

УДК 619:576.895.122:599.735.3(470.342)

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ЗАРАЖЕННОСТЬ ЛОСЯ (*ALCES ALCES*) ТРЕМАТОДАМИ НА ТЕРРИТОРИИ ВЯТСКОГО БАССЕЙНА

© 2019 г. О. В. Масленникова^{1, *}, Т. Г. Шихова^{2, **}, А. П. Панкратов²

¹Вятская государственная сельскохозяйственная академия, Киров 610017, Россия

²Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б.М. Житкова, Киров 610000, Россия

*e-mail: olgamaslen@yandex.ru

**e-mail: biota.vniioz@mail.ru

Поступила в редакцию 17.04.2018 г.

После доработки 27.10.2018 г.

Принята к публикации 10.11.2018 г.

Трематодозы лося (*Alces alces* L. 1758) слабо изучены на всем ареале вида. Для анализа особенностей инвазированности лося *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* под влиянием абиотических и биотических факторов (дефицит осадков, пресс хищников, обилие дефинитивного хозяина) в 2009–2017 гг. проводились исследования на востоке Русской равнины, в междуречье рек Вятка и Чепца. В результате гельминтологического обследования образцов печени от 122 особей лося выявлены два вида трематод – *P. fasciolaemorpha* и *Dicrocoelium dendriticum*. Экстенсивность инвазии трематодами составила $53.6 \pm 8.4\%$. Средняя встречаемость *D. dendriticum* $2.2 \pm 0.7\%$ (0.0–3.0%), *P. fasciolaemorpha* $52.1 \pm 9.1\%$ (33.3–75.0%), полиинвазии 0.8%. Интенсивность инвазии парафасциолопсисами 4493.5 (915–8610) экз., индекс обилия 1971.2 ± 650.0 (526.5–3652.8) экз. На фоне снижения с 2016 г. общей зараженности популяции лося *P. fasciolaemorpha* наблюдается прогрессирующая тенденция увеличения инвазированности молодых особей (экстенсивность инвазии 57.1%, интенсивность инвазии 1043 (17–3490) экз.). В результате сопряженного анализа динамики зараженности лося парафасциолопсозом под влиянием разных экологических факторов были выявлены некоторые закономерности. Повышению инвазированности способствуют увеличение плотности населения лося (коэффициент корреляции $r = 0.59$) и дефицит осадков летом ($r = -0.88$). Снижение зараженности дефинитивного хозяина проявляется спустя 1–2 года после подъема численности волка ($r = -0.80$) и дождливых летних сезонов.

Ключевые слова: лось, парафасциолопсоз, дикроцелиоз, экстенсивность инвазии, интенсивность инвазии, экологические факторы, Кировская область

DOI: 10.1134/S0044513419050076

В динамике населения лося наблюдались периоды значительного спада и резкого подъема, причины которых широко дискутируются (Ломанов, 2007; Данилкин, 2009, 2016; Баскин, Прищепов, 2011 и др.). Состояние популяций вида зависит от комплекса факторов, включая антропогенный (охота), биотические (“волны жизни”, хищники, инвазии) и абиотические (погодноклиматические). В обобщающих работах (Тимофеева, 1974; Глушков, 2001; Данилкин, 2009, 2016 и др.) большинство из этих факторов проанализировано достаточно детально с учетом разных точек зрения. Однако механизмы, повлиявшие на снижение численности вида в 1990-е гг., полностью не раскрыты. Одним из этих регуляторных механизмов общепризнана роль волка и медведя, хищничество которых в общегодовой смертности лося составляет соответственно 21–33 и 5–9% (Филонов, 1983; Перовский, 1988; Глушков, 2012;

Масленникова, Масленников, 2012). В таежной зоне европейского востока, в частности на территории бассейна р. Вятка, в осенне-зимний сезон лось – основная добыча волка (Козловский, 1986; Глушков, 2001; Масленникова, 2007). Другой существенный, но более скрытый фактор, свидетельствующий о неблагополучии вида – это зараженность паразитическими червями с высокими показателями индекса обилия. Влияние гельминтозов на состояние популяций лося также обсуждалось (Назарова, 1967; Рыковский, 1975; Фертиков и др., 1999; Литвинов, 2007 и др.). Однако этому фактору в настоящее время не придается должного значения, зачастую работы ограничиваются перечнем гельминтофауны этого представителя копытных (Филонов, 1983; Глушков, 2001; Масленникова, Кузнецов, 2006; Данилкин, 2009, 2016; Шестакова, 2011 и др.).

На территории Евразии у *Alces alces* зарегистрировано 67 видов гельминтов, но в разных регионах фиксируется не более 15–20 таксонов, из них для 4–5 видов лось является облигатным хозяином, а для остальных – случайным (факультативным) (Маклакова, Рыковский, 2008). В Кировской области из зарегистрированных у лоса 12 видов гельминтов четыре вида трематод: *Parafasciolopsis fasciolaemorphia* (Ejsmont 1932); *Dicrocoelium dendriticum* (Rudolphi 1819); *Paramphistomum cervi* (Zeder 1790); *Liorchis scotiae* (Willmott 1950; Velichko 1966). Эти трематоды фиксируются у лоса в большинстве регионов его обитания (Александрова, 1962; Глушков, 2001; Масленникова, Кузнецов, 2006). Из них только *P. fasciolaemorphia* является облигатным паразитом лоса и на территории исследования представляет ядро его гельминтоценоза – доминирует по частоте встречаемости, численности, имеет эпизоотическое значение (Масленникова, Шихова, 2017). Однако опубликованных данных по парафасциолезу лоса мало и явно недостаточно для объективной оценки динамики инвазии и влияния ее на состояние популяций вида в современных меняющихся экологических условиях.

Мониторинг парафасциолезной инвазии лоса проводился только в средней полосе России (на территории национального парка “Завидово”) и в Белорусском Полесье в конце 20 века (Фертиков и др., 1999; Субботин, 2010; Пенькевич, 2017).

С целью выявления особенностей заражения лоса трематодами в данной работе акцентируется внимание на изменении зараженности его *P. fasciolaemorphia* под влиянием нескольких факторов: метеорологического (аномально засушливые и влажные сезоны), пресса хищников (волк) и плотности населения лоса в свойственных виду угодьях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Гельминтологические исследования проводились в 2009–2017 гг., включая четыре охотничьих сезона, на территории научно-опытного охотничьего хозяйства (НООХ) Всероссийского научно-исследовательского института охотничьего хозяйства и звероводства (ВНИИОЗ). Регион исследования расположен на востоке Русской равнины в районе разбросанных южнотаежных лесов северной части Вятского Увала. Модельный участок площадью более 60 тыс. га (леса – 65%, озера, пруды и водотоки – 2.8%) находится в междуречье р. Чепца и р. Белая Холуница (бассейн р. Вятка) и охватывает нижнее течение Чепцы с широкой поймой и системой старичных озер.

