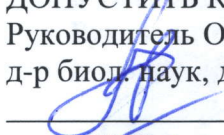


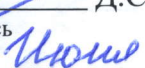
Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ (НИ ТГУ)
Институт биологии, экологии, почвоведения, сельского и лесного хозяйства
Кафедра зоологии беспозвоночных

ДОПУСТИТЬ К ЗАЩИТЕ В ГЭК

Руководитель ООП

д-р биол. наук, доц.

 Д.С. Воробьев

« 05 »  20 23 г.

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА МАГИСТРА
(МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ)

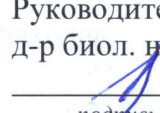
АНОПЛОЦЕФАЛИНЫ (CESTODA: ANOPLOSERPHALINAE) ГРЫЗУНОВ СЕВЕРНОЙ
ПАЛЕАРКТИКИ

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

Шиллинг Алина Евгеньевна

Руководитель ВКР

д-р биол. наук, доц.

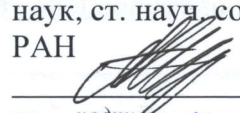
 А.В. Симакова

« 05 »  20 23 г.

Научный консультант канд. биол.

наук, ст. науч. сотр. ИСиЭЖ СО

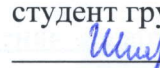
РАН

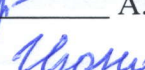
 А.В. Кривопапов

« 05 »  20 23 г.

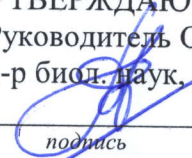
Автор работы

студент группы № 012110

 А.Е. Шиллинг

« 05 »  20 23 г.

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, доц.

Д.С. Воробьев
« » 20 г.

ЗАДАНИЕ

по выполнению выпускной квалификационной работы магистра обучающегося

Шиллинг Алине Евгеньевне

Фамилия Имя Отчество обучающегося

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

1 Тема выпускной квалификационной работы

Аноплоцефалины (Cestoda: Anoplocephalinae) грызунов Северной Палеарктики

2 Срок сдачи обучающимся выполненной выпускной квалификационной работы:

а) в учебный офис / деканат – 5 июня 2023 б) в ГЭК – 5 июля 2023

3 Исходные данные к работе:

Объект исследования – половозрелые цестоды семейства Anoplocephalidae,
паразитирующие в желчно-кишечном тракте грызунов.

Предмет исследования – морфологическая и молекулярно-генетическая изменчивость
видов цестод, относящихся к семейству Anoplocephalidae.

Цель исследования – изучить видовое разнообразие цестод семейства
Anoplocephalidae, паразитирующих у грызунов Северной Палеарктики на основе
морфологического и молекулярно-генетического подходов.

Задачи:

1. Изучить, на основании морфологических признаков, видовое разнообразие цестод грызунов подсемейства Anoplocephalinae, хранящихся в коллекции ИСиЭЖ СО РАН и предложить определительные ключи для родов аноплоцефалин паразитирующих у грызунов Северной Палеарктики;
2. Определить видовой состав цестод грызунов Республики Беларусь и реконструировать филогенетические взаимоотношения обнаруженных аноплоцефалин по генам *nad1* и *cytb*;
3. Исследовать видовой состав цестод грызунов полуострова Ямала и Полярного Урала и проанализировать филогенетические взаимоотношения обнаруженных аноплоцефалин по генам *nad1* и *cytb*;
4. Изучить, на основании молекулярных маркеров, филогеографию четырех видов цестод: *P. jarrelli*, *P. kalelai*, *E. gracilis* и *C. marmotae*, имеющих широкий ареал в Северной Палеарктике и различную гостальную специфичность.

Методы исследования:

Морфологический (световая микроскопия) и молекулярно-генетический (ПЦР).

Организация или отрасль, по тематике которой выполняется работа, –

Институт систематики и экологии животных СО РАН

4 Краткое содержание работы

В работе представлено введение, литературный обзор, посвященный грызунам – окончательным хозяевам цестод и истории изучения семейства Anoplocephalidae, описание материалов и методов работы, результаты и обсуждение, заключение, список используемой литературы и приложение.

Руководитель выпускной квалификационной работы

д-р биол. наук, доцент, ТГУ

должность, место работы

Задание принял к исполнению

студент, ТГУ

должность, место работы

[подпись] / Силин А.В.
подпись И.О. Фамилия

[подпись] / Шинин А.Э.
подпись И.О. Фамилия

АННОТАЦИЯ

В Северной Палеарктике обитают грызуны, относящиеся к пяти семействам: Хомяковые, Беличьи, Мышиные, Слепышовые и Гундиевые. Они являются окончательными хозяевами для цестод подсемейства *Anoplocephalinae*. Наибольшее разнообразие анопцефалин выявлено у грызунов подсемейства Полевковые (*Cricetidae: Arvicolinae*). Это разнообразие позволяет оценивать реализацию эволюционных связей паразитов и грызунов поскольку цестоды имеют устойчивые связи со своими хозяевами.

Видовое богатство цестод позволяет оценивать различные сценарии развития связей между хозяином и паразитом, а для этого особенно важна правильная видовая диагностика ленточных червей (Спасский, 1951). Для цестод в целом характерно невысокое разнообразие морфологических признаков, наблюдаемое не только у личиночных, но и у плодящих стадий, паразитирующих внутри позвоночных животных. При этом для ряда видов цестод известно явление диморфизма морфологических признаков у комплектных и некомплектных стробил. Все это затрудняет определения видов, основанные на применении морфологических критериев. Комбинация морфологического и молекулярного подходов обеспечивает наилучшие результаты при исследовании таксономии и филогении цестод.

Объектом исследования послужили половозрелые цестоды семейства *Anoplocephalidae*, паразитирующие в желчно-кишечном тракте грызунов.

Предмет исследования – морфологическая и молекулярно-генетическая изменчивость видов цестод, относящихся к семейству *Anoplocephalidae*.

Цель исследования: изучить видовое разнообразие цестод семейства *Anoplocephalidae*, паразитирующих у грызунов Северной Палеарктики на основе морфологического и молекулярно-генетического подходов.

Задачи исследования:

– изучить, на основании морфологических признаков, видовое разнообразие цестод грызунов подсемейства *Anoplocephalinae*, хранящихся в коллекции

ИСиЭЖ СО РАН и предложить определительные ключи для родов аноплоцефалин паразитирующих у грызунов Северной Палеарктики;

– определить видовой состав цестод грызунов Республики Беларусь и реконструировать филогенетические взаимоотношения обнаруженных аноплоцефалин по генам *nad1* и *cytb*;

– исследовать видовой состав цестод грызунов полуострова Ямала и Полярного Урала и проанализировать филогенетические взаимоотношения обнаруженных аноплоцефалин по генам *nad1* и *cytb*;

– изучить, на основании молекулярных маркеров, филогеографию четырех видов цестод: *P. jarrelli*, *P. kalelai*, *E. gracilis* и *C. marmotae*, имеющих широкий ареал в Северной Палеарктике и различную гостальную специфичность.

Филогенетические реконструкции в настоящем исследовании базируются на коллекционных сборах лаборатории паразитологии ИСиЭЖ СО РАН (г. Новосибирск) и на привлеченном из базы данных GenBank материале – нуклеотидных последовательностях различных генов, находящихся в свободном доступе (GenBank Overview [Электронный ресурс] // National center for biotechnology information, 2022. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>).

В Северной Палеарктике всего нами обнаружено 36 видов цестод грызунов. Впервые за время изучения цестод грызунов Северной Палеарктики были охвачены территории Республики Беларусь, Полярного Урала и Ямала. Наши исследования позволили существенно дополнить видовой список фауны данных территорий.

Подготовлена к представлению в профильный журнал рукопись с описанием нового для науки вида, аноплоцефалидной цестоды из рода *Paranoplocephala* от хангайской полевки *Alticola semicanus*, обитающей в Туве и Монголии.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	7
Глава 1. Обзор литературы	9
1.1 Грызуны – окончательные хозяева аноплоцефалидных цестод	9
1.2 Исторический и систематический обзор цестод грызунов	17
2.1 Материал.....	27
2.2 Морфологические методы исследования.....	33
2.3 Молекулярно-генетические методы исследований.....	35
Глава 3. Морфологические исследования цестод	39
3.1 Морфологические описания цестод семейства Anoplocephalidae	40
3.2 Ключи к цестодам семейства Anoplocephalidae Северной Палеарктики.....	50
Глава 4. Молекулярно-генетические исследования цестод	54
4.1 Исследования в отдельных местообитаниях	54
4.1.1 Полуостров Ямал и Полярный Урал	54
4.1.2 Республика Беларусь	58
4.2 Молекулярно-генетические исследования видов	64
4.2.1 <i>Paranoplocephala jarrelli</i>	65
4.2.2 <i>Paranoplocephala kalelai</i>	66
4.2.3 <i>Eurotaenia gracilis</i>	71
4.2.4 <i>Ctenotaenia marmotae</i>	73
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	79
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	81
ПРИЛОЖЕНИЕ А	90
ПРИЛОЖЕНИЕ Б.....	91

ВВЕДЕНИЕ

Цестоды, относящиеся к отряду Cyclophyllidea – паразиты животных и человека. Они характеризуются сложным жизненным циклом со сменой хозяев. Личиночные стадии развиваются в беспозвоночных, а взрослые, половозрелые – в позвоночных животных. На сколексе большинства видов имеются фиксаторные приспособления: четыре присоски и корона крючьев из одного-двух рядов крючьев, расположенная на ростеллуме. Форма и размер этих элементов таксономически значимы (Haukisalmi et al., 2004).

В Северной Палеарктике обитают грызуны, относящиеся к пяти семействам: Хомяковые, Беличьи, Мышиные, Слепышовые и Гундиевые. Они являются, в силу своей многочисленности и из-за разнообразия их условий обитания, существенным компонентом экосистем и являются окончательными хозяевами для цестод подсемейства Anoplocephalinae. Наибольшее разнообразие аноплоцефалин выявлено у грызунов подсемейства Полевковые (Cricetidae: Arvicolinae).

Это разнообразие позволяет оценивать реализацию эволюционных связей паразитов и грызунов поскольку цестоды имеют устойчивые связи со своими хозяевами. Видовое богатство цестод позволяет оценивать различные сценарии развития связей между хозяином и паразитом, а для этого особенно важна правильная видовая диагностика ленточных червей (Спасский, 1951). Для цестод в целом характерно невысокое разнообразие морфологических признаков, наблюдаемое не только у личиночных, но и у плодящих стадий, паразитирующих внутри позвоночных животных. При этом для ряда видов цестод известно явление диморфизма морфологических признаков у комплектных и некомплектных стробил. Все это затрудняет определения видов, основанные на применении морфологических критериев. Применение молекулярно-генетического подхода позволяет обойти эти ограничения и позволяет получать информацию о внутривидовой изменчивости, открывая путь к изучению филогеографии цестод и к реконструкции исторических

событий, произошедших после последнего ледникового максимума. Комбинация морфологического и молекулярного подходов (интегративный подход) обеспечивает наилучшие результаты при исследовании таксономии и филогении цестод.

Филогенетические реконструкции в настоящем исследовании базируются на коллекционных сборах лаборатории паразитологии ИСиЭЖ СО РАН (г. Новосибирск) и на привлеченном из базы данных GenBank материале – нуклеотидных последовательностях различных генов, находящихся в свободном доступе.

Цель работы: изучить видовое разнообразие цестод семейства Anoplocephalidae, паразитирующих у грызунов Северной Палеарктики на основе морфологического и молекулярно-генетического подходов.

Для достижения поставленной цели сформулированы следующие задачи:

- изучить, на основании морфологических признаков, видовое разнообразие цестод грызунов подсемейства Anoplocephalinae, хранящихся в коллекции ИСиЭЖ СО РАН и предложить определительные ключи для родов аноплоцефалин, паразитирующих у грызунов Северной Палеарктики;
- определить видовой состав цестод грызунов Республики Беларусь и реконструировать филогенетические взаимоотношения обнаруженных аноплоцефалин по генам *nad1* и *cytb*;
- исследовать видовой состав цестод грызунов полуострова Ямала и Полярного Урала и проанализировать филогенетические взаимоотношения обнаруженных аноплоцефалин по генам *nad1* и *cytb*;
- изучить, на основании молекулярных маркеров, филогеографию четырех видов цестод: *P. jarrelli*, *P. kalelai*, *E. gracilis* и *C. marmotae*, имеющих широкий ареал в Северной Палеарктике и различную гостальную специфичность.

Глава 1. Обзор литературы

В данной главе, на основании литературных данных, рассмотрены особенности биологии и экологии видов грызунов, окончательных хозяев цестод подсемейства Anoplocephalinae, обитающих в северной Палеарктике. Приведены сведения о истории изучения ленточных червей, современной таксономии подсемейства и о молекулярно-генетических исследованиях данной группы паразитов.

1.1 Грызуны – окончательные хозяева аноплоцефалидных цестод

Цестоды семейства Anoplocephalidae могут использовать в качестве окончательных (дефинитивных) хозяев различные таксоны позвоночных, в основном это травоядные позвоночные животные (Спасский, 1951). Грызуны, являясь численно и стратегически доминирующей группой в гомарктическом регионе, заражаются аноплоцефалинами при пассивном заглатывании инвазированных личинками цестод промежуточных хозяев (орибатидных клещей и коллембол) при питании в подстилке (Смирнова, Контримавичус, 1977; Stunkard, 1941). При попадании цистицеркоидов в желудочно-кишечный тракт окончательных хозяев они развиваются во взрослую, гермафродитную, плодящую стадию. Впоследствии, вместе с фекалиями яйца цестод рассеиваются во внешней среде где их и поедают орибатидные клещи и коллемболы. Жизненные циклы аноплоцефалид расшифрованы лишь для нескольких видов – *Paranoplocephala jarrelli* Henttonen & Hardman, 2006 и *Anoplocephaloides dentata* (Galli-Valerio, 1905) Rausch, 1976, *Anoplocephaloides lemmi* Rausch, 1952 (Смирнова, 1983). В Северной Палеарктике часть жизненных циклов аноплоцефалин реализуются через представителей пяти семейств грызунов – Хомяковых (Cricetidae), Беличьих (Sciuridae), Мышиных (Muridae), Слепышовых (Spalacidae) и Гундиевые (Ctenodactylidae).

Наибольшее число видов цестод зарегистрировано у представителей Cricetidae, в то время как от Sciuridae известны всего четыре вида цестод, от

Muridae – три, а у Spalacidae и Ctenodactylidae всего по одному. Из четырех подсемейств Хомяковых в Северной Палеарктике обитают два, собственно Хомяки (Cricetinae) и Полёвковые (Arvicolinae). При этом у видов из Cricetinae зарегистрирован лишь два вида аноплоцефалин, а у Arvicolinae, куда входят две крупные сестринские группы хозяев (полевки и лемминги), обладает наибольшим разнообразием аноплоцефалин относительно прочих видов грызунов. Так у полевок паразитирует 19 видов, у леммингов – 7 видов. Отчасти такая ситуация может быть объяснена двумя импульсами «взрывного» видообразования полевок за исторически короткий промежуток времени (Conroy & Cook, 1999). Фрагментация популяций и дифференциации видов при переживании в рефугиумах неблагоприятных климатических условий в ледниковые и межледниковые исторические периоды способствовала наблюдаемой гетерогенности в генетической структуре хозяев (Brunhoff et al., 2003; Fedorov & Stenseth 2002; Jaarola et al.1999). При этом известным фактом является, что филогения цестод связана с филогенией хозяев, зачастую повторяя ее посредством коэволюционных связей коэволюционирующих вместе со своими дефинитивными хозяевами.

