сем. – семейство;

экз. – экземпляр;

msc – мезоцеркария;

п.н. – пар нуклеотидов;

ЭИ – экстенсивность инвазии;

m – ошибка экстенсивности инвазии;

ИИ – интенсивность инвазии;

ИО – индекс обилия;

ц.-с. – цилиндро-сутки.

ВВЕДЕНИЕ

Землеройки (сем. Soricidae), один из ключевых элементов структуры лесных биоценозов, из-за особенностей жизненного цикла, а также возможности учета динамики численности являются удобным модельным объектом для исследования особенностей формирования паразитарных систем. Они являются окончательными, промежуточными и резервуарными хозяевами для большого числа гельминтов. Для изучения формирования и функционирования паразитарных систем, прежде всего, необходимо знать видовое разнообразие паразитических организмов, входящих в их состав.

У землероек паразитирует около 130 видов гельминтов: цестод, нематод, трематод, скребней (Юшков, 1995; Аниканова, Иешко, 2001; Аниканова и др., 2005; Кириллов, Кириллова, 2017, 2018; Шейкина, Жигилева, 2018; Никонорова и др., 2018). Однако работы, посвященные гельминтам землероек таежной зоны Сибири, единичны (Корниенко, 2001; Корниенко, Гуляев, 2002; Кутаева, Жигилева, 2009; Жигилева, 2011; Корниенко и др., 2014, 2017). Большинство сведений о паразитах фрагментарны и отрывочны, содержат данные о морфологии и строении гельминтов отдельных видов и родов. Сложности, возникающие при определении паразитов, сказываются не только на изучении видового богатства этих червей, но и на качестве их экологических исследований. В связи с изменениями таксономии циклофилид, паразитирующих в мелких млекопитающих, а также применением новых морфологических критериев и молекулярно-генетических методов исследований все данные о гельминтах на сегодняшний день требуют уточнения.

Целью данной работы является изучение видового разнообразия гельминтов землероек таежной зоны юга Западной Сибири с применением морфологических и молекулярно-генетических методов.

В связи с этим поставлены следующие задачи:

1) Изучить видовое разнообразие землероек и их гельминтов (цестод, нематод, трематод, скребней) таежной зоны юга Западной Сибири;

2) Проанализировать динамику заражения у разных видов бурозубок цестодами в разные годы исследований;

3) Изучить морфологическую и генетическую изменчивость цестод рода *Neoskrjabinolepis* Spassky, 1947.

1 Землеройки и их гельминты

1.1 Землеройки юга Западной Сибири

На территории юга Западной Сибири зарегистрировано девять видов землероек, относящихся к роду *Sorex* Linnaeus, 1758 (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758, *S. isodon* Turov, 1924, *S. caecutiens* Laxmann, 1788, *S. minutus* Linnaeus, 1766, *S. tundrensis* Merriam, 1900, *S. roboratus* Hollister, 1913, *S. minutissimus* Zimmermann, 1780), и по одному виду из родов *Neomys* Kaup, 1829 (*Neomys fodiens* Pennant, 1771) и *Crocidura* Wagler, 1832 (*Crocidura sibirica* Dukelsky, 1930) (Юдин, 1971, 1986; Зайцев, 2014).

Род *Sorex* Linnaeus, 1758 – Бурозубки

Мелких или средних размеров землеройки. Для этого рода характерны следующие признаки: длинный хоботок, который сужается к кончику носа, скрытые в меху ушные раковины, лапы без плавательных оторочек, хвост равномерно покрыт волосяным покровом, имеется длинная кисточка на конце. Мех густой, мягкий и бархатистый (Юдин, 1989). Окраска меха чаще всего не контрастная. Череп разных размеров. Лицевая часть черепа резко сужающаяся и длинная, мозговая капсула расширена (Юдин, 1989; Зайцев, 2014).

В верхней челюсти с каждой стороны имеется пять промежуточных зубов. Размеры, форма и соотношение зубов устойчивы для каждого вида. Вершины зубов красно-коричневые (Юдин, 1989).

Распространение: обширная территория Европы, Азии, Северная Америка и северная оконечность Южной Америки.

Обитание бурозубок тесно связано с лесами. Активны круглый год. Для них характерна полифазная суточная активность (Зайцев, 2014).

Sorex araneus Linnaeus, 1758 – Обыкновенная бурозубка

Эвритопный и один из самых многочисленных видов. Широко распространен в разных природных зонах, предпочитает широколиственные леса, а также встречается во вторичных лесах с преобладанием лиственных пород и хорошо выраженным травянистым покровом (Долгов, 1985; Зайцев,

2014). Травянистые болота, луговые залежи характеризуются высокой численностью зверька, открытые местообитания, в свою очередь, являются временными стациями. Не предпочитает открытые моховые болота, темнохвойные леса с моховым покровом (Громов и др., 1963).

Доминирует в большинстве районах над другими видами рода, которые обитают совместно с ним. Популяция на периферии ареала занимает отдельные биотопы, наиболее часто встречаются в поймах рек. Вид характеризуется наличием выраженных индивидуальных участков, центры которых не перекрываются.

Бурозубки этого вида имеют круглосуточную активность с повышенной интенсивностью в ночное время суток (Юдин, 1989).

Этот вид характеризуется широким спектром кормов. В питании преобладают имаго, личинки жесткокрылых. Используют имаго стафилин, личинки щелкунов и жужелиц. Также в рационе присутствуют паукообразные, двукрылые насекомые, моллюски и дождевые черви (Громов и др., 1963). Зимой употребляют семена деревьев (Гуреев, 1979). Редко в желудках обнаружены остатки позвоночных животных. Землеройки в течение года перерабатывают в процессе питания количество вещества, превышающее в 100 раз биомассу самих зверьков.

***Sorex isodon* Linnaeus, 1758 – Равнозубая бурозубка**

Населяет темнохвойные (еловые, кедровые и пихтовые) леса с развитой подстилкой (Зайцев, 2014). Встречается в лесотундре на севере, но отсутствует в тундровых сообществах. Отмечено, что данный вид доминирует в черневой тайге. В европейской части ареала предпочитает поймы рек и луга.

Питается личинками двукрылых, чешуекрылых, дождевыми червями, которые добывает в подстилке. Важно отметить, что в рацион не входят имаго жуков. Часто употребляют пауков.

***Sorex caecutiens* Linnaeus, 1758– Средняя бурозубка**

Данный вид предпочитает леса с развитым моховым покровом. Обитает во влажных участках с рыхлой почвой и хорошо развитой подстилкой (Громов

и др., 1963). Встречается в широколиственных лесах на юге европейской части ареала, а на севере заселяет подзону кустарниковых тундр (Зайцев, 2014).

В питании присутствуют двукрылые и их личинки, жесткокрылые, многоножки, пауки, личинки чешуекрылых. Почти не ест дождевых червей (Бобринский, 1965). В рационе встречаются растительные корма в период с осени по весну.

***Sorex minutus* Linnaeus, 1766 – Малая бурозубка**

Встречается в разных местообитаниях – степи, лесостепи, тайге, лесотундре и широколиственных лесах (Зайцев, 2014). Заселяет сосновые леса, травянистые болота, заброшенные пустыри. Может обитать на влажных лугах. Данные вид доминирует редко, чаще после депрессии численности всего сообщества.

Наиболее часто в рационе *S. minutus* преобладают имаго жуков, пауки, двукрылые насекомые, мокрицы, саранчовые и многоножки. В питании отсутствуют личинки двукрылых насекомых, дождевые черви, что говорит о сборе корма с поверхности земли (Долгов, 1985). В зимний период также употребляют растительный корм, чаще всего это семена ели.

***Sorex tundrensis* Merriam, 1900 – Тундряная бурозубка**

Один из самых эвритопных видов. Встречается в степной и тундровой зонах, а также в лесостепи и лесотундре. В горах осваивает луговую растительность субальпийского пояса. Распространен в поймах рек. Предпочитает кустарниковые и открытые местообитания. Избегает сплошные лесные массивы и каменные осыпи.

В питании преобладают насекомые (жесткокрылые, прямокрылые) над дождевыми червями. Поедает и пауков. Кроме того, в рационе присутствуют растительные корма (Зайцев, 2014).

***Sorex roboratus* Hollister, 1913 – Бурая бурозубка**

Широко распространенный вид, занимающий различные местообитания. Малочисленна на большей части ареала. Встречается в темнохвойных лесах. В черновой тайге предгорий Алтая входит в число

субдоминантов. Избегает открытые местообитания, луга и остепненные биотопы. Характерна приуроченность вида к горным ландшафтам.

В основном употребляет дождевых червей (60–90% содержимого желудков). Предпочитает полужесткокрылых, жесткокрылых, двукрылых насекомых и пауков (Зайцев, 2014).

Sorex minutissimus Zimmermann, 1780 – Крошечная бурозубка

Имеет самый обширный ареал среди всех бурозубок, однако характеризуется низкой численностью. Встречается на опушках, границах болот и лесов. Избегает пойменных местообитаний (Зайцев, 2014).

В основной рацион питания входят мелкие жуки, а особенно предпочитает листоедов. Нередко в питании преобладают паукообразные, многоножки. Не предпочитают дождевых червей и личинок двукрылых (Зайцев, 2014).

Род *Neomys* Kaup, 1829 – Куторы, или водоплавки

Крупные землеройки с массивным телосложением, крупным массивным черепом, широкой, сферической мозговой капсулой. Лицевой отдел узкий и удлиненный. Края ступней и пальцев окаймлены оторочкой из жестких волос (Юдин, 1989). Хвост длинный, хорошо развит киль на нижней стороне. Окраска меха двухцветная. Брюхо белое, иногда с примесью оранжевых или коричневых тонов, спинная сторона черная (Юдин, 1989; Зайцев, 2014).

Вершины зубов буро-красные. Передняя вершина первого верхнего резца приблизительно в 4–5 раз крупнее задней (Юдин, 1989). Имеется по 4 промежуточных зуба в верхних челюстях с каждой стороны.

Ведут полуводный образ жизни.

Neomys fodiens Pennant, 1771 – Обыкновенная кутора

Транспалеарктический вид. Встречаются по берегам проточных, стоячих водоемов, речных заводей. В основном обыкновенная кутора избегает сплошных лесных массивов, особенно хвойные леса (Зайцев, 2014).

В основной рацион питания входят наземные и водные беспозвоночные – дождевые черви, жуки (имаго), моллюски, личинки двукрылых, равноногие

ракообразные. Нередко поедают головастиков, лягушат и мальков рыб (Зайцев, 2014).

Род *Crocidura* Wagler, 1832 – Белозубки

Белозубки средних, реже крупных размеров. Ведут наземный образ жизни (Юдин, 1989).

Череп крупный, уплощен, носовой отдел удлинен. Мех густой, окраска чаще всего серая, коричневая, которая светлеет на брюшной стороне тела (Зайцев, 2014). Вершины зубов не пигментированы, чисто белые. Отличительной чертой рода является наличие в верхней челюсти с каждой стороны трех одновершинных промежуточных зубов, а также диспропорции по высоте передней и задней вершин первого резца верхней челюсти (Юдин, 1989).

У кроцидур хорошо развиты ушные раковины, выступающие из меха. Хвост равномерно покрыт волосяным покровом, с торчащими во все стороны длинными жесткими щетинками, киль отсутствует. Плавательных оторочек на ступне нет (Юдин, 1989).

Crocidura sibirica Dukelsky, 1930 – Сибирская белозубка

Заселяет опушки, светлохвойные мелколиственные леса, встречается в темнохвойной тайге. В основной рацион питания входят насекомые – прямокрылые, пластинчатоусые жуки, личинки жужелиц, горбатки, быстрянки и др. (Зайцев, 2014; Юдин, 1989).

1.2 Гельминты землероек

Гельминты, паразитирующие у сорицид, относятся к четырем классам паразитических червей – Cestoda, Nematoda, Trematoda и Acanthocephala.

1.2.1 Класс Cestoda (Ленточные черви)

В насекомоядных млекопитающих паразитируют цестоды 3 семейств отряда Cyclophyllidaea: Hymenolepididae Perrier,1897, Dilepididae Fuhrmann, 1907 и Mesocestoididae Perrier,1897. Представители последнего семейства в землеройках находятся на личиночной стадии развития. Среди ленточных

червей землероек по обилию видов и родов особенно выделяется семейство Hymenolepididae, которое насчитывает более 900 видов и характеризуется сложной таксономической структурой (Khalil et al., 1994; Caira, Jensen, 2017). Семейство Dilepididae значительно уступает по видовому составу червей – паразитов сорицид (не более 10 видов). На сегодняшний день территории Западной Сибири зарегистрировано около 30 видов цестод (Гуляев, Корниенко, 1998; Корниенко, 2001; Карпенко, 1998а; Карпенко, 1998б; Жигилева, 2011; Козлова, 2019; Козлова, 2020).

Основными дифференциальными признаками цепней являются: строение хоботкового аппарата и сколекса, тип метамерии, топография гонад, строение женской и мужской копулятивных органов, количество гексакантов в проглоттиде. Подавляющая масса представителей имеет вооруженный хоботковый аппарат, однако у целого ряда видов хоботок рудиментарен или отсутствует, в таком случае единственным органом фиксации служат присоски. Одним из важнейших диагностических признаков является тип метамерии (стробиляции) цестод. Выделяют два типа: серийную и градуальную. При серийной метамерии стробила состоит из нескольких серий одновозрастных проглоттид. Возможно явление конфлуэнции (слияния) маток с последующим образованием синкапсул – особых структур, объединяющих яиц всех проглоттид данной серии (Спасский, 1947). Однако некоторые виды характеризуются градуальной стробиляцией, при которой каждый последующий членик старше предыдущего, вследствие чего проглоттиды в стробиле различны по размерам, форме и строению.

Для подавляющего большинства цестод землероек характерны размеры от 1–2 мм до 30 мм. В кишечнике одной бурозубки может одновременно паразитировать до 9 видов Hymenolepididae, причем общая численность ленточных червей данного паразитоценоза, несмотря на небольшие размеры кишечника землероек (12–15 см), может превышать 10000 экз. (Гуляев, Корниенко, 2009).

Циклофиллидные цестоды имеют два различных способа расселения зародышей: либо гексаканты выделяются группами в разнообразных яйцезащитных оболочках (парутеринные или маточные капсулы), что препятствует высыханию зародышей и обеспечивает одновременно множественное заражение, либо гексаканты попадают во внешнюю среду поодиночке через разрывы стенки матки (Корнева, Корниенко, 2014). В маточных члениках число гексакантов у разных представителей цестод может сильно варьировать: от 7–10 до 1000.

1.2.2 Класс Nematoda (Круглые черви)

Нематоды веретеновидной или нитевидной формы, в основном раздельнополые. Основными диагностическими признаками являются форма, строение и расположение кутикулярных образований, строение головного конца, ротового отверстия, желудочно-кишечного тракта (форма, строение пищевода и его положение относительно длины тела), строение полового аппарата у самцов (форма, строение и размеры спикул), строение и расположение полового аппарата у самок (вульвы, вагины, матки).

Круглые черви локализуются у мелких млекопитающих в различных органах: кишечнике, мочевом пузыре, легких, печени, желудке, пищеводе. Они также характеризуются разнообразием жизненных циклов. Землеройки для нематод могут выступать в роли основного, промежуточного или паратенического хозяина.

Для нематод, развитие яиц которых происходит во внешней среде, важное значение имеют такие факторы, как относительно постоянный температурный режим и влажность. Например, геогельминтом является нематода *Calodium soricicola* (Yokogawa, Nishigori, 1924). В кишечнике бурозубок из яиц *C. soricicola* формируются личинки, которые затем проникают через стенку кишечника в брюшную полость, а далее в печень (Юшков, 1995). В данном случае землеройка является для нематоды и промежуточным, и окончательным хозяином.

Для некоторых видов нематод характерно формирование инвазионных личинок во внешней среде. Например, рабдитовидные личинки *Parastrongyloides winchesi* Morgan, 1928, ведя свободный образ жизни, способны мигрировать в почве, располагаться на наземных растениях. Личинки превращаются в половозрелых гельминтов свободноживущего поколения, если находятся в благоприятных условиях среды. При неблагоприятных условиях личинки приобретают филяриевидную форму, которая способна проникать в организм хозяина через кожу или при заглатывании.

Примером жизненного цикла с участием промежуточного хозяина служат нематоды рода *Soboliphyme* Petrov, 1930. Промежуточные хозяева (олигохеты сем. Enchyraeidae) заглатывают яйца нематод, находящихся в подстилке. Личинки в полости олигохеты в течение 20–60 дней становятся инвазионными. В кишечнике бурозубок, окончательного хозяина, нематоды достигают половой зрелости спустя 30 дней (Юшков, 1995).

Нематоды рода *Porrocaecum* Railliet & Henry, 1912, в основном, являются паразитами птиц и хищников, а на стадии личинок в инкапсулированном состоянии находятся в полости тела у млекопитающих, в том числе и у землероек. В основном ими заражены перезимовавшие бурозубки, однако, в августе в единичных экземплярах их можно обнаружить у прибылых зверьков (Докучаев, 2002).

Нематоды землероек значительно уступают в видовом отношении цестодам. На территории Сибири по литературным данным зарегистрировано 10 видов нематод, относящихся к пяти отрядам (Карпенко, 1998а; Карпенко, 1998б; Москвитина и др., 1998; Карпенко, Чечулин, 2004; Жигилева, 2011):

Отряд Trichinellida:

1) *Liniscus incrassatus* Diesing, 1851;

2) *Calodium soricicola*;

Отряд Dioctophymatida:

3) *Soboliphyme soricis* Baylis & King, 1932;

Отряд Rhabditida:

4) *Heligmosomoides polygyrus* (Dujardin, 1845);

5) *Skrjabinoclava soricis* (Tiner, 1951);

6) *Longistriata depressa* (Dujardin, 1845);

7) *Longistriata pseudodidas* Vaucher et Durette-Desset, 1973;

8) *Parastrongyloides winchesi*;

Отряд Strongylida:

9) *Stefanskostrongylus soricis* (Soltys, 1954);

Отряд Ascaridida:

10) *Porrocaecum* sp. (larva).

С. В. Карпенко в центральной части Западно-Сибирской равнины (северный район Новосибирской области) отмечает у *N. fodiens* нематоду *H. polygyrus* (Карпенко, 1998а). Поскольку *H. polygyrus* является специфичным паразитом грызунов, находка этого вида у бурозубок вызывает сомнение. Необходимы дополнительные исследования для подтверждения или опровержения этого факта.

Особый интерес представляют нематоды рода *Longistriata*, широко распространённые в Палеарктике. Однако систематика этого рода до сих пор не устоялась и это наименее изученная группа паразитов. Определение этих круглых червей осложняется из-за их большого морфологического сходства, а также перекрывания многих метрических признаков. По данным гельминтологических исследований европейских паразитологов у бурозубок регистрируют пять видов нематод рода *Longistriata*: *L. depressa*; *L. pseudodidas*; *L. trus* Thomas, 1953; *L. didas* Thomas, 1953; *L. codrus* Thomas, 1953 (Thomas, 1953; Vaucher, Durette-Desset, 1973; Genov, 1984; Аниканова и др., 2005; Binkienė, 2006; Аниканова и др., 2008; Шейкина, Жигилева, 2018). На территории России отмечен также вид *L. paradoxi* Shaldybin, 1964 (Кириллова, Кириллов, 2017). Однако по современным данным *L. codrus* сведен в синоним *L. depressa* и вид *L. paradoxi* идентичен *L. pseudodidas* (Vaucher, Durette-

Desset,1973; Genov, 1984). Таким образом, у бурозубок Европы и России паразитируют четыре вида лонгистриат.

1.2.3 Класс Trematoda (Сосальщики) и Acanthocephala (Скребни)

Тело трематод землероек листовидной формы, сплющенное в дорзо-вентральном направлении. Основными диагностическими признаками сосальщиков являются: формы, размеры и расположение друг относительно друга ротовой и брюшной присосок, размеры фаринкса, пищевода, длина ветвей кишечника, размеры и расположение яичника, семенников, желточников и половых отверстий.

Трематоды сорицид характеризуются разнообразными жизненными циклами с чередованием двух или трех поколений (мирацидий, спороциста или редия, церкария, метацеркария, марита), а также чередованием хозяев (первый и второй промежуточный, дефинитивный). Почти все сосальщики мелких млекопитающих являются редкими видами, зараженность которыми обычно составляет менее 5%. Это можно объяснить низкой численностью и незначительной долей в питании моллюсков – промежуточных хозяев трематод. Сосальщики мелких млекопитающих локализуются в пищеварительном тракте – пищеводе, желудке, кишечнике, желчных протоках и печени.

У землероек на территории Сибири отмечено 13 видов сосальщиков, относящихся к двум отрядам (Карпенко, 1998а; Карпенко, 1998б; Москвитина и др., 1998; Жигилева, 2011). 12 видов трематод находятся на стадии мариты, один вид – на личиночной стадии.

Отряд Diplostomida:

1) *Brachylaima fulvum* Dujardin, 1843;
2) *Pseudoleucochloridium soricis* (Soltys, 1952);

Отряд Plagiorchiida:

3) *Neoglyphe sobolevi* (Shaldybin, 1953);
4) *Neoglyphe locellus* (Kossack, 1910);

5) *Notocotylus noyeri* Joyeux, 1922;

6) *Echinoparyphium aconiatum* Dietz, 1909;

7) *Rubenstrema exasperatum* (Rudolphi, 1819);

8) *Rubenstrema opisthovitellinus* (Soltys, 1954);

9) Metorchis bilis (Braun, 1790) Odening, 1962;

10) *Plagiorchis elegans* (Rudolphi, 1802) Braun, 1902;

11) *Alaria alata* (Goeze, 1782) Krause, 1914 (msc).;

12) *Skrjabinophyetus soricis* Jourdane, 1973;

13) *Skrjabinophyetus neomydis* Dimitrova & Genov, 1967.

Для 8 паразитов насекомоядные млекопитающие являются облигатными хозяевами: *B. fulvum, P. soricis, N. sobolevi, N. locellus, R. exasperatum, R. opisthovitellinus, S. soricis, S. neomydis*. Эти трематоды – специфичные паразиты насекомоядных. Для остальных сосальщиков землеройки являются факультативными или резервуарными хозяевами.

M. bilis – возбудитель меторхоза хищных млекопитающих. Промежуточными хозяевами этой трематоды являются пресноводные моллюски *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758) и *B. transsilvanica* (Bielz, 1853), а дополнительными – карповые и вьюновые рыбы (Филимонова, 1997; Судариков и др., 2002). Для *M. bilis* обыкновенная кутора служит факультативным хозяином и, вероятнее всего, заражение *N. fodiens* трематодой происходит при поедании дополнительного хозяина.

С. В. Карпенко обнаружил у *S. araneus* трематоду *N. noyeri* (Карпенко, 1998а), широко распространенного специфичного паразита грызунов. Промежуточными хозяевами выступают моллюски планорбиды: *Bathyomphalus contortus* (Linnaeus, 1758), *Anisus leucostoma* (Millet, 1813), *A. vortex* (Linnaeus, 1758), *Gyraulus rossmaessleri* (Auerswald, 1852) (Филимонова, 1985; Чечулин, 1988; Мажейка, 1990).

E. aconiatum – широко распространенная трематода гусеобразных, также отмеченная у других птиц и млекопитающих. Промежуточные хозяева – гастроподы *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) и *Stagnicola palustris*

(O.F.Müller, 1774). Метацеркарии развиваются в этих же видах моллюсков, а также в некоторых видах двустворчатых моллюсков, пиявках, стрекозах и личинах земноводных. С. В. Карпенко обнаружил *E. aconiatum* у *S. araneus* и *N. fodiens* (Карпенко, 1998а).

P. elegans – широко распространенная трематода позвоночных животных разных классов. Промежуточными хозяевами *P. elegans* являются *L. stagnalis*, *Peregriana peregra* (O.F.Müller, 1774), дополнительными – имаго и личинки водных или околоводных насекомых.

Из личиночных форм трематод у землеройковых зарегистрирована только мезоцеркария *A. alata*, имеющая важное эпизоотологическое значение, так как вызывает аляриоз пушных зверей. Промежуточные хозяева этого паразита – брюхоногие моллюски *Planorbis planorbis* (Linnaeus, 1758), *A. vortex*, *A. septemgyratus* (Rossmässler, 1835), дополнительные – земноводные. К резервуарным хозяевам первого порядка относят насекомоядных, грызунов, рептилий; второго порядка – кошачьи, куньи, совы, дневные хищные, чайковые птицы и другие. Заражение *A. alata* землеройковых, вероятнее всего, происходит через дополнительных хозяев.