Выявление видового состава и обилия промежуточных хозяев трематод (брюхоногих моллюс-

ков) проводилось с 2000 по 2015 гг. в водоемах разного типа и в пойменных биоценозах. Ларвальные формы трематод определяли по стандартной методике (Котельников, 1984).

Численность и плотность популяции лоса в пределах рассматриваемой территории определялась ежегодно в феврале методом зимнего маршрутного учета. Места отстрела закартированы с учетом особенностей лесных насаждений и гидрографической сети. В работе использованы учетные данные на территории НООХ ВНИИОЗ с 1996 по 2017 гг., а также погодные условия этих лет.

Биологическому анализу подвергнуты 122 лоса по следующим параметрам: масса мясной туши, масса печени, упитанность, пол, возраст. Методом гельминтологического вскрытия исследованы пробы печени (Ивашкин и др., 1971). Проводилась идентификация трематод, количественный учет с последующей экстраполяцией данных. Рассчитывалась экстенсивность инвазии (ЭИ, %), интенсивность инвазии (ИИ, экз./гол.), индекс обилия (ИО, экз./гол.) у разных половозрастных групп дефинитивного хозяина. Для сравнения использованы наши данные 1996–1998 гг. по зараженности лоса парафасциолезом на прилегающей к модельному участку территории в пойме р. Чепца.

Обработка полученных данных проводилась с применением пакетов статистических программ MS Excel и Statistica 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ

При гельминтологических исследованиях образцов печени лоса на модельной территории выявлены *Parafasciolopsis fasciolaemorphia* и *Dicrocoelium dendriticum*. Общая зараженность *Alces alces* трематодами составила $53.6 \pm 8.4\%$.

Дикроцелиозом лоса заражаются случайно (факультативный паразит). Встречаемость *D. dendriticum* в среднем $2.2 \pm 0.7\%$ с низкой интенсивностью инвазии 33.5 (16–102) экз. и низким индексом обилия 0.975 ± 0.57 экз. В сезон охоты 2015/2016 гг. *D. dendriticum* у лоса не зарегистрирован, а в следующий сезон (2016/2017 гг.) у 1.5-годовалого самца в печени обнаружена полиинвазия трематодами двух видов в соотношении 1 : 6 с преобладанием *P. fasciolaemorphia* при низкой интенсивности инвазии – 26 и 153 экз. соответственно. Полиинвазия двумя видами трематод за весь период исследований составила 0.8%.

На долю зараженных *P. fasciolaemorphia* приходилось $52.1 \pm 9.1\%$ исследованных лосей. Экстенсивность инвазии *P. fasciolaemorphia* существенно варьировала: первоначально наблюдался рост с 33.3% в сезон охоты 2009/2010 гг. до 75.0% в 2015/2016 гг., затем некоторое снижение до 57.6% в 2016/2017 г. Высокие значения коэффициентов

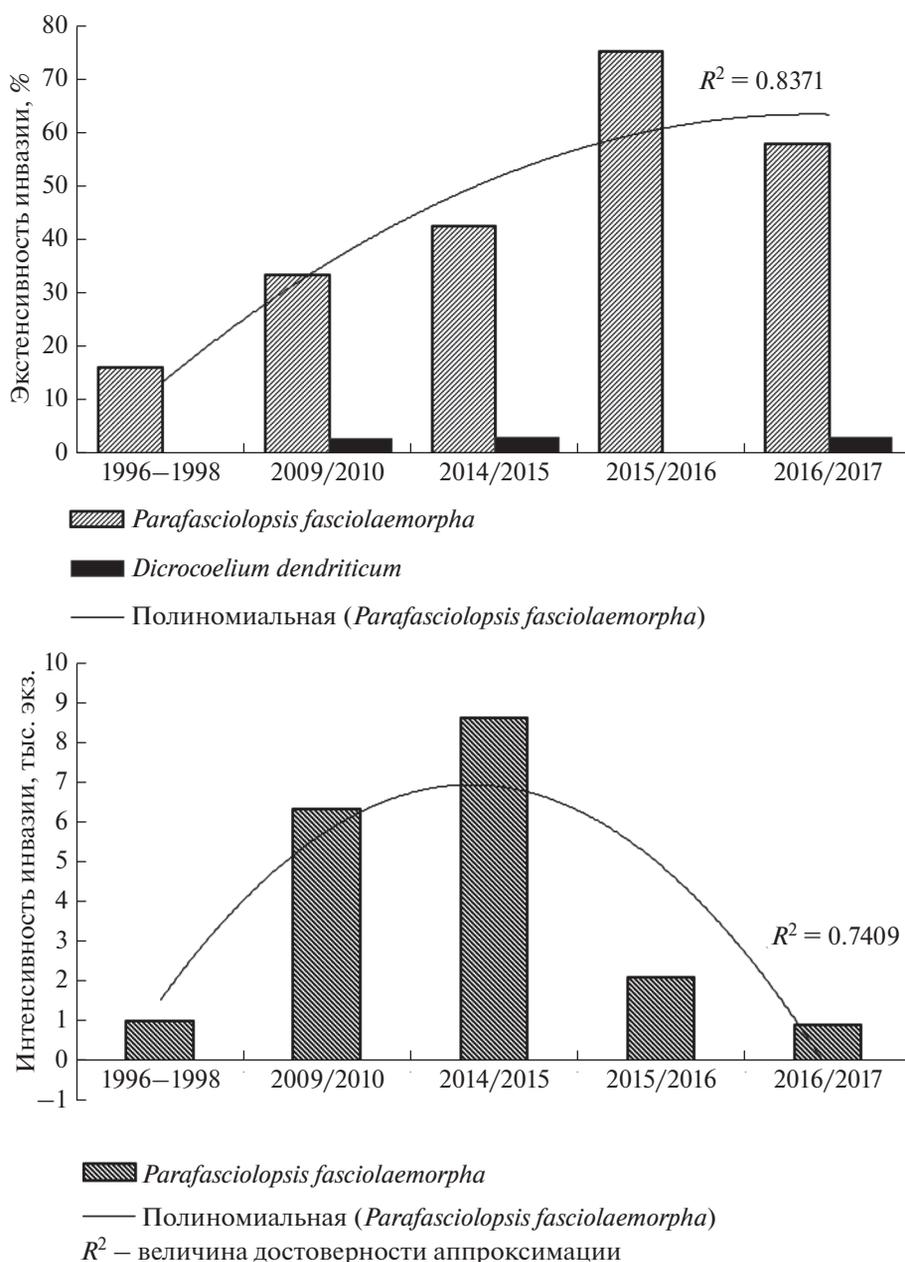


Рис. 1. Динамика экстенсивности и интенсивности трематодной инвазии лося в научно-опытном охотничьем хозяйстве.

