

RESEARCH ARTICLES

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ *MYOTIS BRANDTII* И *MYOTIS MYSTACINUS* (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE) НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «САМАРСКАЯ ЛУКА» (РОССИЯ)

Н. Ю. Кириллова¹ , А. А. Кириллов^{1,*} , В. П. Вехник² 

¹Институт экологии Волжского бассейна РАН, Россия

*e-mail: parasitolog@yandex.ru

²Жигулевский государственный природный биосферный заповедник им. И.И. Спрыгина, Россия

e-mail: vekhnik@mail.ru

Поступила: 17.04.2022. Исправлена: 23.05.2022. Принята к опубликованию: 24.06.2022.

Проведен сравнительный анализ гельминтофауны симпатрических видов рукокрылых *Myotis mystacinus* и *M. brandtii* (Chiroptera, Vespertilionidae) из национального парка «Самарская Лука» (Россия). У двух видов ночниц в период 2005–2007 гг. зарегистрировано 12 видов паразитов: Trematoda – 9, Cestoda – 1, Nematoda – 2. Все 12 видов отмечены у *M. brandtii*. Видовой состав гельминтов *Myotis mystacinus* представляет собой обедненную паразитофауну *M. brandtii*. У *M. mystacinus* обнаружено семь видов паразитов, включая шесть Trematoda и один Cestoda. В видовом отношении гельминтофауна двух видов рукокрылых обладает средней степенью сходства. Различия в зараженности двух видов ночниц касаются не только качественных, но и количественных характеристик гельминтофауны. Зараженность *M. brandtii* достоверно выше. Выявленный состав гельминтов *M. mystacinus* и *M. brandtii* обусловлен образом жизни и рационом летучих мышей. Заражение обоих видов ночниц гельминтами происходит через пищевые объекты. Более широкий спектр питания *M. brandtii* и потребление ею в значительно большем объеме отдельных групп насекомых повышает вероятность ее инвазии редкими и случайными паразитами, а также увеличивает темпы заражения облигатными видами трематод. Поэтому у *M. brandtii* отмечена как более разнообразная гельминтофауна, так и большее количество обильных видов паразитов. Узкий пищевой рацион *M. mystacinus* снижает вероятность заражения животного большим числом видов гельминтов и обуславливает относительно высокие показатели инвазии ночницы отдельными видами трематод. Сходство гельминтофауны *M. brandtii* и *M. mystacinus* связано с использованием ночницами одних и тех же охотничьих участков и сходством их спектра питания. Полученные данные подтверждают частичное перекрывание пространственной и трофической ниш двух симпатрических видов рукокрылых.

Ключевые слова: ночница Брандта, паразитические черви, симпатрия, Среднее Поволжье, усатая ночница

Введение

На территории Европейской России обитают 27 видов рукокрылых. Для Среднего Поволжья известны находки 16 видов, из которых девять видов летучих мышей являются оседлыми (Pin et al., 1999; Стрелков, Ильин, 1990; Smirnov et al., 2007; Лисовский и др., 2019). Фауна рукокрылых этого региона включает виды-двойники: *Myotis mystacinus* (Kuhl, 1819) и *Myotis brandtii* (Eversmann, 1845). Оба вида относятся к оседлым, зимующим в подземных убежищах, часто в заброшенных штольнях. На территории Самарской Луки популяции двух видов ночниц (*M. mystacinus* и *M. brandtii*) достигают самой высокой численности среди оседлых видов рукокрылых (Smirnov & Vekhnik, 2011). Симпатрические

виды *M. mystacinus* и *M. brandtii* часто занимают одни и те же биотопы. В этом случае действует закон «конкурентного исключения» Гаузе, согласно которому виды с одинаковой экологией не могут обитать на одной территории. Виды, обитающие совместно, должны проявлять разные предпочтения в каком-либо компоненте экологической ниши, пространственной или трофической (Gause, 1934), для снижения их конкуренции. Несмотря на значительное морфологическое сходство между *M. mystacinus* и *M. brandtii*, оба вида имеют существенные трофико-хорологические различия (Стрелков, Ильин, 1990; Смирнов, Вехник, 2012; Smirnov & Vekhnik, 2014).

Особенности питания и пространственного размещения обуславливают специфику фор-

мирования гельминтофауны симпатрических видов животных. В связи с этим значительный теоретический интерес представляет изучение закономерностей становления гельминтофауны симпатрических и синтопических видов рукокрылых. Исследования гельминтов у *Myotis mystacinus* проводили в Польше, Австрии, Италии, Швейцарии, Чехии, Словакии, Молдове, Украине, Беларуси, Грузии и Азербайджане. У данного вида летучих мышей в Европе и странах бывшего СССР зарегистрировано 25 видов гельминтов: 15 Trematoda, один Cestoda и девять Nematoda (Мацаберидзе, Хотеновский, 1967; Zdzietowiecki, 1969a,b, 1970; Хотеновский, 1970; Шахтактинская и др., 1971; Мельниченко, Панасенко, 1979; Скворцов 1969, 1970, 1971, 1973; Шарпило, Искова, 1989; Ткач, 1991, 1995; Frank et al., 2015; Бычкова и др., 2017). Данные о гельминтах *M. brandtii* в европейских странах отсутствуют. Вероятно, это связано с тем, что *M. mystacinus* и *M. brandtii* как самостоятельные виды стали различать только в последние 40 лет (Стрелков, Ильин, 1990; P'in et al., 1999), и в этой связи гельминтологические исследования затрагивали оба вида летучих мышей.

Работ, содержащих данные о гельминтах *Myotis mystacinus* и *M. brandtii* фауны России, крайне мало. Первое сообщение о паразитических червях *M. mystacinus* в России приведено Стенько и др. (1986), где у *M. mystacinus* Крыма обнаружены три вида Trematoda. В работах Подвязной (1994, 1996) исследован один вид Trematoda, *Allassogonoporus amphoraeformis* (Mödlinger, 1930), от *M. brandtii* из Воронежского заповедника. В исследовании Гуляева и др. (2002) приводятся данные по одной исследованной особи *M. brandtii* фауны Магаданской области, у которой отмечены лишь *Plagiorchis* sp. Демидовой и Вехником (2004) изучены трематоды *M. mystacinus* и *M. brandtii* Самарской Луки, у которых зарегистрированы два и девять видов трематод, соответственно. Пять видов трематод обнаружены у исследованных особей *M. brandtii* фауны Карелии (Lebedeva et al., 2020).

В сводках по нематодам рукокрылых Самарской Луки у *Myotis brandtii* отмечен один вид – *Pterygodermatites bovieri* (Blanchard, 1886) (Кириллов и др., 2006; Кириллова и др. 2008a; Кириллова, Кириллов, 2011). У *M. mystacinus* нематоды нами не отмечены. В сводках по гельминтам позвоночных животных Среднего По-

волжья содержатся сведения по гельминтам *M. mystacinus* и *M. brandtii*, которые включают 12 видов паразитов (Кириллов и др., 2012a,b, 2017, 2018; Ручин и др., 2016; Кириллова, Кириллов, 2017).

Цель данной работы – провести сравнительный анализ гельминтофауны синтопических популяций симпатрических видов ночниц *Myotis mystacinus* и *M. brandtii* фауны национального парка «Самарская Лука».

Материал и методы

Основу настоящей работы составили сборы гельминтов, проведенные авторами на территории национального парка «Самарская Лука» в 2005–2007 гг., в результате которых был определен видовой состав паразитических червей *Myotis mystacinus* и *M. brandtii* (Кириллова и др., 2008a,b; Кириллов и др., 2006, 2012a,b, 2017, 2018; Кириллова, Кириллов, 2011, 2017). Рукокрылые отлавливались в теплый период года (май – сентябрь) в темное время суток паутинными орнитологическими сетями, которые устанавливались с помощью стоек (Jones et al., 1996). В качестве стоек использовались телескопические удочки длиной 6 м, установленные на растяжках с помощью металлических штырей, вбитых в землю. За указанный период методом полного гельминтологического вскрытия (Ивашкин и др., 1971; Аниканова и др., 2007) нами исследовано 125 особей *M. mystacinus* (78 самцов и 47 самок) и 247 особей *M. brandtii* (162 самца и 85 самок). Для исследования отбирались только взрослые особи рукокрылых. Изучение гельминтофауны рукокрылых было проведено с соблюдением этических норм гуманного обращения с животными в соответствии с рекомендуемыми стандартами, описанными в Директиве Европейского парламента и Совета Европейского Союза от 22.09.2010 г. «О защите животных, используемых в научных целях» (Directive, 2010). Район исследования представлял собой береговую зону р. Волга (рис.).