Анализируя доступные литературные данные (Global Cestode Database [Электронный ресурс] // University of Connecticut, 2023. URL: <https://tapewormdb.uconn.edu>) по аноплоцефалидам грызунов Палеарктики можно заключить, что в Северной Палеарктики 41 вид грызунов являются окончательными хозяевами для данного таксона паразитических червей (Таблица 1). Все эти виды обитают в тонком кишечнике или слепой кишке грызунов. (Рыжиков, 1978; Global Cestode Database [Электронный ресурс] // University of Connecticut, 2023. URL: <https://tapewormdb.uconn.edu>; Vlasenko et al., 2019).

Таблица 1. Виды цестод паразитирующие у грызунов, обитающие на территории Северной Палеарктики (на основании литературных данных)

Вид хозяина	Виды цестод, отмеченные в данном хозяине (по литературным данным)
Хомяковые (Cricetidae) Хомяки Cricetinae	
Обыкновенный хомяк <i>Cricetus cricetus</i>	<i>Anoplocephaloides dentata</i> , <i>Microticola blanchardi</i>
Хомяковые (Cricetidae) Полёвковые Arvicolinae	
Снеговая полевка <i>Chionomys nivalis</i>	<i>Chionocestus yoccozi</i> , <i>Anoplocephaloides dentata</i> <i>Microcephaloides tenoramuraiae</i>
Гудаурская полевка <i>Chionomys gud</i>	<i>Anoplocephaloides dentata</i> , <i>Paranoplocephala omphalodes</i>
Подземная полевка <i>Microtus subterraneus</i>	<i>Anoplocephaloides dentata</i>
Кустарниковая полевка <i>Microtus majori</i>	<i>Anoplocephaloides dentata</i>
Водяная полевка <i>Arvicola amphibious</i>	<i>Rodentocestus aquaticus</i> , <i>Parandrya feodorovi</i> , <i>Anoplocephaloides dentata</i> , <i>Paranoplocephala omphalodes</i>
Обыкновенная полевка <i>Microtus arvalis</i>	<i>Anoplocephaloides dentata</i> , <i>Tenoraia janickii</i> , <i>Paranoplocephala omphalodes</i>
Темная (пашенная) полевка <i>Microtus agrestis</i>	<i>Eurotaenia gracilis</i> , <i>Anoplocephaloides dentata</i> , <i>Paranoplocephala omphalodes</i>
Полевка-экономка <i>Microtus oeconomus</i>	<i>Paranoplocephala jarrelli</i> , <i>Paranoplocephaloides schachmatovae</i> , <i>Anoplocephaloides dentata</i> <i>Parandrya oeconomi</i> <i>Rodentocestus freeman</i>
Узкочерепная полевка <i>Microtus gregalis</i>	<i>Anoplocephaloides dentata</i>

Продолжение таблицы 1

Красная полёвка <i>Myodes rutilus</i>	<i>Anoplocephaloides dentata</i> , <i>Douthittia nearctica</i> , <i>Gulyaevia longivaginata</i>
Красно-серая полевка <i>Myodes rufocanus</i>	<i>Anoplocephaloides dentata</i> , <i>Paranoplocephala kalelai</i> , <i>Gulyaevia buryatiensis</i> <i>Anoplocephaloides dentatoides</i>
Восточноевропейская полевка <i>Microtus rossiaemeridionalis</i>	<i>Paranoplocephala omphalodes</i> , <i>Anoplocephaloides dentata</i>
Большая полевка <i>Microtus fortis</i>	<i>Paranoplocephala jarrelli</i>
Полевка Максимовича <i>Microtus maximowiczii</i>	<i>Paranoplocephala jarrelli</i>
Полевка Миддендорфа <i>Microtus middendorffii</i>	<i>Paranoplocephala jarrelli</i>
Хангайская полевка <i>Alticola semicanus</i>	<i>Paranoplocephala</i> sp.
Плоскочерепная полевка <i>Alticola strelzowi</i>	<i>Paranoplocephala</i> sp.
Полёвка Гюнтера <i>Microtus guentheri</i>	<i>Paranoplocephala rauschi</i>
Лесной лемминг <i>Myopus schisticolor</i>	<i>Lemminia gubanovi</i> , <i>Anoplocephaloides dentata</i>
Сибирский лемминг <i>Lemmus sibiricus</i>	<i>Anoplocephaloides lemni</i>
Норвежский лемминг <i>Lemmus lemmus</i>	<i>Lemminia fellmani</i>
Обыкновенный копытный лемминг <i>Dicrostonyx torquatus</i>	<i>Rauschoides alternate</i> , <i>Douthittia nordenskioeldi</i> , <i>Arctoceustus serratus</i>
Обыкновенная слепушонка <i>Ellobius talpinus</i>	<i>Paranoplocephala jarrelli</i>
Степная пеструшка <i>Lagurus lagurus</i>	<i>Anoplocephaloides dentata</i>
Ондатра <i>Ondatra zibethicus</i>	<i>Rodentocetus aquaticus</i>
Беличьи (Sciuridae)	
Серый, или алтайский, сурок <i>Marmota baibacina</i>	<i>Parasciurotaenia ryjikovi</i> , <i>Ctenotaenia marmotae</i> , <i>Paranoplocephala transversaria</i>

Окончание таблицы 1

Альпийский сурок <i>Marmota marmota</i>	<i>Ctenotaenia marmotae</i>
Тарбаган, или монгольский (сибирский) сурок <i>Marmota sibirica</i>	<i>Ctenotaenia marmotae</i> , <i>Paranoplocephala ryjikovi</i>
Сурок Мензбира <i>Marmota menzbieri</i>	<i>Paranoplocephala transversaria</i>
Байбак или бабак обыкновенный <i>Marmota bobac</i>	<i>Ctenotaenia marmotae</i>
Сурок длиннохвостый <i>Marmota caudate</i>	<i>Paranoplocephala ryjikovi</i> , <i>Ctenotaenia marmotae</i>
Длиннохвостый суслик, или суслик Эверсмана <i>Urocitellus undulates</i>	<i>Marmotocephala wigginsi</i>
Суслик малый <i>Citellus pygmaeus</i>	<i>Ctenotaenia marmotae</i>
Суслик европейский <i>Citellus citellus</i>	<i>Ctenotaenia marmotae</i>
Крапчатый суслик <i>Spermophilus suslicus</i>	<i>Ctenotaenia marmotae</i>
Краснощекий суслик <i>Spermophilus erythrogenys</i>	<i>Ctenotaenia marmotae</i>
Мышиные (Muridae)	
Малая японская мышь <i>Apodemus argenteus</i>	<i>Hokkaidocephala apodemi</i> , <i>Hokkaidocephala baeri</i>
Европейская мышь <i>Apodemus sylvaticus</i>	<i>Gallegoides arfaai</i>
Слепышовые (Spalacidae)	
Палестинский слепыш <i>Spalax ethrenbergi</i>	<i>Microcephaloides nevoi</i>
Гундиевые (Ctenodactylidae)	
Гунди <i>Ctenodactylus gundi</i>	<i>Afrojoyeuxia gundi</i>

Наибольшее видовое разнообразие паразитических червей связано с полевками и леммингами. При этом *Anoplocephaloides dentata* является доминирующим по числу видов окончательных хозяев – 15, *Eurotaenia gracilis* (Tenora & Murai, 1980) Haukisalml, Hardman, Hoberg & Henttonen, 2014 – у 13, *Paranoplocephala omphalodes* (Hermann, 1783) Lühe, 1910 зарегистрирована у 5 видов хозяев (Vlasenko et al., 2019). Это типичные виды-генералисты (обладающие широкой гостальной специфичностью). Также в данном семействе существуют виды специалисты, например, *Paranoplocephaloides*

schachmatovae Gulyaev, 1996, *Chionocestus yoccozi* (Haukисalmi & Henttonen, 2005) Haukисalmi, Hardman, Hoberg & Henttonen, 2014 зарегистрированные у одного вида хозяев.

Ниже мы приводим данные о типичных представителях грызунов, у которых зарегистрированы анопцефалиды.

Обыкновенный хомяк *Cricetus cricetus* (L., 1758)

Размеры крупные, длина тела до 350 мм, хвоста до 58 мм. На большей части своей длины хвост покрыт короткими и жесткими волосами, а отдельные длинные волосы, выдающиеся из его более густо опушенного основания, не заходят за половину длины хвоста (Рисунок 1).



Рисунок 1 – Обыкновенный хомяк

(https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/3/3c/Cricetus_cricetus_Crimea_1.jpg/1024px-Cricetus_cricetus_Crimea_1.jpg)

Окраска верха однотонная, охристо-бурая, вся нижняя поверхность черная. На боках тела в его передней половине два больших светлых пятна, обычно разделенных участком черного меха; по большому светлому пятну имеется также по бокам головы и по маленькому за ушами, а иногда и в лопаточной области (Смирнова, Контримавичус, 1977; Stunkard, 1941).

Полевка-экономка *Microtus oeconomus* (P., 1776)

Длина тела до 150. Окраска верхней поверхности от темной, шоколадно-коричневой до сравнительно светлой, палево-бурой. Брюшная поверхность от буровато-серой до пепельно-серой. Хвост чаще отчетливо двуцветный, реже слабо двуцветный или одноцветный (Рисунок 2).



Рисунок 2 – Полевка-экономка (<https://ru.wikipedia.org/wiki/Полёвка-экономка>)

Обитает в лесной зоне от западных границ бывшего СССР до Чукотки, островов Берингова и Охотского морей северных районов Амурской области и Хабаровского края, включая северные Курильские острова (Громов, 1995).

Обыкновенная полевка *Microtus arvalis* (P., 1779)

Длина тела до 140 мм. Окраска спинной поверхности от светло-серой до темно-бурой, у зверьков отдельных популяций наблюдается примесь коричнево-ржавых тонов. Хвост одноцветный или слабо двуцветный, черновато-коричневый сверху, беловатый или желтоватый снизу (Рисунок 3).



Рисунок 3 – Обыкновенная полевка

(https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/1/10/Feldmaus_Microtus_arvalis.jpg/800px-Feldmaus_Microtus_arvalis.jpg)

Распространена от западных границ бывшего СССР до Обь-Енисейского междуречья и Алтая (Громов, 1995).

Копытный лемминг *Dicrostonyx torquatus* (P., 1779)

Длина тела до 140 мм. Общий тон окраски спинной поверхности взрослых особей от одноцветной и сравнительно светлой, буровато-серой до темно-коричневой с густой рябью, образованной светлыми окончаниями волос (Рисунок 4).



Рисунок 4 – Обыкновенный копытный лемминг

(http://szmn.eco.nsc.ru/Gallery/mammals/Dicrostonyx_torquatus.htm)

Черная полоса вдоль спины и светлый "ошейник" хорошо выражены. На боках, особенно в передней части туловища и головы, как правило, развиты довольно яркие, ржаво-охристые тона. Брюшная поверхность темно-серая. (Громов, 1995).

Альпийский сурок *Marmota marmota* (L., 1758)

Предпочитает высочайшие каменистые склоны Альп, Пиренеев и Карпат, где нет даже кустарников и где снег оттаивает только на 6 недель. Сурок в длину до 51 см в длину. Состоящая из более короткого подшерстка и длинной ости шерсть сурка окрашена на спинке в буро-черный цвет, на животе же — темно-красновато-бурая, а на морде и ногах — ржаво-желтая (Рисунок 5).



Рисунок 5 – Альпийский сурок

(https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/f/f9/Marmota_marmota_07.jpg/800px-Marmota_marmota_07.jpg)

Строит норы на открытых местах, окруженные скалами. Вследствие суровости зим, царящих на этих высотах, деятельная жизнь зверька продолжается иногда всего два месяца, остальное время он проводит в спячке. Питается как зелеными кормами, так и сеном (Брэм, 1992).

Палестинский слепыш *Spalax ethrenbergi* (Nehring, 1897)

Самый мелкий из известных в настоящее время представителей подсемейства Spalacinae. Длина тела 130–160 мм (Рисунок 6).



Рисунок 6 – Палестинский слепыш

(<https://faunist.ru/palestinskij-slepysch.html>)

Тело вальковатой формы, с короткими ногами; шейный перехват не выражен. Голова, уплощенная сверху, в форме тупого, суживающегося в направлении вперед клина. Маленькие глазные яблоки скрыты под кожей, а ушная раковина, в отличие от таковой у большинства других грызунов, имеет вид малозаметного кожного валика. Хвост короткий, не длиннее ступни. (Громов, 1995).

1.2 Исторический и систематический обзор цестод грызунов

Жизненные циклы аноплоцефалидных цестод со сменой двух хозяев: промежуточного и окончательного (дефинитивного). Промежуточными хозяевами в основном служат беспозвоночные животные: орибатидные клещи и коллемболы. Окончательными хозяевами цестод служат в основном травоядные позвоночные животные: зайцеобразные, жвачные, грызуны и отдельные птицы. Подсемейство Linstowiinae, относящееся к

аноплоцефалидам, паразитирует в плодящей стадии у рептилий и отчасти у нескольких видов грызунов и не рассматривается в настоящем исследовании.

Исторически, первый вид цестод, относящийся по современной таксономии к семейству Anoplocephalidae, был описанный от грызунов французским естествоиспытателем Иоанном Германом, профессором Страсбургского университета под названием *Taenia omphalodes* (синоним *Paranoplocephala. omphalodes* (Hermann, 1783)). Второй вид был обнаружен Фролихом в кишечнике альпийского сурка в 1802 году и описан как *Taenia marmotae* (синоним *Ctenotaenia marmotae* (Frölich, 1802)). Третий вид аноплоцефалид – *Taenia transversaria* (синоним *Marmotocephala transversaria* (Krabbe, 1879)), был описан Краббе по материалам, привезенным из Туркестанских экспедиций естествоописателем А.П. Федченко, членом Общества любителей естествознания Российской Империи. Монье (1891) описал вид цестод серых полевых *Anoplocephala blanchardi* (syn. *Microtocola blanchardi* (Moniez, 1891)).

В 1902 г. зоолог Н.А. Холодковский обосновал для этих цестод отдельное семейство – Anoplocephalidae. До этого времени все представители данной группы цепней относили к семейству Tæniidae (Спасский, 1951). Несколько позже, в 1910 году, Луэ обосновал для грызунов род *Paranoplocephala*.

Галли-Валерио изучая в Италии паразитических червей снеговой полевки, обитающей на высокогорных альпийских лугах, обнаружил в слепом кишечнике небольших червей, которых он описан под названием *Anoplocephala dentata* (синоним *Anoplocephaloides dentata* (Galli-Valerio, 1905)). Бэр (1927) считал, что этот вид является в действительности видом *Anoplocephala blanchardi*, но позже этот факт был пересмотрен и *A. dentata* была восстановлена как самостоятельный вид (Спасский, 1951).

В двадцатых годах XX века Кристиан Джойе изучая гельминтофауну от туниских грызунов гунди описывает *Afrojoyeuxia gundii* (Joyeux, 1923).

На рубеже 30–40 годов XX века зоолог Я.Д. Киршенблат в ходе работы над диссертацией «Закономерности динамики паразитофауны мышевидных грызунов Закавказья» подготовил описания новых аноплоцефалин и предложил для них новый род – *Aprostotandrya*, впоследствии синонимизированный с *Paranoplocephala*. Этими видами стали: *Paranoplocephala brevis* (синонимизирован с *Anoplocephaloides dentata*), *Paranoplocephala caucasica* (синонимизирован с *P. omphalodes*) и *Andrya montana*. Последний вид по морфологическому описанию отчасти соответствует видам из рода *Douhittia*, но отсутствие коллекционных препаратов не позволяет сделать однозначный вывод о видовом статусе *A. montana* и его стоит считать, как *species inquirenda*.

Таким образом, к середине XX века было описано 6 видов цестод грызунов семейства Anoplocephalidae, валидных в настоящее время и относящихся по современной систематике к 5 родам.

Американский паразитолог, профессор Роберт Рауш в 1952 году описал от копытного лемминга цестоду *Anoplocephaloides lemmi* (Rausch, 1952), а в 1954 году от беренгийского суслика цестоду *Marmotocephala wigginsii* (Rausch, 1954).

