

УДК 591.526-542.2+599.426

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПАРАЗИТИЧЕСКОГО ГАМАЗОВОГО КЛЕЩА *Macronyssus corethroproctus* (OUDEMANS, 1902) В ПЕРИОД ЗИМОВКИ ХОЗЯИНА – ПРУДОВОЙ НОЧНИЦЫ (*Myotis dasycneme* (BOIE, 1825))

© 2012 г. М. В. Орлова, О. Л. Орлов, И. А. Кшняев

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: masha_orlova@mail.ru

Поступила в редакцию 05.08.2011 г.

Исследована динамика численности паразитического гамазового клеща *Macronyssus corethroproctus* (Oudemans, 1902) в течение зимовки его хозяина – прудовой ночницы *Myotis dasycneme* (Boie, 1825). Получены уравнения регрессии, описывающие зависимость численности клещей от времени с начала зимовки, пола и упитанности хозяина.

Ключевые слова: эктопаразиты рукокрылых, прудовая ночница, гамазовые клещи.

Гамазовые клещи семейства Macronyssidae формируют ядро эктопаразитофауны рукокрылых семейства Гладконосые летучие мыши (Vesperilionidae) в Северной Палеарктике (Stanyukovich, 1997). Клещи рода *Macronyssus* являются постоянными эктопаразитами, обитающими на летучих мышах на протяжении своей жизни, и быстро погибают вне тела хозяина. Наименее изучена экология гамазовых клещей во время зимовки рукокрылых (Reisen et al., 1976; Villegas-Guzman et al., 2005; Lourenço, Palmeirim, 2008). В самых ранних исследованиях эктопаразитов рукокрылых, зимующих в умеренных широтах (Маркова, 1938; Beck, 1966; Reisen et al., 1976), обнаружено снижение численности эктопаразитов в течение зимовки, существенный сдвиг (в пользу самок) в половой структуре клещей рода *Macronyssus* и их большее количество на самках хозяина – *Myotis velifer* (Allen, 1890). Пик зараженности клещами различных групп (Gamasina, Sarcoptidae) приходится на период беременности и лактации летучих мышей, а к ноябрю как доля зараженных особей, так и среднее число паразитов на одну особь хозяина значительно уменьшаются (Zahn, Rupp, 2004). Для видов рода *Macronyssus* характерно достижение максимальной численности к октябрю–ноябрю, однако динамика в течение зимы указанными авторами не исследовалась. При этом до начала зимовки зараженность летучих мышей эктопаразитами не зависела от упитанности хозяина (Zahn, Rupp, 2004). Более высокая зараженность самок и неполовозрелых особей гладконосых летучих мышей гамазовым клещом *Spin-*

turnix andegavinus (Kolenati, 1857) отмечена в летний период времени (Lučan, 2006), причем связи между упитанностью и зараженностью хозяина не обнаружено. Исследования (Christe et al., 2007), проведенные в летний период на нескольких видах рукокрылых, показали, что клещом рода *Spinturnix* более заражены взрослые самки, чем взрослые самцы, а между неполовозрелыми особями половых различий по зараженности не установлено. Репродуктивная активность иксодовых, гамазовых клещей и кровососущих мух синхронизирована с репродуктивной активностью хозяина и резко падает в период зимовки (Lourenço, Palmeirim, 2008).

В настоящей работе исследовалась динамика численности и демографической структуры гамазового клеща *Macronyssus corethroproctus* (Oudemans, 1902) во время зимовки его хозяина – прудовой ночницы (*Myotis dasycneme* (Boie, 1825)). Экологический центр ареала прудовой ночницы, простирающегося от побережья северной части Атлантики до Центральной Сибири (Кузякин, 1950), находится на Среднем Урале. Именно здесь этот вид формирует самые крупные (до 1000 особей) колонии (Стрелков, 1958; Большаков и др., 2005).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Место исследования – Смолинская пещера (Каменский р-н, Свердловская обл.), расположенная в известняках Сухоложско-Каменского карстового района, и суммарная длина всех ее ходов составляет не менее 630 м. Здесь имеются

большие гроты, узкие коридоры, колодцы и вертикальные ходы, стены и потолки изобилуют трещинами, выемками и нишами. Температура в пещере в течение всего года почти постоянная: +4°C...+5°C. Зимой в привходовом гроте пещеры температура понижается только в его дальней части до +1°C...+3°C (Максимович, Рубель, 1966). Все вышеперечисленное создает благоприятные условия для зимовки здесь крупнейшей на Среднем Урале колонии прудовой ночницы — свыше 1700 особей (Bolshakov, Orlov, 1999). Поскольку к началу зимовки большинство морфологических признаков, отличающих сеголетов от взрослых летучих мышей, нивелируется, визуально выделить группу молодых животных невозможно, поэтому влияние возраста на зараженность рукокрылых эктопаразитами не оценивалось.