На территории Сибири отмечено два вида трематод рода *Rubenstrema* Dollfus, 1949 – *R. exasperatum* и *R. opisthovitellinus*. Однако С. В. Карпенко, изучив морфологию разновозрастных экземпляров трематод этого рода, утверждает, что на исследуемой территории паразитирует только *R. exasperatum*, а трематоды, определенные как *R. opisthovitellinus*, являются морфологической модификацией *R. exasperatum* (Карпенко, 1998в).

Помимо сосальщиков, круглых и ленточных червей у землероек регистрируются скребни, которые являются очень редкими паразитами землероек и встречаются у них только на личиночной стадии. Акантоцефалы – раздельнополые животные. Основными диагностическими признакам являются: форма и размеры хоботка и шейки, количество крючьев и их расположение на хоботке (квинкунциальное – видны продольные и

поперечные ряды; спиралевидное – видны поперечные и спиральные ряды), расположение семенников и цементных желез.

У представителей насекомоядных на территории России регистрируют три вида акантоцефал – *Sphaerirostris picae* (Rudolphi, 1819), *Moniliformis moniliformis* (Bremser, 1811) и *Centrorhynchus aluconis* (Müller, 1780) (Кириллова, Кириллов, 2007; Кутаева, Жигилева, 2009; Жигилева, 2011; Кириллова, Кириллов, 2017).

Скребень *S. picae* является одним из самых широко распространенных паразитов птиц. Личинка *S. picae* впервые отмечена у *S. araneus* на территории северных районов Тюменской области (Кутаева, Жигилева, 2009).

Личинки *M. moniliformis* и *C. aluconis* зарегистрированы на территории Самарской области у *Crocidura suaveolens* Pall., 1811, *S. araneus* и *S. minutus*. Землеройки для *M. moniliformis* являются транзитными хозяевами, а для *C. aluconis* резервуарными, они участвуют в передаче этих скребней окончательным хозяевам – хищным млекопитающим и птицам.

Заражение землероек этими видами скребней происходит при употреблении в пищу насекомых.

Таким образом, по литературным данным на территории юга Западной Сибири отмечено 9 видов трех родов насекомоядных млекопитающих: *Sorex*, *Neomys*, *Crocidura*, у которых паразитируют представители четырех классов паразитических червей – цестод (около 30 видов), нематод (10), трематод (13) и скребней (3).

2 Материалы и методы исследований

2.1 Характеристика района исследований

Лесной пояс северо-восточной части Алтая начинается с высоты 300–400 м и простирается до высоты около 1700 м, занимая все склоны низких и высоких хребтов (Модина, 1997). Характерно преобладание таежного низкогорного и среднегорного рельефа (Севастьянов, 1998).

Черневая тайга широко представлена на большей части низкогорного пояса. Главными лесообразующими породами являются пихта сибирская, ель, сосна обыкновенная, осина с примесью березы бородавчатой и кедра сибирского. Подлесок представлен кустарниками: рябина, калина, черемуха и др. Травянистый покров – грубостебельное высокотравье. С высоты 700–1000 м черневая тайга постепенно сменяется темнохвойной тайгой (пихтово-кедровые, пихтовые леса) (Модина, 1997).

Климат резко континентальный. Температура воздуха характеризуется внутрисуточной и внутримесячной изменчивостью, а также вертикальной неустойчивостью (Селегей и др., 2001). Средняя температура января на побережье Телецкого озера около –9 °С, средний максимум –5 – 6 °С, средний минимум –12 – 13 °С (Модина, 1997). На температуру воздуха зимой также оказывают влияние феновые ветры (Селегей и др., 2001). Весной образуются лавины из-за мощного снегового покрова на склонах. Высокая влажность способствует распространению темнохвойной тайги (Суслов, 1947). Самым теплым месяцем лета является июль – средняя температура около 18 °С (Модина, 1997), максимальная достигает 36–38 °С (Севастьянов, 1998). Годовое количество осадков от 800 до 1000 мм (Модина, 1997).

Преобладающий тип почв – светло-серые подзолистого типа, а также болотные почвы, которые формируются в результате влияния грунтовых вод (Суслов, 1947).

Город Березовский находится на территории Кемеровской области в северо-восточной части Кузнецкой котловины.

Рельеф холмистый, преобладающие высоты 200–300 м. Леса, расположенные на этой территории, относятся к зоне низкогорных лесов и представлены черневой тайгой. Главными лесообразующими породами являются пихта сибирская, кедр сибирский с примесью ели, березы и осины. Подлесок состоит из подроста основных пород.

Гидрографическая сеть представлена не крупными реками, малыми родниками и источниками. Все реки имеют смешанный тип питания. Летом вода поступает в виде дождей, весной – от таяния снега и имеет важное значение подземное питание. Барзас является самой крупной рекой города.

Климат резко-континентальный с продолжительной суровой зимой и коротким тёплым летом. Среднегодовое количество осадков 505 мм. Максимальное количество осадков выпадает летом и составляет 330 мм (Территория, природные условия и население [Электронный ресурс] // Кемеровская область, Администрация Берёзовского городского округа официальный сайт, 2004. URL: http://berez.org/gorod/ter/). Снежный покров распределяется равномерно. Запас влаги в снежном покрове составляет 50 % от общегодовых осадков, а иногда и выше.

Зима холодная с частыми метелями (до 40 дней за сезон). Средняя температура зимой –12 –18 °С днем, ночью –19 – 26 °С. Весна короткая с неустойчивой погодой. Лето тёплое и дождливое. Средняя температура 18,6 °С в июле.

Почвы подзолистые, по механическому составу наибольшее распространение получили глинистые, суглинистые, супесчаные почвы.

Город Новосибирск расположен в юго-восточной части Западно-Сибирской равнины. Рельеф равнинный с небольшими колебаниями абсолютных высот. Долина р. Оби разделяет Новосибирск на две зоны: правобережье – зона смешанных лесов и левобережье – зона лесостепи.

Гидрографическая сеть представлена крупной рекой Обь с широкой долиной, р. Иня и другими мелкими притоками Оби, а также Новосибирским водохранилищем.

Климат континентальный. Самый теплый месяц лета – июль со средней температурой воздуха 19,4 °С. Летом наблюдается повышенное количество осадков, составляющих примерно 40 % от годового количества (443 мм). Средняя температура осени равна 6,2 °С, осадки составляют 18,1 % от годового количества. Продолжительность осени составляет в среднем 77 дней. Зима холодная, продолжительная, с устойчивым снежным покровом и повышенной средней скоростью ветра (3,2–3,8 м/с). Наибольшая средняя относительная влажность составляет 88–82 %. В январе средняя температура воздуха колеблется от –15 до –20 °С. Весна характеризуется разрушением устойчивого снежного покрова и неустойчивостью погоды. Средняя температура 6,8 °С. Осадки составляют 13,8 % от годового их количества (Лучицкая и др., 2014).

Почвы Новосибирской области разнообразны и их расположение очень мозаично.

Томская область находится в юго-восточной части Западно-Сибирской равнины. Рельеф отличается исключительной равнинностью. В рельефе области можно выделить ряд гипсометрических уровней. Река Обь делит область на относительно возвышенную (до 193 м) правобережную часть и пониженную левобережную.

На территории Томской области развита густая речная сеть, много озёр, заболоченность области около 30 %. Главной водной артерией области является р. Обь.

Тайга образована в основном хвойными породами – сосной сибирской, сибирским кедром, елью и пихтой с примесью мелколиственных и светлохвойных пород – доминируют береза и осина (Земцов, 1988).

Климат континентальный с коротким и тёплым летом, продолжительной зимой с морозами и устойчивым снежным покровом. Годовое количество осадков по территории области изменяется в среднем от 400 до 570 мм. Средняя годовая температура воздуха на территории области отрицательна и изменяется от –0,6 °С на юге до –3 °С на северо-востоке области. Летом

температурный режим более устойчив, выпадает наибольшее количество осадков. Зимой наблюдается наибольшая междусуточная изменчивость температуры воздуха. Среднегодовая скорость ветра больше 4 м/с наблюдается в долине рек Обь и Томь, меньше 3 м/с на западе и северо-востоке области (Земцов, 1988).

Почвы Томской области разнообразны, выделяют несколько основных типов – подзолистые, болотно-подзолистые, черноземы, серые лесные и пойменные почвы (Земцов, 1988).

2.2 Материалы

Изучение гельминтофауны землероек проводились в окрестностях Телецкого научно-производственного филиала Института систематики и экологии животных СО РАН (Республика Алтай, Турочакский район, п. Артыбаш, N 51°47'37.5", E 87°18'11.3") в июле-августе 2008–2012 гг., 2015–2017 гг. (материалы предоставлены к.б.н., с.н.с ИСиЭЖ С.А. Корниенко), в 2018 г.; в 2018 и 2020 гг. в окрестностях г. Новосибирска (Новосибирская область, 54°58'31.5"N, 83°12'50.8"E), в 2019–2020 гг. в окрестностях г. Березовского (Кемеровская область, N 55°41'23.7", E 86°15'53.4"), в июле 2021 г. в окрестностях с. Киреевск (Томская область, Кожевниковский район, 56°24'16.2"N, 84°04'37.2"E) (Рисунок 1).

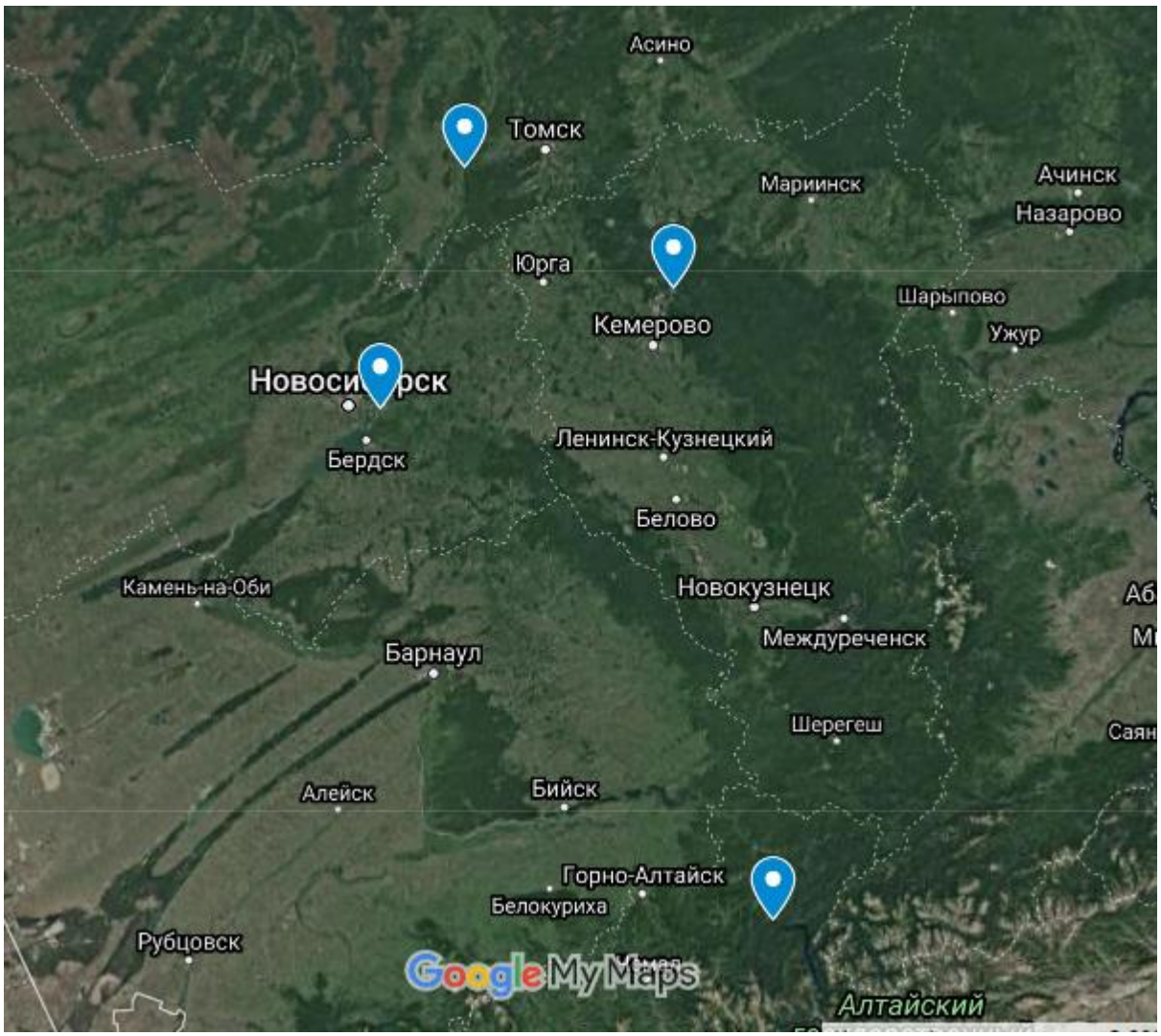


Рисунок 1 – Места сбора гельминтологического материала

Всего за период исследований гельминтологическому вскрытию подвергнуто 711 экземпляров землероек (Таблица 1).

Таблица 1 – Количество исследованных землероек в разные годы исследований (экз.)

Место	Вид / Год	*Sorex araneus*	*Sorex caecutiens*	*Sorex isodon*	*Sorex minutus*	*Sorex tundrensis*	*Crocidura sibirica*	*Neomys fodiens*
С. Артыбаш	2008	33	10	7	0	0	1	0
	2009	52	17	11	17	0	0	1
	2010	62	39	39	0	0	2	7
	2011	16	9	7	7	0	3	0
	2012	45	10	21	8	0	0	0
	2015	27	0	7	11	6	0	3
	2016	51	9	20	5	4	0	1

Окончание таблицы 1

Место	Вид / Год	*Sorex araneus*	*Sorex caecutiens*	*Sorex isodon*	*Sorex minutus*	*Sorex tundrensis*	*Crocidura sibirica*	*Neomys fodiens*
С. Артыбаш	2017	58	4	6	3	0	0	0
	2018	14	3	2	2	0	1	0
Г. Березовский	2019	13	0	3	1	0	0	1
	2020	12	0	1	2	0	0	1
Г. Новосибирск	2018	3	0	0	0	0	0	1
	2020	10	0	0	1	0	0	0
С. Киреевск	2021	0	0	0	1	0	0	0

Для проведения молекулярно-генетических исследований использованы образцы цепней рода *Neoskrjabinolepis* из разных точек изучения (Рисунок 2).

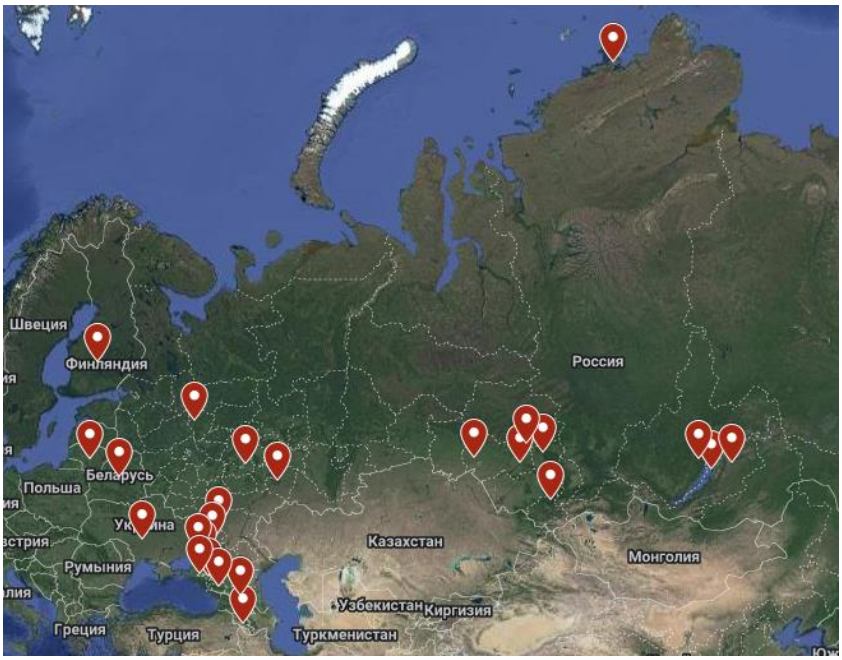


Рисунок 2 – Места сбора материала для молекулярно-генетических исследований

В результате амплификации получено 105 нуклеотидных последовательностей длиной в 680 п.н. для гена ND1 митохондриальной ДНК и 31 нуклеотидная последовательность длиной в 1027–1065 п.н. для фрагмента гена 28S ядерной ДНК (Таблица 2).

Таблица 2 – Данные о последовательностях, используемых в генетическом анализе

Вид цестод	Место	Хозяин	Количество образцов (NAD1)	Количество образцов (28S)
N. schaldybini	Армения	*S. volnucini*	2	-
		S. satunini	3	-
	Вешенская	*S. araneus*	4	-
	Борок	*S. araneus*	1	-
	Белоруссия	*S. araneus*	2	-
	Белая Калитва	*S. araneus*	5	1
	Кемерово	*S. araneus*	1	-
		S. minutus	1	-
	Финляндия	*S. araneus*	1	1
	Новосибирск	*S. araneus*	2	-
		Sorex sp.	1	-
	Украина	*Sorex* sp.	1	-
	Мордовия	*S. araneus*	2	-
	Литва	*Sorex* sp.	1	1
	Алтай	*S. araneus*	6	5
		S. isodon	3	-
		S. caecutiens	2	-
		Sorex sp.	1	2
	Осетия	*S. volnucini*	1	-
		S. satunini	4	-
	Ст. Кущевская	*S. satunini*	2	-
		S. volnucini	2	1
	Адыгея	*S. raddei*	3	3
	Карачаево-Черкессия	*S. satunini*	1	-
		S. raddei	3	-
N. merkushevae	Белая Калитва	*S. minutus*	3	-
	Таганрог	*S. minutus*	4	-
		S. araneus	1	-
	Томск	*S. minutus*	2	-
	Алтай	*S. minutus*	2	-
	Жигулевский заповедник	*S. minutus*	1	-
	Новосибирск	*Sorex* sp.	2	-
	Армения	*S. volnucini*	2	-
	Краснодар	*S. minutus*	1	-
	Карачаево-Черкессия	*S. volnucini*	1	-
		S. raddei	1	1
	Ст. Кущевская	*S. volnucini*	3	5
	Адыгея	*S. volnucini*	2	2
N. longicirrosa	Давша	*S. minutus*	1	-
		S. caecutiens	2	-
	Байкалоленски й заповедник	*Sorex* sp.	2	-
N. corticirrosa	Алтай	*S. caecutiens*	8	4

Окончание таблицы 2

Вид цестод	Место	Хозяин	Количество образцов (NAD1)	Количество образцов (28S)
N. corticirrosa	Алтай	*S. tundrensis*	1	-
		S. caecutiens	8	4
		S. tundrensis	1	-
	Давша	*Sorex* sp.	1	-
	Бурятия	*S. araneus*	2	-
	Байкалоленски й заповедник	*Sorex* sp.	2	-
	Якутия	*Sorex* sp.		2
	Таймыр	*Sorex* sp.	1	-
N. singularis	Жигулевский заповедник	*S. araneus*	1	-
	Кемерово	*S. isodon*	1	-
	Литва	*Sorex* sp.	1	1
	Алтай	*S. araneus*	2	2

2.3 Методы исследования

Полевые методы.

На сегодняшний день в экологии для учета численности мелких млекопитающих используют методы относительных учетов ловушко-линиями и канавками (Аниканова и др., 2007; Шефтель, 2018).

Ловушко-линии.

Отловы животных проводятся с помощью трапиковых живоловушек Щипанова (Щипанов, 1987). Они расставляются в одну линию друг за другом через 6–7 шагов (Рисунок 3). Для приманки используются кубики черного хлеба или овсяные хлопья с добавлением нерафинированного подсолнечного масла. Зверек наступает на трапик и попадается в ловушку. Линии проверяются утром один раз в сутки. Продолжительность ее работы составляет 1–3дня.

Рисунок 3 – Трапиковые живоловушки Щипанова (фото автора)

Ловчие канавки.

Это траншея, в которую вкопаны металлические конусы или цилиндры вровень с землей (Шефтель, 2018). Зверек, передвигаясь вдоль укрытия, попадает на канавку и падает в цилиндр (Рисунок 4). Длина канавки составляет 50 м, глубина и ширина около 15–20 см. Вкапывают в землю пять конусов (цилиндров) высотой 50 см и верхним диаметром 30 см.

Рисунок 4 – Ловчие канавки (фото автора)

Относительную численность млекопитающих пересчитывают на 100 ловушко-суток (количество зверьков, которые попались за сутки в 100 ловушек):

$$N = \frac{n*100}{t*l}, \quad (1)$$

где n – число пойманных животных;

t – количество отработанных суток;

l – количество ловушек.

Лабораторные методы.

Первичная обработка. Измеряют длину тела зверьков (номер L) – от кончика морды до переднего края анального отверстия, длину хвоста (L_c) – от переднего края анального отверстия до конца хвоста без концевых волос. Делают промеры штанген-циркулем длины стопы (без когтей) (L_p) и длины уха (L_a) (Рисунок 5).

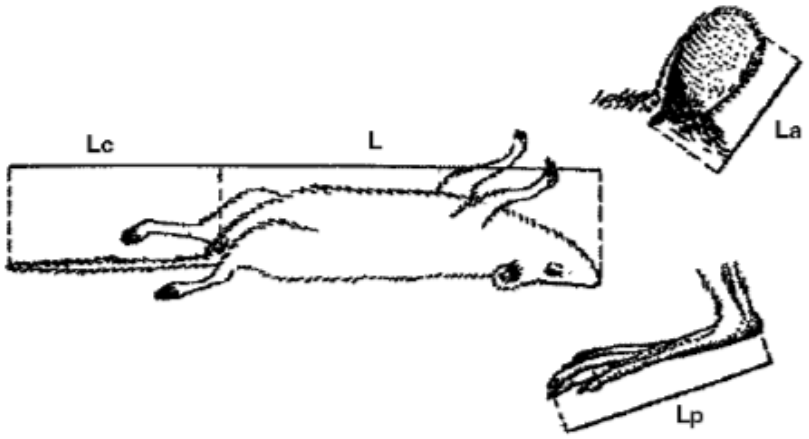


Рисунок 5 – Основные промеры мелких млекопитающих (по Аникановой и др., 2007)

Примечание – L – длина тела, L_c – длина хвоста, L_a – длина уха, L_p – длина стопы.

Перед видовым определением бурозубок уточняется возраст исследуемого животного. Молодые зверьки достаточно надежно определяются по морфологии верхних промежуточных зубов, по соотношению размеров частей тела, а также по особенностям строения нижней челюсти и черепа (Зайцев, 2014). Однако использование одонтологических признаков диагностики для взрослых (перезимовавших) бурозубок непригодно, так как у них в значительной мере стираются зубы. Для определения в этом случае у самцов используются признаки строения головки пениса. В работе использовался определители Б. С. Юдина (1971, 1989).

Методика гельминтологического вскрытия.

Для оценки зараженности мелких млекопитающих, мы ограничивались вскрытием только кишечника, в котором локализуются наиболее интересные для наших исследований паразиты.

В тушку зверька с брюшной стороны вводят конец ножниц в кожу вокруг анального отверстия и осторожно делают разрез брюшной стенки тела и грудной клетки по средней линии. Следует соблюдать осторожность, чтобы не повредить ЖКТ – это может привести к попаданию содержимого кишечника (и, возможно, гельминтов) в полость тела (Tkach et al., 2019).

Вынимают кишечник, оставив при нем брыжейку (Ивашкин и др., 1971). Их помещают в чашку Петри с небольшим количеством воды или физраствора, разрезают брыжейки, растягивают кишечник и вскрывают по всей длине. Необходимо сделать разрез по стороне, противоположной прикреплению брыжейки. Важно сильно не сдавливать ЖКТ пинцетом и делать разрез медленно, чтобы лезвие ножниц прилегало к стенке кишки, не повреждая паразитов (Tkach et al., 2019). Содержимое кишечника прополаскивают в воде или в физрастворе и исследуют методом последовательных промываний. Со слизистой аккуратно делают глубокий соскоб и просматривают компрессорно. В чашке небольшими порциями просматривается смыв, выбирая крупных червей препаровальной иглой, а мелких – глазной пипеткой.

Цестод выдерживают в воде или физиологическом растворе некоторое время, чтобы их мускулатура расслабилась и червь перешел в вытянутое состояние. Цестод фиксируют и сохраняют в 70–80%-ном спирте, обязательно этикетируя материал.

Окраска гельминтов и приготовление препаратов.

Приготовленные (тотальные) препараты гельминтов используют для определения видовой принадлежности и изучения их морфологии. Изготовление препаратов производят под бинокулярной лупой.