Во второй половине XX века и начале XXI века наблюдается прогресс в изучении цестод грызунов. У представителей Muridae были найдены два новых вида аноплоцефалин, для каждого из которых был обоснован новый род. От мышей с острова Хоккайдо (Япония) Рауш в 1976 году описывает цестоду *Hokkaidocephala baeri* (Rausch, 1976) (Hoberg, 2014). А у лесной мыши из Ирана в 1977 был найден и описан как новый для науки вид аноплоцефалин – *Gallegoides arfaai* (Mobedi & Ghadirian, 1977).

Чехословацкий зоолог, профессор Ф. Тенора имел широкий научный паразитологический профиль, связанный с систематикой, таксономией и экологией паразитов позвоночных животных и человека. Он внес существенный вклад в изучение гельминтов грызунов в частности ему

принадлежит ряд описаний новых для науки видов цестод (Baruš, 2012). С соавторами он описал шесть аноплоцефалин: *Anoplocephaloides dentatoides* (Sato, Kamiya, Tenora & Kamiya, 1993), *Eurotaenia gracilis* (Tenora & Murai, 1980), *Hokkaidocephala apodemi* (Iwaki, Tenora, Abe, Oku & Kamiya, 1994), *Microcephaloides mascomai* (Murai, Tenora & Rocamora, 1980), *Paranoplocephala kalelai* (Tenora, Haukisalmi & Henttonen, 1985), *Tenoraia janickii* (Tenora, Murai & Vaucher, 1985).

В. Хаукисалми, финский исследователь и сотрудник Университета Хельсинки внес значительный вклад в изучение экологии и таксономии аноплоцефалин. Помимо выполненных систематических ревизий цестод, он является соавтором нескольких новых видов цестод: *Arctoceustus serratus* (Haukisalmi & Henttonen, 2000), *Chionocestus yoccozi* (Haukisalmi & Henttonen, 2005), *Douthittia nearctica* (Haukisalmi & Henttonen, 2007), *Douthittia nordenskioeldi* (Haukisalmi, Wickström, Hantula & Henttonen, 2001), *Gulyaevia buryatiensis* (Haukisalmi et al., 2007), *Lemminia fellmani* (Haukisalmi & Henttonen, 2001), *Paranoplocephala batzlii* Haukisalmi, Henttonen & Hardman, 2006, *Paranoplocephala kalelai* (Tenora, Haukisalmi & Henttonen, 1985), *Rauschoides alternata* (Haukisalmi, Wickström, Hantula & Henttonen, 2001), *Rodentocestus freemani* (Haukisalmi, Henttonen & Hardman, 2006).

Известный российский паразитолог К. П. Федоров после окончания ЛГУ по распределению, в конце 50-х годов XX века, работал в Республике Якутия под руководством Губанова Н. М. и впоследствии в Новосибирске в Биологическом институте СО АН (ныне Институт систематики и экологии животных СО РАН), где в 80-х и 90-х годах заведовал лабораторией паразитологии. Его исследования гельминтов, и в частности цестод, касались изучения видового состава, экологии и жизненных циклов паразитических червей (Губанов, Федоров, 1970; Федоров, Потапкина, 1975).

В этой же лаборатории работали В. Д. Гуляев и А. И. Чечулин, в круг интересов которых входило изучение систематики и экологии паразитических

червей и их жизненных циклов. В частности, ими описано несколько видов аноплоцефалин (Chechulin, Gulyaev, 1998; Gulyaev, Chechulin, 1996). Впоследствии их ученик, А. В. Кривоपालов продолжил изучение аноплоцефалин, сосредоточившись на пространственном и гостальном распределении цестод и изучении их внутривидовой структуры и филогенетических отношений при помощи как классического морфологического подхода, так и молекулярного (Gulyaev, Krivopalov, 2003; Krivopalov, Abramov, 2022; Krivopalov, Vlasenko, 2022).

Постепенно, по мере накопления знаний о разнообразии цестод грызунов, паразитологи пришли к пониманию, что если вид цестод широко распространён по территории, и при этом регистрируется у большого круга дефинитивных хозяев, то вероятно это комплекс морфологически плохо различимых видов. То есть по сути это виды-близнецы или криптические виды. Наступление в начале XXI века в зоологии геномной эры способствовало как разрешению этих вопросов, так и разрешению вопросов, связанных с изучением внутривидовой изменчивости у цестод. Построение филогенетических реконструкций по митохондриальным и ядерным генам существенно продвинуло понимание филогенетических связей. Применение молекулярного подхода в исследованиях разнообразия цестод позволило изучать скрытую изменчивость и сопоставлять полученные результаты с результатами, полученными на основании морфологических критериев. Настала возможность оценить силу выделяемых морфологических признаков и искать новые на основании сопоставления молекулярного и морфологического подходов. Этот подход получил название интегративный подход, и в настоящее время весьма актуален и активно применяется в систематике.

В 2001–2013 годах финские коллеги провели многочисленные исследования цестод полёвок и леммингов, опираясь на изучение скрытого молекулярного разнообразия в сопоставлении с морфологическими

критериями. Во многом этому способствовала работа международного коллектива по "Беренгийскому проекту", поддержанного существенным международным грантом. В ходе исследований было получено значительное количество паразитологического материала. Однако, исследование практически не коснулось большей части Северной Палеарктики: почти вся территория СНГ и большая часть Западной Европы остались не охваченными современными исследованиями. А потенциальное видовое разнообразие аноплоцефалин, по нашим оценкам, превышает число описанных к настоящему времени видов. И несмотря на значительное число видов, до сих пор остались невыясненным ряд вопросов, среди которых основные - точное географическое распространение видов, точный круг дефинитивных хозяев и практически не исследовано гаплотипическое разнообразие видов аноплоцефалин по ареалу их хозяев.

В результате исследований и благодаря внедрению молекулярного подхода в систематику цестод, а в частности в систематику аноплоцефалин, коллективу иностранных ученых под руководством финского исследователя В. Хаукисалми удалось выстроить актуальную систему филогенетических связей и провести таксономическую ревизию внутри рода *Paranoplocephala* s.l. на основании анализа двух митохондриальных маркеров – генов *co1* и *nad1*. Было предложено 12 новых родов для цестод, традиционно относимых к *Paranoplocephala* s. l. И это привело к 23 новым комбинациям. С учетом этой ревизии, и с учетом других исследований касающихся филогенетических связей прочих видов аноплоцефалин (Haukisalmi, 2004; Haukisalmi, 2006; Haukisalmi, 2014), установленных на основании этих связей и основных морфологических признаков, с акцентом на структуру сколекса, присосок и шейки, относительную длину влагалища и распределение семенников стало возможным список валидных видов цестод грызунов Голарктики, с выделением видов, обнаруженных в Северной Палеарктике, что и сделано ниже в таблице 2.

Таблица 2. Таксономический список валидных видов цестод подсемейства *Anoplocephalinae*, паразитирующих у грызунов в Голарктике.

Род *Afrojoyeuxia*

A. gundii (Joyeux, 1923) Haukisalmi, 2013*

Род *Anoplocephaloides*

A. dentata (Galli-Valerio, 1905) Rausch, 1976**

A. dentatoides Sato, Kamiya, Tenora & Kamiya, 1993*

A. lemmi (Rausch, 1952) Rausch, 1976*

A. kontrimavichusi Rausch, 1976*

Род *Arctoceustus*

A. serratus (Haukisalmi & Henttonen, 2000) Haukisalmi, Hardman, Hoberg & Henttonen, 2014*

Род *Beringitaenia*

B. nanushukensis Haukisalmi, Hardman, Hoberg & Henttonen, 2014*

Род *Chionocestus*

C. yoccozi (Haukisalmi & Henttonen, 2005) Haukisalmi, Hardman, Hoberg & Henttonen, 2014*

Род *Cookiella*

Cookiella ondatrae (Rausch, 1948) Haukisalmi, Hardman, Hoberg & Henttonen, 2014*

Род *Ctenotaenia*

C. marmotae (Frölich, 1802) Railliet, 1895**

Род *Diandrya*

D. composita Darrah, 1930*

Род *Douthittia*

D. bairdi (Schad, 1954) Haukisalmi, Hardman, Hoberg & Henttonen, 2014

D. nearctica (Haukisalmi & Henttonen, 2007) Haukisalmi, Hardman, Henttonen & Hoberg, 2014**

D. nordenskioeldi (Haukisalmi, Wickström, Hantula & Henttonen, 2001) Haukisalmi, Hardman, Hoberg & Henttonen, 2014*

Род *Eurotaenia*

E. gracilis (Tenora & Murai, 1980) Haukisalmi, Hardman, Hoberg & Henttonen, 2014**

Род *Gallegoides*

G. arfaai (Mobedi & Ghadirian, 1977) Tenora & Mas-Coma, 1978*

Род *Gulyaevia*

G. buryatiensis (Haukисalmi et al., 2007) Haukисalmi, Hardman, Hoberg & Henttonen, 2014*

G. longivaginata (Chechulin & Gulyaev, 1998) Haukисalmi, Hardman, Hoberg & Henttonen, 2014*

Род *Hokkaidocephala*

H. apodemi (Iwaki, Tenora, Abe, Oku & Kamiya, 1994) Tenora, Gulyaev & Kamiya, 1999*

H. baeri (Rausch, 1976) Haukисalmi, Asakawa & Gubányi, 2008*

Род *Lemminia*

L. fellmani (Haukисalmi & Henttonen, 2001) Haukисalmi, Hardman, Hoberg & Henttonen, 2014*

Род *Marmotocephala*

M. transversaria (Krabbe, 1879) Gvozdev, Zhigileva & Gulyaev, 2004*

M. wigginsi (Rausch, 1954) Gulyaev, Dokuchaev & Regel', 2012*

Род *Microcephaloides*

M. mascomai (Murai, Tenora & Rocamora, 1980) Haukисalmi, 2009*

M. nevoi (Fair, Schmidt & Wertheim, 1990) Haukисalmi, 2009*

M. tenoramuraiae (Genov & Georgiev, 1988) Haukисalmi, Hardman, Hardman, Rausch & Henttonen, 2008*

M. krebsi (Haukисalmi, Wickström, Hantula & Henttonen, 2001) Haukисalmi, Hardman, Hardman, Rausch & Henttonen, 2008*

M. neofibrinus (Rausch, 1952) Haukисalmi, 2009*

M. variabilis (Douthitt, 1915) Haukисalmi, Hardman, Hardman, Rausch & Henttonen, 2008*

Род *Microticola*

M. blanchardi (Moniez, 1891) Haukисalmi, Hardman, Hoberg & Henttonen, 2014**

Microticola etholeni (Haukисalmi, Henttonen, Niemimaa & Rausch, 2002) Haukисalmi, Hardman, Hoberg & Henttonen, 2014*

Род *Parandrya*

P. feodorovi Gulyaev & Chechulin, 1996**

	<i>P. oeconomus</i> (Gubányi & Murai, 2002) Haukисalmi, Hardman, Hoberg & Henttonen, 2014*
Род <i>Paranoplocephala</i>	<i>P. batzlii</i> Haukисalmi, Henttonen & Hardman, 2006*
	<i>P. jarrelli</i> Haukисalmi, Henttonen & Hardman, 2006**
	<i>P. omphalodes</i> (Hermann, 1783) Lühe, 1910**
	<i>P. microti</i> (Hansen, 1947) Tenora, Murai & Vaucher, 1984*
	<i>P. maseri</i> Tenora, Gubányi & Murai, 1999*
	<i>P. macrocephala</i> (Douthitt, 1915) Rausch, 1976*
	<i>P. kirbyi</i> Voge, 1948*
Род <i>Paranoplocephaloides</i>	<i>P. rauschi</i> (Genov, Georgiev & Biserkov, 1984) Gulyaev, 1996*
	<i>P. schachmatovae</i> Gulyaev, 1996**
Род <i>Parasciurotaenia</i>	<i>P. ryjikovi</i> (Spasskii, 1950) Haukисalmi, 2009*
Род <i>Rauschoides</i>	<i>R. alternata</i> (Haukисalmi, Wickström, Hantula & Henttonen, 2001) Haukисalmi, Hardman, Hoberg & Henttonen, 2014*
Род <i>Rodentocetus</i>	<i>R. aquaticus</i> (Genov, Vasileva & Georgiev, 1996) Haukисalmi, Hardman, Hoberg & Henttonen, 2014**
	<i>R. freemani</i> (Haukисalmi, Henttonen & Hardman, 2006) Haukисalmi, Hardman, Hoberg & Henttonen, 2014*
Род <i>Tenoraia</i>	<i>T. janickii</i> (Tenora, Murai & Vaucher, 1985) Haukисalmi, Hardman, Hoberg & Henttonen, 2014*

* Виды аноплоцефалин грызунов Северной Палеарктики

** Виды аноплоцефалин грызунов Северной Палеарктики, изученные в данном исследовании

Учитывая таксономические преобразования, синонимию и выявленные ошибочные определения, фаунистический список аноплоцефалин грызунов северной Палеарктики может быть ограничен 36 видами цестод. При этом во всей Голарктике насчитывается 48 видов.

Таким образом, анализ литературных данных показал, что в Северной Палеарктике насчитывается 41 вид грызунов, которые зарегистрированы окончательными хозяевами семейства *Anoplocephalidae*. При этом у подсемейства *Argvicolinae* отмечено наибольшее разнообразие аноплоцефалин относительно прочих видов грызунов.

И хотя история изучения аноплоцефалин грызунов берет начало еще в XVIII веке, только во второй половине XX века были проведены масштабные исследования, приведшие к описаниям большей части видов аноплоцефалин. С началом применения молекулярного подхода в изучении цестод удалось разрешить вопросы филогении и таксономии цестод, которые не удавалось разрешить морфологическими ревизиями в полном объеме.

Глава 2. Материалы и методы

2.1 Материал

К Северной Палеарктике мы относим регионы с субарктическим, умеренным климатом (север Африки, Турция, Израиль, Кавказ, Испания, северные Японские острова, Монголия, Северная часть Китая, страны Средней Азии. К южной – с субтропическим (Африка) и тропическим климатом. Градация на северную и южную Палеарктику построена по климатическим поясам, выделенным Б. П. Алисовым (1950) (Рисунок 7).