Для характеристики зараженности летучих мышей паразитами использовались следующие индексы: экстенсивность инвазии (ЭИ, %), интенсивность инвазии (ИИ, экз.), индекс обилия гельминтов (ИО). При характеристике видовой разнообразия гельминтов ночниц использовали индексы Шеннона (H'), Маргалёфа (D_{Mg}), доминирования Симпсона (d) и выровненности по Шеннону (E). При оценке достоверности различий между показателя-

ми индекса Шеннона использовали критерий Стьюдента. Уровень сходства гельминтофауны летучих мышей оценивали с помощью индексов Жаккара (C_j) и Серенсена (C_N) (Мэгарран, 1992). Степень сходства оценивали, как 0.00–0.33 – низкое, 0.34–0.66 – среднее и 0.67–1.00 – высокое. Доминирование отдельных видов в гельминтофауне симпатрических видов рукокрылых определяли с помощью индекса доминирования Ковнацкого (D) (Баканов, 1987). Группы доминирования паразитов устанавливали, как 100–10 – доминанты, 10–1 – субдоминанты и 1–0.001 – адоминанты. Для характеристики корреляции инвазии ночниц совместно встречающимися видами гельминтов вычисляли коэффициент корреляции Спирмена (r_s) (количественные данные). Для оценки связи совместной встречаемости двух видов гельминтов (качественные данные) использовали коэффициент контингенции Пирсона (ϕ) (Харченко, 2008). Сравнение общей зараженности летучих мышей, а также оценку достоверности различий в инвазии рукокрылых отдельными видами паразитов

выполняли с использованием критерия Манна-Уитни (U). Достоверными считали различия при $p < 0.05$. Для стандартизации объема выборок рукокрылых использовали индекс видового богатства (показатель «bootstrap estimator»), который позволяет прогнозировать количество видов гельминтов, не попавших в сборы (Smith & van Belle, 1984; Poulin, 1998). Статистическую обработку данных проводили с использованием пакетов Microsoft Excel 2003 и PAST 2.16 (Hammer et al., 2001). Систематика паразитов приведена по данным сайта Fauna Europaea (de Jong et al., 2014; <http://www.fauna-eu.org/>).

Результаты

Всего у *Myotis mystacinus* и *M. brandtii* национального парка «Самарская Лука» зарегистрировано 12 видов паразитических червей следующих систематических групп: Trematoda (девять видов), Cestoda (один вид), Nematoda (два вида). У *M. brandtii* отмечены все 12 видов зарегистрированных гельминтов (табл. 1).



Рис. Карта-схема точек сбора гельминтов у *Myotis brandtii* и *Myotis mystacinus* в национальном парке «Самарская Лука» (Россия). Обозначения: звездами на карте обозначены места исследования рукокрылых.

Fig. Schematic map of the helminth collection sites of *Myotis brandtii* and *Myotis mystacinus* in the National Park «Samar'skaya Luka». Designations: stars mark the bat study sites.

Таблица 1. Зараженность гельминтами *Myotis brandtii* и *M. mystacinus* национального парка «Самарская Лука» (Россия) (2005–2007 гг.)**Table 1.** Parameters of helminths infection in *Myotis brandtii* and *M. mystacinus* in the National Park «Samarskaya Luka», Russia (2005–2007)

Паразит	<i>Myotis brandtii</i>			<i>Myotis mystacinus</i>		
	ЭИ	ИО	ИИ	ЭИ	ИО	ИИ
<i>Plagiorchis koreanus</i> (Ogata, 1938)	81.4	8.4	1–111	43.2	1.7	1–10
<i>Plagiorchis muelleri</i> Tkach et Sharpilo, 1990	24.7	0.7	1–9	13.6	0.3	1–6
<i>Plagiorchis vespertilionis</i> (Müller, 1780)	18.2	0.5	1–8	–	–	–
<i>Symmetricatesticula simmetrica</i> (Schaladybin, 1958)	25.1	1.0	1–15	–	–	–
<i>Prosthodendrium ascidia</i> (Beneden, 1873)	87.5	25.9	1–178	72.0	10.5	1–51
<i>Prosthodendrium chilostomum</i> (Mehlis, 1831)	32.8	2.4	1–62	0.8	0.2	27
<i>Prosthodendrium longiforme</i> (Bhalerao, 1926)	67.2	4.8	1–43	–	–	–
<i>Parabascus duboisi</i> (Hurkova, 1961)	56.3	5.8	1–59	2.4	0.1	2–3
<i>Lecithodendrium linstowi</i> Dollfus, 1931	9.7	0.9	1–31	1.6	0.02	1
<i>Vampirolepis balsaci</i> (Joyeux et Baer, 1934)	30.4	0.7	1–9	21.6	0.3	1–3
<i>Pterygodermatites bovieri</i> (Blanchard, 1886)	5.3	0.2	2–9	–	–	–
<i>Physocephalus sexalatus</i> (Molin, 1860), larvae	3.6	0.1	1–17	–	–	–
Всего видов	12			7 (7.6 ¹)		
Trematoda	9			6		
Cestoda	1			1		
Nematoda	2			0		

Примечание: ¹ – индекс видового богатства («bootstrap estimator») для меньшей выборки.

Девять видов трематод (*Plagiorchis koreanus* (Ogata, 1938), *Plagiorchis muelleri* Tkach et Sharpilo, 1990, *Plagiorchis vespertilionis* (Müller, 1780), *Symmetricatesticula simmetrica* (Schaladybin, 1958), *Prosthodendrium ascidia* (Beneden, 1873), *Prosthodendrium chilostomum* (Mehlis, 1831), *Prosthodendrium longiforme* (Bhalerao, 1926), *Parabascus duboisi* (Hurkova, 1961), *Lecithodendrium linstowi* Dollfus, 1931, по одному виду цестод (*Vampirolepis balsaci* (Joyeux et Baer, 1934)) и нематод (*Pterygodermatites bovieri* (Blanchard, 1886)) зарегистрированы у рукокрылых на взрослой стадии и являются специфичными паразитами летучих мышей. Нематода *Physocephalus sexalatus* (Molin, 1860) выявлена у рукокрылых на личиночной стадии и отнесена к случайным паразитам летучих мышей. У *M. mystacinus* отмечено семь видов гельминтов (табл. 1). Пять видов гельминтов выявлены только у *M. brandtii*: трематоды *Plagiorchis vespertilionis*, *Symmetricatesticula simmetrica* и *Prosthodendrium longiforme*; нематоды *Pterygodermatites bovieri* и *Physocephalus sexalatus*, larvae.

Общая зараженность *Myotis mystacinus* и *M. brandtii* гельминтами составила 100%, ИО = 51.3 и ИО = 13.1, соответственно. В гельминтофауне исследованных ночниц преобладают трематоды, насчитывающие девять видов. Экстенсивность инвазии *M. brandtii* трематодами составила 100%, ИО = 50.2. Экстенсивность инвазии у *M. mystacinus* составила 96.0% и ИО = 12.8. Для обоих видов ночниц наиболее высокие показатели зараженности среди трематод выявлены у *Prosthodendrium ascidia* (табл. 1). Кроме того, у *M. brandtii* отмечены высокие показатели инвазии трематодой *Plagiorchis koreanus*. У обоих видов ночниц обнаружена цестода *Vampirolepis balsaci*, зараженность которой относительно невысока (табл. 1). Два вида нематод зарегистрированы только у *M. brandtii* (табл. 1). Общая зараженность этого вида нематодами составила 9.0%, ИО = 0.3.

По показателю индекса доминирования Ковнацкого в гельминтофауне *Myotis brandtii* доминируют трематоды *Prosthodendrium ascidia* ($D = 44.1$) и *Plagiorchis korea-*

nus ($D = 13.3$). К субдоминантам относятся трематоды *Parabascus duboisi* ($D = 6.4$), *Prosthodendrium longiforme* ($D = 6.3$) и *Prosthodendrium chilostomum* ($D = 1.5$). Остальные семь видов гельминтов *M. brandtii* являются адоминантами. У *M. mystacinus* доминантным видом является только *Prosthodendrium ascidia* ($D = 57.9$); субдоминантом – *Plagiorchis koreanus* ($D = 5.5$). Остальные пять видов паразитов *M. mystacinus* относятся к адоминантам.