аппроксимации свидетельствуют о достоверности выявленных тенденций изменения зараженности популяции лося парафасциолопсозом (рис. 1). Выявленные тенденции изменения экстенсивности и интенсивности парафасциолопсозной инвазии статистически значимы (соответственно $t = 4.4$, $t = 2.4$ при $p = 0.05$). Средний индекс обилия за этот период составил 1971.2 ± 650.0 (526.5–3652.8) экз. Наибольший показатель индекса обилия зарегистрирован в 2014/2015 гг., наименьший – в 2016/2017 гг.

Соответственно индексу обилия менялась интенсивность инвазии, средние значения которой составили 4493.5 (915–8610) экз. Достаточно вы-

сокая ИИ зафиксирована в сезон охоты 2009/2010 гг. – 6316 (42–44514) экз., а наибольших значений она достигла в 2014/2015 гг. – 8610 (19–48984) экз. Осенью 2013 г. при исследовании образцов печени лосей из Кировской и Псковской областей фиксировались случаи ее интенсивной деструкции. Пораженные *P. fasciolaemorpha* ходы были расширены до пузырей диаметром от 1 до 2.5–3 см, заполнены гноем. Некоторые желчные протоки, забитые эксмурированным содержимым погибших трематод и известковыми отложениями, не функционировали. Аналогичные случаи отмечались и в охотничий сезон 2014/2015 гг. Как правило, такие поражения пече-

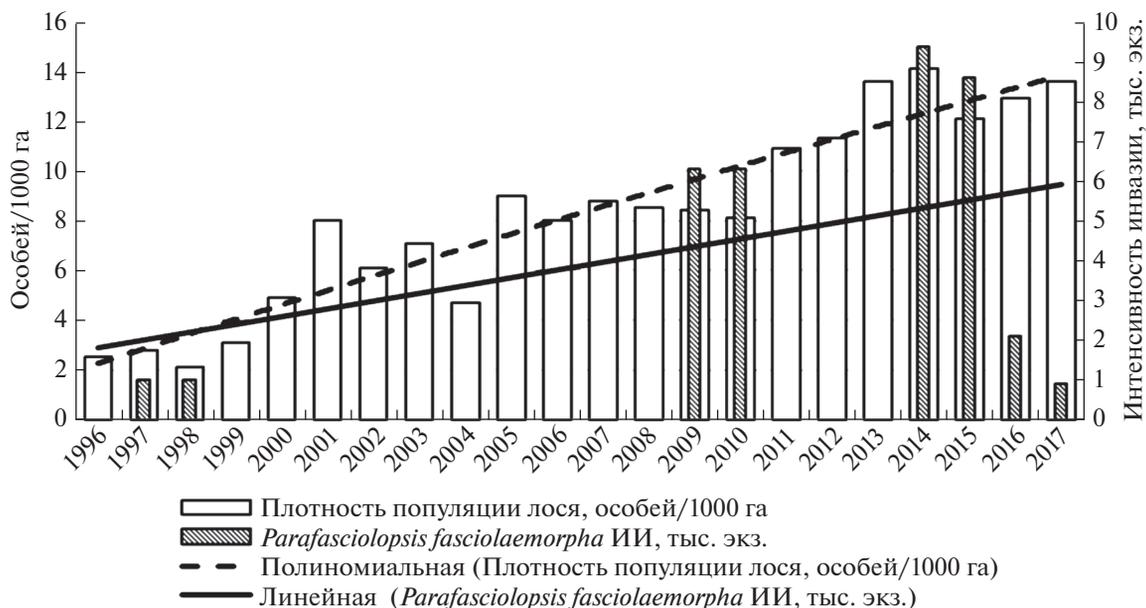


Рис. 2. Динамика интенсивности инвазии *P. fasciolaemorpha* и плотности популяции лося в научно-опытном охотничьем хозяйстве.

ни характерны для молодых животных 1.5–2.5 лет даже при сравнительно небольшой интенсивности инвазии. Так, у полуторагодовалой самки при ИИ 1139 экз. *P. fasciolaemorpha* наблюдались пузыреобразные расширения желчных протоков диаметром до 3 см. Подобные поражения печени лося при очень высокой ИИ 11150 экз. описаны в Люблинской провинции в Польше (Filip et al., 2016).

В 2015/2016 гг. намечилось снижение интенсивности парафасциолопсозной инвазии до 2133 (44–16131) экз. при повышении встречаемости зараженных лосей до 75%. В сезон охоты 2016/2017 гг. продолжалось снижение интенсивности инвазии до 915 (17–3490) экз. на фоне уменьшения экстенсивности инвазии (рис. 1). При этом высокие показатели ИИ зарегистрированы у двух сеголетков (3274 и 3490 экз.). В печени некоторых взрослых особей (старше 4–5 лет) отмечались утолщенные ходы, свидетельствующие о поражении их *P. fasciolaemorpha*, но самих трематод в печени обнаружено не было.

По нашим данным численность лося на территории НООХ ВНИИОЗ после депрессии 1990-х гг. неуклонно увеличивалась (к 2014 г. прирост составил 286%), а в последующем стабилизировалась с небольшой тенденцией к снижению. Плотность популяции лося за этот период увеличилась в пять раз, достигнув в 2014–2016 гг. 12–14 особей/1000 га. Такие показатели были достигнуты благодаря избирательному отстрелу самцов лося в ходе успешного внедрения организационно-технологических методов регулирования охоты (Глушков, Панкратов, 2014). Нормализовался половозрастной состав группировки лося в хозяй-

стве. За 13 лет прирост молодняка к началу зимы увеличился в 2.4 раза (с 0.178 до 0.43), а интенсивность добычи возросла более чем в 5 раз (с 0.3 до 1.6 особи/1000 га леса). Установлена прямая зависимость между плотностью популяции лося и количественными показателями парафасциолопсозной инвазии (рис. 2). Корреляционная взаимосвязь обилия лося с интенсивностью его инвазии достоверно средняя ($r = 0.59$, $n = 4$, $p \leq 0.05$), а с экстенсивностью парафасциолопсозной инвазии немного ниже среднего уровня ($r = 0.43$, $n = 5$, $p \leq 0.05$).

При изучении зараженности лося парафасциолопсозом по возрастным категориям выявлено, что за период исследования наименьшая средняя экстенсивность инвазии приходилась на сеголетков и лосей старше 5 лет (табл. 1). В охотничий сезон 2009/2010 гг. зараженность этих возрастных групп не была отмечена, а с 2014 г. инвазия охватила все возрастные группы. Среди зараженных особей преобладали двухлетки.