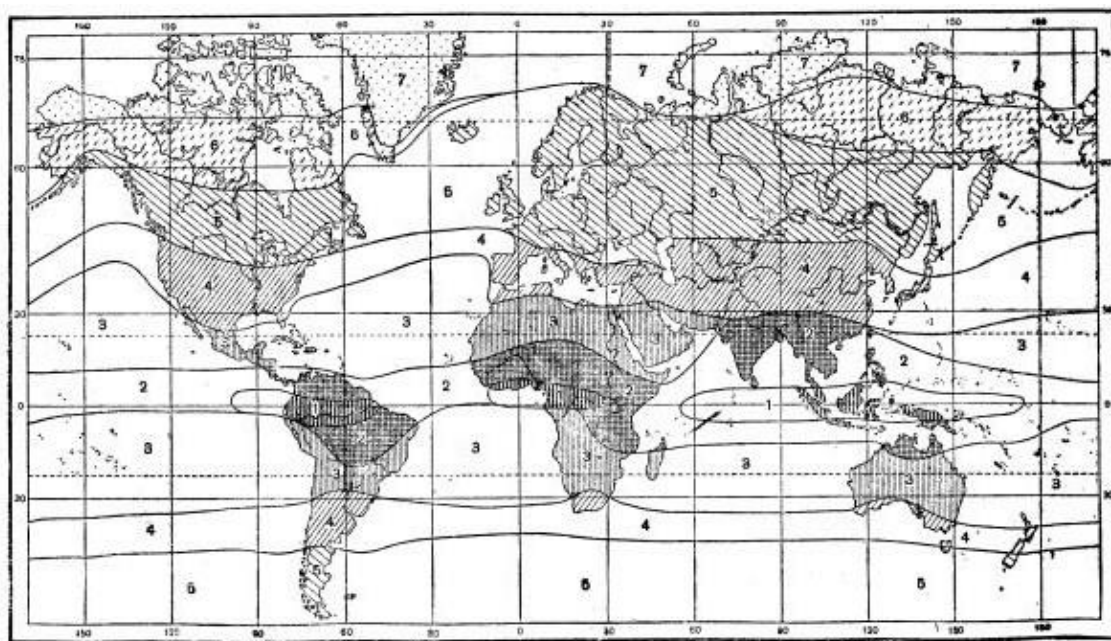


Рисунок 7 – Карта климатических поясов (зон) по Б.П. Алисову

1 – экваториальный пояс, 2 – субэкваториальный пояс, 3 – тропический пояс, 4 – субтропический пояс, 5 – умеренные широты, 6 – субарктический пояс, 7 – арктический пояс (Б. П. Алисов, 1950)

Материалом для изучения анопцефалин послужила коллекция цестод хранящаяся в Лаборатории паразитологии Института систематики и экологии животных СО РАН. Научная коллекция собиралась в ходе экспедиционных работ сотрудников лаборатории начиная с 60-х годов XX века. Первые постоянные препараты были изготовлены профессором К. П. Федоровым. Позже к сбору и изготовлению препаратов цестод подключились его ученики

к.б.н. А. И. Чечулин и к.б.н. С. В. Карпенко. В конце 80-х годов к формированию фондов активно подключился д.б.н. В. Д. Гуляев. Впоследствии сбор материала вели кандидаты наук А.В. Кривопалов, А. А. Макариков и С. В. Коняев в различных регионах России и сопредельных территориях. Помимо постоянных препаратов, в последние двадцать лет в научной коллекции накапливались спиртовые сборы и ткани цестод стало возможным выделять ДНК.

Сборы цестод, пригодные для выделения ДНК, были собраны в основном в последнее десятилетие. Благодаря этой части коллекции, коллектив лаборатории паразитологии ИСиЭЖ СО РАН смог активно применять молекулярно-генетический подход в изучении изменчивости цестод. До этого момента, обширная территория Евразии, занимаемая Россией, Беларуссией и Казахстаном фактически являлась одним сплошным белым пятном. Силами сотрудников лаборатории были проанализированы цестоды грызунов отловленных в Республиках Алтай, Бурятия, Кабардино-Балкария, Карелия, Мордовия, Тыва, Хакасия, Якутия, в Белгородской, Свердловской, Тюменской, Курской, Воронежской, Липецкой, Владимирской, Магаданской и Амурской областях, а так же в Пермском, Краснодарском краях, в Чукотском автономном округе, а также в Западной Сибири (в Ханты-Мансийском автономном округе, Томской, Омской, Новосибирской, Кемеровской областях, в Алтайском и Красноярских краях).

Материалом для изучения цестод грызунов Республики Беларусь послужили сборы цестод полученные в ходе российско-белорусского проекта РФФИ-БРФФИ №20-54-00038. Отловы грызунов проводились сотрудниками ГНПО "НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам" к.б.н. Акимовой Л. Н., к.б.н. Шендрик Т. В., (лаборатория паразитологии) и к.б.н. Крищук И. А. (лаборатория популяционной экологии наземных позвоночных и управления биоресурсами) в пяти областях и 14 районах республики в течении полевых сезонов 2019–2021 гг. (Рисунок 8). Были отловлены и исследованы на наличие

ленточных червей 7 видов грызунов: крапчатый суслик (сем. Беличьи), рыжая, темная, обыкновенная полёвки и полевка-экономка, желтогорлая и полевая мыши (подсемейство Полёвочки (Arvicolinae)).

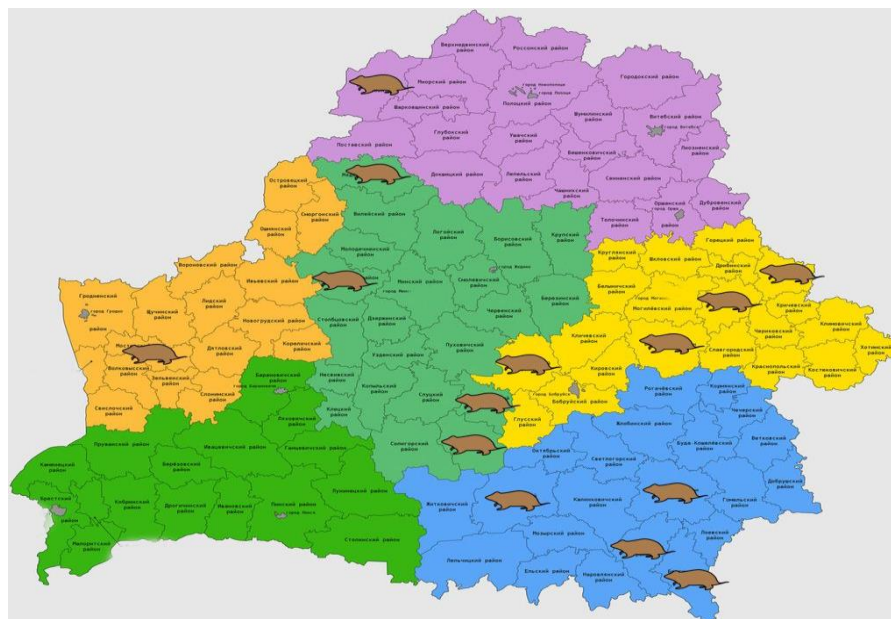


Рисунок 8 – Места сбора дефинитивных хозяев цестод в Республике Беларусь

Отловы грызунов на Полярном Урале и Ямале были проведены за летний сезон 2020 года сотрудниками Арктический научно-исследовательский стационара ИЭРиЖ УРО РАН к.б.н. Соколовым А.А., Соколовой Н.А. и Фуфачевым И.А. Исследования проводили на 4 местообитаниях: стационары Сабетта (71 °N), Еркута (68 °N), Харп (66 °N) и урочище Красный камень (66 °N). Первый участок характеризуется как тундра, второй как кустарниковая тундра, а третий и четвертый относятся к лесотундре. Всего было вскрыто 214 экземпляров 9 видов грызунов: *Arvicola terrestris* (L., 1758), *Dicrostonyx torquatus* (P., 1778), *Lemmus sibiricus* (Kerr, 1792), *Microtus gregalis* (P., 1779), *M. agrestis* (L., 1761), *M. oeconomus* (P., 1776) и *M. middendorffi* (Poljakov, 1881), *Myodes rutilus* (P., 1779), *M. rufocanus* (Sundevall, 1846). В Сабетте было исследовано 5 копытных, 8 сибирских леммингов и 27 узкочерепных полевок. В районе стационара Еркута было обследовано 96 особей: 3 копытных лемминга, 5 водяных, 4 красных, 60

узкочерепных полевок и 17 полёвок Миддендорфа. В окрестностях стационара Харп было поймано 67 грызунов: водяная полёвка — 1 экз., красно-серая — 11, красная — 2 экз., темная — 10 экз., узкочерепная — 2 экз., полёвка-экономка — 16 экз. и 25 экз. полевок Миддендорфа. В окрестностях стационара Харп было поймано 67 грызунов: водяная полёвка — 1 экз., красно-серая — 11, красная — 2 экз., темная — 10 экз., узкочерепная — 2 экз., полёвка-экономка — 16 экз. и 25 экз. полевок Миддендорфа. В Красном камне было поймано 11 грызунов: 9 красных полёвок, 1 темная и 1 полёвка-экономка. Все желудочно-кишечные тракты были зафиксированы в 70% этаноле и преданы в лабораторию паразитологии ИСиЭЖ СО РАН. При вскрытии было зарегистрировано 6 валидных видов цестод. Все морфологически определенные виды, а также и неопределенные до вида экземпляры были секвенированы по двум митохондриальным генам — *nad1* и *cytb*.

В Казахстане материал отлавливался сотрудниками лаборатории паразитологии как единичные сборы из Северо-Казахстанской области и Западного Алтая. Отловлены красная, красно-серая и узкочерепная полевки.

Филогенетические реконструкции в настоящем исследовании базируются на коллекционных сборах лаборатории паразитологии ИСиЭЖ СО РАН (г. Новосибирск) и на привлеченном из базы данных GenBank материале — нуклеотидных последовательностях различных генов, находящихся в свободном доступе (GenBank Overview [Электронный ресурс] // National center for biotechnology information, 2022. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) (Таблица 3). Они были получены в основном международными научными коллективами из Японии, Финляндии и США. Регионы в которых отлавливались грызуны — в основном это европейские страны (Франции, Финляндии, Норвегии, Эстонии, Швеции, Дании, Италии, Шотландии, Хорватии, Боснии, Болгарии, Австрии, Венгрии и Турции), а также Японии и США (Аляска) (Рисунок 9).

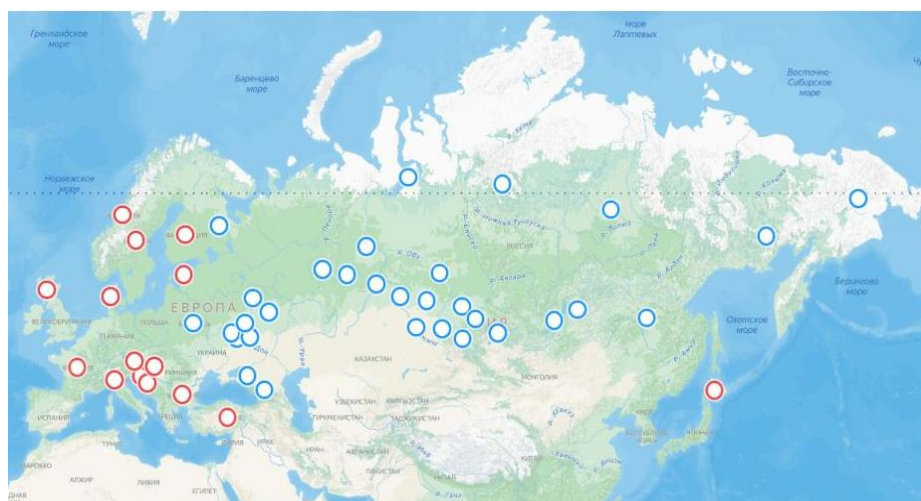


Рисунок 9 – Места сборов анопцефалидных цестод от грызунов в Северной Палеарктике. Голубыми кружками обозначены места сбора хранящихся в коллекции лаборатории паразитологии, красными кружками – сборы цестод, выполненные другими исследователями и привлеченные к анализу.

Таблица 3 – Список видов цестод, нуклеотидные последовательности которых получены из GenBank, и использованы в исследовании, с их номерами доступа

Виды цестод	Гены		
	<i>Nad1</i>	<i>Co1</i>	<i>Cytb</i>
<i>Paranoplocephala kalelai</i>	ON548169	AY18151	
	ON548168	AY18151	
	KJ778953	EF583963	
	LC535248	EF583962	
		EF583961	
		AY181513	
		AY189959	
		LC535262	
		LC535263	
		LC535264	
		LC535265	
		LC535266	
		LC535267	
		LC535248	

Продолжение таблицы 3

<i>Paranoplocephala macrocephala</i>	KJ778954	KJ778922 AY1811515 AY181517	
<i>Paranoplocephala jarrelli</i>	HM134269 KJ778952	AY181523 AY181540 AY181533 EF688302 EF688303 EF583964	
<i>Douthittia</i> sp.	KJ778938		
<i>Douthittia nearctica</i>	KJ778931 KJ778932	KJ778910	
<i>Douthittia nordenskioeldi</i>	KJ778933- KJ778937	AY568204	
<i>Gulyaevia longivaginata</i>	KJ778941	DQ445261	
<i>Gulyaevia buryatiensis</i>	KJ778940	DQ445259	
<i>Paranoplocephala omphalodes</i>	KJ778950	AY18122 AY18124 AY18139	
<i>Microcephaloides</i> sp.	HM134273 KJ778965 HM134258		
<i>Microcephaloides krebsi</i>	KJ778964		
<i>Arctocestus serratus</i>	KJ778928		
<i>Anoplocephala perfoliata</i>		AY568189	KR054960
<i>Rauschoides alternata</i>	KJ778959	AY181502	
<i>Rauschoides arctica</i>	KJ778958	AY181505	
<i>Anoplocephaloides kontrimavichusi</i>	HM134274	AY568195	

Окончание таблицы 3

<i>Anoplocephaloides lemmi</i>	KJ778962 KJ778939	EU744307	
<i>Anoplocephaloides dentata</i>	HM134272 KJ778961		
<i>Ctenotaenia marmotae</i>	HM134271	AY568187	
<i>Eurotaenia gracilis</i>	KJ778939		
<i>Paranoplocephala batzlii</i>	KJ778951		
<i>Tenoraia janickii</i>	KJ778960		
<i>Andrya rhopalocephala</i>	HM134265		
<i>Parandrya oeconomi</i>	KJ778949	AY568205	
<i>Hymenolepis diminuta</i>	HM149291		
<i>Staphylocystis furcata</i>	HM149293		
<i>Equinia mamilliana</i>	HM134268		
<i>Parandrya feodorovi</i>	KJ778948	EF688300	
<i>Andrya rhopalocephala</i>	HM134265	AY189958	

2.2 Морфологические методы исследования

В морфологических исследованиях использовался световой микроскоп Axioskop 40 (Carl Zeiss) с видеокамерой MU800 и программой Altami studio. С помощью монитора, выводящего изображение с камеры, присоединенной к микроскопу были сделаны рисунки исследованных видов (Рисунок 10). На монитор накладывалась калька, через которую достаточно хорошо было видно изображение, первоначально цестоду обводили карандашом и ставили масштаб изображения. Затем рисунок копировался на белую бумагу капиллярными ручками при помощи светового столика. Рисунки сканировались и при необходимости редактировались в графическом редакторе — Adobe Photoshop.



Рисунок 10 – Экран дисплея, выводящий изображение с микроскопа в программу Altami studio для измерений объектов и рисования (фото автора)

Кроме рисунков, были произведены промеры морфологических признаков (Рисунок 11) в программе Altami studio.

Измерения включали промер длины стробилы, диаметр присосок, ширину сколекса, ширину и длину шейки сколекса; в гермафродитных зрелых члениках – длину и ширину бursы цирруса, ширину яичника и желточника, диаметр и число семенников, ширину осморегуляторных каналов. В маточных члениках – диаметр яиц со сформированным грушевидным аппаратом. Также учитывалось расположение некоторых органов и чередование половых отверстий. Все размеры в исследовании приводятся в микронах, если не сказано иначе (Haukisalmi et al., 2004).

Промеры осуществлялись на препаратах с расслабленной стробилой и окрашенных гематоксилином или кармином.

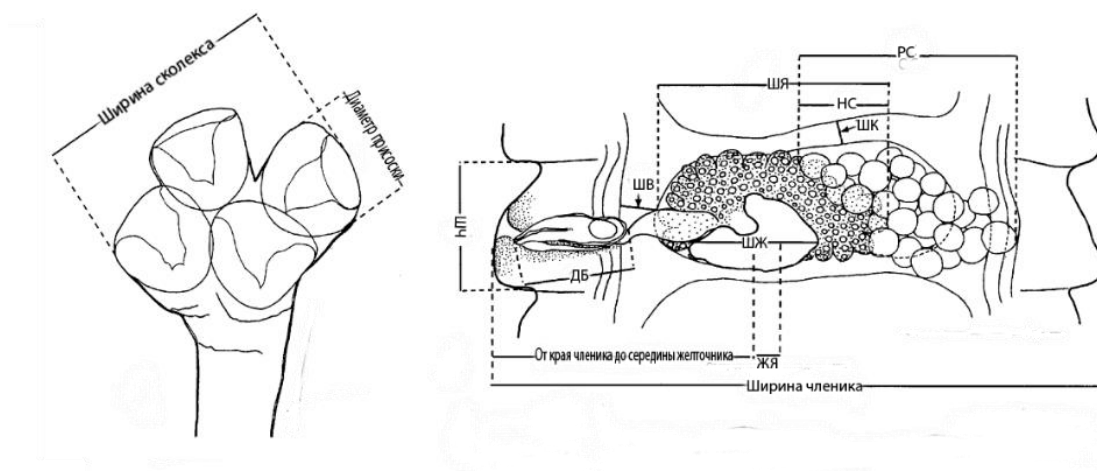


Рисунок 11 – Произведенные промеры (перерисовано и переведено из Naukiasalmi et al., 2004): ДБ – длина бursы цирруса; ЖЯ – расстояние между желточником и яичником; НС – налегание семенников на яичник; РС – распределение семенников; ШЖ – ширина желточника; ШВ – ширина вентрального канала; ШК – ширина поперечной комиссуры; ШЯ – ширина яичника.