Сравнение состава гельминтов *Myotis mystacinus* и *M. brandtii* показало среднюю степень сходства по индексу Жаккара ($C_j = 0.58$). Гельминтофауна *M. mystacinus* (семь видов) представляет собой обедненный состав паразитических червей *M. brandtii* (12 видов) (табл. 1). По индексу Серенсена, учитывающего количественные данные, выявлена низкая степень сходства ($C_N = 0.23$). Сравнительный анализ по отдельным индексам разнообразия показал, что на территории национального парка «Самарская Лука» у *M. brandtii* видовое разнообразие сообществ гельминтов выше, чем у *M. mystacinus* (табл. 2).

Более высокие показатели индексов видового разнообразия (Маргалёфа, Симпсона, Шеннона, выровненности) отмечены для сообщества гельминтов *Myotis brandtii* (табл. 2). Различия в значениях индекса Шеннона сообществ гельминтов двух видов ночниц достоверны ($p < 0.001$).

Сравнение зараженности обоих видов рукокрылых гельминтами по критерию Манна-Уитни выявило достоверные различия в инвазии ночниц ($U = 3820.0$, $p < 0.0001$). Выявлена более высокая зараженность гельминтами *Myotis brandtii* по сравнению с *M. mystacinus*. Аналогичные особенности выявлены и в отношении инвазии

ночных общими видами паразитов. Парное сравнение зараженности общими видами гельминтов по критерию Манна-Уитни показало, что *M. brandtii* интенсивнее заражена трематодами *Prosthodendrium ascidia* ($U = 10\ 020.0$, $p < 0.0001$), *P. chilostomum* ($U = 10\ 540.0$, $p < 0.0001$), *Parabascus duboisi* ($U = 6978.0$, $p < 0.0001$), *Plagiorchis koreanus* ($U = 7549.0$, $p < 0.0001$), *P. muelleri* ($U = 13\ 640.0$, $p < 0.01$), *Lecithodendrium linstowi* ($U = 14\ 160.0$, $p < 0.01$). В случае с цестодой *Vampirolepis balsaci* различия в зараженности летучих мышей недостоверны ($U = 1427.0$, $p > 0.05$).

Изучение связи совместной встречаемости двух видов гельминтов и связи между их обилием выявило общие закономерности у двух видов ночниц. При исследовании связи частоты совместной встречаемости гельминтов друг с другом были получены следующие данные. Среди 12 видов паразитических червей, отмеченных у *M. brandtii*, обнаружена достоверная слабая положительная связь (коэффициент контингенции Пирсона $\phi < 0.5$) частоты совместной встречаемости *Plagiorchis koreanus* – *Plagiorchis muelleri*, *Plagiorchis koreanus* – *Parabascus duboisi*, *Plagiorchis muelleri* – *Prosthodendrium longiforme*. Слабая отрицательная связь ($\phi < 0.5$) была отмечена в парах *Plagiorchis koreanus* – *Symmetricatesticula simmetrica*, *Prosthodendrium ascidia* – *Lecithodendrium linstowi*, *Prosthodendrium ascidia* – *Vampirolepis balsaci*, *Prosthodendrium chilostomum* – *Vampirolepis balsaci*, *Symmetricatesticula simmetrica* – *Pterygodermatites bovieri* (табл. 3). При этом не учитывался *Physocephalus sexalatus*, larvae, так как личинки гельминтов накапливаются в организме хозяев в течение нескольких лет.

Таблица 2. Индексы разнообразия гельминтов *Myotis brandtii* и *M. mystacinus* в национальном парке «Самарская Лука» (Россия)

Table 2. Diversity indices of the helminths of *Myotis brandtii* and *M. mystacinus* in the National Park «Samarskaya Luka», Russia

Индексы разнообразия	<i>Myotis mystacinus</i>	<i>Myotis brandtii</i>
Индекс Маргалёфа, D_{Mg}	0.811	1.164
Индекс Шеннона, H'	0.712	1.592
Индекс выровненности по Шеннону, E	0.366	0.641
Индекс доминирования Симпсона, d	1.508	3.268
Индекс Жаккара, C_j	0.58	
Индекс Серенсена, C_N	0.23	

Таблица 3. Оценка связи совместной встречаемости гельминтов и их обилия у *Myotis brandtii* в национальном парке «Самарская Лука» (Россия)**Table 3.** Estimation of the relationship between the joint occurrence of helminths and their abundance in *Myotis brandtii* in the National Park «Samarskaya Luka», Russia

	<i>Plagiorchis koreanus</i>	<i>Plagiorchis vespertilionis</i>	<i>Plagiorchis muelleri</i>	<i>Symmetricatesticula simmetrica</i>	<i>Prosthodendrium ascidia</i>	<i>Prosthodendrium chilostomum</i>	<i>Prosthodendrium longiforme</i>	<i>Parabascus duboisi</i>	<i>Lecithodendrium linstowi</i>	<i>Vampirolepis balsaci</i>	<i>Pterygodermatites bovieri</i>
<i>Plagiorchis koreanus</i>		0.07	0.19	-0.23	0.03	0.02	0.05	0.20	0.03	0.02	-0.06
<i>Plagiorchis vespertilionis</i>	0.26		0.02	-0.07	0.07	-0.08	-0.03	-0.01	-0.09	0.02	-0.02
<i>Plagiorchis muelleri</i>	0.42	0.47		-0.12	0.11	-0.10	0.14	-0.05	0.03	0.04	0.03
<i>Symmetricatesticula simmetrica</i>	0.20	-0.33	0.16		0.00	-0.07	0.01	0.00	-0.03	0.04	-0.13
<i>Prosthodendrium ascidia</i>	0.07	-0.15	-0.02	0.12		-0.05	0.10	-0.08	-0.15	-0.19	-0.06
<i>Prosthodendrium chilostomum</i>	0.21	0.11	-0.12	0.51	0.25		0.08	0.05	0.00	0.19	0.06
<i>Prosthodendrium longiforme</i>	0.05	0.01	0.19	0.15	0.21	0.45		0.09	0.10	-0.08	0.04
<i>Parabascus duboisi</i>	0.16	0.13	0.12	0.32	0.37	0.28	0.42		-0.07	0.03	-0.06
<i>Lecithodendrium linstowi</i>	-0.12	–	0.24	0.58	-0.33	0.06	0.01	0.24		0.11	-0.03
<i>Vampirolepis balsaci</i>	-0.10	0.25	0.05	0.28	-0.02	0.00	0.14	0.31	0.41		-0.05
<i>Pterygodermatites bovieri</i>	-0.08	0.87	–	–	-0.25	-0.63	-0.09	0.05	–	–	

Примечание: Снизу от диагонали – коэффициент корреляции Спирмена, сверху от диагонали – коэффициент контингенции Пирсона; жирным шрифтом выделены достоверные значения индексов (при $p < 0.05$).

Из семи видов гельминтов, обнаруженных у *Myotis mystacinus*, достоверная слабая положительная связь ($\varphi < 0.5$) частоты совместной встречаемости обнаружена у *Plagiorchis koreanus* – *Prosthodendrium ascidia*, *Plagiorchis koreanus* – *Parabascus duboisi*. Слабая отрицательная связь ($\varphi < 0.5$) была отмечена в парах *Prosthodendrium ascidia* – *Parabascus duboisi*, *Prosthodendrium ascidia* – *Vampirolepis balsaci* (табл. 4). При этом мы не учитывали единичные находки трематод *Prosthodendrium chilostomum* (зарегистрирована за весь период исследования только у одной особи *M. mystacinus*) и

Lecithodendrium linstowi (обнаружена у двух особей *M. mystacinus* по 1 экз.).

Изучение корреляционной связи между обилием двух видов гельминтов при одновременной встрече в одном хозяине показало достоверную слабую положительную связь (коэффициент корреляции Спирмена $r_s < 0.5$) между обилием *Plagiorchis koreanus* – *Plagiorchis muelleri*, *Prosthodendrium ascidia* – *Prosthodendrium chilostomum*, *Prosthodendrium ascidia* – *Parabascus duboisi*, *Prosthodendrium chilostomum* – *Prosthodendrium longiforme*, *Parabascus duboisi* – *Prosthodendrium longiforme* при их совместной встречаемости в одной особи *Myotis brandtii* (табл. 3).