Молодые лоси, зараженные парафасциолопсозом с высокой интенсивностью инвазии, имели низкую упитанность и отставали в росте. Так, добытый в период гона 30.09.2014 г. зараженный *P. fasciolaemorpha* самец в возрасте 3.5 лет имел массу 230 кг (масса мясной туши 109 кг), что соответствует массе 1.5-годовалого зверя.

При снижении средней интенсивности инвазии *P. fasciolaemorpha* в 2016 и 2017 гг. в данной группировке лося в целом, настораживает факт ее увеличения в группе сеголетков. Если в 2009/2010 гг. парафасциолопсозная инвазия у сеголетков отсутствовала, то в дальнейшем наблюдалось по-

Таблица 1. Встречаемость *P. fasciolaemorpha* в разных возрастных группах лося

Возрастная группа	Экстенсивность инвазии <i>P. fasciolaemorpha</i> , % (n)				Среднее, %	n
	охотничьи сезоны					
	2009/2010 гг.	2014/2015 гг.	2015/2016 гг.	2016/2017 гг.		
Сеголетки (0+)	0.0 (8)	18.2 (11)	50.0 (4)	57.1 (13)	31.3 ± 13.4	36
Двухлетки (1+)	83.3 (6)	57.1 (7)	100.0 (4)	60.0 (5)	75.1 ± 10.2	22
Трех-пятiletки (2+–4+)	46.7 (14)	66.7 (9)	87.5 (8)	55.6 (10)	64.1 ± 8.8	41
Старше 5 лет (5+)	0.0 (8)	50.0 (6)	50.0 (4)	60.0 (5)	40.0 ± 13.5	23

Примечания. n – количество особей лося.

следовательное увеличение количества зараженных лосят до максимальных значений в 2016/2017 гг. (табл. 1). Причем в охотничий сезон 2016/2017 гг. лишь у сеголетков зарегистрирована высокая (свыше 3 тыс. экз.) интенсивность инвазии. Средняя интенсивность инвазии у сеголетков достоверно увеличивалась с 67.5 (19–116) экз. в 2014/2015 гг. до 1043 (17–3490) экз. в сезон 2016/2017 гг. ($t = 2.0427$, $p = 0.05$).

Влияние хищников на зараженность лося гельминтами неоднозначно. Корреляционная взаимосвязь численности волка с экстенсивностью и интенсивностью парафасциолопсозной инвазии различна. Так, с ЭИ корреляция слабая отрицательная $r = -0.22$, $n = 6$, $p \leq 0.05$, в то время как с ИИ выявлена достаточно тесная обратная зависимость $r = -0.80$, $n = 7$, $p \leq 0.05$ (рис. 3).

В период исследования (1997–2017 гг.) в регионе наблюдалось учащение засушливых летних сезонов (рис. 4), которые повторялись через 1–2 го-

да, тогда как в норме для Кировской обл. – раз в 3–4 года (Климат Кирова, 1982; Переведенцев и др., 2010).

Сравнение аномальности (отклонение от нормы) осадков за 20-летний период с экстенсивностью инвазии лося показало достаточно высокую обратную зависимость ($r = -0.88$, $n = 5$, $p \leq 0.05$), а с интенсивностью инвазии – средний уровень отрицательной корреляции ($r = -0.47$, $n = 6$, $p \leq 0.05$) (рис. 4).

Динамика изменения влажностного режима отражается на обводненности территории и опосредованно на обилии промежуточного хозяина парафасциолопсисов – роговой катушки (*Planorbarius corneus* (L. 1758)). Плотность популяции *P. corneus* в пойменных водоемах НООХ ВНИИОЗ в среднем составляет 4.6 ± 4.3 экз./м², достигая в засушливые годы 15 экз./м², а в дождливые сезоны (2015 и 2017 гг.) из-за летних паводков снижаясь до 2 экз./м². Зараженность катушки ларвальными

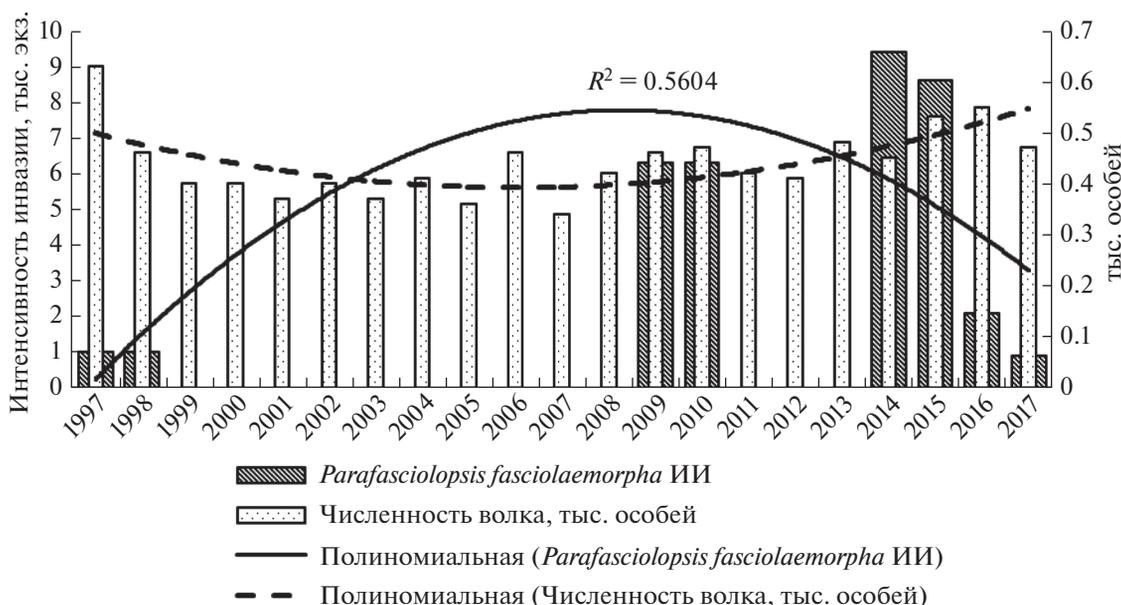


Рис. 3. Динамика численности волка в Кировской обл. и интенсивности инвазии *P. fasciolaemorpha* у лося.