2.3 Молекулярно-генетические методы исследований

Выделение ДНК. В молекулярных исследованиях ДНК для постановки ПЦР выделялась в основном при помощи 6%-го водного раствора ионообменной смолы Chelex 100 (Bio-rad). Смола связывает в смеси металлосодержащие и органические соединения, способные оказывать ингибирующее действие на ПЦР. Данная методика позволило существенно сократить временные затраты на этом этапе работ. При этом ДНК получается пригодного для ПЦР качества, и по заявлению производителя способна храниться в течении трех лет в замороженном состоянии.

Образец ткани цестоды помещается на дно 1,5 мл пробирки и просушивается от остатков этанола в течение 15 минут. Затем в пробирку добавляли 200 мкл Chelex 100. Пробирки закрывали и ставили в твердотельный термостат при 56°C на 30 минут. После пробирки встряхивались, чтобы гомогенизировать смесь и прокручивались на мини-центрифуге для удаления капель на стенках пробирок и затем ставились в термостат на 95°C на 15 минут. После центрифугировали при 13000 об/мин в течение 3 мин для формирования осадка смолы. В супернатанте содержится ДНК и она используется для ПЦР.

Для постановки классической ПЦР использовался набор для проведения ПЦР с HS-Taq (Биолабмикс, Новосибирск) содержащий рекомбинантную HS-Taq ДНК-полимеразу и растворы необходимых компонентов для проведения стандартной ПЦР. В состав набора входят: раствор HS-Taq ДНК-полимеразы

(5 ед. акт./мкл), 5× ПЦР буфер, 50 мМ MgCl₂, 50× смесь dNTP и 6×буфер для нанесения на гель.

На каждую реакцию брали по 10 мкл ПЦР буфера, 1 мкл смеси dNTP, 1 мкл MgCl₂, 2 мкл F-праймера (прямой праймер), 2 мкл R-праймера (обратный праймер), 0,3 мкл ДНК-полимеразы, 28.7 мкл воды. После общую смесь распределяли по отдельным эппендорфам и добавляли 5 мкл раствора ДНК. Амплификацию проводили в термоциклере «BIS». Общий список праймеров использовавшийся в исследовании приведен в таблице 4.

Параметры программы для термоциклера для маркера *Nad1*:

1. 95°C на 5 мин. 2. 95°C на 15 сек. 3. 52°C на 30 сек. 4. 72°C на 1 мин. – 34 цикла 5. 72°C на 7 мин.

Параметры термоциклера для маркера *Cytb*:

1. 95°C на 5 мин. 2. 95°C на 15 сек. 3. 52°C на 30 сек. 4. 72°C на 1 мин. – 35 циклов 5. 72°C на 7 мин.

Параметры термоциклера для маркера *28s*:

1. 94°C на 2 мин. 2. 94°C на 30 сек. 3. 52°C на 30 сек. 4. 72°C на 2 мин. – 40 циклов 5. 72°C на 7 мин.

Параметры термоциклера для маркера *Co1*:

1. 95°C на 8 мин. 2. 95°C на 30 сек. 3. 53°C на 60 сек. 4. 72°C на 1 мин. – 36 циклов 5. 72°C на 7 мин.

Таблица 4 – Использованные праймера

Название	Обозначение и последовательность прямого и обратного праймеров
частичный 28S <i>rRNA</i> фрагмент	LSU5 прямой, 5'-TAGGTCGACCCGCTGAAATTYAGCA-3' 1200R обратный, 5'-GCATAGTTTACCATCTTTTCGG-3' XZ-1 прямой, 5'-ACCCGCTGAATTTAAGCATAT-3' 1500R обратный, 5'-GCTATCCTGAGGGAAACTTCG-3'
<i>Co1</i>	COX-F прямой 5'-GAT GTT TTC TTT ACA TTT ATC TGG TG-3' COX-R обратный 5'-GCC ACC ACA AAT CAA GTA TC-3'

Окончание таблицы 4

<i>Nad1+trnN</i>	Cyclo_Nad1F прямой, 5'-GGN TAT TST CAR TNT CGT AAG GG-3' Cyclo_trnNR обратный, 5'-TTC YTG AAG TTA ACA GCA TCA-3'
<i>Cytb</i>	HYM01 прямой 5'-ATTGTGGTTYTGTTGAATAC-3' HYM08 обратный 5'-GGGATTTTTACTACCACTCTTGTGC-3'

Традиционно в систематике цестод употребляется несколько ядерных и митохондриальных маркеров хорошо себя зарекомендовавших. Из рибосомального кластера обыкновенно используют межгенный спейсер ITS 1 и ITS2, 28S и 18S *rDNA*. Из митохондриального генома *Co1*, *Nad1*. Для нашей группы цестод наиболее удачными маркерами явились 28S, *Co1*, *nad1* и дополнительно мы стали использовать ген *cytb*. Ген 28S достаточно высоко консервативен у нашей группы цестод и его удобно использовать для построения филогении на уровне родов. Использование нескольких молекулярных маркеров позволяет усилить филогенетический сигнал за счет конкатенации последовательностей.

Электрофорез и секвенирование. Мы получали частичные последовательности для ядерного 28s *rDNA* и митохондриальных (*co1*, *nad1* и *cytb*) генов. Последовательности 28s *rDNA* гена используются в основном для изучения глубокой филогении цестод, а митохондриальные маркеры хорошо подходят как для анализа взаимосвязей внутри семейства, так и межпопуляционной изменчивости. Оптимизацию ПЦР и собственно оценку успешности наработки ампликонов – продуктов ПЦР, делали при помощи электрофореза в агарозном геле в присутствии маркера длин ДНК и положительного контроля (Приложение А). Для приготовления 1% геля брали 0,5 г агарозы, смешивали с 50 мл 1x TAE буфера. Смесь кипятили в микроволновке до полного растворения, и охлажденный до 35–40 градусов раствор заливали в пластиковую камеру с установленными гребенками для создания карманов в пластине геля.

Успешно наработанные продукты ПЦР очищали и секвенировали по методу Сенгера в ЦКП Геномика, используя праймеры задействованные в ПЦР. Полученные хроматограммы редактировались вручную в программе Geneious Prime. и последовательности для одного образца полученные прямым и обратным праймерами сопоставлялись друг с другом для получения консенсусной последовательности. В дальнейшем, для поиска гомологов оригинальных последовательностей использовался алгоритм BLAST, реализованный на сервере Национального Центра биотехнологической информации США (NCBI). В качестве референсных последовательностей были использованы нуклеотидные последовательности (секвенсы) аноплацефалид, ранее депонированные в GenBank (NCBI). Выравнивание последовательностей проводилось при помощи различных основных алгоритмов (ClustalOmega, ClustalW, MAFFT), реализованных в программах Geneious Prime и MegaX. После выравнивания последовательностей строились филогенетические деревья по методу максимального правдоподобия в программе Geneious Prime. Сети гаплотипов рассчитывались и визуализировались в программе Popart.

3 Результаты и обсуждение

Раздел «Результаты и обсуждение» содержит результаты интеллектуальной деятельности в научной сфере и изъят из выпускной квалификационной работы в соответствии с пунктом 3.2. «Регламента размещения текста выпускных квалификационных работ в электронной библиотеке Научной библиотеки НИ ТГУ»

(Приказ №413/ОД от 24.05.2016)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Видовое разнообразие цестод подсемейства Anoplocephalinae, паразитирующих у грызунов Северной Палеарктики, представлено 36 валидными видами, относящихся к 18 родам. Наибольшее разнообразие аноплоцефалин зарегистрировано у хозяев подсемейства Полевочки (26 видов). Составленные определительные ключи позволяют различить роды аноплоцефалин, паразитирующих у грызунов из пяти семейств.

Видовой список цестод грызунов фауны Республики Беларусь увеличен с 6 до 12 видов, из которых 7 являются аноплоцефалинами и 3 вида являются новыми для исследованного региона: *Parandrya oeconomi*, *Tenoraia janickii*, *Paranoplocephala jarrelli*. Реконструкция филогенетических отношений показала высокое сходство исследованных белорусских образцов с образцами, собранными в других местообитаниях. Выяснено, что малоизученный европейский вид *Tenoraia janickii* представлен двумя генетическими линиями.

Видовой список цестод грызунов на полуострове Ямал и Полярном Урале представлен 6-ю видами, из которых 5 являются аноплоцефалинами: *Paranoplocephala omphalodes*, *Paranoplocephala jarrelli*, *Microcephaloides* sp., *Rauschoides arctica* и *Anoplocephaloides dentata*. Все найденные виды, впервые указываются для этих регионов. Анализ филогенетических отношений по двум митохондриальным генам (*nad1* и *cytb*) показал сходство исследованных цестод с образцами из северной Палеарктики. Выявлено, что обнаруженные представители рода *Microcephaloides* – комплекс различных генетических линий в совокупности с низким морфологическим разнообразием. Цестоды *Tenoraia janickii*, *Anoplocephaloides dentata*, *Microcephaloides* sp. образуют по несколько генетических линий.

Изучение географического распределения митохондриальных гаплотипов полигостальных (*E. gracilis* и *C. marmotae*) и узкоспецифичных (*P. jarrelli* и *P. kalelai*) цестод с широким ареалом выявило, что существуют внутривидовые генетические линии, вероятно происходящие из рефугиумов.

В случае полигостальных видов цестод таких рефугиумов наблюдается несколько и обратное расселение происходит из каждого из них. Цестоды *P. jarrelli* и *P. kalelai* сохранялись в рефугиумах на юге Западной Сибири и предгорьях Алтая, а *E. gracilis* на юге Европы: Италии, Северном Кавказе и Турции. Цестода *C. marmotae*, паразитирующая минимум у четырех видов сурков и сусликов, представляет один вид. Близость ее митохондриальных гаплотипов *nad1* и *cox1*, вероятно свидетельствует о быстрой экспансии *C. marmotae* по территории Евразии.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алисов Б. П. Климатические области зарубежных стран / Б. П. Алисов. – М.: Географгиз, 1950. — 352 с.
2. Брэм А. Э. Жизнь животных / А. Э. Брэм. Москва: Из-во: "Терра", 1992. – 544с.
3. Бурко Л. Д. Позвоночные животные Беларуси / Л. Д. Бурко, В. В. Гричик // Учеб. пособие. – Мн.: БГУ, 2003. – 373 с.
4. Гельминты позвоночных животных и человека на территории Беларуси / Е. И. Бычкова, Л. Н. Акимова, С. М. Дегтярик, М. М. Якович // Минск: Беларус. Навука. – 2017. – 318 с.
5. Громов И. М. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий / И. М. Громов, М. А. Ербаева. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. – 263с.
6. Гуляев В. Д. Дифференциальный диагноз *P. omphalodes* и *P. blanchardi* / В. Д. Гуляев, А. И. Чечулин, 1996-1997. – С. 1–4.
7. Догель В. А., Курс общей паразитологии, 1947. – 354 с.
8. Меркушева И. В. Инвазированность мышевидных грызунов в подзоне грабово-дубово-темнохвойных лесов Белоруссии / И. В. Меркушева, Е. И. Бычкова // Деп. В ВИНТИ, рег. № 1610-78, деп., 1978 – 11 с.
9. Определитель гельминтов грызунов фауны СССР. Цестоды и трематоды / К. М. Рыжиков, Е. В. Гвоздев, М. М. Токобаев [и др.] // М.: Наука. – 1978. – 229 с.
10. Смирнова Л. В., Коллемболы — промежуточные хозяева цестод мышевидных грызунов Чукотки / Л. В. Смирнова, В. Л. Контримавичус // ДАН СССР. – 1977. – С. 771–772.
11. Соколов В. Е. Водяная полёвка: Образ вида - Российская академия наук / В. Е. Соколов, П. А. Пантелеев, А. К. Акаджанян // М.: Наука. (Виды фауны России и сопредельных стран). – 2001. – 528 с.

12. Спасский А. А. Аноплоцефалыты – ленточные гельминты домашних и диких животных Москва: Изд-во Акад. наук СССР, 1951. – 736 с.
13. Таксономическая классификация и филогенетические взаимосвязи циклофиллидных цестод (*Cyclophyllidea* van Benden in Braun 1900) / С. О. Мовсесян, М. С. Панайотова-Пенчева, Н. Б. Теренина, М. А. Никогосян [и др.] // Зоологический журнал. – 2020. – Т. 99, № 8. – С. 866–876.
14. Топачевский В. А. Фауна СССР. Млекопитающие. / В. А. Топачевский – Ленинград: Изд-во Акад. наук СССР, 1969. – С. 143–151.
15. Федоров К. П. Гельминты пищух (*Ochotonidae*) юга Западной Сибири / К. П. Федоров, А. Ф. Потапкина // Тр. Биол. ин-та. Сер. «Фауна Сибири» «Систематика, фауна, зоогеография млекопитающих и их паразитов». – Новосибирск: Наука, 1975. – Вып. 23. – С. 203–211.
16. Чертилина О. В. Организация сообществ и филогенетические связи мышевидных грызунов открытых ландшафтов северо-восточной части Внутренней Азии / О.В. Чертилина. – Новосибирск, 2015. – 111 с.
17. *Andrya apodemi* sp. n. (Cestoda, Anoplocephalidae), a parasite of *Apodemus argenteus* (Rodentia: Muridae) from Hokkaido, Japan / T. Iwaki, F. Tenora, N. Abe, [et al.] // Journal of the Helminthological Society of Washington. – 1994. – Vol. 61. – P. 215–218.
18. *Anoplocephaloides dentatoides* sp. n. from the gray red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*, in Hokkaido, Japan / H. Sato, H. Kamiya, F. Tenora, M. Kamiya // Journal of the Helminthological Society of Washington. – 1993. Vol. 60. – P. 105–110.
19. Baer J. G. Monographie des cestodes de la famille des Anoplocephalidae // Bulletin Biologique de la France et de la Belgique (Supplement). – 1928. – Vol. 10. – P. 1–241.
20. Beveridge I. Family Anoplocephalidae Cholodkovsky, 1902. Keys to the Cestode Parasites of Vertebrates. CAB International, 1994. – P. 315 – 366.