Таблица 4. Оценка связи совместной встречаемости гельминтов и их обилия у *Myotis mystacinus* в национальном парке «Самарская Лука» (Россия)**Table 4.** Estimation of the relationship between the joint occurrence of helminths and their abundance in *Myotis mystacinus* in the National Park «Samarskaya Luka», Russia

	<i>Plagiorchis koreanus</i>	<i>Plagiorchis muelleri</i>	<i>Prosthodendrium ascidia</i>	<i>Parabascus duboisi</i>	<i>Vampirolepis balsaci</i>
<i>Plagiorchis koreanus</i>		0.07	0.18	0.18	-0.11
<i>Plagiorchis muelleri</i>	0.57		0.00	-0.06	-0.10
<i>Prosthodendrium ascidia</i>	0.31	-0.01		-0.25	-0.35
<i>Parabascus duboisi</i>	0.24	0.37	-0.03		-0.08
<i>Vampirolepis balsaci</i>	0.67	0.60	0.23	0.24	

Примечание: Снизу от диагонали – коэффициент корреляции Спирмена, сверху от диагонали – коэффициент контингенции Пирсона; жирным шрифтом выделены достоверные значения индексов (при $p < 0.05$).

Достоверная средняя положительная связь ($0.5 < r_s < 0.7$) отмечена между обилием гельминтов у *Myotis mystacinus* в парах *Plagiorchis koreanus* – *Plagiorchis muelleri*, *Plagiorchis koreanus* – *Vampirolepis balsaci*, *Plagiorchis muelleri* – *Vampirolepis balsaci*. Слабая положительная связь ($r_s < 0.5$) выявлена в парах *Plagiorchis koreanus* – *Prosthodendrium ascidia*, *Plagiorchis koreanus* – *Parabascus duboisi*, *Plagiorchis muelleri* – *Parabascus duboisi*, *Prosthodendrium ascidia* – *Vampirolepis balsaci*, *Parabascus duboisi* – *Vampirolepis balsaci* (табл. 4).

Обсуждение

В результате гельминтологического исследования симпатрических видов *Myotis brandtii* и *M. mystacinus* зарегистрировано 12 видов паразитических червей (табл. 1). Для них характерны сложные жизненные циклы – развитие происходит с участием одного или двух промежуточных хозяев, но чаще двух, и в первую очередь это относится к трематодам. Так, вторыми промежуточными хозяевами трематод рода *Plagiorchis* служат представители Diptera, Trichoptera, Ephemeroptera, Megaloptera и Odonata (Шарпило, Искова, 1989). Жизненные циклы *Prosthodendrium ascidia* и *Lecithodendrium linstowi* полностью не изучены. Известно, что дополнительными хозяевами этих гельминтов служат личинки Chironomidae (Lühe, 1909; Скрябин, 1948). Для *Prosthodendrium chilostomum* известны дополнительные хозяева гельминта – личинки Trichoptera и, по-видимому, Odonata (Шарпило, Искова, 1989; Кириллов и др., 2012а). Цикл развития *Parabascus duboisi* также не изучен, но, вероятно, как и у других представителей Pleurogenidae, дополнительными хозяевами служат личинки и имаго водных и околводных насекомых (Diptera, Trichoptera, Ephemeroptera, Odonata, Coleoptera) (Хотеновский, 1970). Жизненные циклы трематод *Symmetricatesticula simmetrica* и *Prosthodendrium longiforme* не изучены. По всей вероятности, дополнительными хозяевами этих трематод, как и у других трематод летучих мышей, служат насекомые, развивающиеся в воде (Шарпило, Искова, 1989).

Наиболее вероятными промежуточными хозяевами цестоды *Vampirolepis balsaci* являются блохи, паразитирующие на ночницах, например, блохи родов *Ischnopsyllus* Westwood, 1833 и *Nycteridopsylla* Oudemans, 1906 (Frank

et al., 2015). Нематода *Physocephalus sexalatus* развивается с участием жуков-копрофагов (Scarabaeidae) (Рыжиков, 1952). На территории Среднего Поволжья нематода имеет широкий круг резервуарных хозяев – многие виды позвоночных животных (Reptilia, Mammalia, Aves) (Кириллова, Кириллов, 2019). Для *Physocephalus sexalatus* летучие мыши являются паратеническими абортивными хозяевами, поскольку окончательными хозяевами паразита служат представители семейства Suidae (кабан и домашняя свинья). Жизненный цикл нематоды *Pterygodermatites bovieri* не изучен. Возможно, как и у других нематод-риктуляриид (Rictulariidae) промежуточными хозяевами могут быть многоножки и насекомые (Скрябин и др., 1967).

Вероятное использование трематодами одних и тех же дополнительных хозяев определяет положительную связь совместной встречаемости паразитических червей и связь между обилием двух видов гельминтов при одновременной встрече в хозяине. Так, наличие связи совместной встречаемости и связи обилий *Plagiorchis koreanus* и *Plagiorchis muelleri*, несмотря на существенные различия в численности паразитов *Myotis brandtii*, свидетельствует об общих дополнительных хозяевах этих двух видов трематод. Соответственно отрицательная связь совместной встречаемости отдельных видов трематод, вероятно, связана с разными промежуточными хозяевами, отличающимися периодами активности, которые обуславливают различные сроки поступления гельминтов. Так, в случаях совместной встречаемости в ночницах цестоды *Vampirolepis balsaci* с трематодами *Prosthodendrium chilostomum* и *Prosthodendrium ascidia* отрицательная связь может быть обусловлена разными промежуточными хозяевами, как и в случае пары *Symmetricatesticula simmetrica* – *Pterygodermatites bovieri*.

В то же время среди гельминтов у *Myotis mystacinus* отмечена связь между обилием цестоды *Vampirolepis balsaci* и трематод *Plagiorchis koreanus*, *Plagiorchis muelleri*, *Prosthodendrium ascidia* и *Parabascus duboisi*. Это может быть обусловлено совпадением времени поступления паразитов в популяцию ночницы, сроков развития гельминтов в хозяине. Кроме того, это можно объяснить и численностью паразитов в хозяине. Так, численность цестоды *Vampirolepis balsaci* в по-

пуляции *M. mystacinus* находится примерно на одном уровне с трематодами *Plagiorchis muelleri* и *Parabascus duboisi*. При изучении популяционной экологии трематод *M. brandtii* национального парка «Самарская Лука» было выявлено, что инвазия ночницы трематодой *Plagiorchis koreanus* происходит в течение всего теплого времени года (апрель – октябрь) (Кириллова, Кириллов, 2008). Этим можно объяснить наличие связи совместной встречаемости и связи обилий *Plagiorchis koreanus* с другими видами трематод и цестодой *Vampirolepis balsaci* (табл. 3), как и в случае с *Prosthodendrium ascidia*. Трематода *Prosthodendrium ascidia* – самый массовый паразит ночниц, который встречается постоянно у обоих видов рукокрылых. Нами было установлено, что процесс поступления трематод рода *Prosthodendrium* в популяцию *M. brandtii* и их развитие в хозяине происходит по-другому. Так, заражение летучих мышей *Prosthodendrium chilostomum* осуществляется с июня по сентябрь, а *P. longiforme* – с июня по август (Кириллова, Кириллов, 2008). Сроки поступления и развития трематод совпадают, в результате чего наблюдается связь между обилием *Prosthodendrium chilostomum* и *P. longiforme* у *M. brandtii*. Но дополнительные хозяева трематод, по-видимому, разные, вследствие чего отмечено отсутствие связи совместной встречаемости этих видов гельминтов.

Более высокое разнообразие сообщества гельминтов у *Myotis brandtii* обусловлено большим числом доминантных и субдоминантных видов паразитов. Низкие значения индексов видового разнообразия у *M. mystacinus* определяются высоким обилием и доминированием только одного вида гельминтов – *Prosthodendrium ascidia*.

Различия в гельминтофауне ночниц связаны как с отсутствием или наличием единичных и случайных видов паразитов, к которым можно отнести нематод *Pterygodermatites bovieri* и *Physocephalus sexalatus*, larvae, так и с отсутствием у *Myotis mystacinus* обычных паразитов летучих мышей – трематод *Plagiorchis vespertilionis*, *Symmetricateticula simmetrica* и *Prosthodendrium longiforme* (табл. 1).