Часто для окрашивания в гельминтологической практике используют гематоксилин Эрлиха. Окисляясь и превращаясь в гематеин, гематоксилин приобретает свойства красителя в течение 2–3 недель. Цестоды приобретают интенсивно-малиновый цвет. Паразитов промывают в воде, смывая излишки краски, и помещают в раствор железоаммонийных квасцов, что приведет к дифференцировке объектов (четко вырисовываются органы и протоки). Паразиты обезвоживаются в спирте возрастающей крепости: 70, 96%. Далее червей просветляют в гвоздичном масле, затем располагают на предметном стекле и заключают в канадский бальзам, покрывая покровным стеклом.

Этикетирование препаратов.

На одном из концов предметного стекла необходимо записать латинское название животного, место и дату вскрытия. На противоположном конце записывается латинское название паразита и фамилию определявшего. Необходимо хранить постоянные препараты в горизонтальном положении в специальных папках или шкафах.

Статистическая обработка материала

Материал обработан с помощью обычных статистических методов (Плохинский, 1970; Федоров, 1986). В целях определения меры репрезентативности данных мы использовали следующие показатели: экстенсивность инвазии (ЭИ, %) и ее ошибку (m), индекс обилия (ИО, экз.) и интенсивность инвазии (ИИ, экз.).

Экстенсивность инвазии:

$$P = \frac{\mathrm{Np}}{\mathrm{n}} \times 100\%, \qquad (2)$$

где Np – число зараженных хозяев;

n – общее число хозяев.

Ошибка (m) для экстенсивности инвазии выражается формулой:

$$P = \frac{\mathrm{Np}}{\mathrm{n}} \times 100\%, \quad (3)$$

где P – экстенсивность инвазии.

Интенсивность инвазии:

$$\text{ИИ} = \frac{\mathrm{Par}}{\mathrm{Np}}, \quad (4)$$

где Par – число обнаруженных гельминтов у Np зараженных хозяев этим паразитом.

Индекс обилия:

$$\text{ИО} = \frac{\mathrm{Par}}{\mathrm{n}}, \quad (5)$$

где Par – число обнаруженных гельминтов у n обследованных животных.

Молекулярно-генетические методы.

Для каждой экстракции ДНК использовали одного червя после предварительной морфологической идентификации. Каждому образцу соответствует морфологический ваучер. Общую геномную ДНК экстрагировали с помощью 5% раствора Chelex 100 resin (BioRad). Для амплификации ядерной и митохондриальной ДНК использовали готовую реакционную смесь БиоМастер HS-Taq ПЦР-Color (2×) «Биолабмикс» (1-2 мкл экстракта ДНК в 25 мкл реакционной смеси). Амплификацию проводили в программируемом термостате М111 с использованием праймеров 28S-5' (5'-TACCCGCTGAACTTAAGCATAT-3'), and 28S-3' (5'-CTCCTTGGTCCGTGTTTCAAGAC-3') (Zehnder, Mariaux, 1999); LSU5f (5'-TAGGTCGACCCGCTGAAYTTYAGCA-3') (Littlewood et al., 2000), XZ-1f (5'-ACCCGCTGAATTTAAGCATAT-3') (Waeschenbach et al., 2007) and 1500r (5'-GCTATCCTGAGGGAAACTTCG-3') (Littlewood et al., 2008). Амплификацию фрагмента гена ND1 проводили с помощью двух внешних дегенеративных

праймеров: прямого nad1f (5′-GGNTATTSTCAR TNTCGTAAGGG-3′) и обратного trnNR (5′-TTCYTGAAGTTAACAGCATCA-3′) (Littlewood et al., 2008; Binkienė et al., 2015).

Продукты реакции амплификации разделяли электрофорезом в 1.0% агарозном геле в 1× TAE буфере, окрашенном бромистым этидием, после чего проводили фотодокументирование. В качестве маркера длины фрагментов ДНК использовали 1–2 kb ДНК ladder. Полученные ПЦР продукты гена очищали с помощью набора реактивов «Биосилика» и секвенировали с использованием исходных праймеров ПЦР в компании «Синтол» (Секвенирование и фрагментный анализ ДНК [Электронный ресурс] // Синтол, Научно-производственная компания, 2022. URL: http://www.syntol.ru/). Затем нуклеотидные последовательности выравнивали с помощью алгоритма ClustalW и редактировали в программе BioEdit v.7 (Hall, 1999). Для сравнения использованы нуклеотидные последовательности из GenBank (Nucleotide Database [Электронный ресурс] // National Center for Biotechnology Information, U.S. National Library of Medicine. URL: https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/?term=Neoskrjabinolepis).

3 Гельминты землероек таежной зоны юга Западной Сибири

3.1 Видовой состав и численность землероек юга Западной Сибири

Сообщество насекомоядных млекопитающих в исследуемых биотопах представляют 6 видов животных (Таблица 3). Самым многочисленным (фоновым) видом в изучаемых биотопах за весь период исследований является обыкновенная бурозубка (Таблица 1, 3).

Таблица 3 – Численность бурозубок в прителецкой черневой тайге за 2008–2011 гг. исследований (экз./100 ц.-с.)

Вид	Год			
	2008	2009	2010	2011
S. araneus	25	24,4	38,3	8,7
S. caecutiens	7,6	7,9	24	4,9
S. isodon	5,3	5,1	24	3,8
S. minutus	0	7,9	0	3,8
N. fodiens	0	0,5	4,3	0
C. sibirica	0,8	0	1,2	1,6

Но численность *S. araneus* подвержена значительным колебаниям, о чем свидетельствует подъем до 38,3 экземпляров на 100 ц.-с. в 2010 г. и затем резкое снижение в 2011 г. до 8,7экз. на 100 ц.-с. Встречаемость средней и равнозубой бурозубок в несколько раз меньше, хотя отмечается общая тенденция динамики численности зверьков.

Малая бурозубка отличается не только одним из самых низких значений численности в изучаемом сообществе животных, но и ее существенными колебаниями. В отдельные годы, например, в 2008 и 2010, она отсутствует в отловах, а в 2009 г. она субдоминировала в сообществе наряду со средней и равнозубой бурозубками. Обыкновенная кутора и белозубка сибирская в разные годы исследований демонстрируют самые низкие показатели численности.

Все выше сказанное позволяет сделать вывод, что *S. araneus* выполняет основную роль в сохранении обилия гельминтов в экосистемах.

3.2 Видовой список гельминтов землероек юга Западной Сибири

На территории Западной Сибири в землеройках нами обнаружены паразитические черви четырех классов – Cestoda, Nematoda, Trematoda и Acanthocephala.

3.2.1 Цестодофауна землероек юга Западной Сибири

В землеройках юга Западной Сибири зарегистрировано 29 видов цестод двух сем. Hymenolepididae и Dilepididae:

Семейство Hymenolepididae

1) *Ditestolepis diaphana* (Cholodkowsky, 1906) Soltys, 1952
2) *Ecrinolepis collaris* (Karpenko, 1984) Gulyaev, 1991
3) *Lineolepis scutigera* (Dujardin 1845) Karpenko, 1985
4) *Mathevolepis petrotschenkoi* Spassky, 1948
5) *M. skrjabini* (Sadovskaja, 1965) Gulyaev et Karpenko, 1998*
6) *Neomylepis magnirostellata* (Baer, 1931) (Tkach 1998)
7) *Neoskrjabinolepis corticirrosa* Kornienko, Gulyaev et Melnikova, 2007*
8) *N. longicirrosa* Kornienko, Gulyaev et Melnikova, 2006
9) *N. merkushevae* Kornienko et Binkienė, 2008
10) *N. pilosa* Kornienko, Gulyaev et Melnikova, 2006*
11) *N. schaldybini* Spassky, 1947
12) *N. singularis* (Cholodkowsky, 1912) Spassky, 1947
13) *Novobrachylepis gulyaevi* Özdikmen, 2010*
14) *Pseudobothrialepis mathevossianae* Schaldybin, 1964*
15) *Skrjabinacanthus diplocoronatus* Spassky et Morosov, 1959
16) *Soricinia infirma* (Zarnowski, 1955) Vaucher, 1994*
17) *S. quarta* Karpenko, 1983*
18) *Spasskylepis ovaluteri* (Schaldybin, 1964)*

19) *Staphylocystis brusatae* (Vaucher, 1971)

20) *S. furcata* (Stieda, 1962) Spassky, 1950

21) *S. sibirica* (Morosov, 1957) Spassky et Andrejko, 1970

22) *Staphylocystoides borealis* Zarnowsky, 1954

23) *S. stefanskii* (Zarnowsky, 1954) Czaplinsky et Vaucher, 1994*

24) *Urocystis prolifer* Villot, 1880

Семейство Dilepididae

25) *Dilepis undula* (larva) (Schrank, 1788) Weinland, 1858**

26) *Hepatocestus hepaticus* (Baer, 1932) Bona, 1994**

27) *Monocercus arionis* (Siebold, 1850) Villot, 1882

28) *M. baicalensis* (Eltyshev, 1971) Gulyaev, Kornienko, 1998*

29) *Policercus* sp.

* – виды, встречающиеся только в прителецкой тайге.

** – виды, встречающиеся только в кузнецкой тайге.

У землероек прителецкой тайги обнаружено 27 видов цепней, из которых 24 вида относятся к сем. Hymenolepididae и 3 вида к сем. Dilepididae (Приложение А, Таблица А.1; Приложение Б, Таблица Б.1; Приложение В, Таблица В.1; Приложение Г, Таблица Г.1–2). В землеройках, исследованных с территории Кузнецкого горно-таежного округа, зарегистрировано 14 видов ленточных червей – 10 видов из сем. Hymenolepididae и 4 вида из сем. Dilepididae. В окрестностях Новосибирска отмечено 9 видов цепней, один из которых относится к сем. Dilepididae, а в окрестностях с. Киреевск обнаружено 4 вида цестод сем. Hymenolepididae.

Важно отметить, что в прителецкой тайге у обыкновенной бурозубки на протяжении всего периода исследований встречаются 8 из 24 зарегистрированных видов цестод: *D. diaphana, E. collaris, L. scutigera, M. arionis, M. petrotschenkoi, N. schaldybini, S. furcata* и *U. prolifer*. На территории Кузнецкого горно-таежного округа у *S. araneus* на фоне снижения на треть (с 24 до 13 видов) видового разнообразия цестод ежегодно встречаются те же виды цепней, кроме *U. prolifer*, что и у прителецких

зверьков. У *S. araneus,* исследованных в окрестностях г. Новосибирска – на протяжении двух лет изучения встречается 3 вида из 7 зарегистрированных: *L. scutigera, M. arionis, N. schaldybini.*

У малой бурозубки в прителецкой тайге зарегистрировано 12 видов цепней, причем только *D. diaphana* отмечена на протяжении всего периода наблюдений. В окрестностях г. Новосибирск зарегистрирован только один вид – *N. corticirrosa.* В кузнецкой тайге у *S. minutus* обнаружено два вида – *D. diaphana* и *N. schaldybini,* а в окрестностях с. Киреевск – 4 вида: *D. diaphana, E. collaris, N. merkushevae* и *S. furcata.* У средней бурозубки в прителецкой тайге встречается 18 видов цестод, пять из которых обнаружены во все годы изучения: *D. diaphana, E. collaris, N. schaldybini, S. furcata* и *U. prolifer*.

В прителецкой тайге у *S. tundrensis* обнаружено 7 видов цепней, из которых *D. diaphana, S. furcata, U. prolifer* и *M. petrotschenkoi* зарегистрированы на протяжении двух лет. У равнозубой бурозубки зарегистрирован 21 вид цестод, причем четыре из них были найдены во все годы исследований: *D. diaphana, E. collaris, N. schaldybini* и *S. furcata.* У кузнецких *S. isodon* отмечено 10 видов, три из которых встречаются каждый год: *E. collaris, N. schaldybini* и *M. petrotschenkoi.*

Анализ распределения цестод в сообществе землероек исследуемой территории выявил существенные колебания в количестве обнаруженных видов гельминтов в разные годы у одного и того же вида насекомоядных млекопитающих (Рисунок 6).

У обыкновенной бурозубки прителецкой тайги в разные годы исследований регистрировалось от 8 до 18 видов цестод. У равнозубой встречается от 5 до 17 видов, у средней – от 9 до 18, у малой – от 3 до 7, у тундряной – от 5 до 6 видов цепней. Наименьшее количество видов зарегистрировано у сибирской белозубки и куторы – по одному–два виду цестод соответственно.

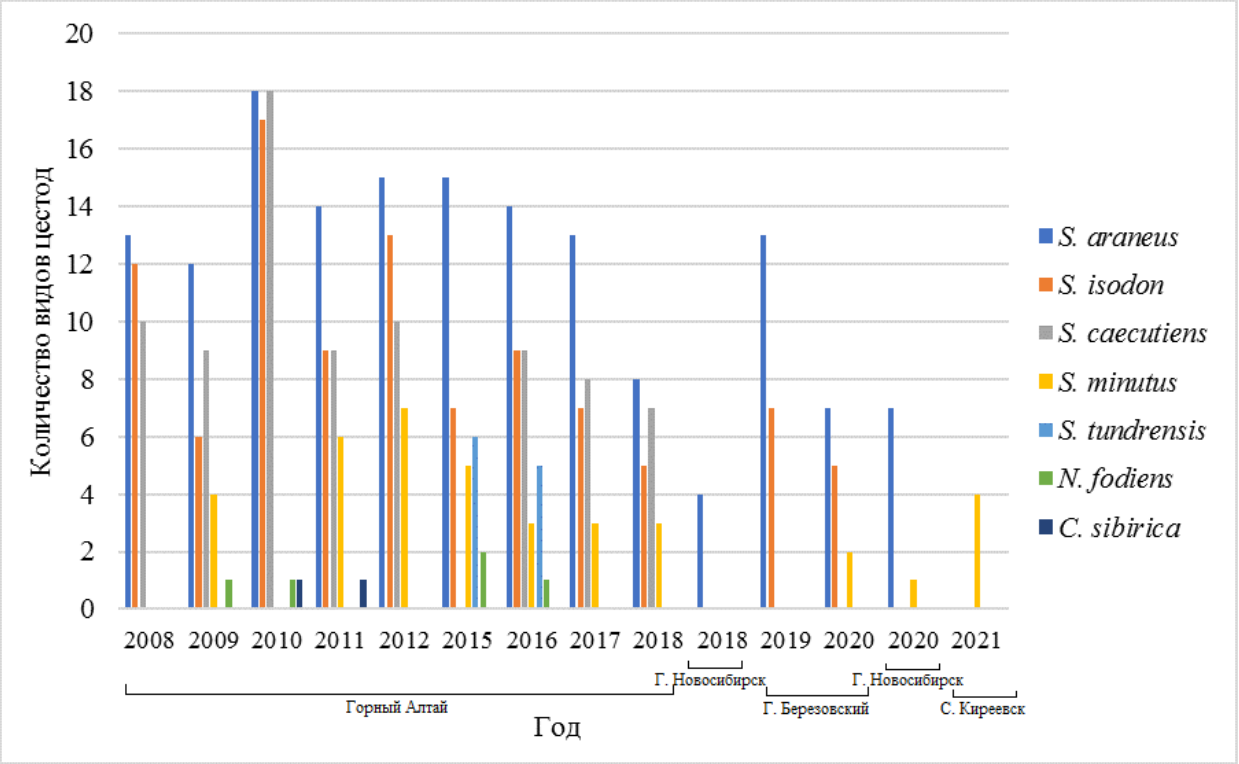


Рисунок 6 – Количество видов цестод у разных видов землероек

Хотя численность *S. araneus* всегда выше численности других видов землероек, количество обнаруженных видов цепней в этом виде окончательных хозяев не всегда преобладает над числом видов цестод из других видов хозяев. Этот факт еще раз подтверждает полигостальность ленточных червей землероек. В то же время видовой состав обнаруженных цестод несколько отличается у разных видов бурозубок (Приложение А, Таблица А.1; Приложение Б, Таблица Б.1; Приложение В, Таблица В.1; Приложение Г, Таблица Г.1–2). Например, у малой и средней бурозубок редкие и очень редкие цестоды (*S. stefanskii*, *N. merkushevae*) встречаются чаще, чем у обыкновенной и равнозубой.

Анализ структуры сообщества цестод землероек выявил, что максимальное количество видов цепней, зарегистрированных в одной особи обыкновенной и средней бурозубок – 9, равнозубой – 8, малой – 5, тундряной – 4, куторы – 1 и сибирской белозубки – 1. Наиболее часто у *S. araneus* встречается сочетание 3–4 видов: *D. diaphana*, *M. arionis*, *U. prolifer*, *N. schaldybini*. Для *S. caecutiens* и *S. isodon* также характерно сочетание 3–4 видов цестод: *D. diaphana*, *N. schaldybini*, *U. prolifer* и *E. collaris*. У *S. minutus*

обнаружено сочетание 2–3 видов: *D. diaphana, U. prolifer* и *S. furcata*. Вероятно, это может быть связано с пищевыми предпочтениями бурозубок, а также с размером цестод и местом локализации в кишечнике окончательного хозяина.

Ниже дана характеристика отдельных видов цестод, паразитирующих в землеройках исследуемого региона.

Ядро видового разнообразия цестод бурозубок Палеарктики образуют серийно метамерные цестоды: *D. diaphana, E. collaris, M. petrotschenkoi, U. prolifer*. *D. diaphana*, также как и *L. scutigera,* – одни из немногих транспалеарктических видов, которые встречаются повсеместно на изученной территории у всех зарегистрированных видов землероек. Остальные виды: *E. collaris, M. petrotschenkoi* – являются азиатскими таксонами, то есть регистрируются только в азиатской части Палеарктики и также встречаются у всех видов бурозубок, кроме *M. petrotschenkoi*, который ни разу не был обнаружен у малой бурозубки (Приложение А, Таблица А.1; Приложение Б, Таблица Б.1; Приложение В, Таблица В.1; Приложение Г, Таблица Г.1–2).

Из многовидового рода *Neoskrjabinolepis* (около 16) (Корниенко и др., 2006; Корниенко и др., 2007; Kornienko & Binkienė, 2008) у сорицид прителецкой и кузнецкой тайги паразитирует 6 видов. В кишечнике бурозубок обнаружены цестоды подрода *Neoskrjabinolepis* (*Neoskrjabinolepis*) Spassky 1947, характеризующиеся градуальным развитием стробилы – *N. schaldybini, N. longicirrosa, N. pilosa*, а также цепни подрода *Neoskrjabinolepis (Neoskrjabinolepidoides)* Kornienko, Gulyaev et Melnikova 2006 с серийным развитием стробилы – *N. singularis, N. corticirrosus, N. merkushevae*. Только *N. schaldybini* и *N. merkushevae* инвазируют 4 анализируемых вида алтайских бурозубок.

В результате исследований выяснено, что цепень *S. stefanskii* инвазирует только *S. minutus*, а *N. gulyaevi* и *S. quarta* – только у *S. isodon*.

Цестода *N. gulyaevi,* как отмечено выше, зарегистрирована только у *S. isodon*. Этот редкий цепень с низкой плодовитостью (80–100 гексакантов)

(Корнева, Корниенко, 2014) характеризуется формированием защитного образования (оофора). Эта адаптация позволяет не только защитить яйца от условий внешней среды, но и увеличивает вероятность встречи с промежуточным хозяином.

У обыкновенной бурозубки только в 2015 г. встречается редкий палеарктический вид *S. ovaluteri*. Это крупная и многочлениковая (до 150) цестода с серийнометамерной стробилой, относящаяся к трибе Ditestolepidini. Ее маточные проглоттиды не сливаются друг с другом, то есть зрелая цестода отделяет обособленные членики (Гуляев и др., 2004).

Кроме гименолепидид у бурозубок зарегистрированы цестоды, относящиеся к сем. Dilepididae. В кишечнике землероек Палеарктики паразитируют три вида цестод, входящие в состав рода *Monocercus* (Ишигенова, Корниенко, 2013), два из которых обнаружены у телецких бурозубок – *M. arionis* и *M. baicalensis*. Причем только один вид *M. arionis* встречается и на территории Кузнецкого горно-таежного округа. Стоит отметить, что цепень *M. baicalensis* зарегистрирован только у алтайской бурозубки *S. isodon* в 2010 г.

Среди немногочисленных дилепидид вид *H. hepaticus* встречается у *S. araneus* в кузнецкой тайге и не обнаружены у телецких землероек. Это связано с распространением этой цестоды в более северных районах (Карпенко, 1996).

В бурозубках часто регистрируются дилепидиды, основными хозяевами которых являются птицы. Поскольку землеройки не облигатные, а абортивные хозяева, птичьи цестоды, попадая в кишечник зверька остаются на ювенильной стадии онтогенеза и не достигают половозрелости. В кишечнике *S. araneus* обнаружены представители рода *Polycercus* Villot, 1883. Основными хозяевами этих цестод являются воробьиные птицы и кулики. Бурозубки заражают ими случайно, поедая дождевых червей. Помимо *Polycercus* только на территории Кемеровской области у *S. araneus* и *S. isodon* обнаружен цепень *D. undula*. Это широко распространенная цестода сухопутных птиц, облигатно

паразитирующая у врановых и дроздов (Спасский, Андрейко, 1970; Юшков, 1995). Довольно часто отмечалась другими авторами у бурозубок разных видов (Аниканова, Иешко, 2001; Корниенко, Докучаев, 2015; Корниенко и др., 2018). Однако цепень находится на стадии личинки, а заражение происходит случайно при питании бурозубок дождевыми червями и другими почвенными беспозвоночными, являющимися его промежуточными хозяевами.

У кутор обнаружены следующие виды цестод: *Polycercus* sp. и *N. magnirostellata.* Цепень *N. magnirostellata* является единственным представителем рода *Neomylepis* Tkach, 1998 и специфическим паразитом представителей рода кутор (Tkach, 1998).

Гельминтофауна *C. sibirica* организована представителями рода *Staphylocystis* Villot, 1877, являющийся общим для *Sorex* и *Crocidura* (Корниенко, 2015). У сибирских белозубок, исследованных на территории юга Западной Сибири, нами зарегистрирован один вид *S. brusatae.*

3.2.1.1 Динамика зараженности цестодами разных видов хозяев

Анализ инвазированности бурозубок, обитающих в прителецкой тайге, показал их высокую зараженность цестодами (Рисунок 7–8).

Показатели экстенсивности инвазии колеблются в разные годы исследования, но не менее 90 %. Эти данные согласуются с другими исследованиями территорий Западной Сибири, в которых лишь только единичные экземпляры бурозубок не были заражены цепнями (Жигилева и др., 2003; Кутаева, Жигилева, 2009; Шейкина, Жигилева, 2018).

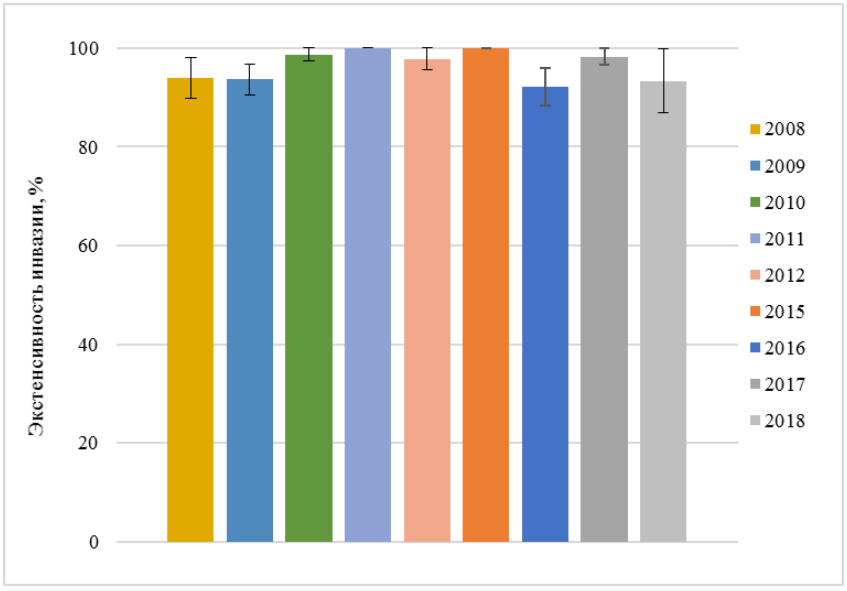


Рисунок 7 – Экстенсивность инвазии цестодами у *S. araneus* в прителецкой тайге (2008–2012, 2015–2018 гг.)