Динамику гамазового клеща *M. corethroproctus* в течение зимовок прудовой ночницы (2009/10 и 2010/11 гг.) исследовали по методике, описанной Рейсеном с соавт. (Reisen et al., 1976). С интервалами 2–4 недели, начиная с момента формирования (октябрь) и до распада (май) зимующей колонии, со случайной выборки из 8–10 особей хозяина снимали всех видимых эктопаразитов (гамазидов, кровососущих мух, блох). Всего было исследовано 84 особи *Myotis dasycneme*. У летучих мышей определяли пол, массу тела и длину лучевой кости. Упитанность животных характеризовали индексом BCI (Body Condition Index), который представляет собой отношение наблюдаемого веса тела W (г) к ожидаемому W_0 : $BCI = W/W_0$, $W_0 = bR^3$, где R — длина предплечья, см; b — коэффициент для прудовой ночницы 0.14 г/см³ (Васеньков, Потапов, 2007). Эктопаразитов собирали при помощи препаровальной иглы и пинцета и переносили в 70%-ный раствор этанола. Поскольку прудовая ночница является охраняемым видом, после сбора эктопаразитов все животные были возвращены на зимовку. Затем гамазовых клещей заключали в жидкость Фора-Берлезе. Клещей определяли с помощью световой микроскопии (Nikon Eclipse 50i) в проходящем свете по определителям (Stanyukovich, 1997) и другим таксономическим публикациям (Radovsky, 1967). Всего было собрано 4392 экз. эктопаразитов. Постоянные препараты эктопаразитов хранятся в Зоологическом музее ИЭРиЖ УрО РАН. Индекс встречаемости (ИВ) приведен как шансы (Ш), т.е. соотношение числа особей хозяина, зараженных и незараженных ($Ш = З/НЗ$) эктопаразитом. В качестве индекса обилия (ИО) использовали медиану (Ме), а также среднее геометрическое (СГ и его 95%-ный доверительный интервал ДИ) (экз/особь), вычисленное только по зараженным особям (Беклемишев, 1970).

Данные анализировали в пакете “Statistica” (StatSoft, 2001) с помощью аппарата мультимодельного вывода (Burnham, Anderson, 2002), ро-

бастной регрессии (Atkinson, Riani, 2000) и нелинейного оценивания (алгоритм Левенберга–Марквардта). При использовании линейной регрессии к числу собранных клещей предварительно добавляли константу +1 (поскольку 6 особей были свободны от клещей) и для стабилизации дисперсии логарифмировали по основанию 10. Модели ранжировали по их “весу” (w), рассчитанному на основе состоятельного критерия Акаике (CAIC), относительную важность предикторов (w^+) оценивали по сумме весов моделей, содержащих данный предиктор (Burnham, Anderson, 2002).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Обилие *M. corethroproctus* (ИВ = 100%, ИО = 63.4 экз/особь) ко времени формирования зимующей колонии прудовой ночницы (октябрь–ноябрь) было значительно выше, чем летом (Орлова, 2010). Несмотря на то, что самки клеща с внутриутробными яйцами и небольшое количество протонимф встречаются и в летнее время, очевидно, что период интенсивного размножения эктопаразита не совпадает с периодом размножения хозяина, а приурочен к концу лета–началу осени. У большинства постоянных эктопаразитов (клещи, блохи, кровососущие мухи) размножение (и, соответственно, максимум численности) происходит летом и синхронизировано с периодом размножения хозяев, что позволяет паразитам расселяться и заражать молодых особей рукокрылых (Zan, Rupp, 2004; Lourenço, Palmeirim, 2008). Массовый расплод *M. corethroproctus* приурочен к началу зимовки хозяина, что позволяет отнести этого клеща к группе так называемых “зимних” эктопаразитов (Медведев, 1996) наряду с блохой *Nycteridopsylla pentactena* (Kolenati, 1856), гамазовым клещом *Macronyssus ellipticus* (Kolenati, 1857) и некоторыми другими. Следует отметить, что в этот период более чем на 90% население *M. corethroproctus* представлено протонимфами (Орлова, 2010).