21. Caira J. N. Planetary Biodiversity Inventory (2008–2017): Tapeworms from Vertebrate Bowels of the Earth / J. N. Caira, K. Jensen // The University of Kansas Natural History Museum. – 2017. – Vol. 25. – P. 431–445.
22. Chechulin A. I. *Paranoplocephala longivaginata* sp. n. (Cyclophyllidae: Anoplocephalidae) - novaya cestoda ot gryzunov vostochnoj Sibiri / A. I. Chechulin, V. D. Gulyaev // Parazitologiya. – 1998. – Vol. 32. – P. 352–356.
23. Conroy C. MtDNA Evidence for Repeated Pulses of Speciation Within Arvicoline and Murid Rodents / C. Conroy, J. Cook // Journal of Mammalian Evolution. – 1999. – Vol. 06(3). – P. 221–245.
24. Distribution and Molecular Diversity of *Paranoplocephala kalelai* (Tenora, Haukisalmi & Henttonen, 1985) Tenora, Murai & Vaucher, 1986 in Voles (Rodentia: Myodes) in Eurasia / A. Krivopalov, P. Vlasenko, S. Abramov, L. Akimova [et al.] // Diversity. – 2022. – 14(6): 472–478.
25. Fair J. M. New species of *Andrya* and *Paranoplocephala* (Cestoidea: Anoplocephalidae) from voles and mole rats in Israel and Syria / J. M. Fair, G. D. Schmidt, G. Wertheim // Journal of Parasitology. – 1990. – Vol. 76. – P. 641–644.
26. Fedorov V. B. Multiple glacial refugia in the North American Arctic: inference from phylogeography of the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) / V. B. Fedorov, N. C. Stenseth // Proc. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci. – 2002. – Vol. 269. – P. 2071–2077.
27. Frölich J. A. Beiträge zur Naturgeschichte der Eingeweidewürmer. Der Naturforscher. – 1802. – Vol. 29. – P. 5–96.
28. Galli-Valerio B. Einige Parasiten von *Arvicola nivalis* // Zoologischer Anzeiger. – 1905. – Vol. 28. – P. 519–522.
29. GenBank Overview [Электронный ресурс] // National center for biotechnology information, 2022. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/> (дата обращения: 25.04.2022).

30. Genov T. Review of the species of the genus *Anoplocephaloides* Baer, 1923 emend Rausch, 1976 (Cestoda: Anoplocephalidae) parasitizing rodents in Bulgaria, with an analysis of the taxonomic structure of the genus / T. Genov, B. Georgiev // *Parasitologica Hungarica*. – 1988. – Vol. 21. – P. 31–52.
31. Genov T. B. *Anoplocephaloides rauschi* sp. n. (Cestoda: Anoplocephalidae), a parasite of *Microtus nivalis* Mart. (Rodentia) in Bulgaria / T. B. Genov, B. Georgiev, V. Y. Biserkov // *Doklady Bolgarskoj Akademii Nauk* (Comptes Rendus de l'Academie Bulgare des Sciences). – 1984. – Vol. 37. – P. 795–798.
32. Geographical distribution and hosts of the cestode *Paranoplocephala omphalodes* (Hermann, 1783) Lühe, 1910 in Russia and adjacent territories / P. Vlasenko, S. Abramov, S. Bugmyrin [et al.] // *Parasitology Research*. – 2019. – Vol. 118, is. 12. – P. 3543–3548.
33. Global Cestode Database [Электронный ресурс] // University of Connecticut, 2023. URL: <https://tapewormdb.uconn.edu> (дата обращения: 25.04.2023).
34. Gubányi A. New anoplocephalid parasites (Cestoda: Anoplocephalidae, *Paranoplocephala*) from the Fertő-Hanság National Park. In The fauna of the Fertő-Hanság National Park / A. Gubányi, E. Murai // Mahunka, S (ed.). – 2002. – P. 111–120.
35. Gulyaev V. D. *Parandrya feodorovi* gen. n., sp. n. - novaya cestoda (Cyclophyllidea: Anoplocephalidae) ot polevok Sibiri / V. D. Gulyaev, A. I. Chechulin // *Parazitologiya* – 1996. – Vol. 30. – P. 132–140.
36. Gulyaev V. D. Novyj vid cestody *Paranoplocephala gubanovi* sp. n. (Cyclophyllidea: Anoplocephalidae) ot lesnogo lemminga *Myopus schisticolor* vostochnoj Sibiri / V. D. Gulyaev, A. V. Krivopalov // *Parazitologiya*. – 2003. – Vol. 37. – P. 488–495.

37. Haukисalmi V. A taxonomic revision of the *Paranoplocephala primordialis* (Douthitt) complex (Cestoda: Anoplocephalidae) in voles and squirrels / V. Haukисalmi, H. Henttonen // Zootaxa. – 2007. – P. 51–68.
38. Haukисalmi V. Biogeography of helminth parasitism in *Lemmus* Link (Arvicolinae), with the description of *Paranoplocephala fellmani* n. sp. (Cestoda: Anoplocephalidae) from the Norwegian lemming *L. lemmus* (Linnaeus) / V. Haukисalmi, H. Henttonen // Systematic Parasitology. – 2001. – Vol. 49. – P. 7–22.
39. Haukисalmi V. Description and morphometric variability of *Paranoplocephala serrata* n. sp. (Cestoda: Anoplocephalidae) in collared lemmings (*Dicrostonyx* spp., Arvicolinae) from Arctic Siberia and North America / V. Haukисalmi, H. Henttonen // Systematic Parasitology. – 2000. – Vol. 45. – P. 219–231.
40. Haukисalmi V. Description of *Paranoplocephala yoccozi* n. sp. (Cestoda: Anoplocephalidae) from the snow vole *Chionomys nivalis* in France, with a review of anoplocephalid cestodes of snow voles in Europe / V. Haukисalmi, H. Henttonen // Parasite. – 2005. – Vol. 12. – P. 203–211.
41. Haukисalmi V. Molecular and morphological evidence for multiple species within *Paranoplocephala omphalodes* (Cestoda, Anoplocephalidae) in *Microtus* voles (Arvicolinae) / V. Haukисalmi, L. Wickström, H. Henttonen // Zoologica Scripta. – 2004. – Vol. 33. – P. 277–290.
42. Haukисalmi V. Taxonomy and diversity of *Paranoplocephala* spp. (Cestoda: Anoplocephalidae) in voles and lemmings of Beringia, with a description of three new species / V. Haukисalmi, H. Henttonen, L. M. Hardman // Biological Journal of the Linnean Society. – 2006. – Vol. 89. – P. 277–299.
43. Hermann J. Helminthologische Bemerkungen // Der Naturforscher. – 1783. – Vol. 19. – P. 31–59.

44. Hoberg E. P. In Memoriam: Robert Lloyd Rausch—A Life in Nature and Field Biology, 1921–2012 // *Journal of Parasitology*. – 2014. – Vol. 100(4). – P. 547–552.
45. Holarctic phylogeography of the root vole (*Microtus oeconomus*): implications for late Quaternary biogeography of high latitudes / C. Brunhoff, K.E. Galbreath, V.B. Fedorov [et al.] // *Mol. Ecol.* – 2003. – Vol. 12. – P. 957–968.
46. Jaarola M. Colonization history in Fennoscandian rodents / M. Jaarola, H. Tegelström, K. Fredga // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 1999. – Vol. 68. – P. 113–127.
47. Joyeux C. Recherches sur la faune helminthologique Africaine // *Archives de l'Institut Pasteur de Tunis*. – 1923. – Vol. 12. – P. 119–167.
48. Krabbe H. 1879. The Turkestan expedition of A. P. Fedchenko // Part II. Vermes. [in Russian]. *Izvestiya Imperatorskogo Obschestva Liubitelei Estestvoznania, Anthropologii i Etnographii*. – 1879. – Vol. 34. – P. 1–23.
49. Lehmkuhl F. The Extent and Timing of Late Pleistocene Glaciations in the Altai and Neighbouring Mountain Systems. In *Developments in Quaternary Sciences* / F. Lehmkuhl, M. Klinge, G. Stauch // Elsevier. – 2011. – P. 967–979.
50. Mobedi I. *Schizorchis arfaai* sp. n. (Cestoda: Anoplocephalidae) from the wood-mouse, *Apodemus sylvaticus*, in caspian area of Iran / I. Mobedi, E. Ghadirian // *Journal of Helminthology*. – 1977. – Vol. 51. – P. 63–67.
51. Molecular Characterization of *Ctenotaenia marmotae* (Frölich, 1802) Railliet, 1893 (Cyclophyllidae: Anoplocephalidae) Parasitizing Rodents of the Genus *Marmota* and *Spermophilus* from Eurasia / A. Krivopalov, S. Abramov, L. Akimova, A. Barkhatova [et al.] // *Diversity*. – 2022. – 14(14): P. 531–538.
52. Moniez R. Notes sur les helminthes. Especes nouvelles ou peu connues du genre *Moniezia* // *Revue Biologique du Nord de la France*. – 1891. – P. 65–79.

53. Murai E. *Paranoplocephala mascomai* sp. n. (Cestoda: Anoplocephalidae) a parasite of *Microtus cabrerai* (Rodentia) in Spain / E. Murai, F. Tenora, J-M. Rocamora // *Parasitologica Hungarica*. – 1980. – P. 35–37.
54. Phylogenetic relationships and taxonomic revision of *Paranoplocephala* Lühe, 1910 sensu lato (Cestoda, Cyclophyllidae, Anoplocephalidae) / V. Haukisaari, L. M. Hardman, E. P. Hoberg, H. Henttonen // *Zootaxa*. – 2014. – Vol. 3873. – P. 371–415.
55. Phylogeography of the gray red-backed vole *Craxomys rufocanus* (Rodentia: Cricetidae) across the distribution range inferred from nonrecombining molecular markers. / N. Abramson, T. Petrova, N. Dokuchaev [et al.] // *Theriol.* – 2012. – Vol. 11. – P. 137–156.
56. Professor František Tenora has passed away, and Marta Špakulová *Helminthologia* / B. Koubková, V. Baruš // *Parasitological Institute of SAS*. – 2012. – Vol. 49, is. 1 – 62p.
57. Rausch R. Studies on the helminth fauna of Alaska. XI. Helminth parasites of microtine rodents - taxonomic considerations // *Journal of Parasitology*. – 1952. – Vol. 38. – P. 415–444.
58. Rausch R. Studies on the helminth fauna of Alaska. XXII *Paranoplocephala wigginsii* n. sp., a cestode from an Arctic ground squirrel // *Transactions of the American Microscopical Society*. – 1954. – Vol. 73. – P. 380–383.
59. Rausch R. L. The genera *Paranoplocephala* Lühe, 1910 and *Anoplocephaloides* Baer, 1923 (Cestoda: Anoplocephalidae), with particular reference to species in rodents // *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*. – 1976. – Vol. 51. – P. 513–562.
60. Rudoy A. N. Glacier-dammed lakes and geological work of glacial superfloods in the Late Pleistocene, Southern Siberia, Altai Mountains // *Quat. Int.* – 2002 – Vol. 87. – P. 119–140.

61. Sasaki M. Cestode fauna of murid and cricetid rodents in Hokkaido, Japan, with assignment of DNA barcodes / M. Sasaki, J. L. Anders, M. Nakao // Species Divers. – 2021. – Vol. 26. – P. 255–272.
62. Schmid-Hempel P. Sociality and parasite transmission // Behav. Ecol. Sociobiol. – 2021. – Vol. 75. – 156p.
63. Spasskii A. A. Novyj vid *Paranoplocefaly* ot surkov Tyan-Shanya (in Russian) // Trudy Gelmintologicheskoy Laboratorii Akademii Nauk SSSR. 1950. – Vol. 3. – P. 119–124.
64. Stunkard H. Studies on the Life History of the Anoplocephaline Cestodes of Hares and Rabbits // The Journal of Parasitology. – 1941. – 299p.
65. Systematic relationships of *Mosgovoyia* Spasskii, 1951 (Cestoda: Anoplocephalidae) and related genera inferred from mitochondrial and nuclear sequence data / V. Haukioja, L. M. Hardman, P. Foronda [et al.] // Syst. Parasitol. – 2010. – Vol. 77. – P. 71–79.
66. Taxonomy, genetic differentiation and Holarctic biogeography of *Paranoplocephala* spp. (Cestoda: Anoplocephalidae) in collared lemmings (*Dicrostonyx*; Arvicolinae) / V. Haukioja, L. M. Wickström, J. Hantula, H. Henttonen // Biological Journal of the Linnean Society. – 2001. – Vol. 74. – P. 171–196.
67. Tenora F. *Andrya kalelai* sp. n. and (?) *Anoplocephaloides* sp., Cestoda, Anoplocephalidae, parasites of *Clethrionomys*-rodents in Finland / F. Tenora, V. Haukioja, H. Henttonen // Annales Zoologici Fennici. – 1985. – Vol. 22. – P. 411–416.
68. Tenora F. On some *Paranoplocephala* species (Cestoda: Anoplocephalidae) parasitizing rodents (Rodentia) in Europe / F. Tenora, E. Murai, C. Vaucher // Parasitologica Hungarica. – 1985. – Vol. 18. – P. 29–48.
69. Tenora F. The genera *Anoplocephaloides* and *Paranoplocephala* (Cestoda) parasites of Rodentia in Europe / F. Tenora, E. Murai // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. – 1980. – Vol. 26. – P. 263–284.

70. Wilson D. E. Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Referenc / D. E. Wilson, D. M. Reeder // Journal of Mammalogy. – 2005. – Vol. 88(3). – P. 824–830.

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Некоторые примеры агарозных гелей с маркерами длин ДНК

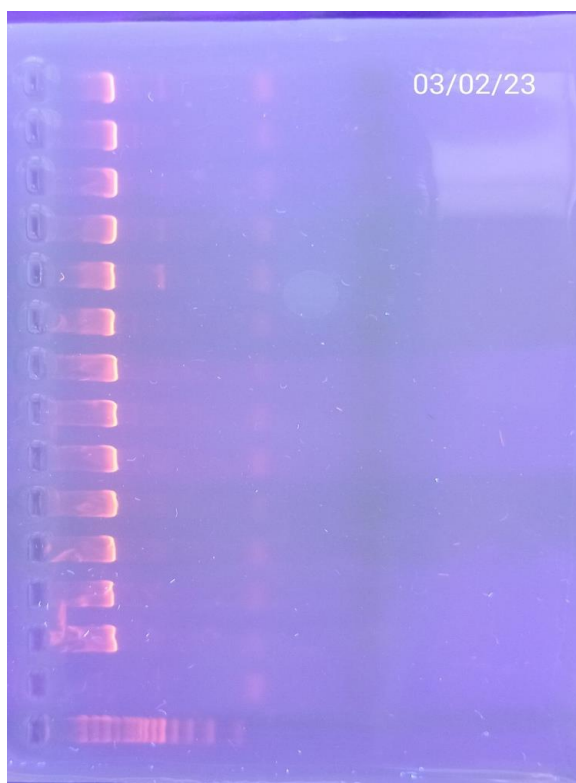


Рисунок А.1 – 1%-ый агарозный гель с образцами по *28S rRNA* гену

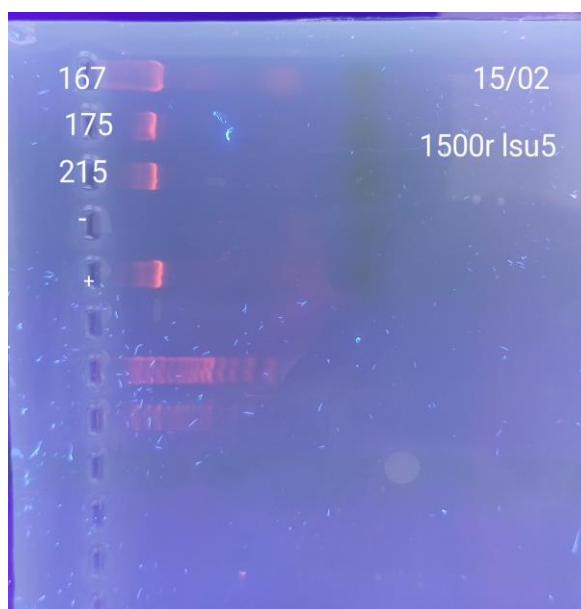


Рисунок А.2 – 1%-ый агарозный гель с образцами по *28S rRNA* гену

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Рисунки исследованных видов цестод

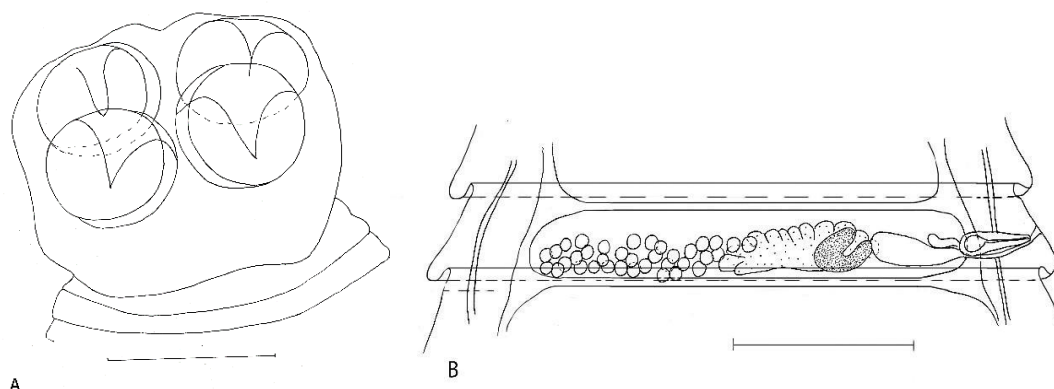


Рисунок Б.1 – Сколекс (А) и гермафродитный членик (В) цестоды *Anoplocephaloides dentata*. Масштаб: А=500 мкм, В=500 мкм.