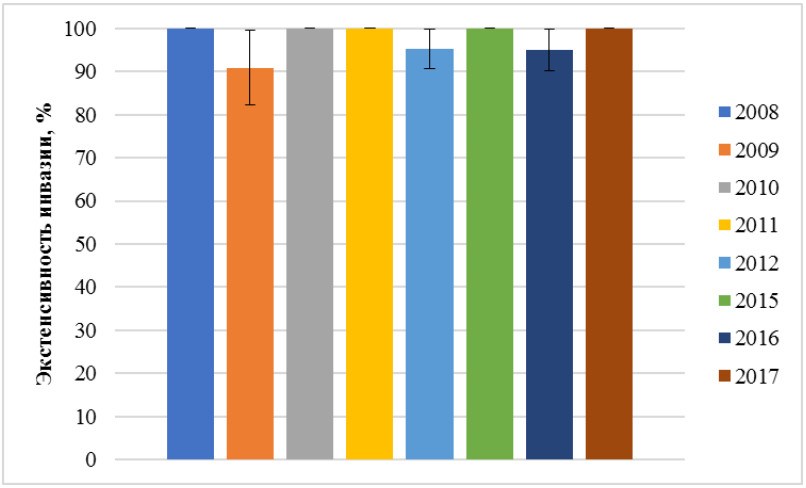


Рисунок 8 – Экстенсивность инвазии цестодами у *S. isodon* в прителецкой тайге (2008–2012, 2015–2017 гг.)

Помимо многолетней изменчивости частоты встречаемости цестод проанализированы колебания показателей индекса обилия. Этот показатель у бурозубок в разные годы исследований имеет высокие значения, что свидетельтвует о сохранении очага инвазии в данном сообществе (Рисунок 9–10). Высокие значения этого индекса характерны для цестод, имеющих либо почкующуюся в промежуточном хозяине личинку, либо наличие члеников-оофоров, несущих большое количество инвазионных яиц. Эти особенности жизненных циклов цестод обеспечивают высокую зараженность ими промежуточных и впоследствии окончательных хозяев. Уменьшение значений

ИО, скорее всего, связано с низкой численностью зараженных промежуточных хозяев.

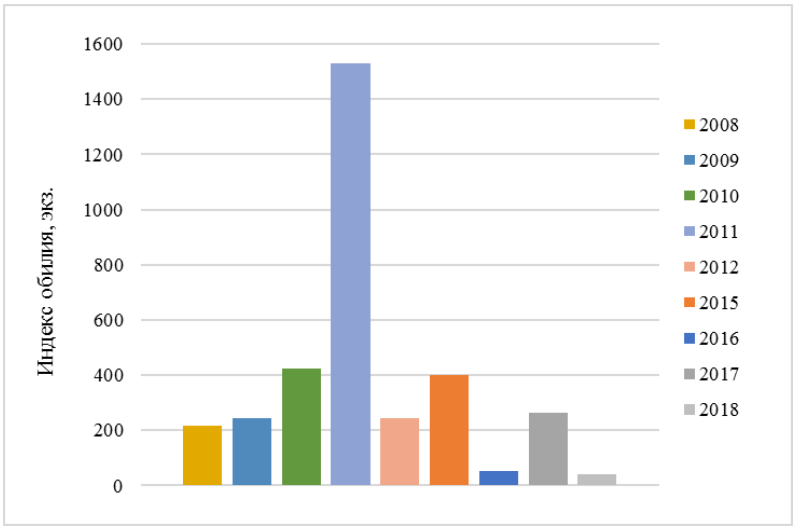


Рисунок 9 – Индекс обилия цестод у *S. araneus* в прителецкой тайге (2008–2012, 2015–2018 гг.)

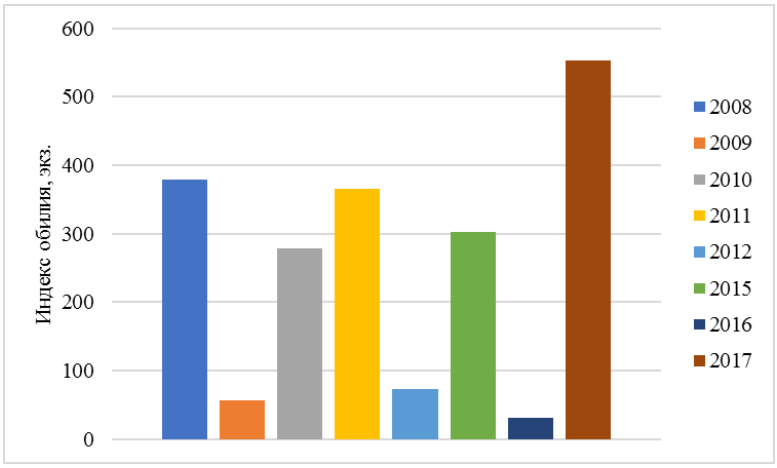


Рисунок 10 – Индекс обилия цестод у *S. isodon* в прителецкой тайге (2008–2012, 2015–2017 гг.)

Как количество видов гельминтов, так и их положение в структуре доминирования изучаемого сообщества цестод меняется в разные годы исследований. В структуре доминирования изучаемого сообщества цепней выделены следующие категории цестод: доминанты, субдоминанты и редкие виды.

Проанализирована многолетняя динамика зараженности цестодами отдельных видов бурозубок.

Доминирующее положение во все годы исследований в изучаемом сообществе цестод обыкновенной бурозубки занимает вид *D. diaphana* (ЭИ в 2011 г. 81,3% ± 9,6) и *M. arionis* (ЭИ в 2008 г. 84,8% ± 6,2) (Рисунок 11–12).

M. arionis широко распространенная у бурозубок Палеарктики цестода, обладающая высокой частотой встречаемости, что обусловлено высокой численностью сухопутных моллюсков девяти родов, являющихся промежуточными хозяевами *Monocercus*. Для *M. arionis* характерна максимальная плодовитость, приблизительно 1000 яиц на один членик. Рассеивание яиц во внешней среде происходит по одиночке. Высокая плодовитость цестоды и высокая численность промежуточных хозяев способствует высокой вероятности встречи моллюсков с инвазионным началом – яйцом цестоды (Корнева, Корниенко, 2013).

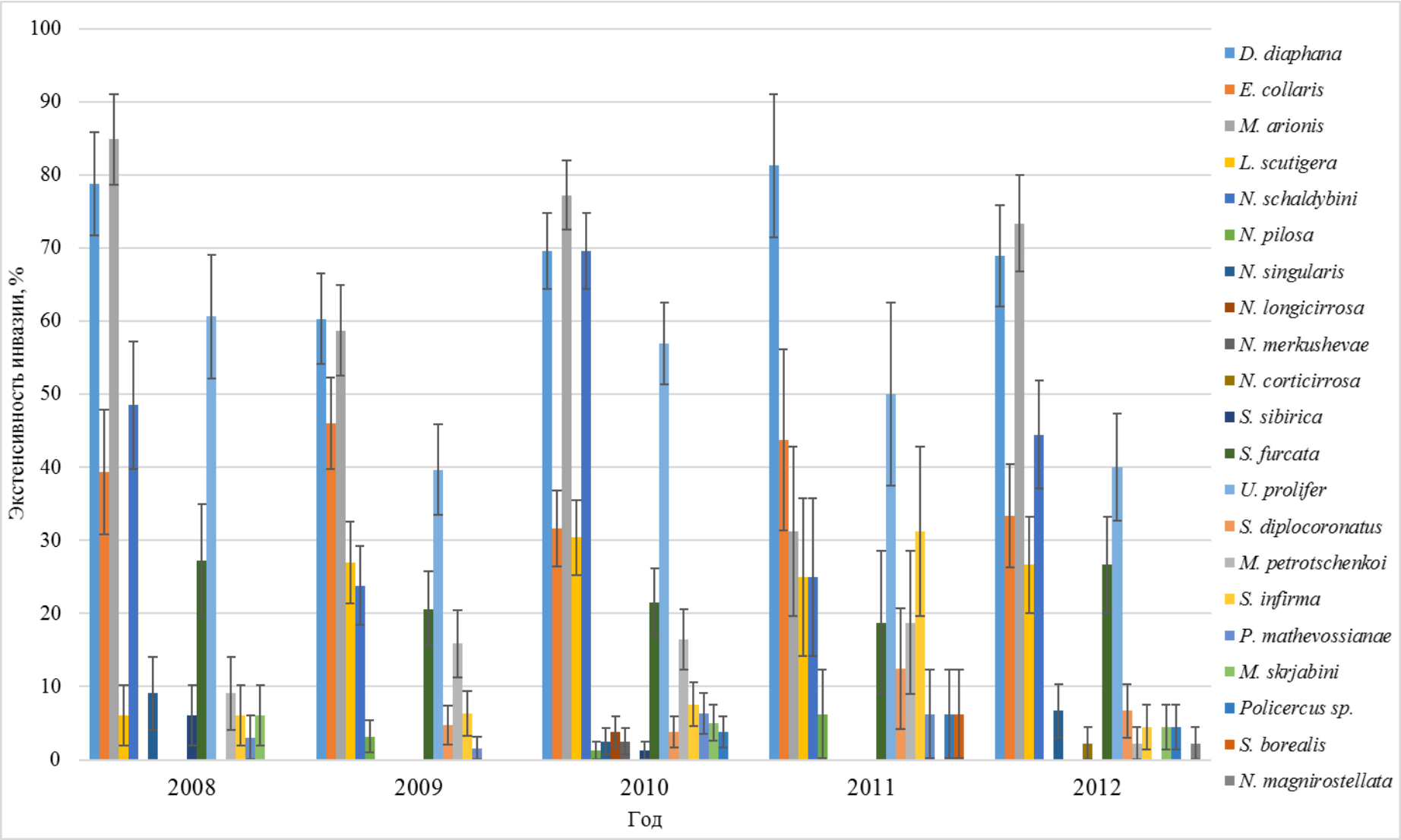


Рисунок 11 – Экстенсивность инвазии цестодами бурозубок *S. araneus* (2008–2012 гг.)

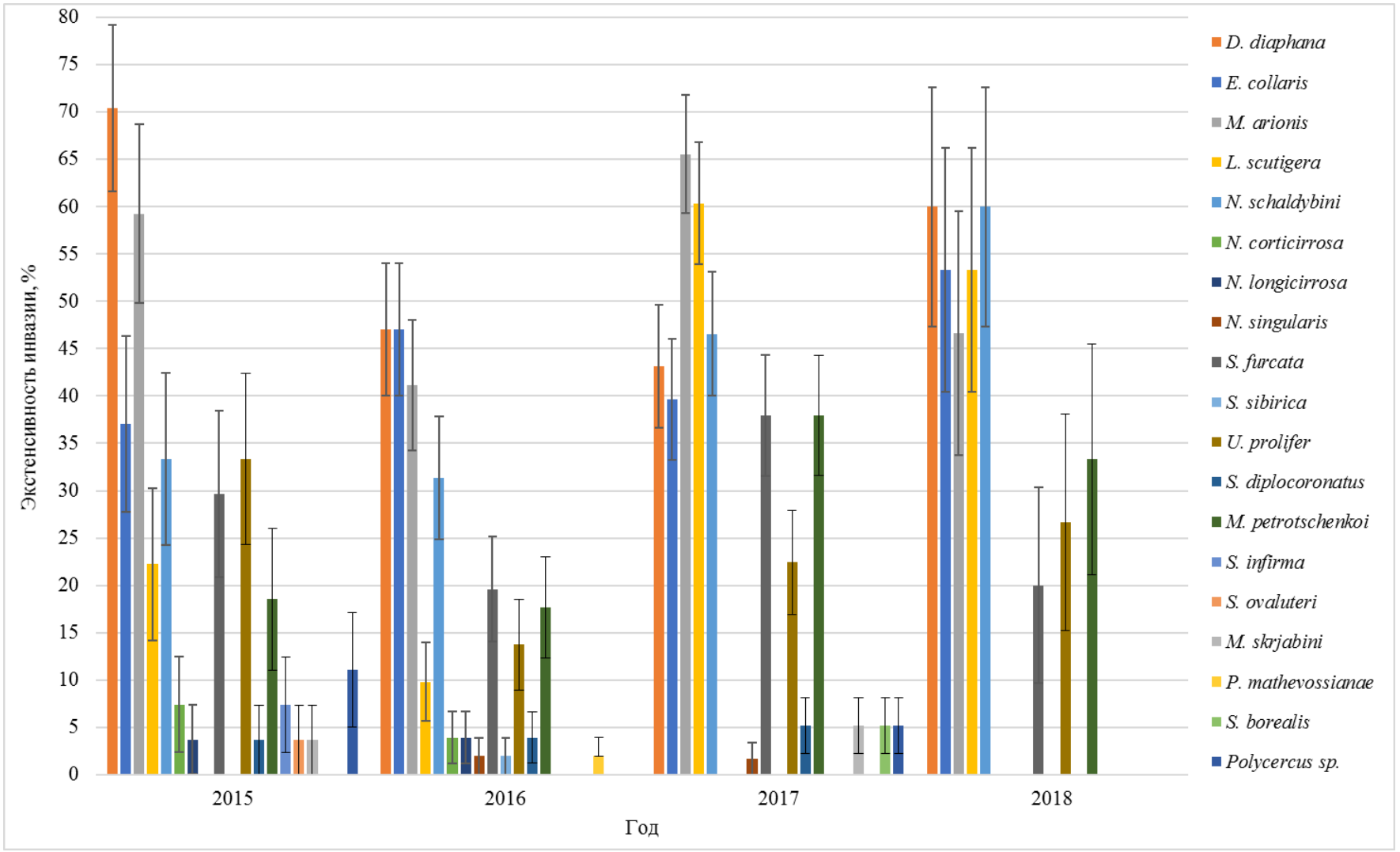


Рисунок 12 – Экстенсивность инвазии цестодами у бурозубок *S. araneus* (2015–2018 гг.)

В разные годы исследований в группе субдоминантов изучаемого сообщества цестод чаще всего числились следующие виды: *N. schaldybini*, *U. prolifer, E. collaris, S. furcata, M. petrotschenkoi, L. scutigera*. В то же время цепни изменяют свой ранг и переходят в группу редких видов или доминантов в разные годы изучения.

Доминирующее положение *N. schaldybini* связано с тем, что их расселительные личинки поступают во внешнюю среду «пакетами», то есть группами, внутри маточного членика, выполняющего защитную функцию. Промежуточными хозяевами цестод рода *Neoskrjabinolepis* являются жуки родов *Panorpa* L., 1758, *Captops* sp., Silpha L., 1758, *Oiceoptoma* Leach, 1815, *Nicrophorus* Fabricius, 1775, преобладающие в питании обыкновенной бурозубки (Kisielewska, 1960; Jourdane, 1975; Аниканова и др., 2007; Гуляев, Корниенко, 2009).

Высокие показатели заражения бурозубок цестодой *U. prolifer* можно связать с большой долей в их пищевом рационе кивсяков (Diplopodae) – промежуточных хозяев этого вида цестод.

К редким видам, инвазирующим *S. araneus,* относятся: *S. sibirica, P. mathevossianae, S. diplocoronatus, M. skrjabini, S. infirma, N. pilosa, N. merkushevae, N. longicirrosa, N. singularis, N. corticirrosa, S. ovaluteri, N. magnirostellata, S. borealis, Polycercus* sp. Их низкая встречаемость обусловлена незначительной ролью промежуточных хозяев в питании насекомоядных млекопитающих.

Высокие показатели ИИ и ИО наблюдаются у цестоды *D. diaphana* (Рисунок 13–16). В роли ее промежуточных хозяев выступают жуки *Silpha obscura* L.,1758, *Geotrupes stercorosus* (Hartmann in Scriba, 1791), *Tachinus pallipes* Gravenhorst, 1806, *Panorpa communis* L., 1758 (larvae) (Иешко и др., 2008), доминирующие в спектре питания землеройки. Также цестода характеризуется формированием уникальной защитной соединительнотканной капсулы, что позволяет ей выделять во внешнюю среду

членики-оофоры, в которых находятся сформированные яйца, что и обеспечивает высокие показатели зараженности бурозубок.

Самым обильным в исследуемом сообществе цестод *S. araneus* является вид *U. prolifer* во все годы исследований в связи с тем, что его личинки почкуются в промежуточном хозяине (Рисунок 15–16), что обеспечивает высокую зараженность этим видом окончательного хозяина (Гуляев, Корниенко, 2009). Также этот цепень характеризуется максимальным показателем интенсивности инвазии – 2762 экземпляров цестод (Рисунок 13).

Дилепидидные цестоды рода *Polycercus* также имеют высокие значения ИИ и ИО в 2010, 2012, 2015 и 2017 годах, так как им свойственно почкование в дождевых червях, что вызывает множественную инвазию и промежуточных, и дефинитивных хозяев (Шахматова, Гуляев, 1990).

Стоит отметить достаточно большую интенсивность инвазии цестоды *M. petrotschenkoi*. На сегодняшний день жизненный цикл цепня не известен, однако, высокую интенсивность заражения мы связываем с поеданием бурозубкой целых члеников-оофоров (Гуляев, Карпенко, 1998).

Цестода *S. infirma* наряду с *U. prolifer* является одной из самых мелких цепней землероек (0,8–1,0 мм) и состоит из 15–17 члеников. Ее высокие показатели ИИ и ИО объясняются тем, что для этого вида характерно личиночное почкование (одновременное развитие множества метацестод) в промежуточном хозяине, не смотря на небольшое количество гексакантов (15–20). Благодаря этому эволюционному механизму (вегетативное размножение) компенсируется неизбирательная гибель онкосфер во внешней среде (Корнева, Корниенко, 2014).

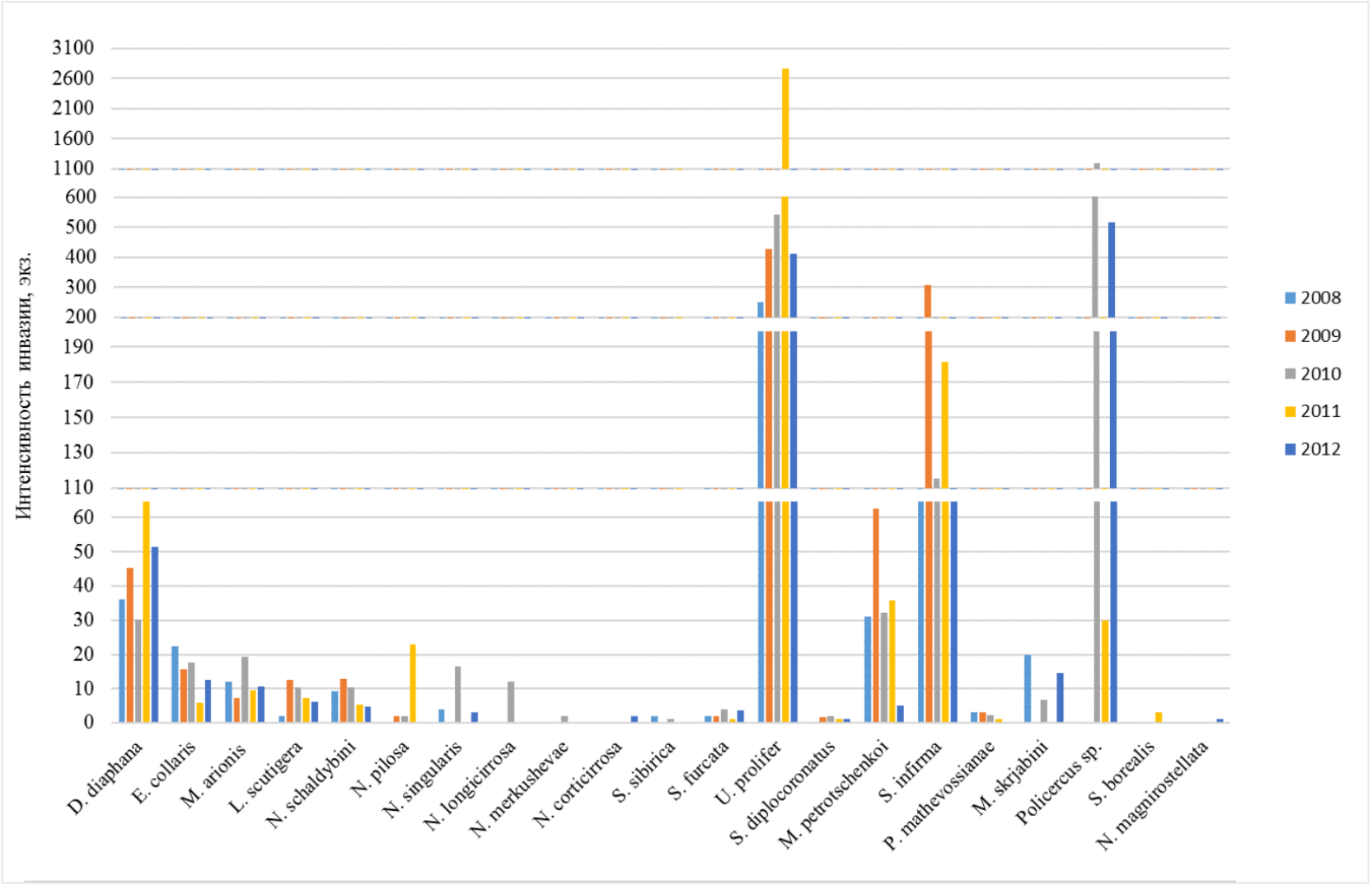


Рисунок 13 – Интенсивность инвазии цестод у бурозубок *S. araneus* (2008–2012 гг.)

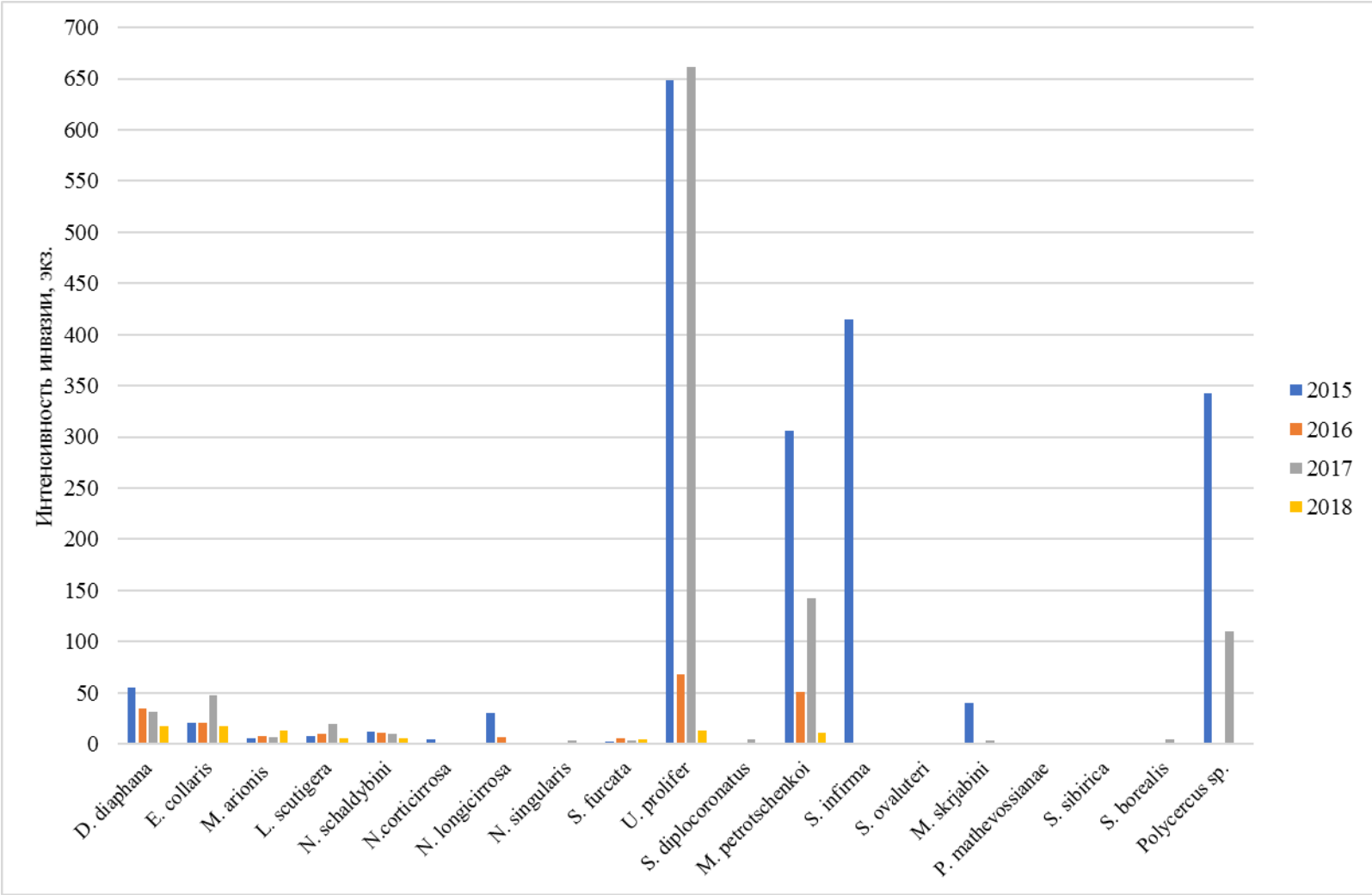


Рисунок 14 – Интенсивность инвазии цестод у бурозубок *S. araneus* (2015–2018 гг.)