Как встречаемость, так и обилие *M. corethroproctus* снижается на протяжении зимовки: если на начало исследования Ш = 9/0, СГ = 42, Ме = 36 (пределы 18–134) и свободные от клещей особи не были встречены до 74 сут с начала наблюдений (конец января), то к периоду распада зимующей колонии численность достигала своего минимума (Ш = 4/5, СГ = 3.2 (95%-ный ДИ 2–5), Ме = 2.5). Эти данные вполне согласуются со сведениями (Reisen, 1976) по гамазовому клещу *M. crosbyi*, близкородственному для *M. corethroproctus*.

Снижение численности происходит в течение зимовки с неодинаковой скоростью: так, наиболее интенсивно эктопаразиты гибнут в декабре, и резкое падение их индекса обилия в этот период придает кривой численности клеща S-образный

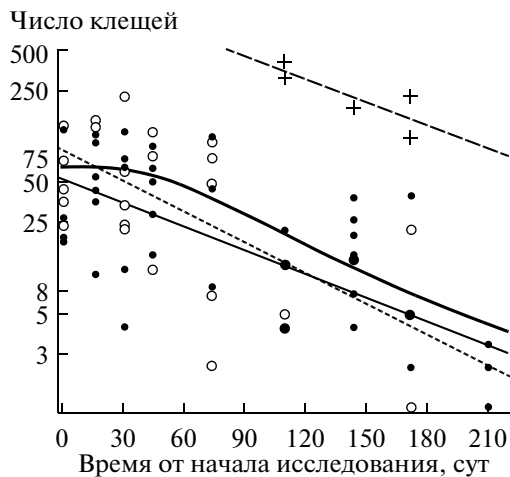


Рис. 1. Численность гамазового клеща *Macronyssus corethroproctus* у 84 особей прудовой ночницы. Нелинейная регрессия (жирная линия): $y = 65.25 / (1 + (x/83.15)^{2.88})$. Самцы (точки и тонкая сплошная линия): $y = 10^{(1.72 - 0.006x)}$, $r = -0.55$, $p < 0.005$; самки (кружки, короткий штрих): $y = 10^{(1.94 - 0.008x)}$, $r = -0.54$, $p < 0.01$; суперинвазированные самки (крестики, длинный штрих): $y = 10^{(3.17 - 0.006x)}$, $r = -0.84$; $p < 0.1$.

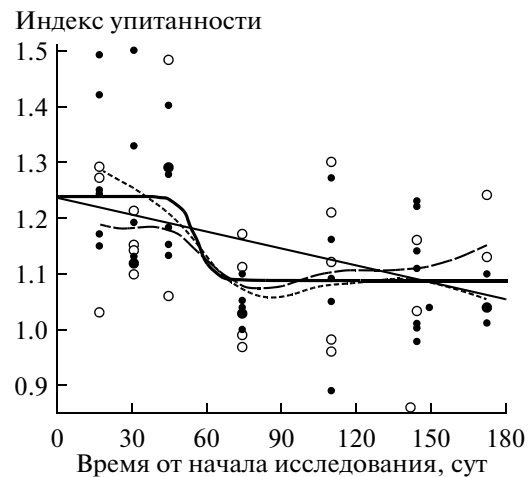


Рис. 2. Динамика упитанности особей прудовой ночницы в период зимовки. Линейная (тонкая линия, $y = 1.23 - 0.001x$) и нелинейная регрессия (жирная линия, $y = (1.09 + 0.15) / (1 + (x/55.71)^{16.23})$). Самцы – точки, самки – кружки, короткий и длинный штрих – сглаживание взвешенными наименьшими квадратами.