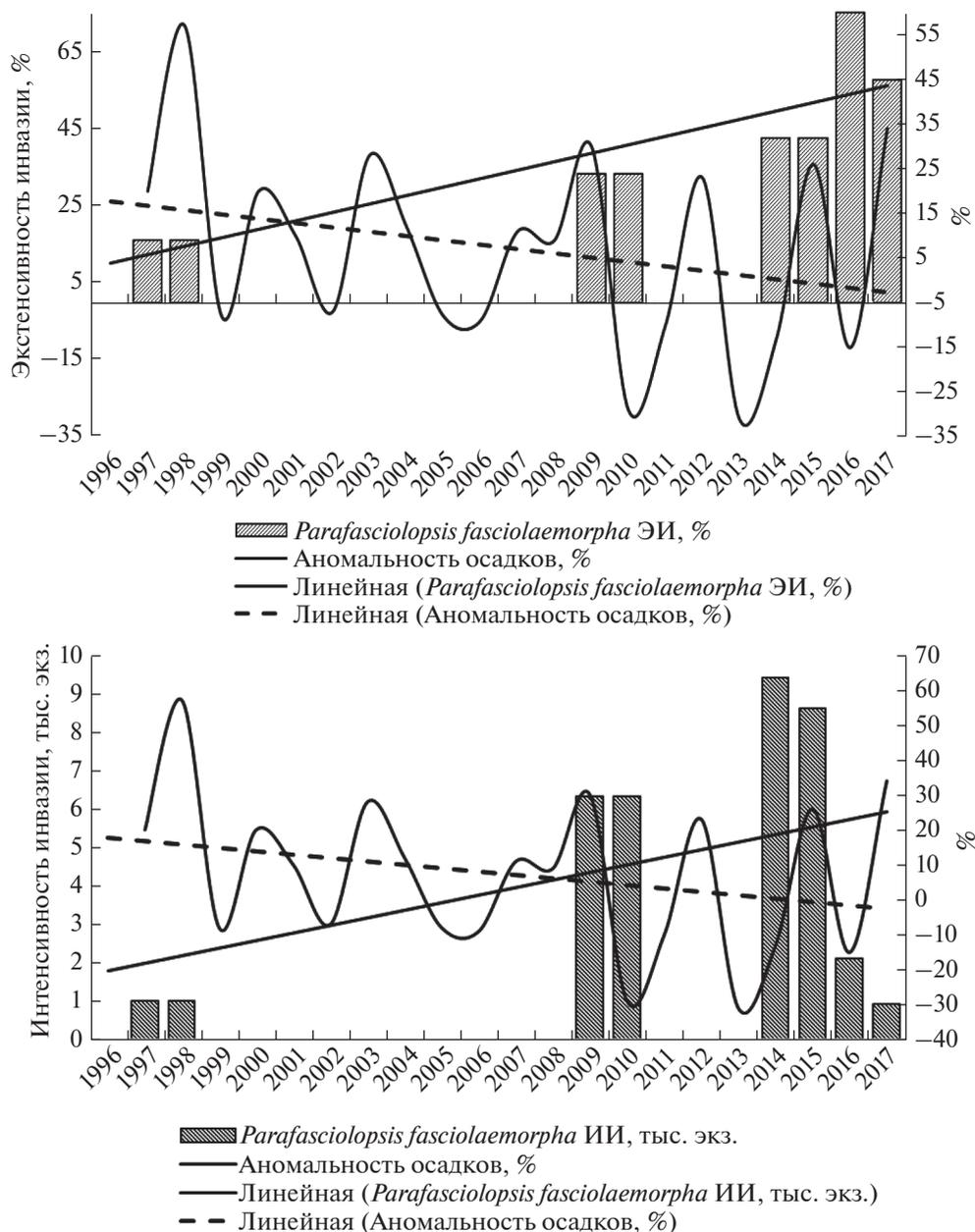


Рис. 4. Динамика аномальности осадков, экстенсивности и интенсивности инвазии *P. fasciolaemorpha* у лося.

генерациями трематод (спороцистами, редиями, церкариями) в период исследования сохранялась на достаточно высоком уровне (ЭИ 66–71%), причем в засушливые сезоны превышала 70%, а в дождливом 2015 г. составила 66.7% (Шихова и др., 2017; Шихова, Масленникова, 2017).

ОБСУЖДЕНИЕ

Общая зараженность лося трематодами в условиях Вятского Поволжья согласуется с показателями в других регионах Нечерноземья. Например, в Центральном Нечерноземье встречаемость

парафасциолопсозной инвазии варьирует от 54.2% при ИИ 176.7 ± 15.2 (3–1263) экз. (Кошева-ров, Архипов, 2013) до 77.8% (Фертиков и др., 1999). В Беларуси встречаемость инвазии менялась в разные годы 38.7 – 58.8 – 100% (Одинцова, 1998; Субботин, 2010; Пенькевич, 2017).

Зараженность лося дикроцелиями на территории бассейна р. Вятка низкая – ЭИ не превышает 3.0% в отдельные годы. Низкой остается интенсивность инвазии и индекс обилия, несмотря на постоянный контакт с инвазионным началом. У занимающего те же угодья бурого медведя (*Ursus arctos* L. 1758) зараженность *D. dendriticum*

достигает максимальных величин (до 100%) (Масленникова, 2015). Низкая встречаемость *D. dendriticum* у лося свидетельствует о том, что это случайный паразит. В других регионах заражение дикроцелиями происходит при совместном использовании кормовых угодий домашнего скота и диких копытных, но при этом ЭИ и ИИ остаются у лося низкими. В Вологодской области — ЭИ 4.31%, в Беларуси 4.8–5.8% при ИИ 4 экз. и ИО 0.1 экз. (Субботин, 2010; Шестакова, 2011, Пенькевич, 2017). В центральной части России в национальном парке “Завидово” на протяжении 25 лет мониторинговых исследований дикроцелиоз у лося не зарегистрирован (Фертиков и др., 1999).

Наиболее патогенным гельминтом для лося считается *P. fasciolaemorpha*, что подтверждают отечественные и зарубежные исследования (Шалдыбин, 1964; Рыковский, 1975; Пенькевич, 2017, Муромцев, 2010; Субботин, 2010; Масленникова, Шихова, 2017; Drożdż, 1963; Filip et al., 2016; Filip, Demiaszkiewicz, 2016; Filip et al., 2017). Значительные изменения в печени происходят при высокой интенсивности инвазии. Литвинов (2007) описывает изменение биохимических показателей мяса, уменьшение количества жира, витамина Е в печени под влиянием инвазий, особенно у молодых (1.5-годовалых) особей и взрослых самок. Шалдыбин (1964) указывает, что парафасциолопсоз может стать причиной гибели: при интенсивности инвазии более 250 экз. *P. fasciolaemorpha* печень увеличивается в размерах, становится бугристой и очень плотной (цирроз). Подобные изменения в печени лося мы не наблюдали. При высокой интенсивности инвазии (более 1000 экз.) воспаляются и утолщаются желчные ходы, что является следствием отношений “паразит–хозяин”, увеличенная печень становится рыхлой, более светлой и при исследовании часто “разваливается”. Возможно, это ферментативное разложение или перерождение печени. Утолщенные ходы в печени наблюдались у взрослых лосей и при отсутствии трематод. По-видимому, при сравнительно небольшой интенсивности инвазии и сильном иммунитете взрослые лоси способны подавлять и утилизировать данного паразита.