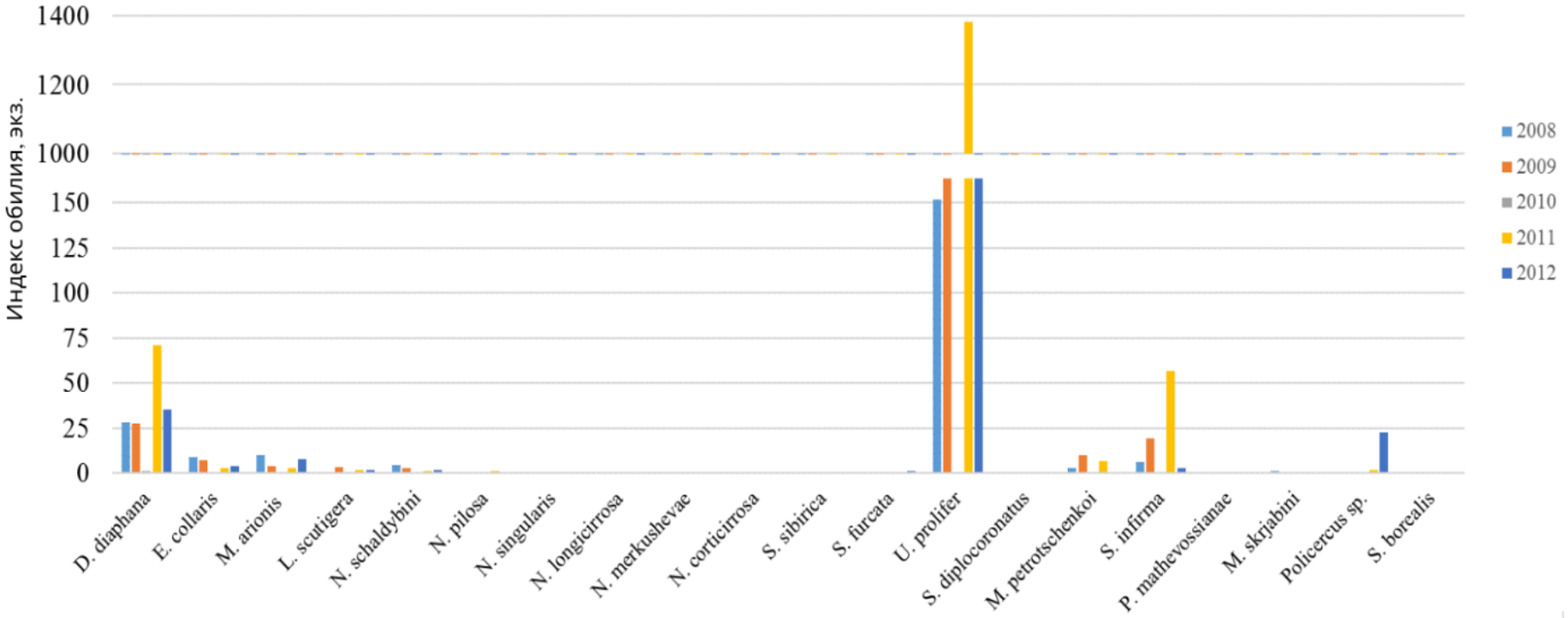


Рисунок 15 – Индекс обилия цестод у бурозубок *S. araneus* (2008–2012 гг.)

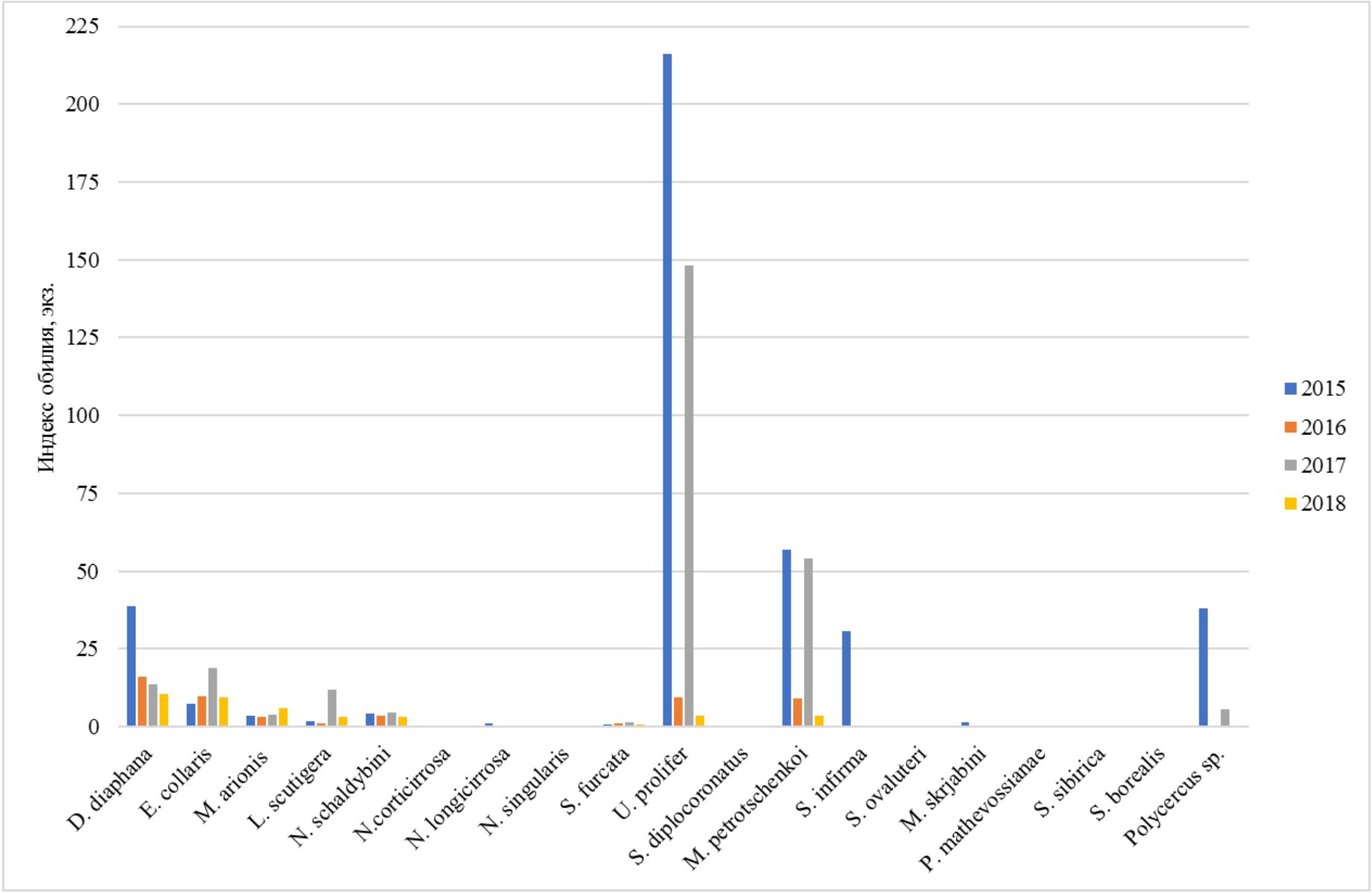


Рисунок 16 – Индекс обилия цестод у бурозубок *S. araneus* (2015–2018 гг.)

Проведённый анализ структуры доминирования сообщества цестод средней бурозубки показал, что во все годы исследований в группу доминантов входит цепень *D. diaphana* (Рисунок 17). Кроме того, на протяжении всего периода исследования в структуре сообщества доминирует *U. prolifer*, причем в 2008 и 2011 гг. зарегистрированы максимальные значения экстенсивности инвазии (100%) (Рисунок 17).

Группа видов-субдоминантов сообщества цестод средней бурозубки включает *N. schaldybini, N. corticirrosa, S. diplocoronathus, E. collaris, S. furcata*. Эти виды отличаются значительными колебаниями частоты встречаемости (ЭИ), что приводит к переходам видов из одной группы в структуре доминирования в другую.

В 2008–2009 гг. менее половины исследованных землероек заражены *N. schaldybini*, что делает его видом-субдоминантом. Высокие значения ЭИ в 2010–2012 годах повысили ранг цестоды в структуре сообщества и позволили рассматривать его в числе доминирующих видов.

Ленточный червь *E. collaris* стабильно занимает субдоминирующее место в изучаемом сообществе. В то же время возможно изменение его статуса, о чем свидетельствует переход *E. collaris* из группы субдоминантов в группу доминирующих видов в 2011–2012 годах. Для этой цестоды характерно наличие яйцезащитных оболочек – оофоров, которые обеспечивают групповое рассеивание гексакантов во внешней среде, способствуя одновременному множественному инвазированию промежуточных хозяев (Корнева, Корниенко, 2014).

В 2008–2011 годах 20–40% зверьков являются окончательными хозяевами *S. furcata*. В 2012 г. зарегистрирован скачок ЭИ *S. furcata*, в результате чего вид наряду с *D. diaphana, U. prolifer* и *N. schaldybini* доминирует в сообществе цестод средней бурозубки. Субдоминирующее и доминирующее положение цестоды *S. furcata* объясняется тем, что средняя бурозубка наиболее часто использует в пищу жуков родов *Thanatophilus* Leach, 1815, *Necrophorus* Fabricius, 1775, *Pterostichus* Bonelli, 1810, *Geotrupes*

Latreille, 1796, *Silpha*, являющихся промежуточными хозяевами этого цепня. К тому же зрелая матка *S. furcata* содержит многочисленные яйца (более 1000 в одной проглоттиде).

Самая многочисленная группа цестод по количеству видов – группа редких видов. В то же время ее состав в разные годы исследования может меняться вследствие перехода отдельных видов в группу более высокого ранга – субдоминантов и даже доминантов (например, *S. diplocoronatus, N. merkushevae, S. infirma)*. У средней бурозубки группа редких цестод насчитывает 9 видов: *M. petrotschenkoi, N. singularis, N. pilosa, N. longicirrosa, N. merkushevae, L. scutigera, M. arionis, S. sibirica, S. infirma, M. skrjabini, P. mathevossianae.*

Показатели интенсивности инвазии и индекса обилия максимальны у цепней *S. infirma* и *U. prolifer* (Рисунок 18–19). Стоит отметить достаточно высокие показатели ИИ и ИО у цестоды *D. diaphana* особенно в 2011 г.

У средней бурозубки в отличие от обыкновенной виды *L. scutigera* и *M. arionis* являются редкими. Мы связываем это с пищевыми предпочтениями *S. caecutiens*. Как уже говорилось выше, промежуточными хозяевами *M. arionis* являются сухопутные моллюски. Для цестоды *L. scutigera* промежуточными хозяевами выступают блохи *Ctenophthalmus agyrtes* (Heller, 1896), *Ctenophthalmus assimilis* (Tasch., 1880), *Palaeopsylla soricis* (Quentin et Beaucornu, 1966). Низкие показатели зараженности этими паразитами говорят о том, что моллюски и блохи играют незначительную роль в питании бурозубок.

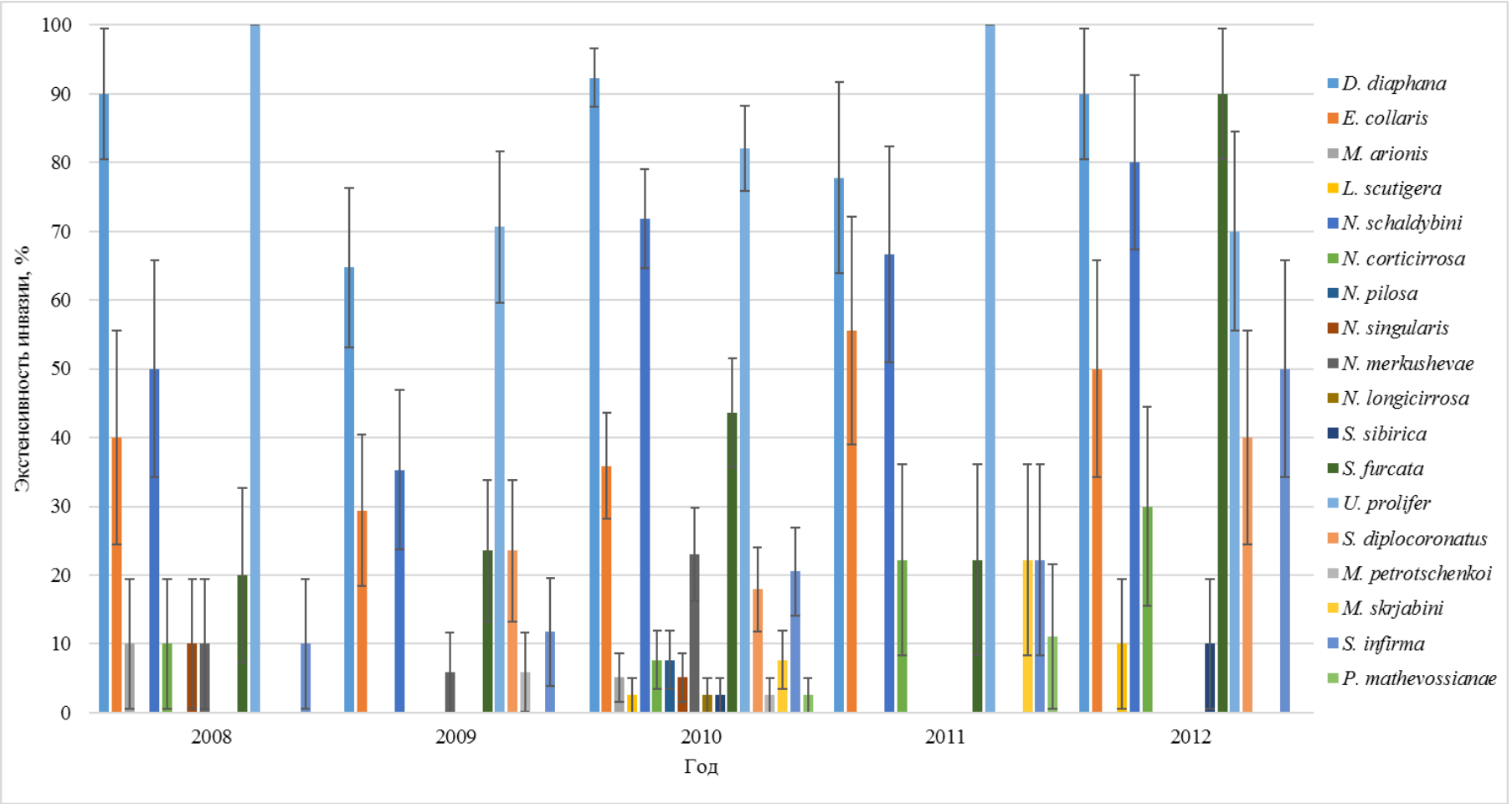


Рисунок 17 – Экстенсивность инвазии цестодами у бурозубок *S. caecutiens* (2008–2012 гг.)

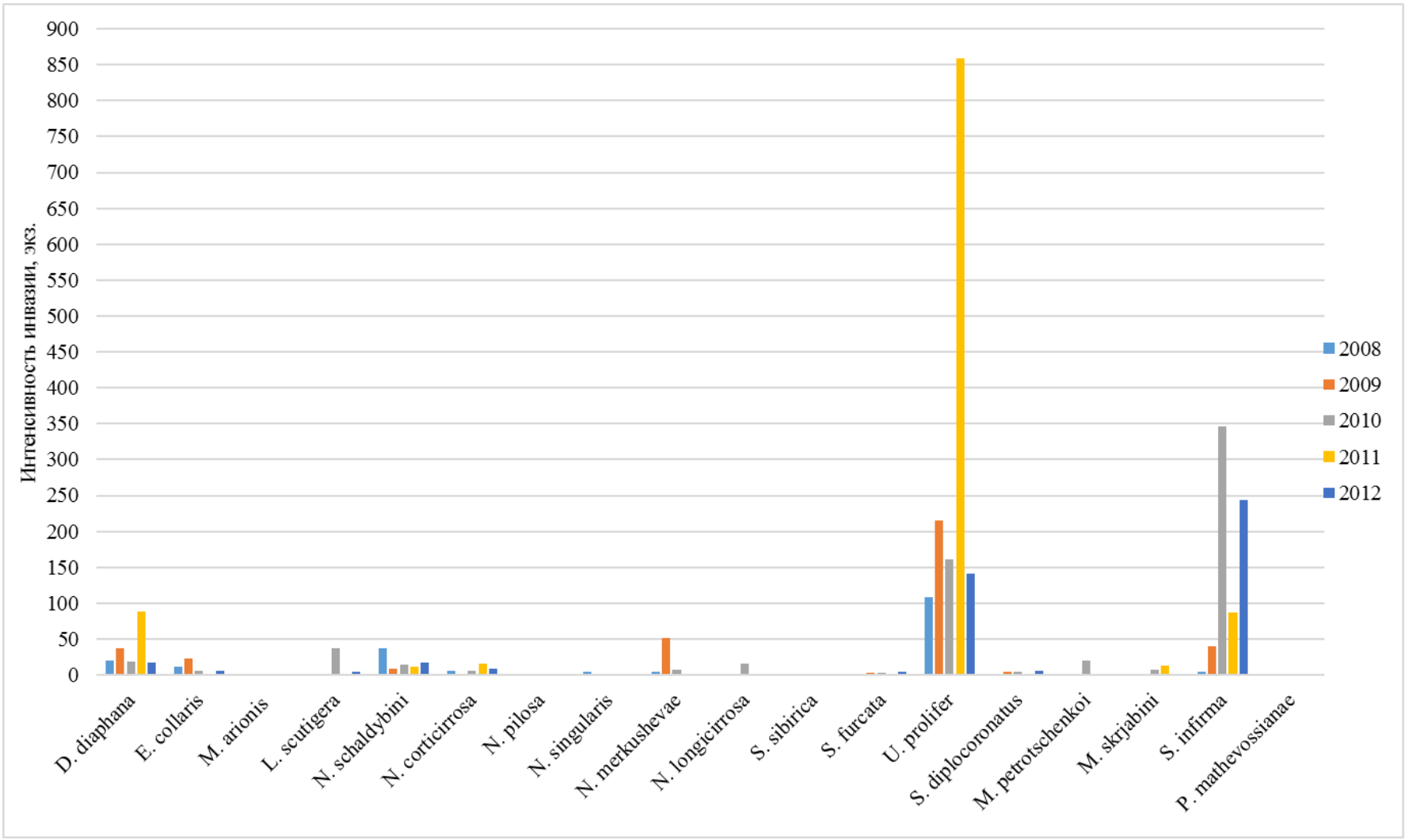


Рисунок 18 – Интенсивность инвазии цестод у бурозубок *S. caecutiens* (2008–2012 гг.)

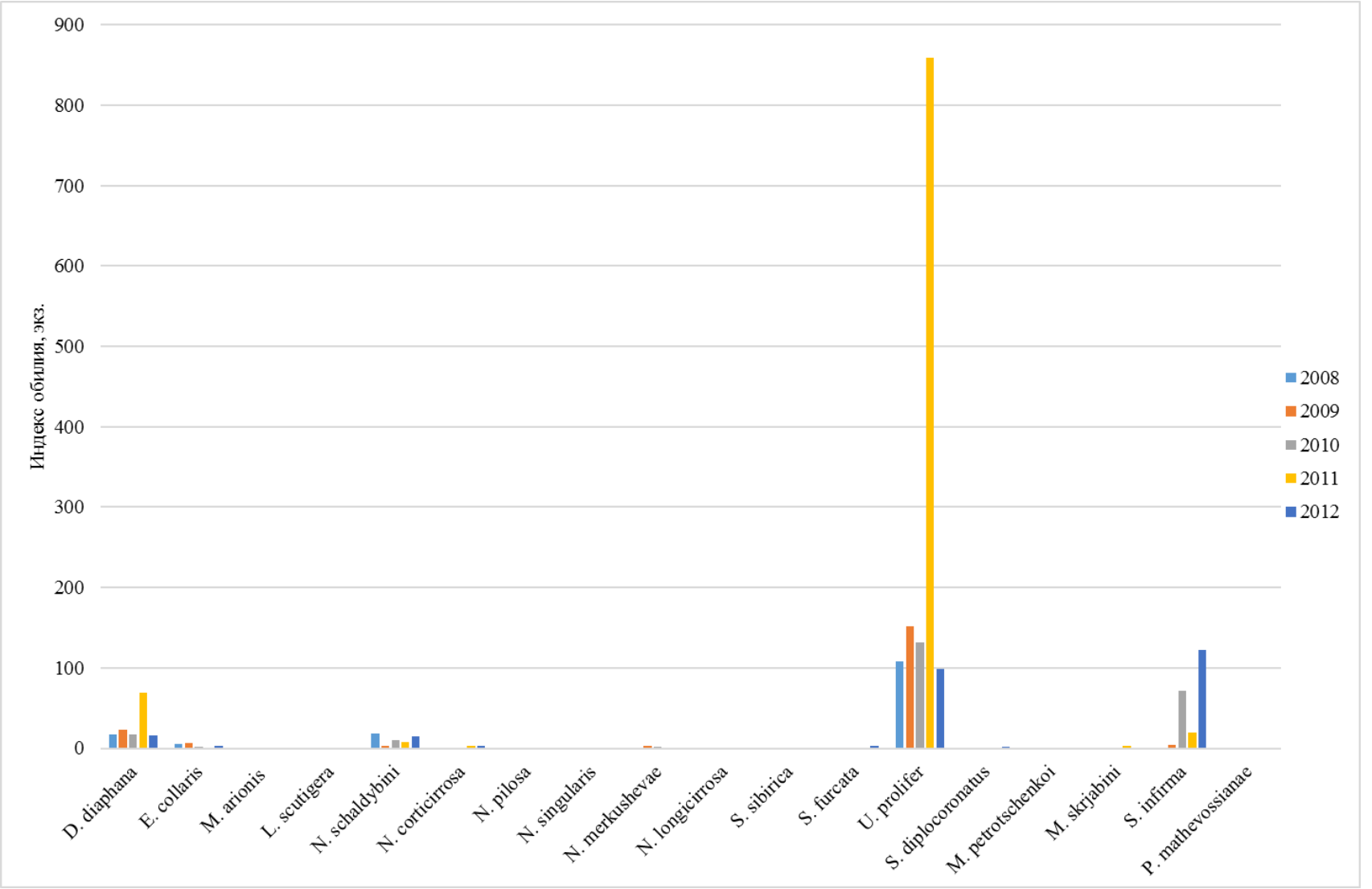


Рисунок 19 – Индекс обилия цестод у бурозубок *S. caecutiens* (2008–2012 гг.)

Анализ структуры доминирования сообщества цепней равнозубой бурозубки выявил, что максимальными показателями частоты встречаемости паразитов у *S. isodon* во все годы исследований обладают цестоды *D. diaphana, U. prolifer* и *N. schaldybini* (Рисунок 20–21). Высокие показатели инвазии этих цестод обусловлены увеличением доли потребления равнозубой бурозубкой жесткокрылых и кивсяков, являющихся промежуточными хозяевами этих паразитов.

Группа видов-субдоминантов изучаемого сообщества включает такие виды цепней, как: *M. arionis, E. collaris, P. mathevossianae, S. furcata*. Многочисленны в сообществе равнозубой бурозубки редкие цестоды: *M. baicalensis, S. borealis, M. petrotschenkoi, S. quarta, N. singularis, N. pilosa, N. longicirrosa, N. merkushevae, L. scutigera, S. sibirica, B. gulyaevi, S. infirma, M. skrjabini, S. diplocoronatus.* В то же время в разные годы исследований положение доминирования изменяется из-за перехода отдельных видов в группы более низкого или высокого ранга. Именно у редких видов цепней в наибольшей степени проявляется мозаичность распространения в популяции хозяина, и они встречаются только там, где есть их промежуточные хозяева.

Показатели ИИ и ИО у *S. isodon*, как и у других видов бурозубок, достигают высоких показателей у *U. prolifer, S. infirma* и *D. diaphana* (Рисунок 22–25).