вид (рис. 1). Резкое падение среднего количества клещей *M. corethroproctus* на одну зараженную особь хозяина, вероятно, может быть объяснено грумингом, интенсивность которого возрастает в период спаривания прудовой ночницы, и/или специфическими физиологическими процессами, происходящими при наступлении гибернации. Наиболее резкое падение упитанности прудовой ночницы в декабре (рис. 2) может быть сопоставлено с предполагаемым периодом спаривания, сопровождаемого значительными энергетическими затратами. До спаривания летучие мыши находятся в состоянии не очень глубокого сна. После спаривания рукокрылые перемещаются в более прохладную часть пещеры, занимая трещины и микроукрытия и погружаясь в гибернацию.

Априорно можно предположить, что наиболее упитанные особи прудовой ночницы имеют большую вероятность пережить зимовку, следовательно, выбирая их в качестве хозяев, эктопаразит мог бы обеспечить себе более высокие шансы выжить. Поэтому наблюдаемая положительная корреляция ($r = 0.45$, $t(65) = 4.0$, $p < 0.0002$) численности клеща *M. corethroproctus* с индексом упитанности хозяев была ожидаема. Однако, поскольку в ходе зимовки упитанность хозяина также снижается, такая “параллельная” динамика двух переменных может породить ложные (кажущиеся) корреляции и критически сказываться (мультиколлинеарность) на оценке коэффициентов регрессии. Для преодоления статистических затруднений и парадоксов мы использовали аппарат

мультимодельного вывода (Burnham, Anderson, 2002) и робастный регрессионный анализ, предполагающий исследование влияния резко уклоняющихся наблюдений на устойчивость оценок коэффициентов (Atkinson, Riani, 2000). При моделировании группы “суперинвазированных” самок (см. таблицу) как уровня дополнительного бинарного фактора ($w^+ \approx 1.0$) и контроле эффекта времени ($w^+ = 0.996$) зависимость численности клеща *M. corethroproctus* от индекса упитанности хозяина ($w^+ = 0.26$) оказывается достаточно слабой. Например, для двух моделей с учетом/игнорированием пола как частная корреляция (0.24/0.21), так и часть корреляции (0.18/0.16) ниже, чем парная корреляция ($r = 0.45$) примерно в два раза ($t(61/62) = 1.89/1.67$, $p = 0.064/0.1$). Частным эффектом фактора “пол” можно пренебречь ($p = 0.25$, $w^+ = 0.1$).

Исследование корреляции остатков от регрессий двух исследуемых признаков на время также выявило лишь слабую положительную корреляцию ($r = 0.19$, $p = 0.10$). Другими словами, смещение оценок коэффициентов для факторов “пол” и “упитанность” может быть связано с наличием группы “суперинвазированных” самок, на что другие авторы, вероятно, не обратили внимание. Полученные результаты о положительной зависимости (умеренной или слабой) зараженности клещом *M. corethroproctus* от упитанности хозяина контрастируют с летними данными для гамазового клеща *Spinturnix andegavinus* (Lučan, 2006). Летом упитанность хозяина, по-видимому, не дает существенного преимущества клещам, а опреде-

Отбор моделей регрессии $y = \lg(N + 1) = b_0 + \sum X_i b_i$ численности гамазового клеща *Macronyssus corethroproctus*: ранг (№) и вес (w) модели, оценки коэффициентов (b_i), их стандартные ошибки $SE(b_i)$