Высокие показатели экстенсивности и интенсивности парафасциолопсозной инвазии обусловлены значительной плотностью населения лося и концентрацией инвазионного материала (яиц трематод) в водоемах.

Приведенные в литературных источниках усредненные за несколько лет значения показателей парафасциолопсозной инвазии (Назарова, 1967; Бреславцев, Ромашова, 2016; Муромцев, 2010 и др.) не позволяют объективно оценить состояние популяции лося даже при высоких значениях ЭИ и ИИ. Отсутствует анализ динамики этих показателей по сезонам, годам и факторам,

влияющим на снижение или увеличение инвазии, в частности, по возрастным группам.

Анализ наших данных за ряд непрерывных лет наблюдений свидетельствует о тревожной тенденции смещения зараженности *P. fasciolaemorpha* на группу молодых (сеголетков и 1.5-годовалых) лосей. Инвазированные полуторогодовалые лоси, как правило, имели низкую упитанность и наибольшую деструкцию печени.

Последовательное и значительное увеличение зараженности (экстенсивности и интенсивности инвазии) у сеголетков, вероятно, вызвано ослаблением иммунной системы молодых лосей, неспособностью их противостоять инвазии. Лосята, рожденные от ослабленных родителей, не могут быть здоровыми. Иммунитет, выработанный у взрослых особей при хроническом заражении паразитическими червями, не передается потомству. Высокая зараженность сеголетков паразитарными заболеваниями может привести к снижению репродуктивного потенциала популяции и падению численности лося. Высокие значения индекса обилия свидетельствуют о доминировании данного паразита. Резкий подъем ИО с последующим резким снижением свидетельствует о критическом состоянии популяции хозяина (Старовойтов, 1995), в данном случае лося.

В Воронежском заповеднике высокие показатели ЭИ, ИИ, ИО парафасциолопсозной инвазии (85.3%, 2056.2 и 1756.6 экз. соответственно) привели к общему снижению численности и плотности населения лося (Бреславцев, Ромашова, 2016).

В поддержании экологического и физиологического благополучия популяции травоядных животных весомую роль играют хищники, осуществляя естественный отбор (Тимофеева, 1974; Бибииков, 2013). В Кировской области численность волка после небольшого спада в начале 2000-х гг. значительно возросла в 2010-е гг., достигнув в 2016 г. максимальной за десятилетие величины (Козловский, Колесников, 2014; Колесников, 2017). В настоящее время численность волка в России имеет пятикратное превышение (Колесников, 2017) оптимального соотношения хищника и жертвы (Mech, 1966; Pimlott, 1967).

Динамичная взаимосвязь численности волка и лося проявляет достаточно высокую обратную зависимость $r = -0.86$ (Колесников, 2017), но по регионам эта зависимость значительно варьирует, вплоть до тесной положительной взаимосвязи (Бондарев и др., 2013). Согласно нашим исследованиям, изменение численности хищника сказывается на зараженности лося спустя 1–2 года: рост численности волка приводит к некоторому оздоровлению популяции лося в отношении парафасциолопсоза. В тоже время, чем выше интенсивность инвазии лося *P. fasciolaemorpha*, тем

более легкой добычей он становится для хищника, и численность волка имеет тенденцию к росту.

Высокая интенсивность инвазии некоторыми паразитическими червями всегда должна наражать, т.к. это может свидетельствовать о высокой плотности популяции дефинитивного хозяина. Если не принимаются соответствующих мер, вступают в действие экологические механизмы динамического равновесия, в частности, увеличение численности хищников приводит к снижению плотности населения лося.

Существенные коррективы в состояние популяции лося, в частности, посредством изменения интенсивности циркуляции трематодозов в природных экосистемах, вносят погодно-климатические флуктуации. Погодные условия 2009–2017 гг. на территории рассматриваемого региона характеризовались рядом аномалий: четыре засушливых (2010, 2013, 2014, 2016 гг.) и два аномально дождливых 2015 и 2017 гг. Так, 2010 г. характеризовался дефицитом осадков весной, засухой летом и аномальной жарой в течение 50 дней. В 2013 г. весна также была с дефицитом осадков, а лето засушливое с отдельными периодами жары. В 2015 г. со второй половины лета наблюдался дождевой паводок на всех реках области, в частности, в августе подъем воды на р. Чепца достигал 1.4 м. Взятые для сравнения 1997 и 1998 гг. характеризовались теплым и влажным летом. В 1997 г. за лето выпало 120% нормы осадков, хотя в июле был засушливый период, а за июль–август 1998 г. выпало 150–200% нормы осадков (Верхне-Волжское..., 2018; Кировский..., 2018).

Негативное влияние засушливых летних сезонов на популяции лося отражено в ряде работ (Ломанов, 2007; Баскин, Прищепов, 2011; и др.), но характер этого влияния не всегда подкреплен статистически. Засухи отрицательно сказываются не только посредством ухудшения трофических условий для лося, но и опосредованно через вспышки гельминтозов (Рыковский, 1975; Фертиков и др., 1999; Шихова и др., 2015).

Проведенные исследования выявили статистически подтвержденную закономерность обратной зависимости величины экстенсивности и интенсивности парафасциолопсозной инвазии от количества выпавших за лето осадков: чем засушливее погода, тем выше зараженность лося.

Участившиеся летние засухи в сочетании с ростом населения лося привели к всплеску парафасциолопсозной инвазии. На модельной территории максимальная плотность популяции лося отмечалась в 2014/2015 гг., в это время фиксировались и самые высокие показатели интенсивности инвазии – 8610 (19–48984) экз.

Специфика диксеного жизненного цикла *P. fasciolaemorpha* заключается в том, что промежуточный хозяин – роговая катушка населяет от-

носительно глубокие, преимущественно пойменные водоемы с зарослями макрофитов. Здесь же весной и летом концентрируются лоси в поисках водно-болотного растительного корма, защиты от кровососущих насекомых и для выведения потомства – родовые участки всегда приурочены к водоемам.