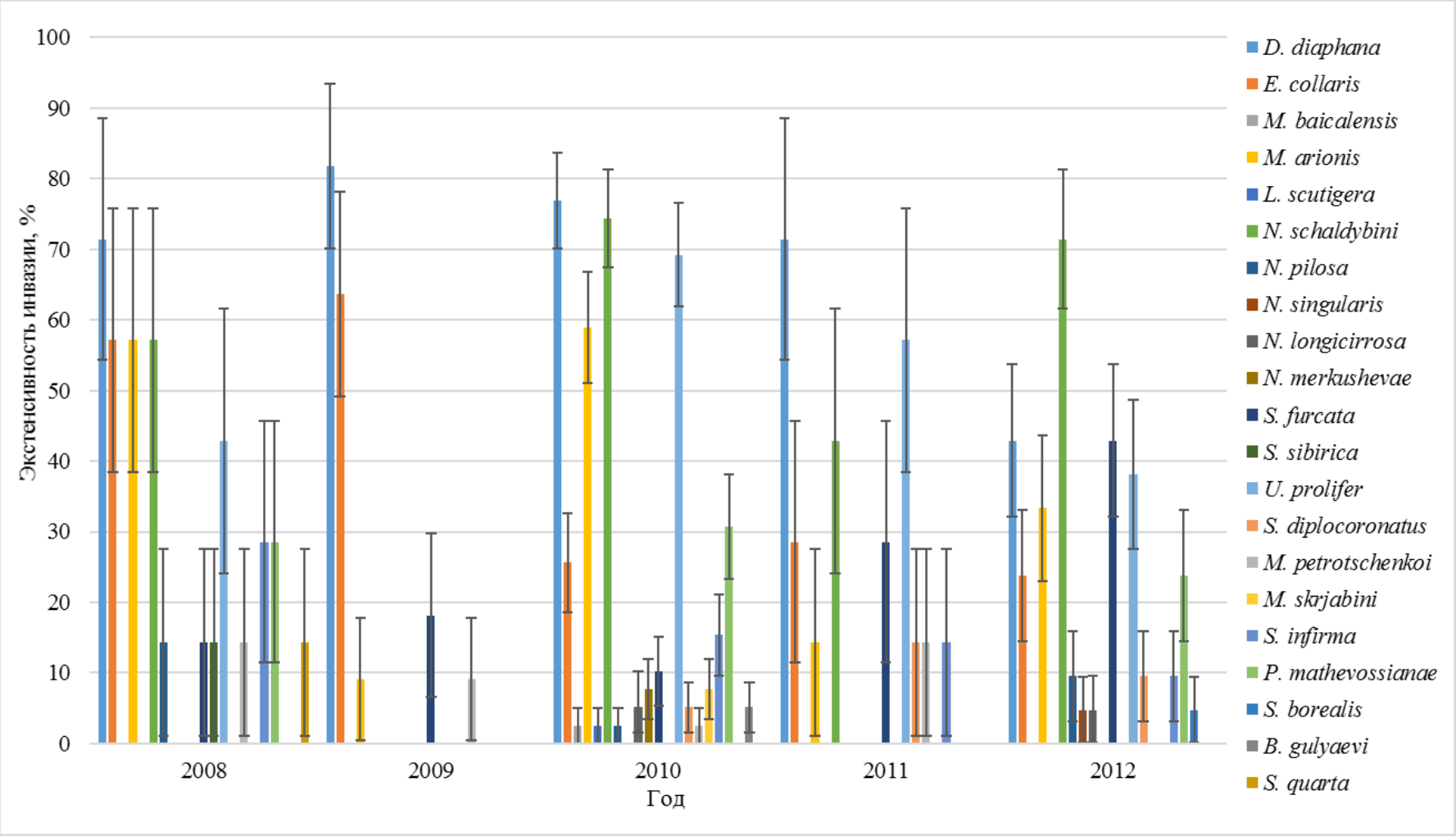


Рисунок 20 – Экстенсивность инвазии цестодами у бурозубок *S. isodon* (2008–2012 гг.)

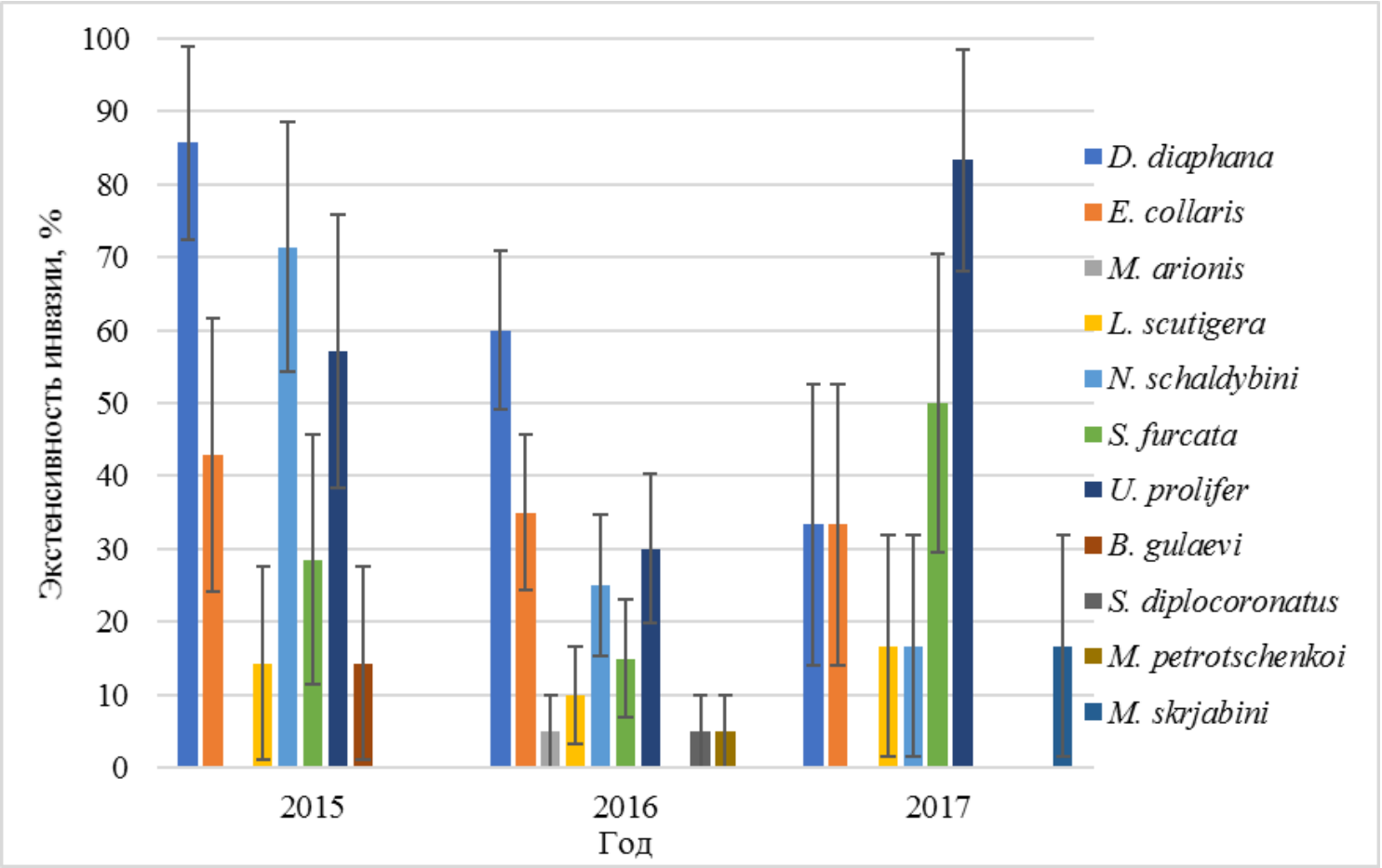


Рисунок 21 – Экстенсивность инвазии цестодами у бурозубок *S. isodon* (2015–2017 гг.)

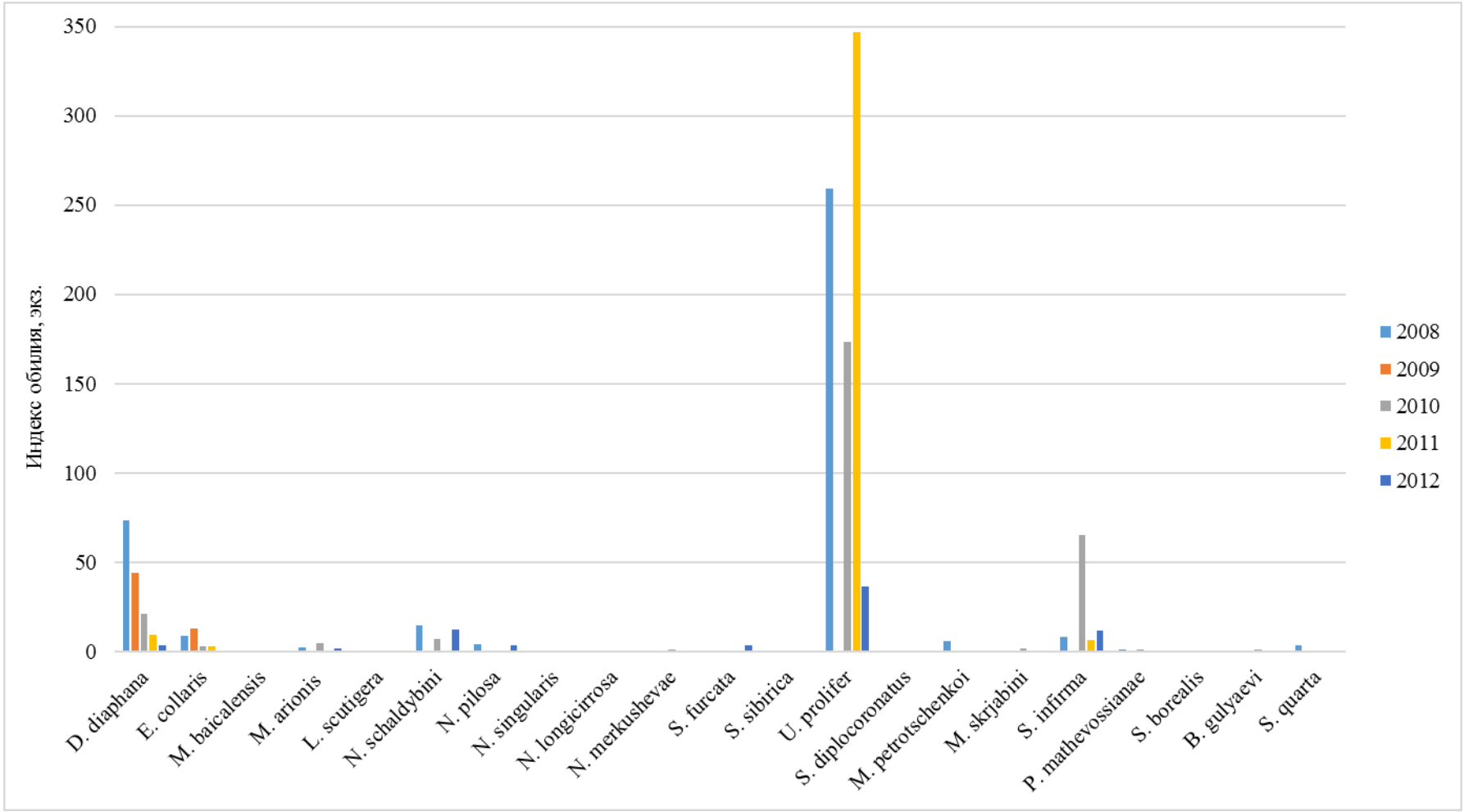


Рисунок 22 – Индекс обилия цестод у бурозубок *S. isodon* (2008–2012 гг.)

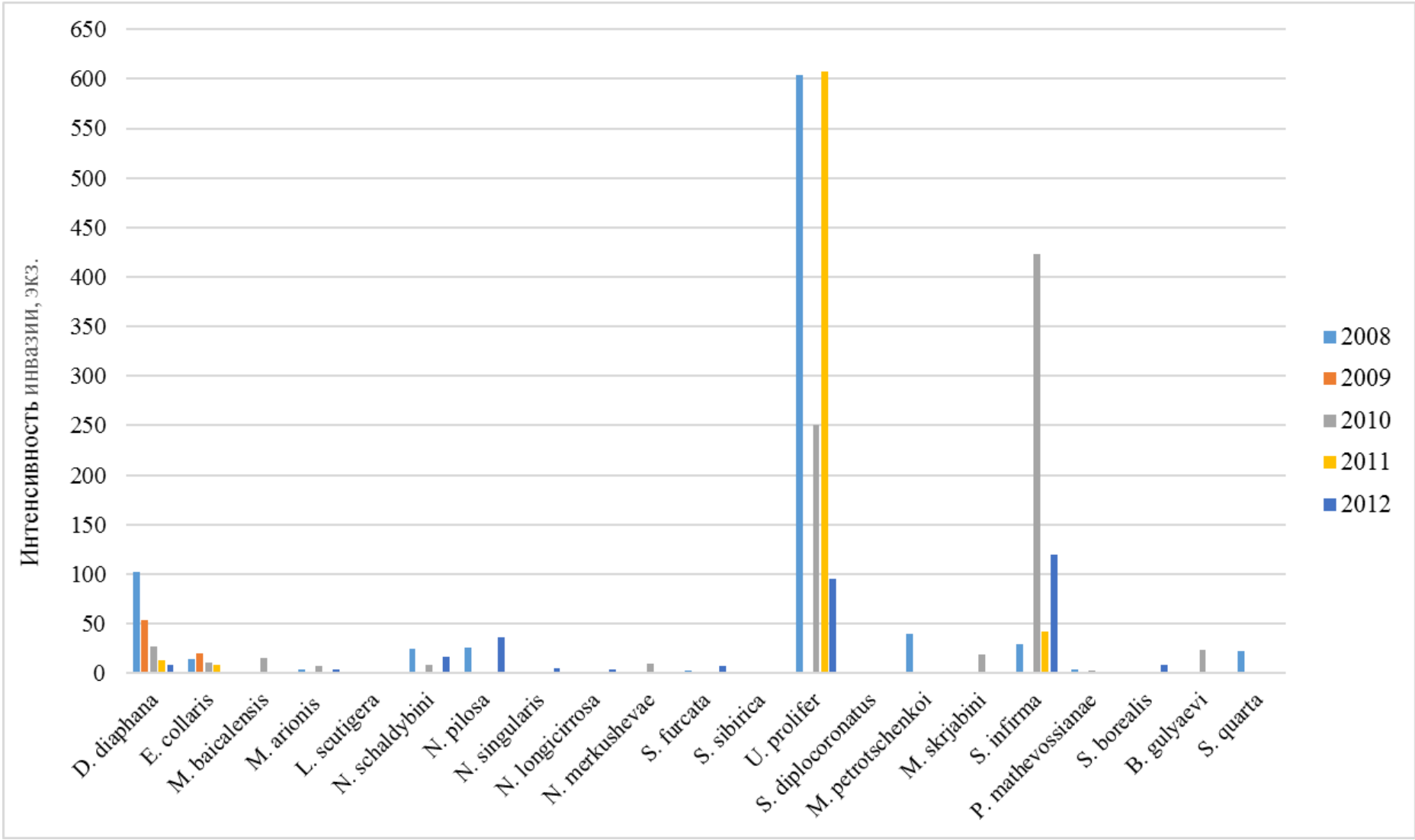


Рисунок 23 – Интенсивность инвазии цестод у бурозубок *S. isodon* (2008–2012 гг.)

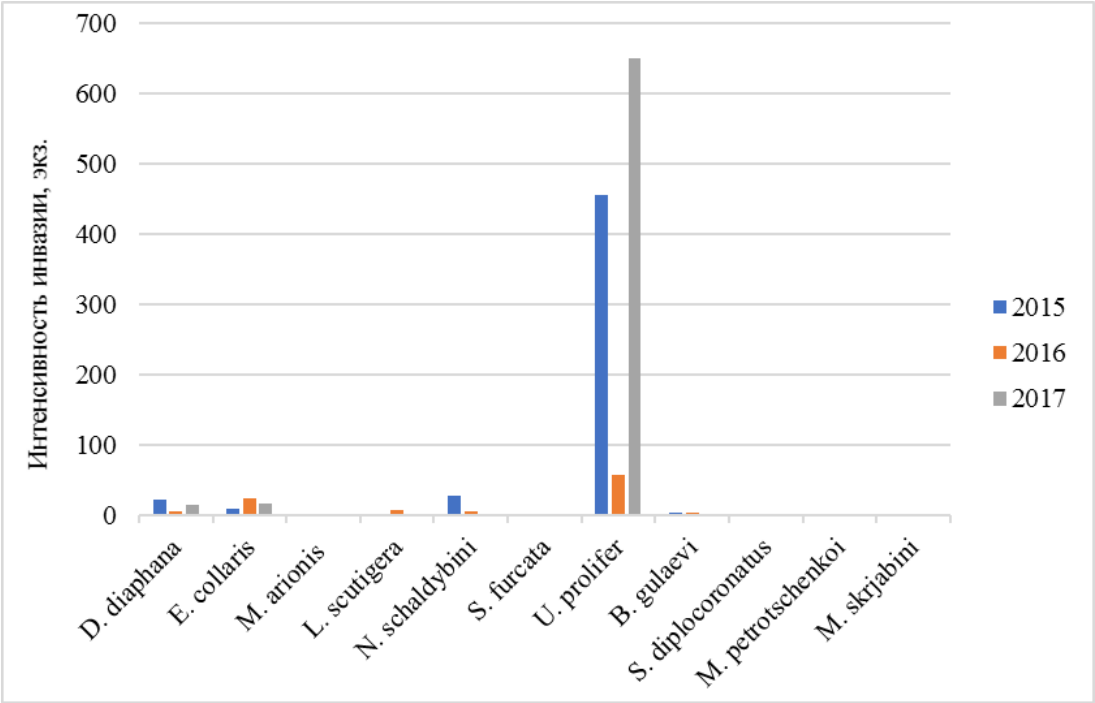


Рисунок 24 – Интенсивность инвазии цестод у бурозубок *S. isodon* (2012–2017 гг.)

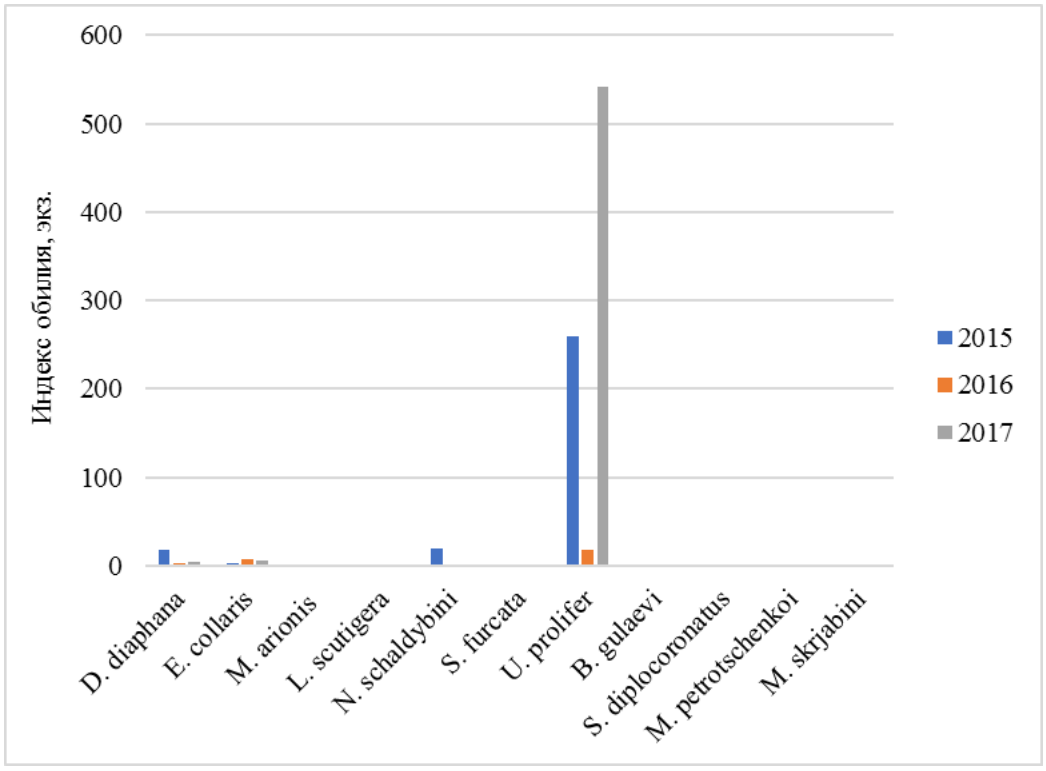


Рисунок 25 – Индекс обилия цестод у бурозубок *S. isodon* (2015–2017 гг.)

Небольшая выборка *S. minutus*, *C. sibirica*, *N. fodiens* не позволяет нам объективно судить о степени зараженности цестодами. Именно поэтому мы не

включаем эти виды в анализ, но учитываем их в сравнении видового набора цепней.

Таким образом, установлено, что в качестве доминантов и субдоминантов выступают цестоды, почкующиеся в промежуточном хозяине или выделяющие в окружающую среду членики-оофоры. Именно это обеспечивает множественное заражение промежуточных и окончательных хозяев этими паразитами. Особенно обращает на себя внимание вид *D. diaphana*, стабильно занимающий доминирующее положение у всех проанализированных видов бурозубок. Структура сообщества цестод неоднородна в количественном и качественном отношении. Исследуемое сообщество цепней характеризуется высокой пластичностью, что проявляется в переходе видов цестод из одного ранга сообщества в другой, особенно это касается, главным образом, редких паразитов. Обнаружение доминантных и субдоминантных видов из года в год является результатом реализации трофических связей бурозубок.

3.2.2 Видовой состав нематод, трематод и скребней на юге Западной Сибири

Согласно полученным данным фауна нематод землероек территории юга Западной Сибири включает в себя восемь видов:

1) *Longistriata depressa*;
2) *Longistriata pseudodidas*;
3) *Parastrongyloides winchesi*;
4) *Porrocaecum depressum* (Zeder, 1800);
5) *Soboliphyme soricis*;
6) *Calodium soricicola;*
7) *Eucoleus oesophagicola* (Soltys, 1952);
8) *Aonchotheca kutori* (Rukhlyadeva, 1946).

Все перечисленные виды нематод отмечены у обыкновенной бурозубки, причем возможно одновременное нахождение двух видов червей – *L. depressa* и *L. pseudodidas*; *L. depressa* и *S. soricis*. Нематода *L. depressa* зарегистрирована также у малой бурозубки, а *P. winchesi* – у равнозубой бурозубки и куторы. У последней, кроме того, встречается и червь *S. soricis*. Нематоды не обнаружены у *S. caecutiens, S. tundrensis* и *C. sibirica*.

Среди круглых червей землероек можно выделить три группы гельминтов по особенностям их жизненного цикла.

В первую группу входят нематоды *C. soricicola, E. oesophagicola, A. kutori*. Инвазия этими паразитами происходит при заглатывании землеройками яиц, высеянных на почву или растительный покров. Эти нематоды имеют различную локализацию: *C. soricicola* обнаружена в паренхиме печени, *E. oesophagicola* – в слизистой оболочке пищевода, *A. kutori* – в желудке.

Ко второй группе относятся виды рода *Longistriata* и вид *P. winchesi*, у которых во внешней среде находятся инвазионные личинки. Однако важно заметить, что для лонгистриат характерно заражение при поедании дождевых червей, резервуарных хозяев этих гельминтов.

И в третью группу входят паразиты, у которых в жизненный цикл включены промежуточные хозяева. Сюда относятся виды *S. soricis* и *P. depressum*. Зараженность этими видами нематод указывает на присутствие в рационе землероек олигохет и дождевых червей, являющихся их промежуточными хозяевами.

По результатам проведенных нами паразитологических исследований на территории юга Западной Сибири зарегистрировано три вида трематод, относящихся к двум отрядам Diplostomida и Plagiorchiida:

1) *Brachylaima fulvum*;
2) *Pseudoleucochloridium soricis;*
3) *Neoglyphe sobolevi.*

Промежуточными хозяевами трематоды *B. fulvum* служат наземные моллюски *Zonitoides nitidus* (O.F.Müller, 1774), *Discus rotundatus* (O.F.Müller, 1774) (Pojmanska, 1961), а *P. soricis* – моллюски *Cepaea hortensis* (O.F.Müller, 1774) и *Euomphalia strigella* (Draparnaud, 1801). Заражение землероек этими трематодами происходит при поедании моллюсков зверьками.

Жизненный цикл трематоды *N. sobolevi* происходит с участием брюхоногих моллюсков *Stagnicola corvus* (Gmelin, 1791), *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758).

Обнаружение этих видов сосальщиков у насекомоядных подтверждает факт тесных трофических связей между землеройками и разнообразными видами моллюсков. Эти данные согласуются с полученными нами результатами по зараженности цестодой *M. arionis.*

Чаще всего трематоды отмечены у *S. araneus* и у *N. fodiens*, что подтверждает данные о преобладании в их питании моллюсков. При этом в одной особи *S. araneus* и *N. fodiens* отмечено одновременное заражение двумя видами трематод – *B. fulvum* и *P. soricis*. Кроме того, у обыкновенной бурозубки паразитирует трематода *N. sobolevi.*

У одной особи *S. isodon* зарегистрирован один экземпляр *P. soricis.* Это можно объяснить тем, что в рационе равнозубой бурозубки большую роль играют насекомые с мягкими покровами (смотри Глава 1.1), а моллюски составляют ничтожную долю в ее спектре питания. У малой, средней и тундряной бурозубок, а также сибирской белозубки трематоды не обнаружены.