Статистики	Предикторы: X_i				
	Константа (b_0)	Время	Пол ($\sigma^{\uparrow} = 1$)	BCI	♀Aut = 1*
№ 1: $\Delta(\text{CAIC}) = 0$, $w = 0.671$, $R^2 = 0.58$, $\text{adj.}R^2 = 0.57$, $F(2.81) = 56.3$, $p < 0.0001$, $SE(y_{est}) = 0.44$					
Beta**		-0.67			0.52
b_i	1.81	-0.007			1.48
$SE(b_i)$	0.08	0.001			0.21
$t(81)$	23.14	-9.17			7.1
№ 2: $\Delta(\text{CAIC}) = 2.22$, $w = 0.221$, $R^2 = 0.46$, $\text{adj.}R^2 = 0.43$, $F(4.62) = 17.6$, $p < 0.0001$, $SE(y_{est}) = 0.46$					
Beta		-0.43		0.18	0.54
b_i	0.77	-0.005		0.84	1.24
$SE(b_i)$	0.63	0.001		0.50	0.24
$t(62)$	1.23	-3.80		1.69	5.17
№ 3: $\Delta(\text{CAIC}) = 4.53$, $w = 0.07$, $R^2 = 0.58$, $\text{adj.}R^2 = 0.57$, $F(3.80) = 37.4$, $p < 0.0001$, $SE(y_{est}) = 0.45$					
Beta		-0.67	-0.05		0.50
b_i	1.85	-0.01	-0.07		1.43
$SE(b_i)$	0.10	0.001	0.10		0.22
$t(80)$	19.18	-8.95	-0.69		6.45
№ 4: $\Delta(\text{CAIC}) = 5.97$, $w = 0.034$, $R^2 = 0.47$, $\text{adj.}R^2 = 0.44$, $F(4.61) = 13.6$, $p < 0.0001$, $SE(y_{est}) = 0.46$					
Beta		-0.41	-0.12	0.21	0.49
b_i	0.71	-0.005	-0.14	0.96	1.13
$SE(b_i)$	0.63	0.001	0.12	0.51	0.26
$t(61)$	1.13	-3.62	-1.16	1.89	4.37
№ 10: $\Delta(\text{CAIC}) = 18.77$, $w = 6.E-05$, $R^2 = 0.31$, $\text{adj.}R^2 = 0.27$, $F(3.62) = 9.1$, $p < 0.0001$, $SE(y_{est}) = 0.52$					
Beta		-0.19	-0.28	0.39	
b_i	-0.27	-0.002	-0.35	1.81	
$SE(b_i)$	0.66	0.001	0.13	0.53	
$t(62)$	-0.41	-1.64	-2.66	3.40	
№ 15 (H_0): $\Delta(\text{CAIC}) = 27.28$					

Примечание. * Δ —суперинвазированные самки; ** — стандартизованные коэффициенты.

Жирным шрифтом выделены значимые эффекты ($p < 0.05$); $\text{CAIC} = -2\lg L + K[1 + \lg(n)]$; $\Delta\text{CAIC}_i = \text{CAIC}_i - \text{CAIC}_{\text{best}}$; $w_i = [\exp(-0.5 \Delta\text{CAIC}_i)] / [\sum \exp(-0.5 \Delta\text{CAIC}_i)]$.

ляющими факторами “выбора” эктопаразитами хозяина становятся возраст и пол последнего.

Вопреки данным европейских авторов, наш анализ не выявил значимой связи зараженности клещом *M. corethroproctus* и пола прудовой ночницы, однако следует отметить, что пять особей, собранные в разное время зимовки, но несущие максимальное для своей выборки количество клещей (до 409), были самками. Эти же самки имели индекс упитанности выше среднего, поэтому мы не можем однозначно утверждать, что их многократно более высокая зараженность связана только с полом. С другой стороны, имеются данные (Zahn, Rupp, 2004) о том, что в летний период численность клещей *Macronyssidae* зависит

от пола и возраста, но не связана с упитанностью хозяина. Несмотря на то, что не уточняется (Zahn, Rupp, 2004), какие виды макрониссовых клещей были исследованы, мы можем утверждать, что это были “зимние виды”, поскольку их численность увеличивалась в течение осени аналогично динамике *M. corethroproctus*.

Несовпадение репродуктивных периодов *M. corethroproctus* и *M. dasynceme* может интерпретироваться как своеобразная адаптация жизненного цикла эктопаразита к особенностям экологии хозяина — формированию прудовой ночницей больших зимующих колоний. Это позволяет эктопаразиту реализовать заражение/расселение в период зимовки (и, вероятно, спаривания) хо-

зьяина, и именно с этим связано его массовое появление осенью. Данный аспект экологии рукокрылых нуждается в дополнительном исследовании.

Таким образом, впервые получены и интерпретированы наиболее полные данные по динамике численности эктопаразитов рода *Macronyssus* на протяжении зимовки его хозяина, описана репродуктивная стратегия клеща *M. corethroproctus*. Установлено, что описанная ранее европейскими авторами зависимость количества эктопаразитов от пола и упитанности хозяев может быть смещенной, вызванной присутствием самок с высоким индексом упитанности в колонии летучих мышей.