Достаточно высокая численность лося на территории НООХ ВНИИОЗ, большое количество заросших водно-болотной растительностью крупных водоемов и наличие в них промежуточного хозяина *P. corneus* благоприятствуют циркуляции *P. fasciolaemorpha*. Существующий очаг парафасциолопсоза является постоянным компонентом сложившегося биоценоза и служит одним из механизмов его экологического равновесия.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На территории вятского участка лесного Поволжья при гельминтологическом исследовании печени лося в 2009–2017 гг. выявлено два вида трематод: *P. fasciolaemorpha* и *D. dendriticum*. Общая зараженность составила $53.6 \pm 8.4\%$, причем средняя встречаемость инвазии *D. dendriticum* $2.2 \pm 0.7\%$, а *P. fasciolaemorpha* – $52.1 \pm 9.1\%$, полиинвазии 0.8%. Выявлена тенденция смещения трематодной зараженности на группу молодых лосей. Последовательное и значительное увеличение инвазированности сеголетков от 0.0% до 57.1% может в дальнейшем спровоцировать снижение воспроизводительного потенциала популяции лося и негативно отразиться на его численности.

Под влиянием разных экологических факторов в динамике зараженности лося парафасциолопсозом выявлены некоторые закономерности. Повышению экстенсивности и интенсивности инвазии способствуют увеличение плотности населения лося и дефицит осадков летом, а снижение зараженности проявляется спустя 1–2 года после подъема численности волка и дождливых летних сезонов.

В природных экосистемах бассейна реки Вятки распространение наиболее патогенного для лося заболевания – парафасциолопсоза связано с циркуляцией паразитов в природных очагах; оно является одним из естественных факторов, влияющих на состояние популяции лося и регулирующих его динамическое равновесие.

Для снижения инвазированности лося парафасциолопсозом необходимо увеличить в добыче долю молодых лосей, внедрять селекционный отстрел одиночных плохо развитых животных, а охоту на лося проводить в угодьях, приуроченных к крупным водоемам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова И.В., 1962. Случаи интенсивной инвазии парамфистомумом (*Paramphistomum cervi*) у лосей Кировской области // Зоологический журнал. Т. 41. Вып. 5. С. 780–782.
- Баскин Л.М., Прищепов А.В., 2011. Динамика популяций лося (*Alces alces*) в Поволжье // Поволжский экологический журнал. № 2. С. 218–222.
- Бибиков Д.И., 2013. Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Книга по Требованию. 610 с.
- Бондарев А.А., Журавлев В.Б., Петров В.Ю., 2013. О динамике численности волка и лося в Западной Сибири // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. № 7 (105). С. 56–62.
- Бреславцев С.А., Ромашиова Н.Б., 2016. Распространение *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* (Trematoda, Fasciolidae) в популяциях диких копытных в Воронежском заповеднике // Труды Центра паразитологии. Т. XLIX. Фауна и экология паразитов. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 16–18.
- Верхне-Волжское УГМС, 2018. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://nnov.meteorf.ru/meteo/index.html?r=2>. Дата обновления: 17.01.2018.
- Глушков В.М., 2001. Лось. Экология и управление популяциями. Киров. С. 47–51.
- Глушков В.М., 2012. Оценка величины зимней смертности лося // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Материалы междунар. науч.-практ. конф. Киров: ВНИИОЗ. С. 83–84.
- Глушков В.М., Панкратов А.П., 2014. Избирательный отстрел как инструмент управления популяциями лося // Теоретическая и прикладная экология. № 2. С. 101–108.
- Данилкин А.А., 2009. Динамика населения диких копытных России: гипотезы, факторы, закономерности. М.: Товарищество научных изданий КМК. 310 с.
- Данилкин А.А., 2016. Охота, охотничье хозяйство и биоразнообразие. М.: Товарищество научных изданий КМК. 250 с.
- Ивашкин В.М., Контримавичус В.Л., Назарова Н.С., 1971. Методы сбора и изучения гельминтов наземных млекопитающих. М.: Наука. 121 с.
- Кировский ЦГМС, 2018. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://pogoda43.ru/>. Дата обновления: 17.01.2018.
- Климат Кирова, 1982. Под ред. Френкеля М.О., Ц.А. Швер. Л.: Гидрометеиздат. 215 с.
- Козловский И.С., 1986. Зимнее питание волка Северо-Востока Европейской части СССР // Воспроизводство, использование и охрана диких зверей и птиц. Сборник научных трудов. Пермь. С. 26–29.
- Козловский И.С., Колесников В.В., 2014. Динамика численности волка в Российской Федерации в XXI веке // Вестник охотоведения. Т. 11. № 2. С. 134–138.
- Колесников В.В., 2017. Численность волка в Российской Федерации // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Материалы междунар. науч.-практ. конф. Киров: ВНИИОЗ. С. 52–55.
- Котельников Г.А., 1984. Гельминтологические исследования животных и окружающей среды. М. 284 с.
- Кошеваров Н.И., Архипов И.А., 2013. Распространение *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* Ejsmont, 1932 у жвачных животных в Нечерноземье Российской Федерации // Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями. № 14. С. 171–173.
- Литвинов В.Ф., 2007. Паразитозы диких животных. Минск: БГТУ. 582 с.
- Ломанов И.К., 2007. Научные основы охотничьего ресурсоведения. М.: Центрохотконтроль. 291 с.
- Маклакова Л.П., Рыковский А.С., 2008. Паразиты лося Палеарктики // Систематика и биология паразитов: Тр. Центра паразитологии. М.: Наука. Т. 45. С. 100–115.
- Масленникова О.В., 2007. Особенности питания волка на северо-востоке европейской части России // Вопросы физиологии, содержания, кормопроизводства и кормления, селекции с.-х. животных, биологии пушных зверей и птиц, охотоведения. Материалы междунар. науч.-практ. конф. Киров. С. 188–192.
- Масленникова О.В., 2015. Распространение *Dicrocoelium lanceatum* (Stiles et Hassall, 1896) в природных биоценозах на Севере Нечерноземья // Теория и практика паразитарных болезней животных. № 16. С. 251–253.
- Масленникова О.В., Кузнецов Д.Н., 2006. О гельминтофауне лося Кировской области // Труды Всероссийского института гельминтологии. М. Т. 43. С. 187–195.
- Масленникова О.В., Масленников А.В., 2012. Экологические механизмы регуляции численности бурого медведя (*Ursus arctos* L.) на северо-востоке Европейской части России // Проблемы региональной экологии. № 6. С. 113–118.
- Масленникова О.В., Шихова Т.Г., 2017. Трематода лося на территории Вятского Прикамья // Ветеринария. Т. 4. С. 37–40.
- Муромцев А.Б., 2010. Гельминтозы крупного и мелкого рогатого скота, лосей и оленей в Калининградской области // Известия Калининградского университета. № 19. С. 255–261.
- Назарова Н.С., 1967. Гельминтофауна лося в Советском Союзе // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат. Вып. 3. С. 288–312.
- Одинцова Т.М., 1998. Особенности динамики гельминтоценозов диких копытных в условиях Полесского государственного радиационно-экологического заповедника // 10 лет Полесскому государственному радиационно-экологическому заповеднику. Минск. С. 221–224.
- Пенькевич В.А., 2017. Паразиты и паразитозы лося (*Alces alces* L.) Полесского радиационно-экологического заповедника // Экология и животный мир. № 2. С. 22–25.
- Переведенцев Ю.П., Френкель М.О., Шаймарданов М.З., 2010. Современные изменения климатических условий и ресурсов Кировской области. Казань: Казанский гос. ун-т. 242 с.
- Перовский М.Д., 1988. Роль различных факторов в потерях популяций диких копытных животных в РСФСР // Хронологические изменения численности охотничьих животных в РСФСР. М.: Изд-во ЦНИИЛ Главохоты РСФСР. С. 106–126.
- Рыковский А.С., 1975. Закономерности циркуляции парафасциолопсозной инвазии лосей в центральных областях европейской части СССР // Труды ГЕЛАН СССР. М. Т. 25. С. 135–145.