На территории Кузнецкого горно-таежного округа у *S. araneus* обнаружен один вид скребней *M. moniliformis* (larvae). Заражение этим паразитом происходит при поедании промежуточных хозяев – жуков семейства Tenebrionidae Latreille, 1802 и Scarabaeidae Latreille, 1802 (Хохлова, 1986).

3.3 Морфологическое и молекулярно-генетическое разнообразие цестод рода *Neoskrjabinolepis* Spassky, 1947

Особый интерес вызывают цестоды многовидового рода *Neoskrjabinolepis*, включающего 16 видов и составляющего шестую часть видового разнообразия ленточных червей палеарктических землероек. Эти виды *Neoskrjabinolepis* описаны только на основе морфологических признаков. Валидность части видов рода *Neoskrjabinolepis* (*N. schaldybini, N. singularis, N. longicirrosa, N. corticirrosa, N. merkushevae*), которые встречаются на юге Западной Сибири, нами подтверждена также молекулярными данными (Корниенко и др., 2022).

В качестве морфологических признаков используются: тип метамерии стробилы, вооружение сколекса (форма и длина хоботковых крючьев), топография половых органов (семенников и яичника), вооружение копулятивного органа (цирруса), плодовитость маточных члеников (Таблица 4).

Таблица 4 – Морфологические характеристики видов рода *Neoskrjabinolepis* (размеры в мкм)

Вид цепня	Длина крючьев	Размеры бурсы цирруса	Длина цирруса	Вооружение цирруса	Число проглоттид	Число яиц в матке
Градуальная стробиляция						
N. schaldybini	38–43	73–90 x 8–11	40–42	Парабазальная часть вооружена несколькими крупными когтевидными шипами, остальная поверхность – саблевидными шипами	>300	20–30
N. longicirrosa	41–45	150–165 x 12–15	120–125	Вся поверхность равномерно покрыта мелкими шипиками, еле заметными на вершине	Около 450	16–20

Окончание таблицы 4

Вид цепня	Длина крючьев	Размеры бурсы цирруса	Длина цирруса	Вооружение цирруса	Число проглоттид	Число яиц в матке
Серийная стробиляция						
N. singularis	56–65	70–90 x 10–12	40–47	Почти вся поверхность покрыта длинными саблевидными шипами, уменьшающимися к вершине	>350	34–43
N. corticirrosa	48–53	90–95 x 11–15	50–55	Парабазальная часть вооружена несколькими мелкими когтевидными шипиками, остальная поверхность – тонкими щетинковидными шипиками, уменьшающимися к вершине	Около 250	10–20
N. merkushevae	35–37	60–65 × 7–8	35–40	Средняя часть вооружена редкими щетинковидными шипиками, уменьшающимися к вершине. Вершина не вооружена	200–240	12–16

Нами изучена генетическая изменчивость рода *Neoskrjabinolepis* на основании фрагментов гена 28S яДНК и гена NAD1 митохондриальной ДНК. В GenBank имеются лишь последовательности ядерной 28S рДНК: *N. schaldybini* из Финляндии и *Neoskrjabinolepis* sp. из Болгарии (Nucleotide Database [Электронный ресурс] // National Center for Biotechnology Information, U.S. National Library of Medicine. URL: https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/?term=Neoskrjabinolepis).

Реконструкция филогенетических отношений между видами рода *Neoskrjabinolepis* на основе последовательностей фрагментов разных генов (28S и NAD1) показала одинаковую топологию ветвей.

Филогенетическое древо по гену 28S яДНК включает четыре ветви, соответствующие видам *N. schaldybini*, *N. corticirrosa*, *N. singularis*, *N. merkushevae* (Рисунок 26). Виды *L. scutigera* и *L. skrjabini* Spassky et Morosov, 1959 используются в качестве аутгруппы.

Кластер, соответствующий виду *N. schaldybini*, объединяет последовательности образцов из Республик Алтай и Адыгеи, Финляндии, Литвы, Краснодарского края и Ростовской области. Линии *N. merkushevae* объединяют образцы из Краснодарского края (ст. Кущевская), западной части Северного Кавказа (Республики Адыгея и Карачаево-Черкессия). В *singularis*-кладу входят последовательности из Республики Алтай и Литвы, а в *corticirrosa*-кладу объединяются образцы с Алтая и Якутии.

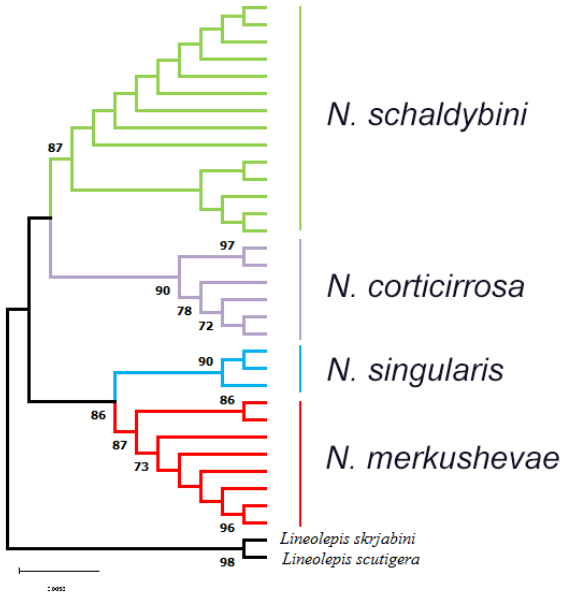


Рисунок 26 – Филогенетические отношения между видами рода *Neoskrabinolepis* на основе последовательностей ядерного рибосомального 28S гена (NJ-дерево)

Между кладами наблюдаются низкие значения генетических дистанций – от 0,9 до 1,5 (Таблица 5); внутри клад они также незначительные: 0,2±0,06 внутри *schaldybini*-клады; 0,3±0,1 внутри *singularis*-клады; 0,6±0,1 внутри *merkushevae*-клады и *corticirrosa*-клады. Эти данные свидетельствует о близком родстве образцов, входящих в клады. В то же время показано, что у гименолепидидных цестод наличие 0,1–0,2% генетических дистанций по

рибосомальному гену 28S может свидетельствовать о межвидовых различиях (Tkach et al., 2013). Таким образом, мы можем предположить, что виды *N. schaldybini, N. singularis, N. merkushevae* и *N. corticirrosa* могут представлять собой видовые комплексы.

Таблица 5 – Средние генетические дистанции и их ошибки по гену 28S яДНК между видами рода *Neoskrjabinolepis* (%) (над диагональю – стандартная ошибка)

	N. shaldybini	*N. corticirrosa*	*N. merkushevae*	*N. singularis*
N. shaldybini		0,2	0,3	0,3
N. corticirrosa	0,9		0,3	0,3
N. merkushevae	1,4	1,5		0,3
N. singularis	1,2	1,2	0,9	

Филогенетическое дерево на основании фрагментов гена NAD1 распадается на две крупные клады с хорошей поддержкой (Рисунок 27). В первую кладу включены «*schaldybini*-клада», «*merkushevae*-клада» и «*singularis*-клада», во вторую «*corticirrosa*-клада» и «*longicirrosa*-клада». Кластеры, объединяющие образцы, соответствующие видам *N. schaldybini* и *N. merkushevae*, отличаются большой разнородностью. Виды *D. diaphana* и *S. ovaluteri* используются в качестве аутгруппы.

Самая многочисленная «*schaldybini*-клада» объединяет линии, соответствующие образцам цестод из разных регионов исследований. Хорошо кластеризуются образцы от землероек из Армении, из Центрального (Республика Северная Осетия) и Западного Кавказа (Республики Адыгея и Карачаево-Черкессия), а также Краснодарского края (ст. Кущевская). В отдельный крупный кластер объединились последовательности цестод из Ростовской (Белая Калитва, Таганрог и ст. Вешенская), Кемеровской, Новосибирской и Ярославской (п. Борок) областей, Республик Армения, Мордовия и Алтай, а также Литвы, Белоруссии, Украины и Финляндии. Образцы из юга Западной Сибири (Республики Алтай, Кемеровской и Новосибирской областей) образовали отдельную субкладу.

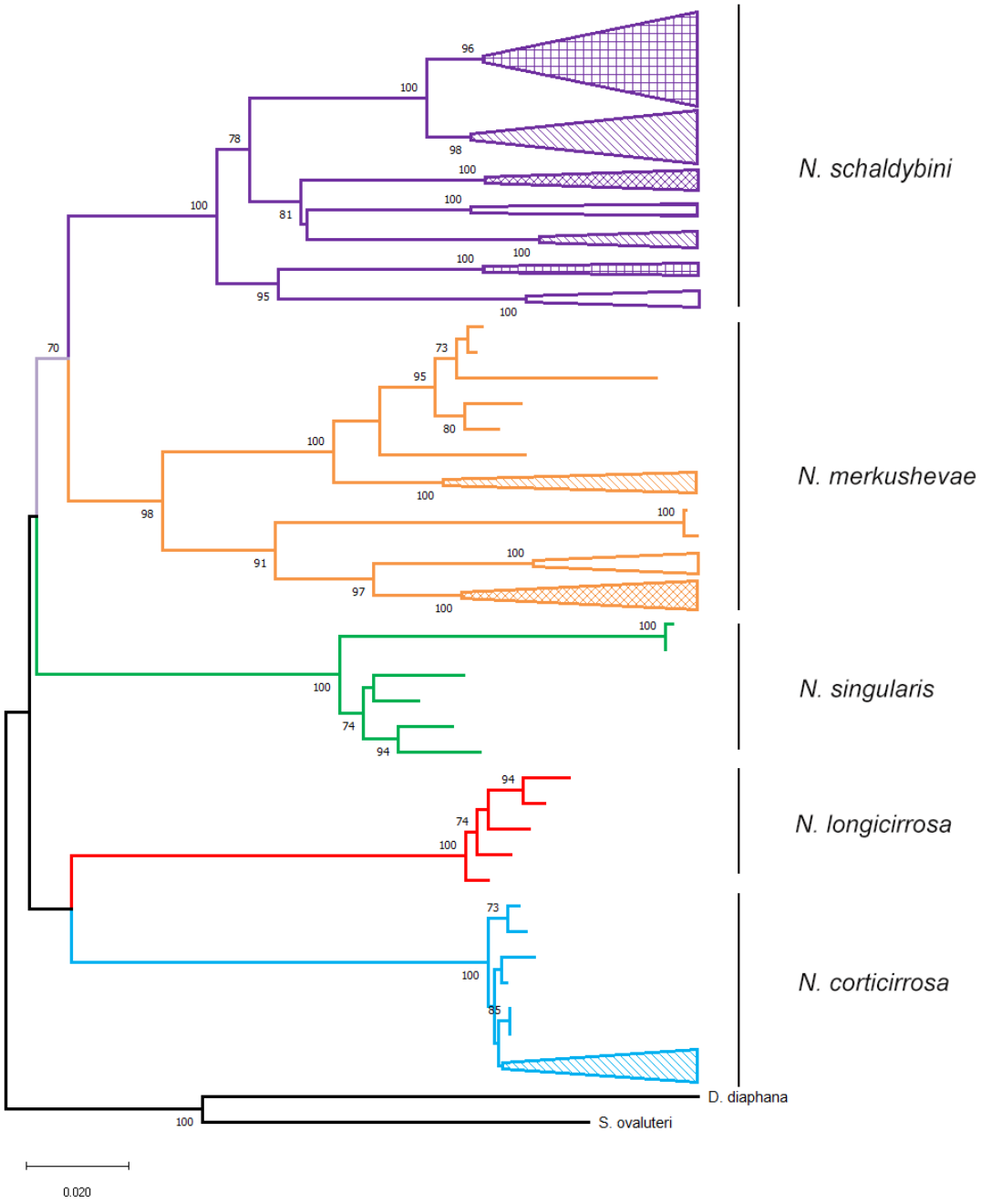


Рисунок 27 – Филогенетические отношения между видами рода *Neoskrabinolepis* на основе последовательностей митохондриальной NAD1 гена (NJ-дерево)

В пределах «*schaldybini*-клады» образцы из Адыгеи и Карачаево-Черкессии характеризуются небольшими генетическими дистанциями (7,3±1,2%), а для линий из Армении и ст. Кущевской – 6,4±1,1% (Приложение Д, Таблица Д.1), что свидетельствует об их внутривидовой изменчивости. Парные сравнения генетических дистанций между отдельными кластерами демонстрируют расхождение от 9,8 % до 14,6%, что также может указывать на

существование самостоятельных видов в составе *N. schaldybini* (Приложение А, Таблица А.6). Таким образом, разнородность «*schaldybini*-клады» по NAD1 позволяет сделать предположение о комплексности вида *N. schaldybini.*

В «*merkushevae*-кладе» четко выделяются две субклады с хорошей генетической поддержкой (91–100%) (Рисунок 26). В первую субкладу входят образцы из Ростовской области и Западной Сибири. Во второй субкладе объединены образцы из Армении, Ростовской и Томской областей, Западного Кавказа и Краснодарского края. Причем последовательности из Армении и Западного Кавказа, а также Ростовской и Томской областей образуют самостоятельные, хорошо поддерживаемые кластеры. Незначительные генетические дистанции внутри линий «*merkushevae*-клады» от 4,5% до 6,9% (Приложение Д, Таблица Д.1) свидетельствуют об их внутривидовой изменчивости. Попарные сравнения генетических дистанций между линиями демонстрируют существенные различия: от 11,8% до 24,2% (Приложение Д, Таблица Д.1), что позволяет выдвинуть гипотезу, что *N. merkushevae* также представляет собой комплекс видов.

Последовательности «*singularis*-клады» образовали две линии, включающие образцы от алтайских бурозубок и отдельно откластеризованные образцы из Литвы, Самарской и Кемеровской областей (Рисунок 27). Однако незначительные генетические дистанции (7,0±1,2%) внутри субклады скорее говорят о внутривидовой изменчивости.

Наименьшее генетическое разнообразие демонстрируют образцы, объединенные в «*corticirrosa*-кладу» и «*longicirrosa*-кладу» (Рисунок 27), о чем свидетельствуют незначительные генетические дистанции внутри видов, 0,8±0,2% и 2,0±0,5% соответственно.

Таким образом, изучение генетической изменчивости цестод рода *Neoskrjabinolepis* и проведенная реконструкция филогенетических отношений между видами рода на основании генов 28S рРНК и NAD1 мтДНК позволили подтвердить валидность части видов рода, выявить неоднородность отдельных видов и предположить их сборный состав.

ВЫВОДЫ

1) В таежной зоне юга Западной Сибири нами зарегистрировано 7 видов землероек: *S. araneus, S. isodon, S. caecutiens, S. minutus, S. tundrensis, N. fodiens, C. sibirica*. Фоновый вид в изучаемом сообществе – *S. araneus,* который выполняет основную роль в сохранении обилия гельминтов в исследованных экосистемах.

2) Обнаружено 29 видов цепеней (24 вида сем. Hymenolepididae и 5 видов сем. Dilepididae), 8 видов нематод, 3 вида трематод и 1 вид скребней. Выявлены существенные различия видового состава гельминтов у разных видов землероек.

3) Выявлена сложная многокомпонентная структура сообщества гельминтов землероек, что позволяет говорить о высоком разнообразии их кормовой базы. Полученные данные дополняют сведения по распределению паразитов землероек Западной Сибири.

4) Землеройки черневой тайги Северо-Восточного Алтая характеризуются высокими показателям экстенсивности инвазии цестодами, от 90 % и выше.

5) Изучена структура доминирования сообщества цестод бурозубок прителецкой тайги. Установлена характерная особенность таксоценозов, проявляющаяся в их высокой пластичности: в виде взаимных переходов видов-доминантов в группу субдоминантов, редких – в субдоминанты и наоборот. Изменение положения видов гельминтов в структуре сообщества зависит от условий существования популяций окончательного и промежуточного хозяев.

6) Использование морфологических признаков и молекулярно-генетических данных цестод рода *Neoskrjabinolepis* подтвердили валидность отдельных видов (*N. schaldybini, N. singularis, N. longicirrosa, N. corticirrosa, N. merkushevae*). Выявленная внутривидовая генетическая разнородность

Neoskrjabinolepis по генам 28S рРНК и NAD1 мтДНК позволила выдвинуть гипотезу о комплексности отдельных видов рода.

Список использованной литературы

1. Аниканова В. С. Гельминтофауна бурозубок рода *Sorex* (Soricidae, Insectivora) Кандалакшского заповедника / В. С. Аниканова, Е. П. Иешко, Н. С. Бойко // Паразитология. – 2005. – Т. 39. – № 6. – С. 559–568.

2. Аниканова В. С. Зависимость гельминтофауны мелких млекопитающих Карелии от их пищевой специализации / В. С. Аниканова, С. В. Бугмырин, Е. П. Иешко // Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения : материалы IV Всерос. Съезда Паразитол. об-ва при РАН. Санкт-Петербург, 20–25 октября 2008 г. – СПб., 2008. – Т. 1. – С. 19–23.

3. Аниканова В. С. Методы сбора и изучения гельминтов мелких млекопитающих / В. С. Аниканова, С. В. Бугмырин, Е. П. Иешко. – Петрозаводск : Изд-во Карельск. науч. центра РАН, 2007. – 145 с.

4. Аниканова В. С. Особенности формирования гельминтофауны бурозубок *Sorex araneus* L. и *S. minutus* L. Южной Карелии / В. С. Аниканова, Е. П. Иешко // Эколого-паразитологические исследования животных и растений европейского Севера. – Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2001. С. 86–90.

5. Бобринский Н. А. Определитель млекопитающих СССР: Пособие для студентов педагогических институтов и учителей / Н. А. Бобринский, Б. А. Кузнецов, А. П. Кузякин. – М. : Просвещение, 1965. – 381 с.

6. В. Д. Гуляев О видовой самостоятельности *Spasskylepis ovaluteri* (Cestoda, Cyclophyllidae, Hymenolepididae) – паразита бурозубок Палеарктики // Зоологический журнал. – 2004. – Т. 83, вып. 4. – С. 387–394.

7. Громов И. М. Млекопитающие фауны СССР / И. М. Громов, А. А. Гуреев, Г. А. Новиков. – М. : АН СССР, 1963. – 639 с.

8. Гуляев В. Д. и др. О видовой самостоятельности *Spasskylepis ovaluteri* (Cestoda, Cyclophyllidae, Hymenolepididae)-паразита бурозубок Палеарктики // Зоологический журнал. – 2004. – Т. 83. – №. 4. – С. 387–394.

9. Гуляев В. Д. О причинах и механизмах возникновения миниатюрных полимерных Hymenolepididae (Cyclophyllidae, Cestoda) –

паразитов бурозубок / В. Д. Гуляев, С. А. Корниенко // Тр. Зоол. ин-та Рос. акад. Наук. – 2009. – Т. 313. – № 3. – С. 249–256.

10. Гуляев В. Д. Цестоды рода *Mathevolepis* (Cyclophyllidea: Hymenolepididae) от бурозубок Голарктики / В. Д. Гуляев, С. В. Карпенко // Паразитология. – 1998. – Т. 32. – №. 6. – С. 507–518.

11. Гуляев В.Д. О родовой принадлежности вооруженных гименолепидид (Cestoda: Cyclophyllidea: Hymenolepididae), паразитирующих у бурозубок Западной и Восточной Сибири / В.Д. Гуляев, С.А. Корниенко / В.Д. Гуляев, С.А. Корниенко // Беспозвоночные животные Южного Зауралья и сопредельных территорий. Материалы Всерос. конф. 14–16 апреля 1998 г. – Курган. – С. 102–104.

12. Гуреев А. А. Фауна СССР. Млекопитающие. Насекомоядные. Ежи, кроты и землеройки (Erinaceidae, Talpidae, Soricidae) / А. А. Гуреев. – Л. : Изд-во "Наука", 1979. – Т. IV, Вып. 2. – 503 с.

13. Докучаев Н. Е. Видовые и географические особенности в зараженности бурозубок личинками нематод *Porrocaecum* spp. // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Матер. межрегион. конфер. Новосибирск: Лада, 2002. С. 54–58

14. Долгов В. А. Бурозубки Старого Света. / В. А. Долгов. – М. : Изд-во МГУ, 1985. – 221 с.

15. Жигилева О. Н. Гельминтофауна бурозубок (*Sorex* L.) юга Тюменской области / О. Н. Жигилева, Н. А. Сазонова, Е. В. Сергеева // Биологические науки Казахстана. – 2003. – № 3. – С. 84–89.

16. Жигилева О. Н. Корреляция показателей биоразнообразия мелких млекопитающих и их гельминтов в экосистемах Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. – 2011. – Т. 18. – №. 4. – С. 555–562.

17. Зайцев М. В. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Насекомоядные / М. В. Зайцев, Л. Л. Войта, Б. И. Шефтель. – СПб. : Наука. Российская акад. наук, Зоологический ин-т, 2014. – 391 с.

18. Земцов А. А. и др. География Томской области. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 1988. – 246 с.

19. Ивашкин В. М. Методы сбора и изучения гельминтов наземных млекопитающих / В. М. Ивашкин, В. Л. Контримавичус, Н. С. Назарова. – М. : Наука, 1971. – 123 с.

20. Иешко Е. П. Особенности распределения численности цестоды *Ditestolepis diaphana* (Cholodkowsky 1906) в популяции обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*, L. 1758) Карелии / Е. П. Иешко, В. С. Аниканова, Ю. Л. Павлов // Современные проблемы паразитологии. Труды КарНЦ РАН. Серия "Биогеография". – Петрозаводск, 2008. – С. 57–64.

21. Ишигенова Л. А. Развитие цистицеркоида *Monocercus arionis* (Cestoda, Dilepididae) / Л. А. Ишигенова, С. А. Корниенко // Зоологический журнал. – 2013. – Т. 92. – № 11. – С. 1303–1308.

22. Карпенко С. В. Гельминты землероек (Mammalia, Insectivora, Soricidae) Северной Барабы //Беспозвоночные животные Южного Зауралья и сопредельных территорий. Курган. – 1998а. – С. 182–187.

23. Карпенко С. В. Гельминты землероек предгорий Западного Алтая / С. В. Карпенко // Паразиты в природных комплексах и рисковые ситуации. Сб. науч. тр. – Новосибирск, 1998б. – С. 69–71.

24. Карпенко С. В. Плоские черви (Cestoda, Trematoda) насекомоядных млекопитающих Палеарктики. – Российский фонд фундаментальных исследований, 1998в. – №. 96-04-48137.

25. Карпенко С. В. Мониторинг зараженности микромаммалий Северной Барабы нематодами рода *Hepaticcola* Hall, 1916 и экспериментальное доказательство валидности вида *Hepaticola soricicola* Yokogawa in Nischigori, 1924. / С. В. Карпенко, А. И. Чечулин // Сибирская зоологическая конференция, Тезисы докладов всероссийской конференции, посвященной 60-летию ИСиЭЖ СО РАН, 15–22 сентября 2004. – Новосибирск, 2004. С. 380–381.

26. Карпенко С. В. Переописание *Hepatocestus hepaticus* (Cestoda: Dilepedidae) из землероек Западной Сибири // Паразитология. – 1996. – Т. 30. – № 5. – С. 463–468.

27. Кириллова Н. Ю. Обзор гельминтофауны мелких млекопитающих Жигулевского заповедника / Н. Ю. Кириллова, А. А. Кириллов // Nature Conservation Research. Заповедная наука. – 2017. – Т. 2. – № 2. – С. 24–37.

28. Кириллова Н. Ю. Фауна гельминтов обыкновенной бурозубки Sorex araneus (Eulipotyphla, Soricidae) Северной части национального парка «Смольный» / Н. Ю. Кириллова, А. А. Кириллов // Материалы международной конференции «Экологические проблемы бассейнов крупных рек». Учреждение Российской академии наук Институт экологии Волжского бассейна РАН, 2018. – №. 6. – С. 137–139.

29. Кириллова Н. Ю., Кириллов А. А. Первое обнаружение личинок скребней *Centrorhynchus aluconis* (Muller, 1780) (Giganthorhynchidae) и *Moniliformis moniliformis* Bremser, 1811 (Moniliformidae) у землероек (Insectivora: Soricidae) фауны России // Паразитология. – 2007. – Т. 41. – №. 1. – С. 82-85.

30. Козлова А. С. Роль разных видов бурозубок в поддержании инвазии цестод в прителецкой тайге // Старт в науку : материалы LXIX научной студенческой конференции Биологического института, Томск, 20–24 апреля 2020 г. – Томск, 2020. – С. 14.