Авторы выражают глубокую признательность к.б.н. Н.П. Винарской (Омский НИИ природно-очаговых инфекций) и А.П. Головановой (Уральский федеральный университет) за неоценимую помощь в сборе и определении материала.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ №10-04-01657, РФФИ Урал № 10-04-96-084 и гранта для молодых ученых и аспирантов УрО РАН №11-4-НП-203.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н.* Биоценотические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. 499 с.
- Большаков В.Н., Орлов О.Л., Снитко В.П.* Летучие мыши Урала. Екатеринбург: Академкнига, 2005. 176 с.
- Васеньков Д.А., Потанов М.А.* Применение индекса упитанности в изучении экологии рукокрылых // *Plecotus et al.* 2007. № 10. С. 21–31.
- Кузякин А.П.* Летучие мыши. М.: Сов. наука, 1950. 444 с.
- Максимович Г.А., Рубель Р.Б.* На земле и под землей. Свердловск: Средне-Урал. кн. изд-во, 1966. 174 с.
- Маркова Л.И.* Влияние зимней спячки на паразитофауну летучих мышей // *Зоол. журн.* 1938. Т. 17. № 1. С. 133–145.
- Медведев С.Г.* Блохи сем. *Ischnopsyllidae* (Siphonaptera) фауны России и сопредельных стран // *Энтомол. обозр.* 1996. Т. 75. Вып. 2. С. 438–454.
- Орлова М.В.* К фауне эктопаразитов рукокрылых Урала // *Паразиты Голарктики: Мат-лы междунар. симпозиума.* Петрозаводск, 2010. С. 28–31.
- Стрелков П.П.* Материалы по зимовкам летучих мышей в европейской части СССР // *Труды Зоол. ин-та АН СССР.* Л., 1958. Т. XXV. С. 255–303.
- Atkinson A., Riani M.* Robust diagnostic regression analysis. Springer series in statistics. New York: Springer-Verlag. 2000. 328 p.
- Beck A.J.* Factors affecting the density and occurrence of ectoparasites of bats. Ph. D. Dissertation. Davis, California: University of California, 1966. 98 p.
- Bolshakov V.N., Orlov O.L.* Fauna of the Ural bats // *Bats and Man: 8-th Europ. Bat Res. Sympos., Kracow – Poland: Abctr.* Kracow, 1999. P. 8.
- Burnham K.P., Anderson D.R.* Model Selection and Multi-model Inference: A Practical Information-Theoretical Approach. 2d ed. N. Y.: Springer-Verlag. 2002. 488 p.
- Christe P., Glaižot O., Evanno G. et al.* Host sex and ectoparasites choice: preference for, and higher survival on female hosts // *J. of Animal Ecology.* 2007. V. 76. P. 703–710.
- Lourenço S., Palmeirim J.M.* Which factors regulate the reproduction of ectoparasites of temperate-zone cave-dwelling bats? // *Parasitology Research.* 2008. V. 104. Issue 1. P. 127–134.
- Lučan R.K.* Relationships between the parasitic mite *Spinturnix andegavinus* (Acari: Spinturnicidae) and its bat host, *Myotis daubentonii* (Chiroptera: Vespertilionidae): seasonal, sex- and age-related variation in infestation and possible impact of the parasite on the host condition and roosting behaviour // *Folia Parasitologica.* 2006. V. 53. P. 147–152.
- Radovsky F.* The *Macronyssidae* and *Laelapidae* (Acarina: Mesostigmata) parasitic on bats. University of California Publications in Entomology. University of California Press., 1967. V. 46. 288 p.
- Reisen W.K., Kennedy M.L., Reisen N.T.* Winter ecology of ectoparasites collected from hibernating *Myotis velifer* (Allen) in southwestern Oklahoma (Chiroptera: Vespertilionidae) // *J. Parasitol.* 1976. V. 62. P. 628–635.
- Stanyukovich M.K.* Keys to the gamasid mites (Acari: Parasitiformes, Mesostigmata, Macronyssidae et Laelaptoidea) parasiting bats (Mammalia, Chiroptera) from Russia and adjacent countries // *Rydolst. natur. histor. Schrift-en.* 1997. № 7. P. 13–46.
- Villegas-Guzmán G. A., López-González C., Vargas M.* Ectoparasites associated to two species of *Corynorhinus* (Chiroptera: Vespertilionidae) from the Guanacev mining Region, Durango, Mexico // *J. of Medical Entomology.* 2005. V. 42. P. 125–127.
- Zahn A., Rupp D.* Ectoparasite load in European vespertilionid bats // *J. Zool., Lond.* 2004. V. 262. P. 1–9.