Поскольку все обнаруженные нами у ночниц виды гельминтов характеризуются сложным циклом развития, обнаружение у *Myotis brandtii* большего числа паразитических червей свидетельствует о ее более ши-

роком пищевом рационе по сравнению с *M. mystacinus*. Напротив, регистрация семи общих видов гельминтов, а также обнаружение одинаковых доминантных видов паразитических червей указывают на сходство в питании двух видов ночниц. При этом показатели относительной численности гельминтов (ИО) значимо выше у *M. brandtii*, что можно объяснить рационом и пропорцией кормовых объектов в питании двух видов ночниц. Основу питания *M. mystacinus* и *M. brandtii* фауны Самарской Луки составляют насекомые отрядов **Lepidoptera**, **Trichoptera**, **Diptera**, **Coleoptera** и **Homoptera**, но доля их в питании двух видов ночниц не одинакова (Смирнов, Вехник, 2012; Smirnov & Vekhnik, 2014). Так, у *M. mystacinus* существенную часть рациона составляют **Lepidoptera** и **Trichoptera**. У *M. brandtii* по сравнению с *M. mystacinus* в питании преобладают другие таксономические группы насекомых. Наряду с **Lepidoptera** часто в рационе *M. brandtii* встречаются комары семейств **Chironomidae** и **Culicidae**, а также **Coleoptera** (Смирнов, Вехник, 2012; Smirnov & Vekhnik, 2014). Также отмечено, что у *M. mystacinus* в сравнении с *M. brandtii* сужена трофическая ниша, а специализация в питании более выражена (Смирнов, Вехник, 2012; Smirnov & Vekhnik, 2014). Упомянутые данные подтверждают и объясняют отмеченные нами различия в гельминтофауне двух видов ночниц и показателей их инвазии общими видами гельминтов.

Следует отметить, что два вида ночниц предпочитают разные охотничьи участки, и у *Myotis brandtii* таких участков больше (Смирнов, Вехник, 2011). Таким образом, высокое разнообразие гельминтов указывает на сравнительно большее число стаций у *M. brandtii* и расширение трофического спектра этого вида ночниц. В тех стациях, где два вида ночниц охотятся вместе, *M. mystacinus* и *M. brandtii* занимают разную пространственную нишу. Так, *M. brandtii* кормится, главным образом, около верхних частей крон, редко спускаясь на высоту 2–3 м. *Myotis mystacinus* охотится ниже, на уровне средних и нижних частей крон, часто на уровне водоемов (Смирнов, Вехник, 2011, 2012). Это также влияет на видовой состав и обилие насекомых, входящих в рацион двух видов ночниц и, в свою очередь, определяет фауну гельминтов.

Заключение

Выявленный состав гельминтов симпатрических видов *Myotis mystacinus* и *M. brandtii* обусловлен образом жизни и рационом летучих мышей. Заражение обоих видов ночниц гельминтами происходит через пищевые объекты, за исключением цестоды *Vampirolepis balsaci*, промежуточных хозяев которой рукокрылые могут проглатывать случайно во время вычесывания.

Сравнительный анализ видового состава гельминтов двух видов ночниц национального парка «Самарская Лука» показал большее разнообразие фауны паразитических червей *Myotis brandtii*. Гельминтофауна *M. mystacinus* представляет собой обедненный состав гельминтов *M. brandtii*. Различия в зараженности двух видов ночниц касаются как качественных, так и количественных характеристик гельминтофауны. Зараженность гельминтами *M. brandtii* достоверно выше.

Более широкий спектр питания *Myotis brandtii* и потребление ею в значительно большем объеме отдельных групп насекомых повышает вероятность инвазии редкими и случайными паразитами, а также увеличивает темпы поступления обычных видов гельминтов в популяцию хозяина. В результате у *M. brandtii* отмечена как более разнообразная гельминтофауна, так и большее число доминантных и субдоминантных видов гельминтов видов паразитов. В рационе *M. mystacinus* высока доля узкого круга пищевых объектов, что снижает вероятность заражения животного большим количеством видов гельминтов и обуславливает относительно высокие показатели инвазии только 1–2 видами трематод.

Сходство гельминтофауны *Myotis brandtii* и *M. mystacinus* определяется использованием рукокрылыми одних и тех же охотничьих участков и схожестью их спектра питания. Полученные нами гельминтологические данные подтверждают частичное перекрытие пространственной и трофической ниш двух симпатрических видов рукокрылых.

Благодарности

Исследование было проведено в соответствии с Договором о научном сотрудничестве между Институтом экологии Волжского бассейна РАН (ИЭВБ РАН) и национальным парком «Самарская Лука». Работа проведена по тематике исследований Института экологии Волжского бассейна РАН – филиала Самар-

ского федерального исследовательского центра РАН, №1021060107217-0-1.6.19 «Структура, динамика и устойчивое развитие экосистем Волжского бассейна».

Литература

- Аниканова В.С., Бугмырин С.В., Иешко Е.П. 2007. Методы сбора и изучения гельминтов мелких млекопитающих. Петрозаводск: Изд-во Карельского НЦ РАН. 145 с.
- Баканов А.И. 1987. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Борок. 64 с. Деп. в ВИНТИ 08.12.87, №8593-B87.
- Бычкова Е.И., Акимова Л.Н., Дегтярик С.М., Якович М.М. 2017. Гельминты позвоночных животных и человека на территории Беларуси. Минск: Белорусская наука. 317 с.
- Гуляев В.Д., Орловская О.М., Докучаев Н.Е. 2002. Гельминты летучих мышей Магаданской области // *Plecotus et al.* Т. 5. С. 86–92.
- Демидова Т.Н., Вехник В.П. 2004. Трематоды (Trematoda, Monorchidae) ночниц *Myotis brandtii* и *M. mystacinus* (Chiroptera, Vespertilionidae) Самарской Луки (Россия) // *Вестник зоологии*. Т. 38(5). С. 71–74.
- Ивашкин В.М., Контримавичус В.Н., Назарова Н.С. 1971. Методы сбора и изучения гельминтов наземных млекопитающих. М.: Наука. 123 с.
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю., Вехник В.П. 2006. Нематоды (Nematoda) рукокрылых рода *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) Самарской Луки // *Вестник Самарского государственного университета*. №9(49). С. 169–174.
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю., Вехник В.П. 2012а. Трематоды (Trematoda) рукокрылых (Chiroptera) Среднего Поволжья // *Паразитология*. Т. 46(5). С. 384–413.
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю., Чихляев И.В. 2012б. Трематоды наземных позвоночных Среднего Поволжья. Тольятти: Кассандра. 328 с.
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю., Краснобаев Ю.П., Вехник В.П. 2017. Паразитические черви мелких млекопитающих Жигулевского заповедника (Аннотированный список видов) (Флора и фауна заповедников. Вып. 130). М.: Комиссия РАН по сохранению биологического разнообразия; ИПЭЭ РАН. 81 с.
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю., Чихляев И.В. 2018. Паразиты позвоночных животных Самарской области. Тольятти: Полиар. 304 с.
- Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А. 2008. Популяционная экология трематод ночницы Брандта (Chiroptera: Vespertilionidae) // Биоразнообразие и экология паразитов наземных и водных ценозов. М.: Центр паразитологии ИПЭЭ РАН. С. 167–170.
- Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А. 2011. Нематоды (Nematoda) мелких млекопитающих Самарской