31. Козлова А. С. Цестоды землероек Кемеровской области // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке: материалы VI межрегиональной научной конференции паразитологов Сибири и Дальнего Востока, посвященной 70-летию со дня рождения профессора Владимира Дмитриевича Гуляева, Новосибирск, 4–6 сентября 2019 г. – Новосибирск, 2019. – С. 76–77.

32. Корнева Ж. В. Взаимосвязь матки и развивающихся яиц у высших цестод с различной плодовитостью / Ж. В. Корнева, С. А. Корниенко // Известия РАН. Серия биологическая. – 2013. – № 4. – С. 420–430.

33. Корнева Ж. В. Морфология и ультраструктура матки у *Ecrinolepis collaris* и *Soricinia infirma* (Cestoda, Cyclophyllidea) и их корреляция с плодовитостью стробилы / Ж. В. Корнева, С. А. Корниенко // Зоологический журнал. – 2014. – Т. 93. – № 11. – С. 1305–1315.

34. Корниенко С. А. К морфологии и систематике цестод рода *Neoskrjabinolepis* (Cyclophyllidae, Hymenolepididae) / С. А. Корниенко, В. Д. Гуляев, Ю. А. Мельникова // Зоол. журн. – 2006. – Т. 85. – № 2. – С. 131–145.

35. Корниенко С. А. Мелкие млекопитающие острова Большой Шантар / С. А. Корниенко, А. А. Макариков, Н. Е. Докучаев // Вестник ДВО РАН. – 2014. – № 3. – С. 27–33.

36. Корниенко С. А. Новые виды цестод рода *Neoskrjabinolepis* (Cyclophyllidea, Hymenolepididae) от бурозубок России / С. А. Корниенко, В. Д. Гуляев, Ю. А. Мельникова // Зоол. журн. – 2007. – Т. 86. – № 3. – С. 259–269.

37. Корниенко С. А. Распределение цестод в популяциях землероек прителецкой тайги / С. А. Корниенко, В. Д Гуляев. // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке: мат-лы Межрегион. конф. Новосибирск: Лада. – 2002. – С. 82.

38. Корниенко С. А. Цестоды бурозубок бассейна р. Индигирка / С. А. Корниенко, Н. Е. Докучаев // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2015. – № 1. – С. 42–48.

39. Корниенко С. А. Цестоды бурозубок бассейна р. Индигирки / С. А. Корниенко, Н. Е. Докучаев // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. – 2015. – №. 1. – С. 42–48.

40. Корниенко С. А. Цестоды бурозубок Голарктики // Проблемы биологии и биологического образования в педагогических вузах. – 2015. – С. 34–36.

41. Корниенко С. А. Цестоды бурозубок Центральной и Южной Якутии / С. А. Корниенко, Н. Е. Докучаев, В. А. Однокурцев // Зоологический журнал. – 2018. – Т. 97. – № 9. – С. 1110–1120.

42. Корниенко С. А. Цестоды землероек Северо-Восточного Алтая (систематика, экология) : автореф. дис. … канд. биол. наук / С. А. Корниенко. – Новосибирск, 2001. – 28 с.

43. Корниенко С. А. Цестоды насекомоядных млекопитающих Горного Алтая // С. А. Корниенко, А. А. Макариков, А. В. Кривопалов, Н. В. Лопатина // Горные экосистемы и их компоненты: материалы V Всероссийская конференция с международным участием, посвященной 25-летию научной школы чл.-корр. РАН АК Темботова и 20-летию Института экологии горных территорий им. АК Темботова Кабардино-Балкарского научного центра РАН. – Нальчик. – 2014. – С. 106–107.

44. Корниенко С. А. Генетическое разнообразие цестод рода *Neoskrjabinolepis* землероек Палеарктики / С. А. Корниенко, А. С. Козлова, В. В. Стахеев // Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии (XI Съезд Териологического общества при РАН). Материалы конференции с международным участием, 14–18 марта 2022 г., г. Москва, ИПЭЭ РАН. – М.: Тов-во научных изданий КМК. – 2022. – С. 166.

45. Кутаева З. В. Сравнительный анализ гельминтофауны бурозубок (Sorex) среднетаежных, подтаежных и северо-лесостепных районов Тюменской области / З. В. Кутаева, О. Н. Жигилева // Вестник Тюменского государственного университета. – 2009. – № 3. – С. 261–267.

46. Кутаева З. В. Сравнительный анализ гельминтофауны бурозубок (*Sorex*) среднетаежных, подтаежных и северо-лесостепных районов Тюменской области / З. В. Кутаева, О. Н. Жигилева // Вестн. Тюмен. гос. ун-та. – 2009. – № 3. – С. 261–267.

47. Лучицкая И. О., Белая Н. И., Арбузов С. А. Климат Новосибирска и его изменения / И. О. Лучицкая, Н. И. Белая, С. А. Арбузов // Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2014. – 224 с.

48. Мажейка В. В. К изучению *Notocotylus noyeri* Joyeux, 1922 и обзор видов рода *Notocotylus* – паразитов грызунов // Ин-т экологии АН Литвы. Деп. в ЛитИИ. – 1990. – Т. 11. – С. 90.

49. Модина Т. Д. Климаты Республики Алтай / Т. Д. Модина – Новосибирск : Изд-во НПУ, 1997. – 177 с.

50. Москвитина Н. С., Лукьянцев В. В., Удалой А. В. Гельминты мелких млекопитающих на техногенно загрязненных территориях юга Томской области / Н. С. Москвитина, В. В. Лукьянцев, А. В. Удалой // Биологическое разнообразие животных Сибири. – 1998. – С. 208–209.

51. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мэгарран. – М. : Мир, 1992. – 184 с.

52. Никонорова И. А. и др. Гельминты обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* на территории заповедника "Кивач" // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. – 2019. – №. 1. – С. 106–111.

53. Плохинский Н. А. Биометрия / Н. А. Плохинский. – М. : Изд-во МГУ, 1970. – 368с.

54. Севастьянов В. В. Климат высокогорных районов Алтая и Саян / В. В. Севастьянов. – Томск : Изд-во Томского ун-та, 1998. – 202 с.

55. Секвенирование и фрагментный анализ ДНК [Электронный ресурс] // Синтол, Научно-производственная компания, 2022. URL: http://www.syntol.ru/ (дата обращения: 15.12.2021).

56. Спасский А. А. Явление конфлуэнции члеников и маток у цестод // Докл. АН СССР. – 1947. – Т. 58. – № 4. – С. 723–724.

57. Спасский А. А. Цестоды насекомоядных млекопитающих Молдавии / А. А. Спасский, О. Ф. Андрейко // Паразиты животных и растений. – 1970. – № 5. – С. 44–59.

58. Судариков В. Е. и др. Метацеркарии трематод–паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России // Метацеркарии трематод – паразиты гидробионтов России. М.: Наука. – 2002. – Т. 1. – С. 298.

59. Суслов С. П. Западная Сибирь: физико-географическая характеристика / С. П. Суслов. – Акад. наук СССР, Институт географии. – М. : ОГИЗ: Гос. изд-во геогр. лит., 1947. – 176 с.

60. Территория, природные условия и население [Электронный ресурс] // Кемеровская область, Администрация Берёзовского городского округа официальный сайт, 2020. URL: http://berez.org/gorod/ter/ (дата обращения: 21.02.2022).

61. Федоров К. П. Закономерности пространственного распределения паразитических червей / К. П. Федоров. – Новосибирск : Наука, 1986. – 256 с.

62. Филимонова Л. В. Некоторые новые данные о жизненном цикле трематоды *Metorchis bilis* (Braun, 1790) // Актуальные вопросы теоретической и прикладной трематодологии и цестодологии: Мат. науч. конф. Всесоюзного общества гельминтологов (ВОГ). М. – 1997. – С. 156–157.

63. Филимонова Л. В. Трематоды фауны СССР. Нотокотилиды / Л. В. Филимонова. – М. : Наука, 1985. – 127 с.

64. Хохлова И. Г. Акантоцефалы наземных позвоночных фауны СССР / И. Г. Хохлова. – М. : Наука, 1986. – 277 с.

65. Чечулин А. И. О цикле развития трематоды *Notocotylus noyeri* Joyeux, 1922 – паразита мелких грызунов // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. – 1988. – Т. 3. – С. 71–73.

66. Шахматова В. И. Новая дилепидная цестода от сибирского крота / В. И. Шахматова, В. Д Гуляев // Редкие гельминты, клещи и насекомые. – Новосибирск, 1990. – С. 26–30.

67. Шейкина З. В. Гельминты землероек (Soricidae) заповедника «Малая Сосьва» (Россия) / З. В. Шейкина, О. Н. Жигилева // Nature Conservation Research. Заповедная наука. – 2018. – Т. 3, вып. 3. – С. 28–36.

68. Шефтель Б. И. Методы учета численности мелких млекопитающих // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2018. – Т. 3. – С. 1–21.

69. Щипанов Н. А. Универсальная живоловка для мелких млекопитающих // Зоологический журнал. – 1987. – Т. 66. – С. 759–761.

70. Юдин Б. С. Насекомоядные млекопитающие Сибири / Б. С. Юдин – Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1989. – 360 с.

71. Юдин Б. С. Насекомоядные млекопитающие Сибири: Определитель / Б. С. Юдин – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1971. – 170 с.

72. Юшков В. Ф. Фауна Европейского Северо-Запада России / В. Ф. Юшков // Гельминты млекопитающих. СПб. : Наука, 1995. – Т. 3. – 201 с.

73. Binkienė R. Helminth fauna of shrews (*Sorex* spp.) in Lithuania //Acta Zoologica Lituanica. – 2006. – Vol. 16, №. 3. – P. 241–245.

74. Binkienė R. *Soricinia genovi* n. sp. from *Neomys fodiens* in Bulgaria, with redescription of *Soricinia globosa* (Baer, 1931) (Cyclophyllidea: Hymenolepididae) / R. Binkienė, S. A. Kornienko, V. V. Tkach // Parasitology Research. – 2015. – Vol. 114, №. 1. – P. 209–218.

75. Caira J. N., Jensen K. Planetary biodiversity inventory (2008–2017): Tapeworms from vertebrate bowels of the earth. / J. N. Caira, K. Jensen. – Natural History Museum, University of Kansas, 2017. – 463 p.

76. Genov T. Helminths of insectivores and rodents in Bulgaria / T. Genov. – Bulgaria : Bulgarian Academy of Sciences Publishing House, Sofia, 1984. – 348 p.

77. Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucleic Acids Symp. Ser. – 1999. Vol. 41. P. 95–98.

78. Jourdane J Variations biogeographique des hotes intermediaries dans les cycles d'hymenolepis (Cestoda) parasites de Sorisides. // Acta Parasit. Polon. – 1975. Vol. 23 (20). P. 247–251.

79. Khalil L. Keys to the cestode parasites of vertebrates. CAB International / L. F. Khalil, A. Jones, R. A. Bray // London : The Natural History Museum, 1994. – 764 p.

80. Kisielewska K. The life cycle of *Soricinia diaphana* (Cholodkovsky 1906) Zarnowski, 1955 Hymenolepididae // Bulletin de l'Academie polonaise des Sciences. Classe II. Serie des Sciences Biologiques. – 1960. – Vol. 8, №. 5. – P. 219–222.

81. Kornienko S. A. *Neoskrjabinolepis merkushevae* sp. n. (Cyclophyllidea: Hymenolepididae), a new cestode from shrews from the Palaearctic region / S. A. Kornienko, R. Binkienė // Folia Parasitol. – 2008. – № 55. – P. 136–140.

82. Littlewood D. T. J. In search of mitochondrial markers for resolving the phylogeny of cyclophyllidean tapeworms (Platyhelminthes, Cestoda) – a test study with Davaineidae / D. T. J. Littlewood, A. Waeschenbach, P. N. Nikolov // Acta Parasitologica. – 2008. – Vol. 53. – №. 2. – P. 133–144.

83. Littlewood D. T. J. The interrelationships of Proseriata (Platyhelminthes: Seriata) tested with molecules and morphology / D. T. J. Littlewood, M. Curini-Galletti, E. A. Herniou // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2000. – Vol. 16. – №. 3. – P. 449–466.

84. Nucleotide Database [Электронный ресурс] // National Center for Biotechnology Information, U.S. National Library of Medicine. URL: https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/?term=Neoskrjabinolepis (дата обращения: 09.01.2022).

85. Pojmanska T. Investigations on the occurrence and biology of trematodes of *Sorex araneus araneus* L. in Bialowieza National Park //Acta Parasitologica Polonica. – 1961. – Vol. 9. – №. 22/30. – P. 305–330.

86. Thomas R. J. On the nematode and trematode parasites of some small mammals from the Inner Hebrides // Journal of Helminthology. – 1953. – Vol. 27. – №. 3–4. – P. 143–168.

87. Tkach V. V. Method for the rapid fixation of gastrointestinal helminths in small mammals / V. V. Tkach, A. G. Hope, S. E. Greiman // Acta Parasitologica. – 2019. – Vol. 64. – №. 2. – P. 406–410.

88. Tkach V. V. Morphological and molecular differentiation of *Staphylocystis clydesengeri* n. sp. (Cestoda, Hymenolepididae) from the vagrant shrew *Sorex vagrans* (Soricimorpha, Soricidae) in North America / V. V. Tkach, A. A. Makarikov, J. M. Kinsella // Zootaxa. – 2013. – Vol. 3691. – №. 3. – P. 389–400.

89. Tkach V. V. *Neomylepis* gen. n. – a new genus of hymenolepidid tapeworms (Cestoda, Cyclophyllidea), parasites of water shrews // Vestnik Zoologii. – 1998. – Vol.32. – P. 90–93.

90. Vaucher C., Durette-Desset M. C. Nématodes Héligmosomes parasites d'insectivores Soricidés de la région holarctique //Annales de Parasitologie Humaine et Comparée. – 1973. – Vol. 48. – №. 1. – P. 135–167.

91. Waeschenbach A. et al. Added resolution among ordinal level relationships of tapeworms (Platyhelminthes: Cestoda) with complete small and large subunit nuclear ribosomal RNA genes // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2007. – Vol. 45. – №. 1. – P. 311–325.

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Таблица А.1 – Видовой состав цестод у *S. araneus* юга Западной Сибири

	С. Артыбаш									Г. Новосибирск		Г. Березовский	
Вид / Год	2008	2009	2010	2011	2012	2015	2016	2017	2018	2018	2020	2019	2020
D. diaphana	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+
E. collaris	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+
M. arionis	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
L. scutigera	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
N. schaldybini	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
N. pilosa	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
N. singularis	+	-	+	-	+	-	+	+	-	-	-	+	-
N. corticirrosa	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-
N. longicirrosa	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-
N. merkushevae	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
S. sibirica	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
S. furcata	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+
U. prolifer	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-
S. diplocoronatus	-	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	+	-
M. petrotschenkoi	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+
S. infirma	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
S. ovaluteri	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
M. skrjabini	+	-	+	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-
Polycercus sp.	-	-	+	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-
P. mathevossianae	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
S. borealis	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+	-
D. undula	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
H. hepaticus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Таблица Б.1 – Видовой состав цестод у *S. isodon* юга Западной Сибири

Место	С. Артыбаш									Г. Березовский	
Вид / Год	2008	2009	2010	2011	2012	2015	2016	2017	2018	2019	2020
D. diaphana	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
E. collaris	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
M. baicalensis	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
M. arionis	+	+	+	+	+	-	+	-	-	-	+
L. scutigera	-	-	+	-	-	+	+	+	-	-	-
N. schaldybini	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
N. pilosa	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-
N. singularis	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
N. longicirrosa	-	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-
N. merkushevae	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
S. furcata	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
S. sibirica	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
U. prolifer	+	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-
S. diplocoronatus	-	-	+	+	+	-	+	-	-	-	-
M. petrotschenkoi	+	+	+	+	-	-	+	-	+	+	+
M. skrjabini	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-
S. infirma	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-
P. mathevossianae	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-
S. borealis	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
B. gulyaevi	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-
S. quarta	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Polycercus sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+
D. undula	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
H. hepaticus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Таблица В.1 – Видовой состав цестод у *S. caecutiens* прителецкой тайги

Вид / Год	2008	2009	2010	2011	2012	2016	2017	2018
D. diaphana	+	+	+	+	+	+	+	+
E. collaris	+	+	+	+	+	+	+	+
M. arionis	+	-	+	-	-	-	+	-
L. scutigera	-	-	+	-	+	-	-	-
N. schaldybini	+	+	+	+	+	+	+	+
N. corticirrosa	+	-	+	+	+	+	-	+
N. pilosa	-	-	+	-	-	-	-	-
N. singularis	+	-	+	-	-	-	+	-
N. merkushevae	+	+	+	-	-	-	-	-
N. longicirrosa	-	-	+	-	-	-	-	-
S. sibirica	-	-	+	-	+	-	-	-
S. furcata	+	+	+	+	+	+	+	+
U. prolifer	+	+	+	+	+	+	+	+
S. diplocoronatus	-	+	+	-	+	-	+	-
M. petrotschenkoi	-	+	+	-	-	+	-	+
S. infirma	+	+	+	+	+	+	-	-
M. skrjabini	-	-	+	+	-	+	-	-
P. mathevossianae	-	-	+	+	-	-	-	-

ПРИЛОЖЕНИЕ Г

Таблица Г.1 – Видовой состав цестод у *S. minutus* юга Западной Сибири

Место	С. Артыбаш							Г. Новосибирск	Г. Березовский		С. Киреевск
Вид / Год	2009	2011	2012	2015	2016	2017	2018	2020	2019	2020	2021
D. diaphana	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+
E. collaris	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+
L. scutigera	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
N. schaldybini	+	-	+	+	-	+	-	-	-	+	-
N. corticirrosa	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-
N. merkushevae	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+
S. furcata	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	+
U. prolifer	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-
S. diplocoronatus	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
P. mathevossianae	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
S. borealis	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
S. stephanskii	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Таблица Г.2 – Видовой состав цестод у *N. fodiens, C. sibirica* и *S. tundrensis* юга Западной Сибири

	2009	2010	2011	2015	2016
N. fodiens					
Polycercus sp.	-	+	-	+	+
N. magnirostellata	+	+	-	+	-
C. sibirica					
S. brusatae	+	-	+	-	-
S. tundrensis					
D. diaphana	-	-	-	+	+
E. collaris	-	-	-	-	+
N. schaldybini	-	-	-	+	-
S. furcata	-	-	-	+	+
U. prolifer	-	-	-	+	+
M. petrotschenkoi	-	-	-	+	+
S. infirma	-	-	-	+	-

ПРИЛОЖЕНИЕ Д

Таблица Д.1 – Генетические p-дистанции (%) в пределах и между кладами рода *Neoskrjabinolepis* на основе фрагмента гена ND1 митохондриальной ДНК (над диагональю указана стандартная ошибка)

	В пределах клады	*N. shaldybini* Western Europe at al.	*N. shaldybini* Armenia Kyshyovka	*N. shaldybini* Altai	*N. shaldybini* Adygea Karachaevo	*N. shaldybini* Osetija	*N. merkushevae* Rostovsk oblast Siberia	*N. merkushevae* Rostovsk oblast	*N. merkushevae* Adygea Kushevskaya Karachaevo	*N. merkushevae* Armenia	*N. singularis*	*N. corticirrosa*	*N. longicirrosa*
N. shaldybini Western Europe at al.	0,9±0,2		2,07	0,74	2,23	2,02	3,40	3,72	3,35	4,06	3,54	3,88	3,74
N. shaldybini Armenia, Kyshyovka	6,4±1,1	12,24		2,10	2,32	1,70	3,50	3,70	3,30	4,70	3,75	3,61	3,59
N. shaldybini Altai	1,5±0,3	3,53	12,32		2,35	1,97	3,47	3,79	3,44	4,36	3,69	3,90	3,82
N. shaldybini Adygea, Karachaevo	7,3±1,2	13,40	13,93	14,26		2,44	3,53	3,67	3,42	4,76	3,89	3,82	3,70
N. shaldybini Osetija	1,1±0,3	11,55	9,83	11,18	14,59		3,51	3,47	3,43	4,94	3,62	3,72	3,93
N. merkushevae Rostovsk oblast. Siberia	4,5±0,8	20,47	21,63	21,09	21,92	21,15		2,29	1,98	4,01	3,35	3,55	4,14
N. merkushevae Rostovsk oblast	1,2±0,3	22,46	23,05	23,18	22,71	21,43	13,7		1,29	2,96	3,48	3,93	4,24
N. merkushevae Adygea Kushevskaya, Karachaevo	1,3±0,3	20,53	20,73	21,16	21,23	21,17	11,8	6,6		2,31	3,36	3,72	3,98
N. merkushevae Armenia	0,3±0,2	24,38	28,26	26,39	28,55	29,68	24,2	17,53	13,13		4,83	5,88	6,54
N. singularis	7±1,2	22,41	23,95	23,35	24,48	22,31	21,02	22,00	21,36	29,66		3,93	3,63
N. corticirrosa	0,8±0,2	23,63	22,30	23,79	23,67	22,48	21,30	23,75	22,36	33,78	23,93		3,60
N. longicirrosa	2±0,5	23,10	22,27	23,56	23,11	23,98	25,17	26,03	24,11	36,79	22,77	21,57	

АНТИПЛАГИАТ
ОБНАРУЖЕНИЕ ЗАИМСТВОВАНИЙ

Отчет о проверке на заимствования №1

Автор: arishka.kozlovaackles@mail.ru / ID: 6508041
Проверяющий:

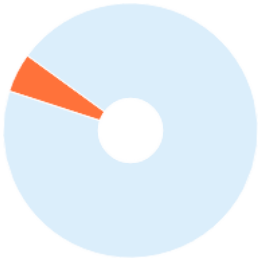
Отчет предоставлен сервисом «Антиплагиат» - http://users.antiplagiat.ru

ИНФОРМАЦИЯ О ДОКУМЕНТЕ

№ документа: 28
Начало загрузки: 25.05.2022 11:25:41
Длительность загрузки: 00:00:02
Имя исходного файла:
ВКР_Маг_Козлова_merged (1).pdf
Название документа:
ВКР_Маг_Козлова_merged (1)
Размер текста: 112 кБ
Символов в тексте: 114767
Слов в тексте: 13161
Число предложений: 2016

ИНФОРМАЦИЯ ОБ ОТЧЕТЕ

Начало проверки: 25.05.2022 11:25:43
Длительность проверки: 00:00:14
Комментарии: не указано
Модули поиска: Интернет Free



ЗАИМСТВОВАНИЯ	САМОЦИТИРОВАНИЯ	ЦИТИРОВАНИЯ	ОРИГИНАЛЬНОСТЬ
5,24%	0%	0%	94,76%

Заимствования — доля всех найденных текстовых пересечений, за исключением тех, которые система отнесла к цитированиям, по отношению к общему объему документа.
Самоцитирования — доля фрагментов текста проверяемого документа, совпадающий или почти совпадающий с фрагментом текста источника, автором или соавтором которого является автор проверяемого документа, по отношению к общему объему документа.
Цитирования — доля текстовых пересечений, которые не являются авторскими, но система посчитала их использование корректным, по отношению к общему объему документа. Сюда относятся оформленные по ГОСТу цитаты; общеупотребительные выражения; фрагменты текста, найденные в источниках из коллекций нормативно-правовой документации.
Текстовое пересечение — фрагмент текста проверяемого документа, совпадающий или почти совпадающий с фрагментом текста источника.
Источник — документ, проиндексированный в системе и содержащийся в модуле поиска, по которому проводится проверка.
Оригинальность — доля фрагментов текста проверяемого документа, не обнаруженных ни в одном источнике, по которым шла проверка, по отношению к общему объему документа.
Заимствования, самоцитирования, цитирования и оригинальность являются отдельными показателями и в сумме дают 100%, что соответствует всему тексту проверяемого документа.
Обращаем Ваше внимание, что система находит текстовые пересечения проверяемого документа с проиндексированными в системе текстовыми источниками. При этом система является вспомогательным инструментом, определение корректности и правомерности заимствований или цитирований, а также авторства текстовых фрагментов проверяемого документа остается в компетенции проверяющего.

№	Доля в отчете	Источник	Актуален на	Модуль поиска
[01]	1,09%	• Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю., Чихляев И.В. Трематоды наземных позвоночных Среднего Поволжья. Тольятти, 2012. 329 с.: ил. http://ievbras.ru	12 Ноя 2016	Интернет Free
[02]	1,06%	Цестоды семейства Ditestolepididae Spassky, 1954 (Cyclophyllidea, Hymenolepidoidea) России + " - скачать бесплатно автореферат диссертации по " + биологии + ", специальность " + Зоология http://earthpapers.net	20 Окт 2017	Интернет Free
[03]	1,21%	Взаимосвязь зараженности гельминтами и генетического разнообразия популяций животных http://ibiw.ru	01 Дек 2020	Интернет Free

Еще источников: 7
Еще заимствований: 1,88%