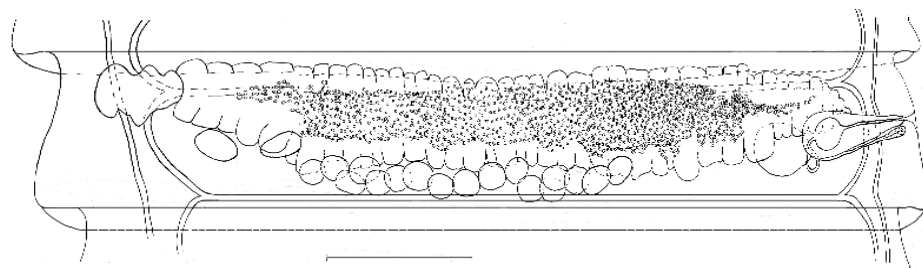


Рисунок Б.2 – Членик с ранней маткой цестоды *Anoplocephaloides dentata*. Масштаб: 500 мкм.

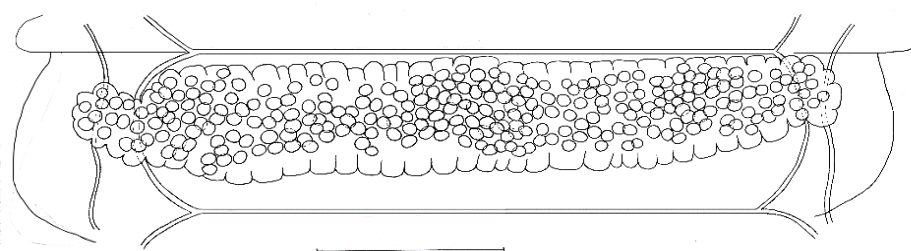


Рисунок Б.3 – Маточный членик цестоды *Anoplocephaloides dentata*. Масштаб: 500 мкм.

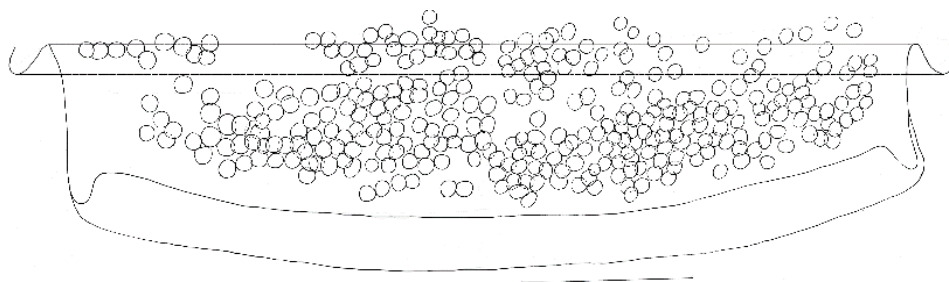


Рисунок Б.4 – Маточный членик цестоды *Anoplocephaloides dentata*, наполненный зрелыми яйцами. Стенки матки отсутствуют на этой стадии развития членика. Масштаб: 500 мкм.

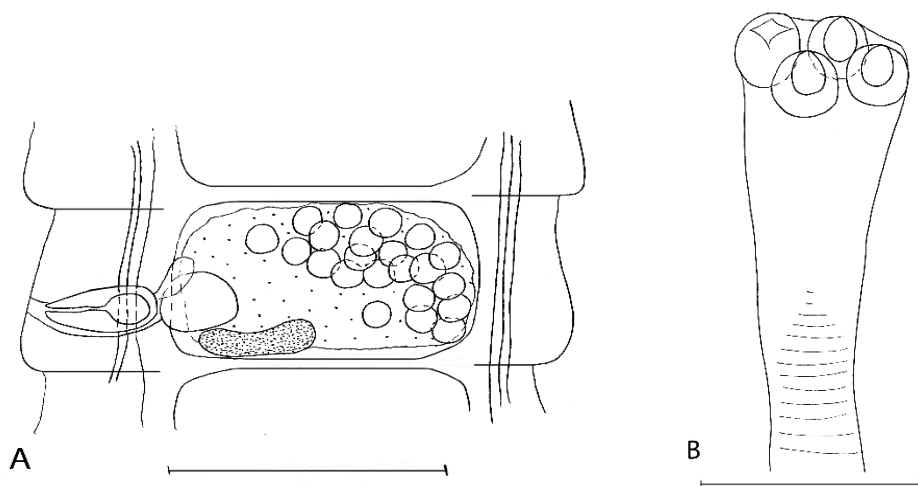


Рисунок Б.5 – Гермафродитный членик (А) и сколекс (В) цестоды *Douthittia nearctica*. Масштаб: А=500 мкм; В=500 мкм.

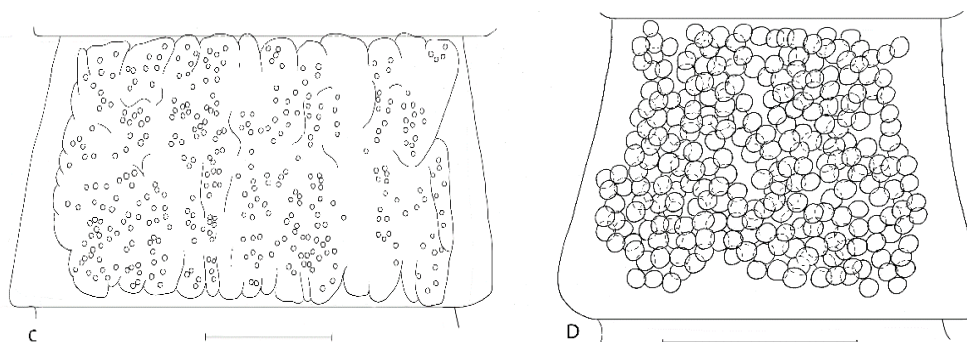


Рисунок Б.6 – Маточный членик (С) и маточный членик, наполненный зрелыми яйцами (D) цестоды *Douthittia nearctica*. Масштаб: С=500 мкм; D=500 мкм.

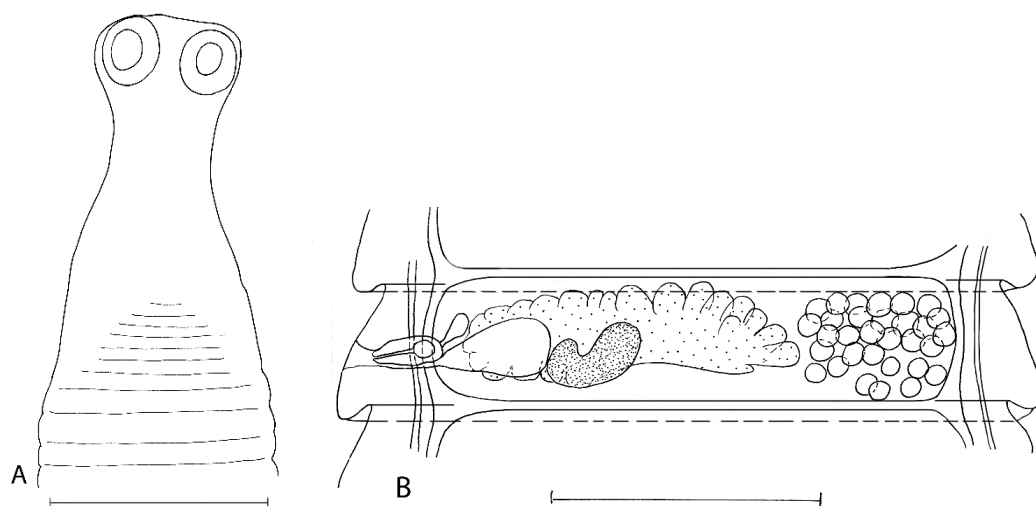


Рисунок Б.7 – Сколекс (А) и гермафродитный членик (В) цестоды *Microcephaloides* sp. Масштаб: А=500 мкм; В=500 мкм.

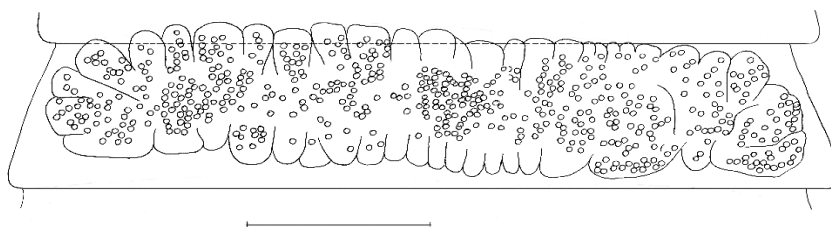


Рисунок Б.8 – Маточный членик с яйцами цестоды *Microcephaloides* sp. Масштаб: 500 мкм.

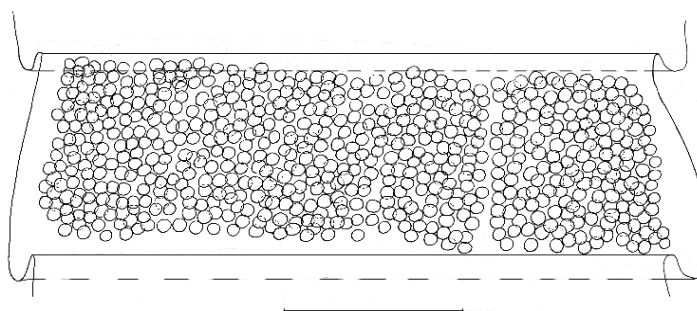


Рисунок Б.9 – Маточный членик цестоды *Microcephaloides* sp., наполненный зрелыми яйцами. Стенки матки отсутствуют на этой стадии развития членика. Масштаб: 500 мкм.

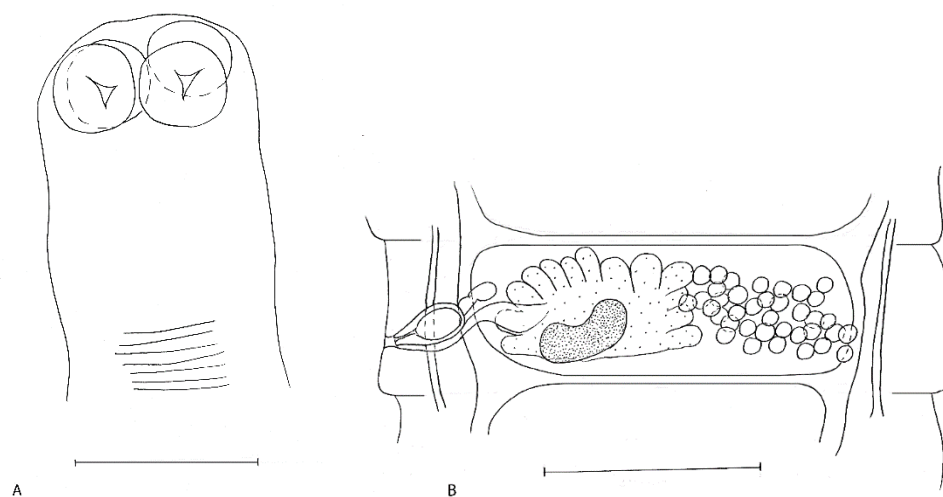


Рисунок Б.10 – Сколекс (А) и гермафродитный членик (В) цестоды *Microticola blanchardi*. Масштаб: А=500 мкм; В=500 мкм.

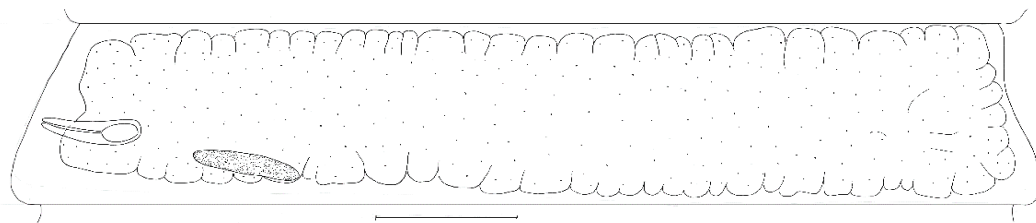


Рисунок Б.11 – Маточный членик цестоды *Microticola blanchardi*. Видно, что желточник, яичник и семенники полностью или частично резорбированы. Масштаб: 500 мкм.

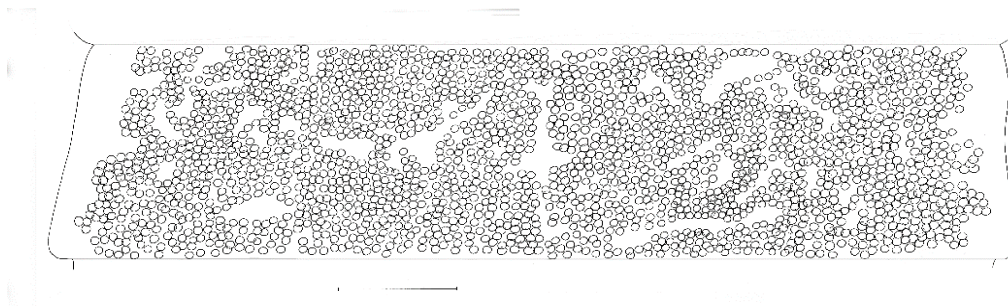


Рисунок Б.12 – Маточный членик цестоды *Microticola blanchardi*, наполненный зрелыми яйцами. Стенки матки отсутствуют на этой стадии развития членика. Масштаб: 500 мкм.

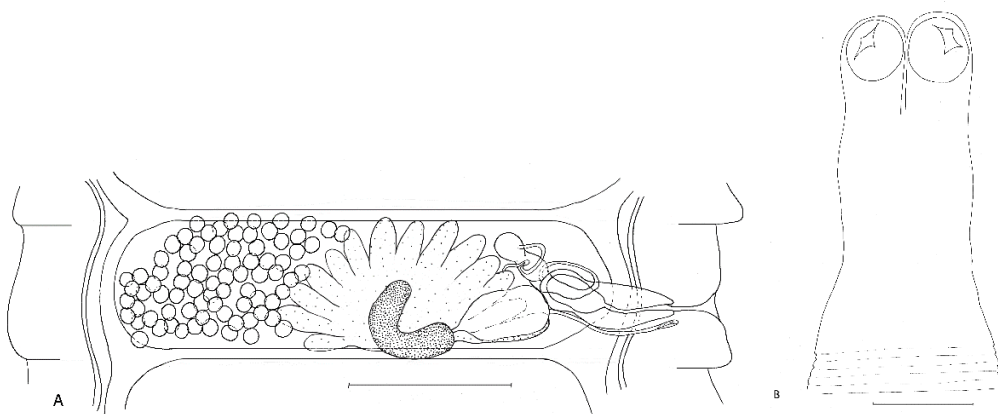


Рисунок Б.13 – Гермафродитный членик (А) и сколекс (В) цестоды *Parandrya feodorovi*. Масштаб: А=500 мкм; В=500 мкм.