- Луки // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 13(1). С. 114–122.
- Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А. 2017. Обзор гельминтофауны мелких млекопитающих Жигулевского заповедника // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 2(2). С. 24–37. DOI: 10.24189/ncr.2017.007
- Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А. 2019. Дикие позвоночные Среднего Поволжья как резервуарные хозяева *Physoccephalus sexalatus* (Nematoda, Spirocercidae) // Экологический сборник – 7. Тольятти: «Анна». С. 218–219.
- Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А., Вехник В.П. 2008а. Нематоды летучих мышей (Chiroptera) Самарской Луки // Паразитология. Т. 42(6). С. 526–532.
- Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А., Вехник В.П. 2008б. Гельминтофауна видов-двойников *Myotis brandtii* (Eversmann, 1845) и *M. mystacinus* (Kuhl, 1819) (Chiroptera: Vespertilionidae) // Паразитология в XXI веке: проблемы, методы, решения. Т. 2. СПб.: Лема. С. 38–40.
- Лисовский А.А., Шефтель Б.И., Савельев А.П., Ермаков О.А., Козлов Ю.А., Смирнов Д.Г., Стахеев В.В., Глазов Д.М. 2019. Млекопитающие России: список видов и прикладные аспекты // Сборник трудов Зоологического музея Московского государственного университета. Т. 56. С. 1–191.
- Мацаберидзе Г.В., Хотеновский И.А. 1967. К фауне трематод рукокрылых Грузии // Гельминтофауна животных и растений Грузии. Тбилиси: Мецниереба. С. 83–94.
- Мельниченко Е.Д., Панасенко Н.А. 1979. К гельминтофауне рукокрылых Среднего Приднепровья // Вестник зоологии. Вып. 3. С. 76–78.
- Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 182 с.
- Подвязная И.М. 1994. Тонкое строение пищеварительной системы *Alassogonoporus amphoraeformis* (Trematoda: Alassogonoporidae) // Паразитология. Т. 28(5). С. 403–412.
- Подвязная И.М. 1996. Тонкое строение мужской половой системы и генитального атриума паразита летучих мышей *Alassogonoporus amphoraeformis* (Trematoda: Alassogonoporidae) // Паразитология. Т. 30(3). С. 229–235.
- Ручин А.Б., Кириллов А.А., Чихляев И.В., Кириллова Н.Ю. 2016. Паразитические черви наземных позвоночных Мордовского заповедника (Флора и фауна заповедников. Вып. 124). М.: Изд. Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия; ИПЭЭ РАН. 72 с.
- Рыжиков К.М. 1952. К вопросу о резервуарном паразитизме у *Physoccephalus sexalatus* (Molin, 1860) – нематоды свиней // Труды ГелАН СССР. Т. 6. С. 139–141.
- Скворцов В.Г. 1969. Трематоды рода *Prosthodendrium* (семейство Lecithodendriidae) от летучих мышей Молдавии // Паразиты позвоночных животных. Кишинев: Штиинца. С. 87–97.
- Скворцов В.Г. 1970. Трематоды семейства Lecithodendriidae от летучих мышей Молдавии // Паразиты животных и растений Молдавии. Вып. 5. Кишинев. С. 17–36.
- Скворцов В.Г. 1971. Нематоды летучих мышей Молдавии (сообщение второе) // Паразиты животных и растений Молдавии. Вып. 7. Кишинев. С. 75–93.
- Скворцов В.Г. 1973. Эколого-фаунистический обзор гельминтофауны летучих мышей Молдавии // Паразиты животных и растений Молдавии. Вып. 9. Кишинев. С. 92–156.
- Скрябин К.И. 1948. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Т. 2. М.-Л.: Издательство Академии наук СССР. 600 с.
- Скрябин К.И., Соболев А.А., Ивашкин В.М. 1967. Спирураты животных и человека и вызываемые ими заболевания. Основы нематодологии. Т. 16(4). М.: Наука. 624 с.
- Смирнов Д.Г., Вехник В.П. 2011. Связь морфологии летательного аппарата с выбором типа охотничьего пространства в сообществе рукокрылых Поволжья // Известия Пензенского государственного педагогического университета. №25. С. 247–257.
- Смирнов Д.Г., Вехник В.П. 2012. Анализ трофических ниш *Myotis mystacinus* и *Myotis brandtii* (Chiroptera) в экотонных сообществах Самарской Луки // Проблемы изучения краевых структур биоценозов. Саратов: Издательство Саратовского университета. С. 197–201.
- Стенько Р.П., Дулицкий А.И., Карпенко О.В., Душевский В.П. 1986. Гельминтофауна рукокрылых Крыма // Зоологический журнал. Т. 65(8). С. 1133–1139.
- Стрелков П.П., Ильин В.Ю. 1990. Рукокрылые юга Среднего и Нижнего Поволжья // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 225. С. 42–167.
- Ткач В.В. 1991. Первая находка самцов *Pterygodermatites bovieri* (Nematoda, Rictulariidae) – паразита рукокрылых // Зоологический журнал. Т. 70(9). С. 125–127.
- Ткач В.В. 1995. Гельминты рукокрылых фауны Украины // Рукокрылые: материалы 6-го совещания по рукокрылым стран СНГ. Худжанд: Худжандский государственный университет. С. 90–95.
- Харченко М.А. 2008. Корреляционный анализ. Воронеж: Воронежский государственный университет. 30 с.
- Хотеновский И.А. 1970. Семейство Pleurogenidae Looss, 1899 // Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Т. 23. М.: Наука. С. 135–306.
- Шарпило В.П., Искова Н.И. 1989. Фауна Украины. Трематоды. Плагиорхиаты (Plagiorchiata). Т. 34(3). Киев: Наукова Думка. 280 с.
- Шахтактинская З.М., Мустафаев Ю.Ш., Саилов Д.И. 1971. О гельминтах некоторых рукокрылых Азербайджана // Ученые записки Азербайджанского

- государственного университета. Серия биологических наук. №2. С. 25–30.
- de Jong Y., Verbeek M., Michelsen V., Bjørn P., Los W., Steeman F., Bailly N., Basire C., Chylarecki P., Stloukal E., Hagedorn G., Wetzel F., Glöckler F., Kroupa A., Korb G., Hoffmann A., Häuser C., Kohlbecker A., Müller A., Güntsch A., Stoev P., Penev L. 2014. Fauna Europaea – all European animal species on the web // Biodiversity Data Journal. Vol. 2. Article: e4034. DOI: 10.3897/BDJ.2.e4034
- Directive. 2010. Directive 2010/63/EU of the European Parliament and of the Council of 22 September 2010 on the protection of animals used for scientific purposes // Official Journal of the European Union. L276. P. 33–79.
- Frank R., Kuhn T., Werblow A., Liston A., Kochmann J., Klimpel S. 2015. Parasite diversity of European *Myotis* species with special emphasis on *Myotis myotis* (Microchiroptera, Vespertilionidae) from a typical nursery roost // Parasites and Vectors. Vol. 8. P. 101–114. DOI: 10.1186/s13071-015-0707-7
- Gause G.F. 1934. The struggle for existence. Baltimore: Williams and Wilkins. 163 p.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. Vol. 4. P. 9.
- Il'in V.Yu., Vekhnik V.P., Smirnov D.G., Kurmaeva N.M., Zolina N.F., Matrosova O.M. 1999. Dynamics of abundance of bats (Chiroptera, Vespertilionidae) during hibernation in caves of the Samarian Luka over a 20-year period // Russian Journal of Ecology. Vol. 30(6). P. 428–431.
- Jones C., McShea W.J., Conroy M.J., Kunz J.H. 1996. Capturing mammals // Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Mammals. Washington DC: Smithsonian Institution Press. P. 115–155.
- Lebedeva D.I., Belkin V.V., Stanyukovich M.K., Bespyatova L.A., Bugmyrin S.V. 2020. First records of bat parasites in Karelia // Transactions of Karelian Research Centre of Russian Academy of Science. №8. P. 120–125. DOI: 10.17076/bg1142
- Lühe M. 1909. Parasitische Plattwürmer. I. Trematodes // Die Süsswasserfauna Deutschlands. Jena. Vol. 17. P. 1–218.
- Poulin R. 1998. Comparison of three estimators of species richness in parasite component communities // Journal of Parasitology. Vol. 84(3). P. 485–490.
- Smirnov D.G., Vekhnik V.P. 2011. Abundance and community structure of bats (Chiroptera: Vespertilionidae) hibernating in artificial caves of Samarskaya Luka // Russian Journal of Ecology. Vol. 42(1). P. 71–79. DOI: 10.1134/S1067413611010103
- Smirnov D.G., Vekhnik V.P. 2014. Ecology of nutrition and differentiation of the trophic niches of bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in floodplain ecosystems of the Samara Bend // Biology Bulletin. Vol. 41(1). P. 60–70. DOI: 10.1134/S1062359014010105
- Smirnov D.G., Vekhnik V.P., Kurmaeva N.M., Shepelev A.A., Il'in V.Yu. 2007. Species structure and dynamics of bat communities (Chiroptera: Vespertilionidae) hibernating in artificial caves of Samara Luka // Biology Bulletin. Vol. 34(5). P. 507–516. DOI: 10.1134/S1062359007050147
- Smith E.P., van Belle G. 1984. Nonparametric estimation of species richness // Biometrics. Vol. 40(1). P. 119–129. DOI: 10.2307/2530750
- Zdzietowiecki K. 1969a. Helminths of bats in Poland. II. Trematodes of the subfamily Lecithodendriinae // Acta Parasitologica Polonica. Vol. 16(24). P. 208–226.
- Zdzietowiecki K. 1969b. Helminths of bats in Poland. III. Trematodes of the subfamily Lecithodendriidae, except for Lecithodendriinae // Acta Parasitologica Polonica. Vol. 16(24). P. 227–237.
- Zdzietowiecki K. 1970. Helminths of bats in Poland. I. Cestodes and trematodes of the family Plagiorchiidae // Acta Parasitologica Polonica. Vol. 17(20). P. 175–188.