- Старовойтов В.К., 1995. Индекс обилия паразита как маркер состояния популяции хозяина (на примере *Ancyrocephalus paradoxus*, Моногена и судака *Stizostedion lucioperca*) // Паразитология. Т. 29. Вып. 4. С. 323–326.
- Субботин А.М., 2010. Гельминтоценозы животных Беларуси (парнокопытные и плотоядные), их лечение и влияние на микробиоценоз организма хозяина: монография. Витебск: Витебская государственная академия ветеринарной медицины. 212 с.
- Тимофеева Е.К., 1974. Лось. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 192 с.
- Фертиков В.И., Сонин М.Д., Рыковский А.С., Егоров А.Н., 1999. Гельминты диких копытных национального парка "Завидово" и лесной зоны России. Тверь. 80 с.
- Филонов К.П., 1983. Лось. М.: Лесная промышленность. 246 с.
- Шалдыбин Л.С., 1964. Гельминтофауна млекопитающих Мордовского государственного заповедника // Труды Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Смиловича. Вып. 2. Саранск. С. 135–180.
- Шестакова С.В., 2011. Основные гельминтозы лося на территории Вологодской области. Автореф. дис. ... канд. вет. наук. СПб. 20 с.
- Шихова Т.Г., Масленникова О.В., Панкратов А.П., Панова С.В., 2015. Результаты исследования трематодных очагов в охотугодьях бассейна р. Чепца // Актуальные проблемы региональной экологии и биодиагностика живых систем. Материалы XIII Всерос. с междунар. участием науч.-практ. конф. Киров: ООО "Веси". Кн. 1. С. 180–183.
- Шихова Т.Г., Масленникова О.В., 2017. Состояние популяций промежуточных хозяев трематод лося в бассейне р. Чепца // Современные научные тенденции в животноводстве, охотоведении и экологии. Материалы междунар. конф. Киров: Вятская государственная сельскохозяйственная академия. С. 145–149.
- Шихова Т.Г., Масленникова О.В., Панкратов А.П., 2017. Циркуляция трематод лося в пойменных угодьях р. Чепца (Кировская область) // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Материалы междунар. науч.-практ. конф. Киров: Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства. С. 361–365.
- Drożdż J., 1963. Naturalne ognisko parafasciolopsozy w wojewodztwie białostockim // Wiadomości Parazytologiczne. № 9. S. 129–132.
- Filip K.J., Demiaszkiewicz A.W., 2016. Internal parasitic fauna of elk (*Alces alces*) in Poland // Acta Parasitologica. V. 61. № 4. P. 657–664.
- Filip K.J., Demiaszkiewicz A.W., Pyziel A.M., 2017. Rola łosi (*Alces alces*) w rozprzestrzenianiu parazytów // Życie Weterynaryjne. V. 92. № 5. S. 359–363.
- Filip K.J., Pyziel A.M., Demiaszkiewicz A.W., 2016. A massive invasion of *Parafasciolopsis fasciolaemorph* in elk (*Alces alces*) in Lublin Province, Poland // Annals of Parasitology. V. 62. № 2. P. 107–110.
- Mech L.D., 1966. The wolves of Isle Royale // National Park Service Fauna Ser. № 7. 210 p.
- Pimlott D., 1967. Wolf predation and ungulate population // American Zoologist. V. 7. № 2. P. 267–278.

THE INFLUENCE OF ENVIRONMENTAL FACTORS ON THE CONTAMINATION RATE OF THE MOOSE (*ALCES ALCES*) WITH TREMATODES IN THE TERRITORY OF THE VYATKA RIVER BASIN

O. V. Maslennikova^{a, *}, T. G. Shikhova^{b, **} and A. P. Pankratov^b

^aVyatka State Agricultural Academy, Kirov 610017, Russia

^bProfessor Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, Kirov 610000, Russia

*e-mail: olgamaslen@yandex.ru

**e-mail: biota.vniioz@mail.ru

The aim of the study was to reveal the peculiarities of *Parafasciolopsis fasciolaemorph* moose infestation under the influence of different factors (scarcity of precipitation, predator pressure, definitive host abundance). Studies were conducted in 2009–2017 in the east of the Russian Plain, in the interfluvium of Vyatka and Cheptsy rivers. Altogether, 122 helminthological samples of moose liver were inspected. The trematodes *P. fasciolaemorph* and *Dicrocoelium dendriticum* were identified. The infestation rate of the moose population with trematodes totaled $53.6 \pm 8.4\%$. The occurrence of *D. dendriticum* averaged $2.2 \pm 0.7\%$ (0.0–3.0%), that of *P. fasciolaemorph* was $52.1 \pm 9.1\%$ (33.3–75.0%). The intensity of *Parafasciolopsis fasciolaemorph* infestation was 4493.5 (915–8610) individuals, the abundance index amounted to 1971.2 ± 650.0 (526.5–3652.8) individuals. A tendency to increasing the infestation rate of young moose was identified along with a decrease in the total infestation rate of the moose population. A correlation analysis of the dynamics of *Parafasciolopsis fasciolaemorph* invasion with different ecological factors showed that an increase of the density of the moose population ($r = 0.59$) and a deficit of precipitations in summer ($r = -0.88$) led to an increase in both extensity and intensity of infestation. An increase in the numbers of wolves ($r = -0.80$) resulted in a decreased moose infestation rate.

Keywords: moose, *Parafasciolopsis fasciolaemorph*, *Dicrocoelium dendriticum*, ecological factors, extensity of infestation, intensity of invasion, Kirov Region