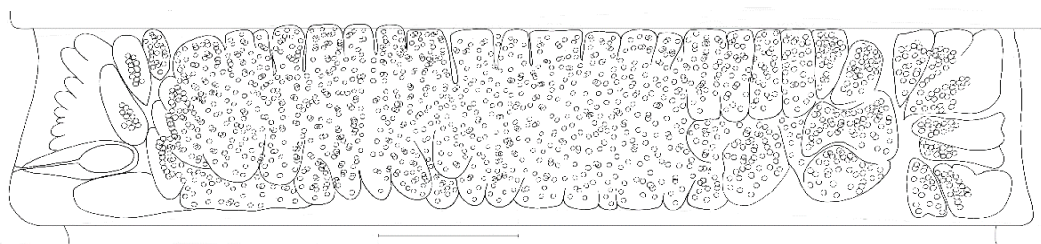


Рисунок Б.14 – Маточный членик с яйцами цестоды *Parandrya feodorovi*. Масштаб: 500 мкм.

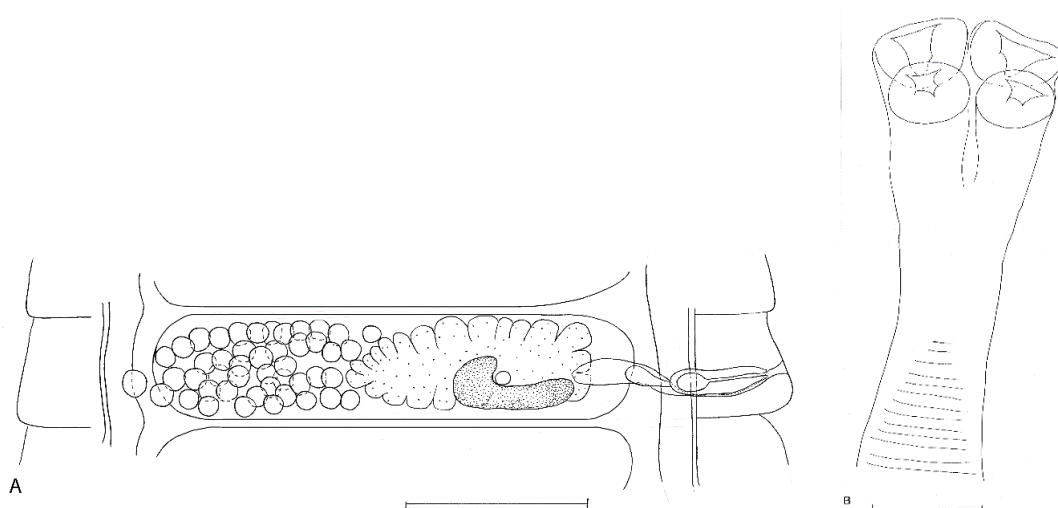


Рисунок Б.15 – Гермафродитный членик (А) и сколекс (В) цестоды *Paranoplocephala jarrelli*. Масштаб: А=500 мкм; В=500 мкм.

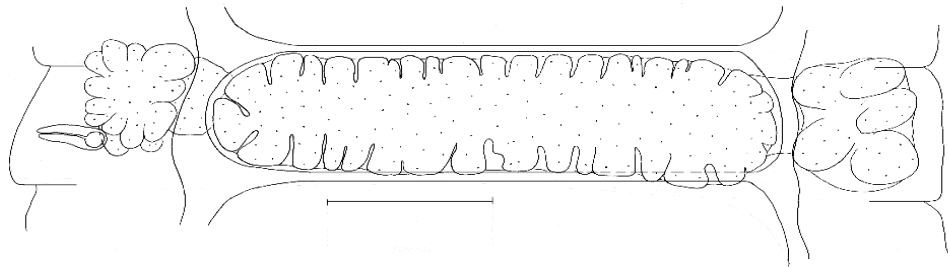


Рисунок Б.16 – Маточный членик цестоды *Paranoplocephala jarrelli*.
Видно, что желточник, яичник и семенники полностью резорбированы.
Масштаб: 500 мкм.

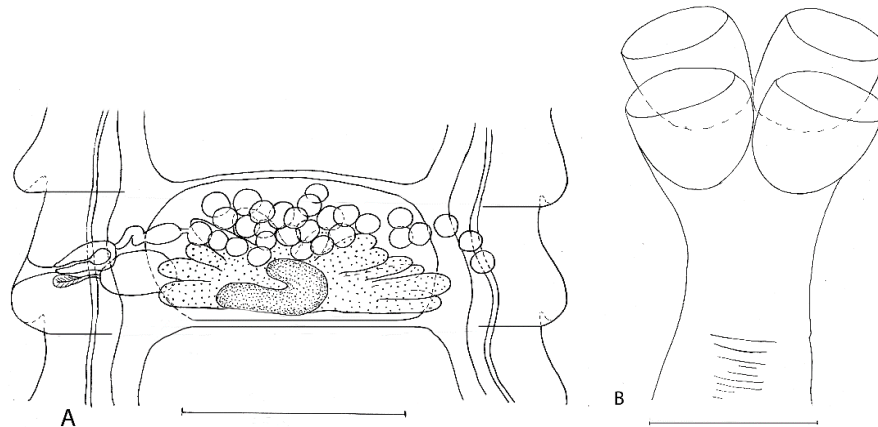


Рисунок Б.17 – Гермафродитный членик (А) и сколекс (В) цестоды
Paranoplocephala kalelai. Масштаб: А=500 мкм; В=500 мкм.

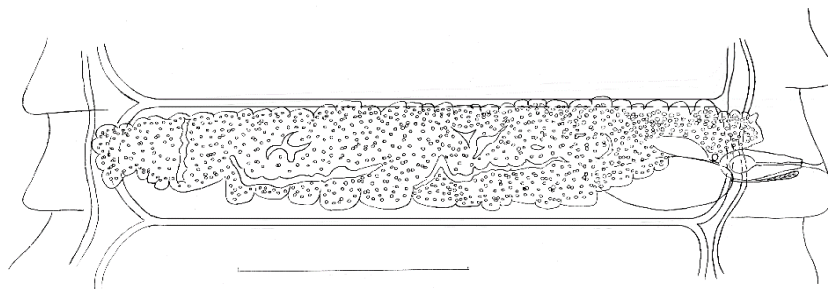


Рисунок Б.18 – Маточный членик цестоды *Paranoplocephala kalelai*.
Масштаб: 500 мкм.

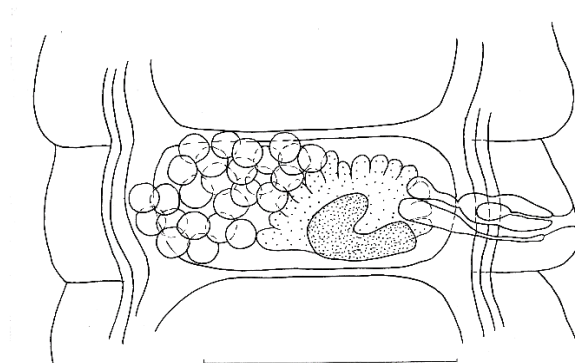


Рисунок Б.19 – Гермафродитный членик цестоды *Paranoplocephala omphalodes*. Масштаб: 500 мкм.

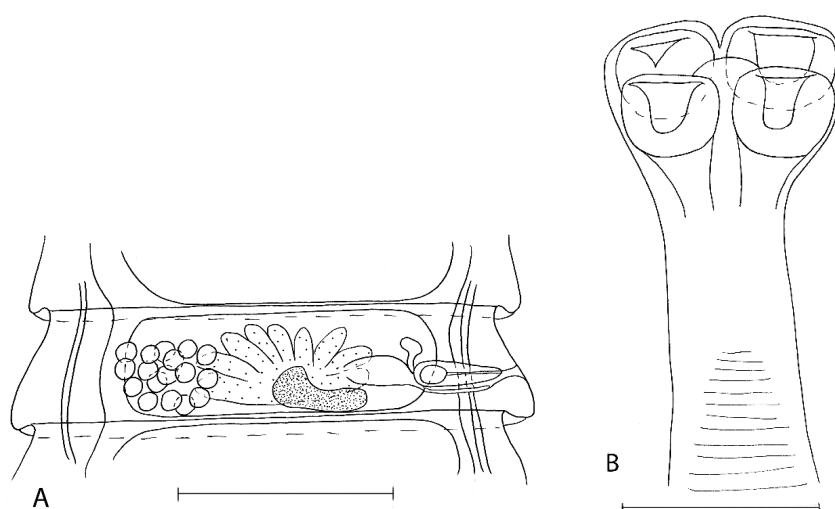


Рисунок Б.20 – Гермафродитный членик (А) и сколекс (В) цестоды *Paranoplocephaloides schachmatovae*. Масштаб: А=500 мкм; В=500 мкм.

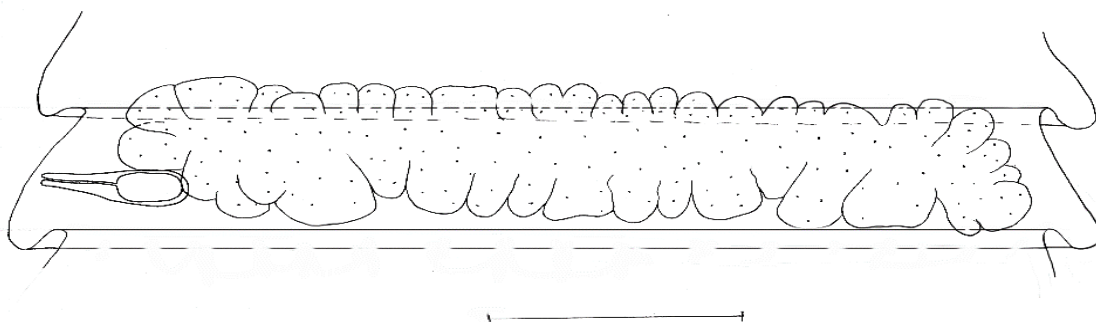


Рисунок Б.21 – Маточный членик цестоды *Paeanoplocephaloides schachmatovae*. Видно, что желточник, яичник и семенники полностью резорбированы. Масштаб: 500 мкм.

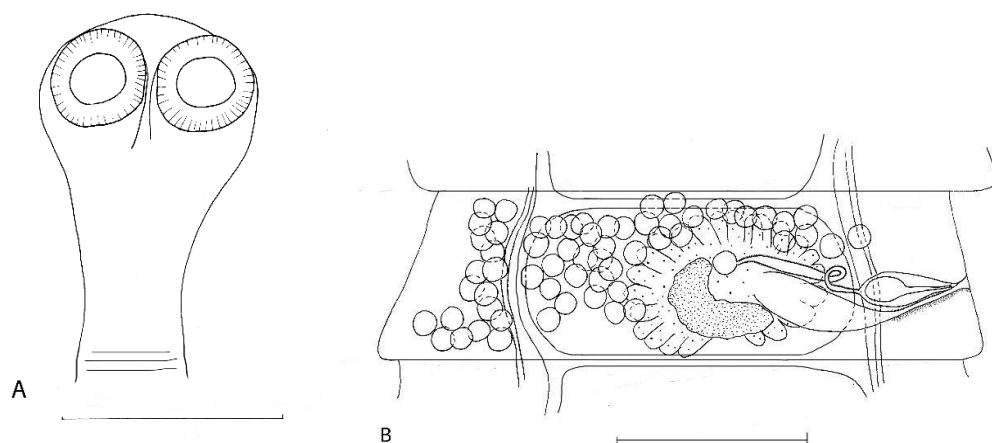


Рисунок Б.22 – Сколекс (А) и гермафродитный членик (В) цестоды *Rodentocetus aquaticus*. Масштаб: А=500 мкм; В=500 мкм.

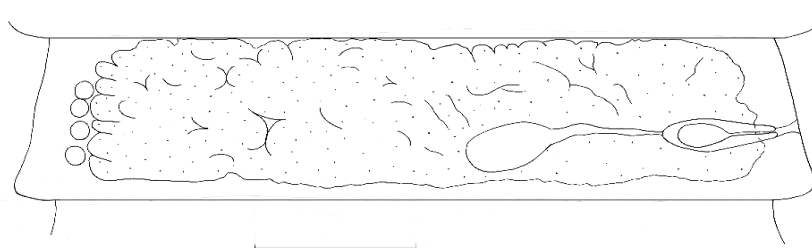


Рисунок Б.23 – Маточный членик цестоды *Rodentocetus aquaticus*. Видно, что желточник, яичник и семенники частично или полностью резорбированы. Масштаб: 500 мкм.

СПРАВКА

Томский Государственный Университет

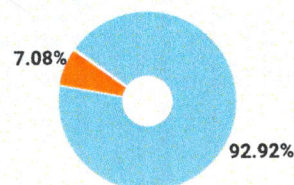
о результатах проверки текстового документа
на наличие заимствований

ПРОВЕРКА ВЫПОЛНЕНА В СИСТЕМЕ АНТИПЛАГИАТ.ВУЗ

Автор работы: Шиллинг Алина Евгеньевна
Самоцитирование
рассчитано для: Шиллинг Алина Евгеньевна
Название работы: Magisterskaya_Shilling
Тип работы: Не указано
Подразделение:

РЕЗУЛЬТАТЫ

СОВПАДЕНИЯ	7.08%
ОРИГИНАЛЬНОСТЬ	92.92%
ЦИТИРОВАНИЯ	0%
САМОЦИТИРОВАНИЯ	0%



ДАТА ПОСЛЕДНЕЙ ПРОВЕРКИ: 31.05.2023

Структура
документа:

Проверенные разделы: основная часть с.1-4, 6-41, приложение с.41-88

Модули поиска:

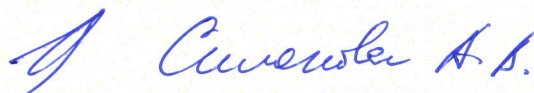
ИПС Адилет; Библиография; Сводная коллекция ЭБС; Интернет Плюс*; Сводная коллекция РГБ; Цитирование; Переводные заимствования (RuEn); Переводные заимствования по eLIBRARY.RU (EnRu); Переводные заимствования по коллекции Гарант: аналитика; Переводные заимствования по коллекции Интернет в английском сегменте; Переводные заимствования по Интернету (EnRu); Переводные заимствования по коллекции Интернет в русском сегменте; Переводные заимствования издательства Wiley ; eLIBRARY.RU; СПС ГАРАНТ: аналитика; СПС ГАРАНТ: нормативно-правовая документация; Медицина; Диссертации НББ; Коллекция НБУ; Перефразирования по eLIBRARY.RU; Перефразирования по СПС ГАРАНТ: аналитика; Перефразирования по Интернету; Перефразирования по Интернету (EN); Перефразированные заимствования по коллекции Интернет в английском сегменте; Перефразированные заимствования по коллекции Интернет в русском сегменте; Перефразирования по коллекции

Работу проверил: Большакова Наталия Павловна

ФИО проверяющего

Дата подписи:

Подпись проверяющего



Чтобы убедиться
в подлинности справки, используйте QR-код,
который содержит ссылку на отчет.

Ответ на вопрос, является ли обнаруженное заимствование
корректным, система оставляет на усмотрение проверяющего.
Предоставленная информация не подлежит использованию
в коммерческих целях.

Руководителю ООП
По направлению 06.04.01 Биология
«Фундаментальная и прикладная
биология»
доктору биол. наук Д. С. Воробьеву
от студента 2 курса магистратуры
А. Е. Шиллинг

СЛУЖЕБНАЯ ЗАПИСКА

Прошу разрешить размещение текста выпускной квалификационной работы магистра «Аноплоцефалины (Cestoda: Anoplocephalinae) грызунов Северной Палеарктики (научный руководитель – д-р биол. наук А. В. Симакова), в электронной библиотеке (репозитории) ТГУ с изъятием следующих разделов: «Результаты и обсуждение», поскольку они содержат неопубликованные данные.



А. Е. Шиллинг



Д. С. Воробьев