References

- Anikanova V.S., Bugmyrin S.V., Ieshko E.P. 2007. *Methods of the collection and studies of helminths of small mammals*. Petrozavodsk: Karelian Scientific Center of RAS. 145 p. [In Russian]
- Bakanov A.I. 1987. *Quantitated estimation of dominance in ecological communities*. Borok. 64 p. Deposited in VINITI on 08.12.1987, No. 8593–B87. [In Russian]
- Bychkova E.I., Akimova L.N., Degtyarik S.M., Yakovich M.M. 2017. *Helminths of vertebrates and people in Belarus*. Minsk: Belarusskaya Nauka. 316 p. [In Russian]
- de Jong Y., Verbeek M., Michelsen V., Bjørn P., Los W., Steeman F., Bailly N., Basire C., Chylarecki P., Stloukal E., Hagedorn G., Wetzel F., Glöckler F., Kroupa A., Korb G., Hoffmann A., Häuser C., Kohlbecker A., Müller A., Güntsch A., Stoev P., Penev L. 2014. Fauna Europaea – all European animal species on the web. *Biodiversity Data Journal* 2: e4034. DOI: 10.3897/BDJ.2.e4034
- Demidova T.N., Vekhnik V.P. 2004. Trematodes (Trematoda, Monorchiiidae) of *Myotis brandtii* and *M. mystacinus* (Chiroptera, Vespertilionidae) from the Samarskaya Luka (Russia). *Vestnik Zoologii* 38(5): 71–74. [In Russian]
- Directive. 2010. Directive 2010/63/EU of the European Parliament and of the Council of 22 September 2010 on the protection of animals used for scientific purposes. *Official Journal of the European Union* L276: 33–79.
- Frank R., Kuhn T., Werblow A., Liston A., Kochmann J., Klimpel S. 2015. Parasite diversity of European *Myotis* species with special emphasis on *Myotis myotis* (Microchiroptera, Vespertilionidae) from a typi-

- cal nursery roost. *Parasites and Vectors* 8: 101–114. DOI: 10.1186/s13071-015-0707-7
- Gause G.F. 1934. *The struggle for existence*. Baltimore: Williams and Wilkins. 163 p.
- Gulyaev V.D., Orlovskaya O.M., Dokuchaev N.E. 2002. Helminths of bats from Magadan Region. *Plecotus et al.* 5: 86–92. [In Russian]
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9.
- Il'in V.Yu., Vekhnik V.P., Smirnov D.G., Kurmaeva N.M., Zolina N.F., Matrosova O.M. 1999. Dynamics of abundance of bats (Chiroptera, Vespertilionidae) during hibernation in caves of the Samaritan Luka over a 20-year period. *Russian Journal of Ecology* 30(6): 428–431.
- Ivashkin V.M., Kontrimavichus V.L., Nasarova N.S. 1971. *Methods of the collection and studies of helminths of terrestrial mammals*. Moscow: Nauka. 123 p. [In Russian]
- Jones C., McShea W.J., Conroy M.J., Kunz J.H. 1996. Capturing mammals. In: D.E. Wilson, F.R. Cole, J.D. Nichols, R. Rudran, M.S. Foster (Eds.): *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Mammals*. Washington DC: Smithsonian Institution Press. P. 115–155.
- Kharchenko M.A. 2008. *Correlation analysis*. Voronezh: Voronezh State University. 30 p. [In Russian]
- Khotenovsky I.A. 1970. Family Pleurogenidae Looss, 1899. In: K.I. Skryabin (Ed.): *Trematodes of animals and man. Essentials of trematodology*. Vol. 23. Moscow: Nauka. P. 135–306. [In Russian]
- Kirillov A.A., Kirillova N.Yu., Vekhnik V.P. 2006. Nematodes of genus *Myotis* bats (Chiroptera, Vespertilionidae) from Samarskaya Luka. *Vestnik of Samara State University* 49(9): 169–174. [In Russian]
- Kirillov A.A., Kirillova N.Yu., Vekhnik V.P. 2012a. Trematodes (Trematoda) of bats (Chiroptera) from the Middle Volga Region. *Parazitologiya* 46(5): 384–413. [In Russian]
- Kirillov A.A., Kirillova N.Yu., Chikhlyayev I.V. 2012b. *Trematodes of terrestrial vertebrates of the Middle Volga Region*; Togliatti: Cassandra. 329 p. [In Russian]
- Kirillov A.A., Kirillova N.Yu., Krasnobayev Yu.P., Vekhnik V.P. 2017. *Parasitic worms of small mammals in Zhiguli State Nature Reserve*. Moscow: Committee of RAS for the Conservation of Biological Diversity; A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS. 81 p. [In Russian]
- Kirillov A.A., Kirillova N.Yu., Chikhlyayev I.V. 2018. *Parasites of vertebrate animals from Samara Region*. Togliatti: Polyar. 304 p. [In Russian]
- Kirillova N.Yu., Kirillov A.A. 2008. Population ecology of trematodes of bat *Myotis brandtii* (Chiroptera: Vespertilionidae). In: S.O. Movsesyan, S.A. Beer, S.V. Zinovyeva, A.N. Pelgunov, S.E. Spiridonov (Eds.): *Biodiversity and ecology of parasites of terrestrial and water cenoses*. Moscow: Center of the Parasitology of A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS. P. 167–170. [In Russian]
- Kirillova N.Yu., Kirillov A.A. 2011. Nematodes (Nematoda) of small mammals from the Samarskaya Luka. *Proceedings of Samara Scientific Center of RAS* 13(1): 114–122. [In Russian]
- Kirillova N.Yu., Kirillov A.A. 2017. Overview of helminths in small mammals in the Zhiguli State Reserve. *Nature Conservation Research* 2(2): 24–37. DOI: 10.24189/ncr.2017.007 [In Russian]
- Kirillova N.Yu., Kirillov A.A. 2019. Wild vertebrates of the Middle Volga Region as reservoir hosts of *Physococephalus sexalatus* (Nematoda, Spirocercidae) In: S.A. Senator, O.V. Mukhortova, S.V. Saxonov (Eds.): *Ecological digest – 7*. Togliatti: Anna. P. 218–219. DOI: 10.24411/9999-010A-2019-10053 [In Russian]
- Kirillova N.Yu., Kirillov A.A., Vekhnik V.P. 2008a. Nematodes (Nematoda) from bats (Chiroptera) of the Samarskaya Luka peninsula (Russia). *Parazitologiya* 42(6): 526–532. [In Russian]
- Kirillova N.Yu., Kirillov A.A., Vekhnik V.P. 2008b. Helminth fauna of two sibling species *Myotis brandtii* (Eversmann, 1845) и *M. mystacinus* (Kuhl, 1819) (Chiroptera: Vespertilionidae). In: K.V. Galaktionov, A.A. Dobrovolskij (Eds.): *Parasitology in XXI century – problems, methods, solution*. Vol. 2. St. Petersburg: Lema. P. 38–40. [In Russian]
- Lebedeva D.I., Belkin V.V., Stanyukovich M.K., Bespyatova L.A., Bugmyrin S.V. 2020. First records of bat parasites in Karelia. *Transactions of Karelian Research Centre of Russian Academy of Science* 8: 120–125. DOI: 10.17076/bg1142
- Lisovsky A.A., Sheftel B.I., Saveljev A.P., Ermakov O.A., Kozlov Yu.A., Smirnov D.G., Stakheev V.V., Glazov D.M. 2019. Mammals of Russia: species list and applied issues. *Archives of Zoological Museum of Moscow State University* 56: 1–191. [In Russian]
- Lühe M. 1909. Parasitische Plattwürmer. I. Trematodes. *Die Susswasserfauna Deutschlands. Jena* 17: 1–218.
- Magurran A.E. 1992. *Ecological diversity and its measurement*. Moscow: Mir. 182 p. [In Russian]
- Matsaberidze G.V., Khotenovsky I.A. 1967. To the trematode fauna of bats in Georgia. In: *Helminth fauna of animals and plants in Georgia*. Tbilisi: Metsniereba. P. 83–94. [In Russian]
- Melnichenko E.D., Panasenko N.A. 1979. To the helminth fauna of bats in the Middle Dnieper Region. *Vestnik Zoologii* 3: 76–78. [In Russian]
- Podvyznaya I.M. 1994. The fine structure of the digestive tract of *Allassogonoporus amphoraeformis* (Trematoda: Allassogonoporidae). *Parazitologiya* 28(5): 403–412. [In Russian]
- Podvyznaya I.M. 1996. The fine structure of the male reproductive system and genital atrium of bat parasite *Allas-*

- sogonoporus amphoraeformis* (Trematoda: Allasogonoporidae). *Parazitologiya* 30(3): 229–235. [In Russian]
- Poulin R. 1998. Comparison of three estimators of species richness in parasite component communities. *Journal of Parasitology* 84(3): 485–490.
- Ruchin A.B., Kirillov A.A., Chikhlyayev I.V., Kirillova N.Y. 2016. *Parasitic worms of land vertebrates of the Mordovia State Nature Reserve*. Moscow: Committee of RAS for the Conservation of Biological Diversity; A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS. 72 p. [In Russian]
- Ryzhikov K.M. 1952. On the issue of reservoir parasitism of the nematode of pigs, *Physocephalus sexalatus* (Molin, 1860). *Proceedings of Helminthological Laboratory of the USSR* 6: 139–141.
- Shakhtakhtinskaya Z.M., Mustafaev Yu.Sh., Sailov D.I. 1971. About helminths of some bats of Azerbaijan. *Scholarly Notes of the Azerbaijan State University. Biological Series* 2: 25–30. [In Russian]
- Sharpilo V.P., Iskova N.I. 1989. *Trematodes. Plagiorchiata. Fauna of Ukraine*. Vol. 34(30). Kiev: Naukova Dumka. 280 p. [In Russian]
- Skrjabin K.I. 1948. *Trematodes of animals and man. Essentials of trematodology*. Vol. 2. Moscow; Leningrad: Publisher of AS USSR. 600 p. [In Russian]
- Skrjabin K.I., Sobolev A.A., Ivashkin V.M. 1967. *Spirurates of animals and humans and the diseases they cause. Essentials of nematodology*. Vol. 16(4). Moscow: Nauka. 624 p. [In Russian]
- Skvortsov V.G. 1969. Trematodes of the genus *Prosthodendrium* (family Lecithodendriidae) from bats in Moldavia. In: A.A. Spassky (Ed.): *Parasites of vertebrate animals*. Kishinev: Stiintsa. P. 87–97. [In Russian]
- Skvortsov V.G. 1970. Trematodes of the family Lecithodendriidae from bats in Moldavia. In: *Parasites of animals and plants in Moldavia*. Vol. 5. Kishinev. P. 17–36. [In Russian]
- Skvortsov V.G. 1971. Nematodes of bats from Moldavia (Report 2). In: *Parasites of animals and plants in Moldavia*. Vol. 7. Kishinev. P. 75–93. [In Russian]
- Skvortsov V.G. 1973. Ecological and faunistic analysis of helminth fauna of bats in Moldavia. In: *Parasites of animals and plants*. Vol. 9. Kishinev. P. 92–155. [In Russian]
- Smirnov D.G., Vekhnik V.P. 2011. Abundance and community structure of bats (Chiroptera: Vespertilionidae) hibernating in artificial caves of Samarskaya Luka. *Russian Journal of Ecology* 42(1): 71–79. DOI: 10.1134/S1067413611010103
- Smirnov D.G., Vekhnik V.P. 2011. Relationship between the morphology of an aircraft and the choice of the type of hunting space in the community of bats in the Volga region. *Izvestia Penzenskogo Gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Universiteta imeni V.G. Belinskogo* 25: 247–257. [In Russian]
- Smirnov D.G., Vekhnik V.P. 2012. Analysis of the trophic niches of *Myotis mystacinus* and *Myotis brandtii* (Chiroptera) in the ecotone communities of the Samarskaya Luka. In: *Problems of studying the marginal structures of biocenoses*. Saratov: Saratov State University. P. 197–201. [In Russian]
- Smirnov D.G., Vekhnik V.P. 2014. Ecology of nutrition and differentiation of the trophic niches of bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in floodplain ecosystems of the Samara Bend. *Biology Bulletin* 41(1): 60–70. DOI: 10.1134/S1062359014010105
- Smirnov D.G., Vekhnik V.P., Kurmaeva N.M., Shepelev A.A., Il'in V.Yu. 2007. Species structure and dynamics of bat communities (Chiroptera: Vespertilionidae) hibernating in artificial caves of Samara Luka. *Biology Bulletin* 34(5): 507–516. DOI: 10.1134/S1062359007050147
- Smith E.P., van Belle G. 1984. Nonparametric estimation of species richness. *Biometrics* 40(1): 119–129. DOI: 10.2307/2530750
- Sten'ko R.P., Dulitskiy A.I., Karpenko O.V., Dushevskiy V.P. 1986. Helminthofauna of Crimean chiropterans. *Zoologicheskii Zhurnal* 65(8): 1133–1139. [In Russian]
- Strelkov P.P., Ilyin V.Yu. 1990. Bats of the South of the Middle and Lower Volga regions. *Proceedings of Zoological Institute of AS USSR* 225: 42–167. [In Russian]
- Tkach V.V. 1991. First finding of males of *Pterygodermatites bovieri* (Nematoda, Rictulariidae) parasitizing bats. *Zoologicheskii Zhurnal* 70(9): 125–127. [In Russian]
- Tkach V.V. 1995. Helminths of bats from the fauna of Ukraine. In: *Bats: materials of 6th meeting on bats of the CIS countries*. Khujand: Khujand State University. P. 90–95. [In Russian]
- Zdzietowiecki K. 1969a. Helminths of bats in Poland. II. Trematodes of the subfamily Lecithodendriinae. *Acta Parasitologica Polonica* 16(24): 208–226.
- Zdzietowiecki K. 1969b. Helminths of bats in Poland. III. Trematodes of the subfamily Lecithodendriidae, except for Lecithodendriinae. *Acta Parasitologica Polonica* 16(24): 227–237.
- Zdzietowiecki K. 1970. Helminths of bats in Poland. I. Cestodes and trematodes of the family Plagiorchiidae. *Acta Parasitologica Polonica* 17(20): 175–188.

COMPARATIVE ANALYSIS OF THE HELMINTH FAUNA OF *MYOTIS BRANDTII* AND *MYOTIS MYSTACINUS* (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE) IN THE SAMARSKAYA LUKA NATIONAL PARK (RUSSIA)

Nadezhda Yu. Kirillova¹, Alexander A. Kirillov^{1,*}, Vladimir P. Vekhnik²

¹*Institute of Ecology of Volga Basin of RAS, Russia*

**e-mail: parasitolog@yandex.ru*

²*Zhiguli State Nature Biosphere Reserve, Russia*

e-mail: vekhnik@mail.ru

The article presents the comparative analysis of the helminth fauna of the sympatric bat species, *Myotis mystacinus* and *M. brandtii* (Chiroptera, Vespertilionidae), in the Samarskaya Luka National Park (Russia). Twelve species of parasites were recorded in both bat species in 2005–2007, including nine species of Trematoda, one species of Cestoda, and two species of Nematoda. All of these 12 species were noted in *M. brandtii*. The helminth fauna of *M. mystacinus* included a slightly depleted parasite fauna of *M. brandtii* being represented by seven species of parasites found in *M. mystacinus*, including six species of Trematoda and one species of Cestoda. The helminth fauna of both bat species has a moderate level of the fauna similarity. Differences in the infection level of the two bat species are found in both number of helminth species and quantitative rates of the helminth fauna. Helminth infection of *M. brandtii* is significantly higher than of *M. mystacinus*. The helminth fauna of *M. mystacinus* and *M. brandtii* is driven by the bat lifestyle and diet. Both bat species are being infected by helminths through food items. The broader diet composition of *M. brandtii* and its feeding on a wider number of insect groups increases the infection probability of this bat species by rare and accidental parasites, and it also increases the infection rates by obligate species of trematodes. Therefore, *M. brandtii* has a more diverse helminth fauna and a higher number of abundant parasite species as well. The diet of *M. mystacinus* contains a limited number of food items. This reduces the probability of its infection by several helminth species and, on the other hand, it causes a relatively high infection rates for some trematode species. The similarity of helminth faunas of *M. brandtii* and *M. mystacinus* is caused by the use of the same feeding habitats and the similarity of their diet. The obtained data confirm the partial overlap of spatial and trophic niches of the two studied bat species.

Key words: Brandt's bat, Middle Volga Region, parasitic worms, sympatry, Whiskered bat